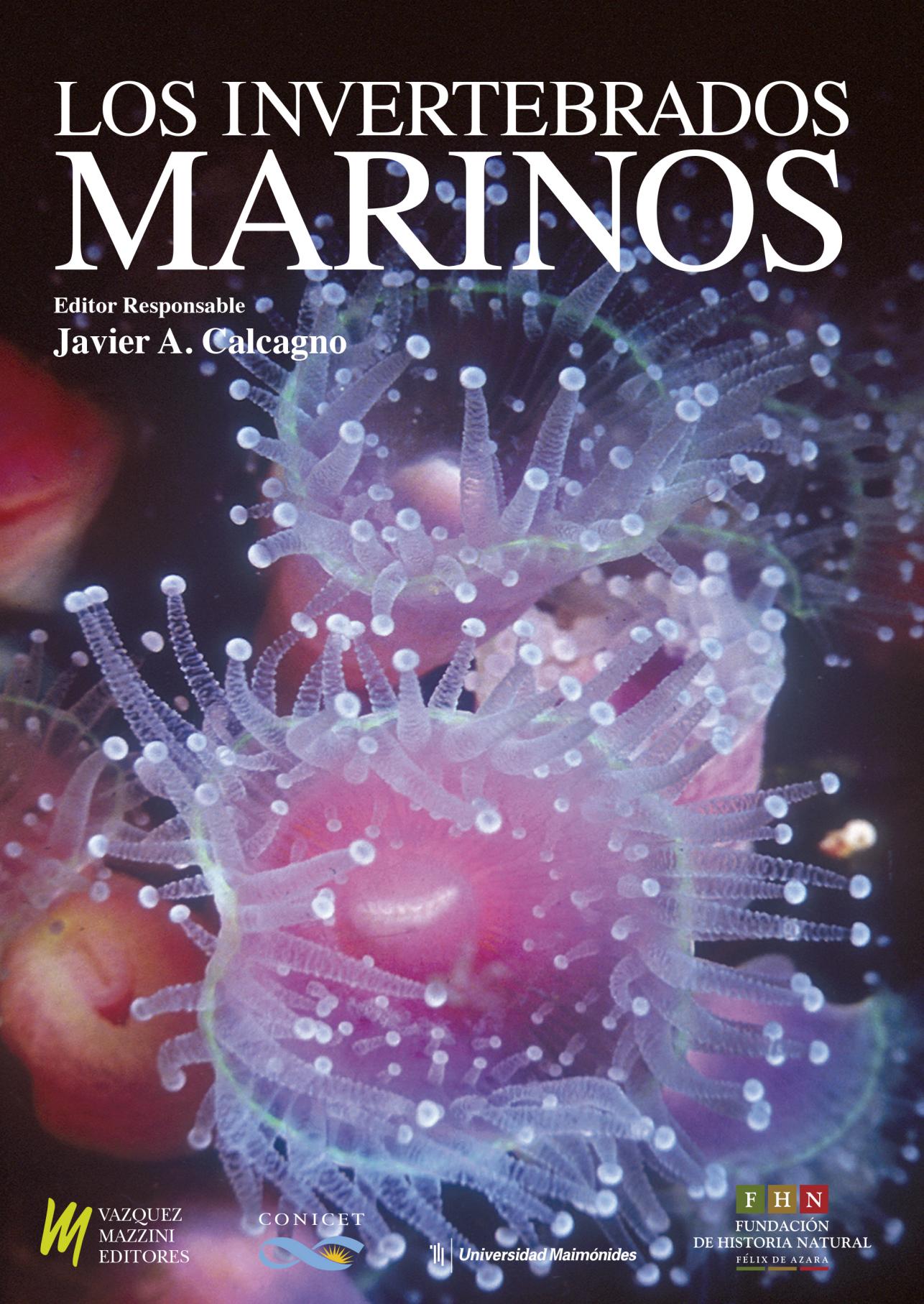


LOS INVERTEBRADOS MARINOS



Editor Responsable

Javier A. Calcagno

 VAZQUEZ
MAZZINI
EDITORES

CONICET


 Universidad Maimónides

 F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

LOS INVERTEBRADOS
MARINOS

Editor responsable
Javier A. Calcagno

LOS INVERTEBRADOS MARINOS

Fundación de Historia Natural Félix de Azara
Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas
CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones
Universidad Maimónides
Hidalgo 775 - 7º piso (1405BDB),
Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina.
Teléfonos: 011-4905-1100 (int. 1228)
E-mail: secretaria@fundacionazara.org.ar
Página web: www.fundacionazara.org.ar

Editor responsable:

Javier A. Calcagno

Foto de Tapa:

Sergio Massaro

Fotos de contratapa:

Foto de la izquierda, Gentileza de Agustín Schiariti
Las otras fotos son Gentileza de Cota Cero Buceo (Las Grutas, Río Negro)

Realización, diseño y producción gráfica:

José Luis Vázquez, Fernando Vázquez Mazzini y Cristina Zavatarelli

Vázquez Mazzini Editores
info@vmeditores.com.ar
www.vmeditores.com.ar

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada, o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea este electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD Rom, Internet, o cualquier otro, sin la previa autorización escrita por parte de la editorial. Este trabajo refleja exclusivamente las opiniones profesionales y científicas de los autores y no es responsabilidad de la editorial el contenido de la presente obra.

Primera edición 2014

Impreso en la Argentina

Se terminó de imprimir en el mes de Octubre de 2014, en la ciudad de Buenos Aires.

Los invertebrados marinos /

Javier A. Calcagno ... [et.al.]. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires :
Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2014.
354 p. : il. ; 17x24 cm.

ISBN 978-987-3781-02-5

1. Ciencias Naturales. I. Calcagno, Javier A.
CDD 570

Índice

PREFACIO	7
EL ESTUDIO DE LOS INVERTEBRADOS MARINOS	9
Javier A. Calcagno	
PROTISTAS MARINOS	13
Viviana A. Alder	
RADIOLARIA (ACANTHARIA POLYCYSTINA Y PHAEODARIA)	35
Demetrio Boltovskoy y Nancy Correa	
PORIFERA	49
Laura Schejter	
CNIDARIA	67
Gabriel N. Genzano, Agustín Schiarioti y Hermes W. Mianzan	
BRYOZOA.....	87
Juan López Gappa	
NEMATODA MARINOS DE VIDA LIBRE	99
Catalina T. Pastor de Ward y Virginia Lo Russo	
POLYPLACOPHORA.....	119
María G. Liuzzi	
GASTROPODA.....	133
Juliana Giménez y María E. Torroglosa	
BIVALVIA	147
Diego G. Zelaya y Marina Güller	
BIVALVIA: ECOLOGÍA.....	163
Héctor E. Zaixso	
BIVALVIA: Importancia económica	169
Héctor E. Zaixso	
CEPHALOPODA	173
Nicolás Ortiz y María E. Ré	
LOS MOLUSCOS COMO BIOINDICADORES	193
Sebastián E. Sabatini y Javier A. Calcagno	

POLYCHAETA.....	197
Rodolfo Elías y Lobo Orensanz	
BRACHYURA.....	205
Sven Thatje y Javier A. Calcagno	
CIRRIPEDIA	213
Jessica N. Curelovich y Javier A. Calcagno	
GALATHEIDAE, MUNIDIDAE, MUNIDOPSISIDAE, EUMUNIDIDAE, CHIROSTYLIDAE, y KIWAIDAE.....	225
Patricia Pérez-Barros y Mariano J. Diez	
LITHODIDAE	243
Gustavo A. Lovrich	
AMPHIPODA.....	265
Ignacio L. Chiesa y Gloria M. Alonso	
EUPHAUSIACEA.....	277
Enrique R. Marschoff	
CHAETOGNATHA.....	289
María C. Daponte	
ECHINODERMATA.....	295
Analía F. Pérez, Damián G. Gil y Tamara Rubilar	
TUNICATA.....	317
Marcos Tatián, María C. Daponte, Ricardo Sahade y Graciela B. Esnal	
ESPECIES INVASORAS Y CONSERVACIÓN	335
Gustavo Darrigran y Santiago Torres	
NÓMINA DE AUTORES.....	353

Prefacio

Los invertebrados marinos es un manual destinado a estudiantes de nivel terciario y universitario que pretende poner una mirada sobre la situación actual e histórica del conocimiento de la invertebradofauna en general y en particular en el estado de su conocimiento en nuestro país. En este contexto se ha convocado a destacados especialistas en cada grupo, lo que le confiere a la obra una calidad especial.

Debido a la heterogeneidad de los temas tratados, *Los invertebrados marinos* se estructura en una serie de artículos agrupados en secciones que los abarcan, de extensión variable, dependiendo de cada grupo particular.

Algunos grupos, como por ejemplo los crustáceos, los protistas, los bivalvos y los moluscos, son abordados desde distintos puntos de vista por varios autores en textos independientes. En el caso particular de los organismos conocidos

como “protistas”, la presente obra incluye un artículo referido a la generalidad de los protozoos marinos heterótrofos y mixótrofos bajo el título de “Protistas Marinos”, mientras que los radiarios (Acantharia, Polysystina y Phaeodaria) son abordados en un artículo aparte.

Otros grupos son tratados en un artículo único por dos o más coautores o por un solo autor. Tal es el caso de los anfípodos, cnidarios, tunicados, equinodermos, poliquetos, nematodos, briozoos, poríferos y quetognatos. También se incluye un artículo dedicado a las especies invasoras, tema que ha tomado mucha relevancia en las últimas décadas debido a su impacto ecológico y económico.

Por último, cabe destacar la desinteresada participación de los prestigiosos profesionales que, restando tiempo a sus múltiples actividades, contribuyeron a que la presente obra se concrete.

Javier A. Calcagno

El estudio de los invertebrados marinos

Javier A. Calcagno

Los griegos antiguos realizaron un aporte significativo al estudio de la biodiversidad animal al proponer la clasificación según la que se separaba a los invertebrados del resto de los animales. Así es como Aristóteles (384–322 a.C.) clasificaría a los animales como “*enaima*” o animales con sangre y los “*anaima*” o animales sin sangre, que no eran otros que los vertebrados e invertebrados respectivamente.

Pero habría que esperar hasta los siglos XVIII y IXX para que el estudio de los invertebrados se constituyera en una disciplina sistemática, y entre los precursores en esta nueva manera de clasificar a la naturaleza es de destacar la tarea de Jean Baptiste de Lamarck (1744 –1829).

Lamarck nació en Bazetin-le-Petit, Francia y aunque es más conocido por su teoría de la evolución, sus estudios universitarios fueron en medicina y su interés científico principal, la botánica. Precisamente, su nombramiento como miembro de la Academia Francesa de Ciencias, con lugar de trabajo en el Museo de Historia Natural, no fue en mérito a su teoría evolutiva, sino gracias a su conocimiento de los vegetales. No obstante, cuando en 1793 comenzó a desempeñarse como profesor lo hizo en el departamento de “Insectos y gusanos”, al que le cambiaría el nombre por el más apropiado de “Zoología de invertebrados”, término este último cuya creación se le atribuye.

Entre los aportes más significativos de Lamarck se encuentra la observación que el sistema nervioso se hace más complejo a medida que se avanza en la escala zoológica y la propuesta de esta característica como base para la clasificación de los animales en tres grupos:

- Los animales dotados de irritabilidad (invertebrados inferiores)
- Los animales que poseen además “sentimiento interior” (invertebrados superiores)
- Los organismos que revelan inteligencia y voluntad (vertebrados).

En esta primera clasificación, Lamarck dividió a los invertebrados en moluscos, insectos, Gusanos, Equinodermos y Pólipos, pero más tarde (1809) propuso la existencia de 10 clases: Moluscos, Cirripedios, Anélidos, Cangrejos, Arañas, Insectos, Gusanos, Equinodermos, Pólipos e Infusorios. Lamarck volcó estos conocimientos en los siete tomos de su obra más destacada, *Historia natural de los animales invertebrados* (1815-1822). Cabe destacar que muchas de las denominaciones propuestas por Lamarck siguen siendo de uso corriente en la zoología moderna, aunque la composición de los grupos ha sufrido modificaciones a lo largo del tiempo. La clasificación de los invertebrados de Lamarck se basó en el trabajo de otro francés, Georges Cuvier (1769 -1832) que había propuesto la división de los animales en Vertebrados, Moluscos (que se correspondían con los “Invertebrados” de Lamarck), Articulados y Radiados, sobre la base de la morfología funcional, idea que plasmó en los cuatro volúmenes de su *Reino animal distribuido a partir de su organización* aparecido en 1817. Sus estudios convierten a Cuvier en pionero en la anatomía comparada y es autor del llamado “Principio de correlación de las partes” según el cual todas las estructuras en el cuerpo de un animal están relacionadas funcionalmente entre sí y los hábitos determinan su forma anatómica.

Otro científico que haría un aporte importantísimo al estudio de los invertebrados sería Alcide d'Orbigny (1802 - 1857). Nacido en Couëron, Francia, en el seno de una familia de médicos naturalistas

y un gran viajero y naturalista él mismo, d'Orbigny visitó Sudamérica enviado por el Museo de Historia Natural de París en viaje de exploración científica.

La cronología del viaje de d'Orbigny por Sudamérica establece que llegó a Montevideo hacia fines de 1826, con 24 años de edad, para explorar la Banda Oriental. Desembarcó en Buenos Aires en enero de 1827. Remontó el río Paraná hasta Corrientes, visitando Rincón de Luna, Itatí, Goya, y el Iberá. También visitó Chaco, donde produjo trabajos antropológicos en la nación Toba, para luego regresar a Buenos Aires a mediados de 1828.

Su interés por la geografía, la zoología, la botánica y por la situación política y económica de los lugares que visitó, nos permite actualmente tener una cabal descripción de la vida en aquellos tiempos. También visitó la Patagonia, y exploró durante varios meses los alrededores de Carmen de Patagones, la boca del Río Negro, Bahía San Blas y Punta Rasa. Como resultado de su estadía en Argentina describió cientos de especies, vegetales y animales, entre estos últimos los caracoles del género *Buccinanops*, muy comunes en fondos arenosos a lo largo de la costa Atlántica, y en total unas 5000 especies de invertebrados, entre los que se encuentran el pulpito (*Octopus tehuelchus*), la vieira (*Chlamys tehuelcha*) y el mejillón (*Mytilus edulis platensis*).

En 1834, a su regreso a Francia, d'Orbigny escribió la monumental obra en nueve volúmenes de su *Viaje a la América Meridional*. Son clásicos sus trabajos pioneros acerca de los cefalópodos *Clasificación metodológica de la clase cefalópodos* (1826) y *Monografía sobre el cefalópodo Cryptodibranches* (1839), así como aquellos donde se abordan tópicos relacionados con grupos de invertebrados vivientes y fósiles. En este sentido cabe destacar sus obras *Historia general y particular de Crinoïdes vivos y fósiles* (1840), *Moluscos vivos y fósiles* (1845), *Foraminíferos fósiles de la cuenca de Viena en Austria* (1846) y *Curso elemental de paleontología* (1849-52). En particular, sus estudios de los foraminíferos fósiles le valieron ser considerado el fundador de la micropaleontología.

Como queda dicho, el hecho de que los científicos se lanzaran a la exploración del mundo permitió un avance extraordinario de las ciencias naturales. Y entre los científicos viajeros más influyentes de todos los tiempos se encuentra sin dudas Charles Darwin.

Ya todo se ha dicho acerca de Darwin (Shrewsbury, Shropshire, Inglaterra 1809 – Downe, Kent Inglaterra 1882), sobre todo en relación a la historia de sus obras más conocidas *El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas preferidas en la lucha por la vida*, *El origen del hombre y de la selección en relación al sexo* y *La expresión de las emociones en los animales y en el hombre*. El estudio de los invertebrados fue “el primer amor” de Darwin. Estos organismos llamaron su atención a tal punto que algunos autores proponen que fueron estos los que decidieron a Darwin a abandonar sus estudios de medicina para dedicarse de lleno a la biología.

Es indudable que el viaje que realizó a bordo del Beagle entre 1831 y 1836 fue la experiencia que lo llevó a postular de su famosa teoría y resulta evidente que en ese proceso los invertebrados jugaron un papel fundamental, como queda reflejado en sus notas de abordo y por la importancia que le dio a sus muestras de plancton, que, según sus anotaciones, “aprovechaba a tomar durante los períodos de viento calmo”.

Sobre la base de material encontrado en Punta Alta y Monte Hermoso, (Provincia de Buenos Aires), en la desembocadura del Río Negro, en Puerto Deseado (Provincia de Río Negro) y en Puerto San Julián (Provincia de Santa Cruz), describió gran cantidad de invertebrados fósiles, principalmente moluscos.

También, fue fundamental el aporte de Darwin al conocimiento de los cirripedios. En referencia a este grupo, en 1854, Darwin publicó su obra *Una monografía de la subclase Cirripedia* y el material de su colección, de la que muchos de sus ejemplares fueron obtenidos en Argentina, todavía se puede consultar en el Museo de Historia Natural de Londres.

El conocimiento de la invertebradofauna tiene su correlato en la calidad de las colecciones, y en ese sentido la investigación de los invertebrados en la Argentina está definitivamente ligada a la historia del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN).

El MACN posee la más valiosa colección de invertebrados del país, iniciada con la donación, realizada en 1814 por el Presbítero Bartolomé Muñoz de un conjunto de “objetos de Historia Natural e instru-

mentos para empezar a formar un gabinete" que contaba, entre otros elementos "*Quinientos testáceos que forman una regular colección de conchas de sus 36 géneros de Linneo*". Esta colección se ha ido incrementando, producto de diferentes aportes privados, pero fundamentalmente gracias al material aportado por los investigadores, hasta llegar en la actualidad a poseer mas de 450.000 ejemplares. Vale recordar que esta Colección Nacional incluye la colección malacológica de Eduardo Holmberg, la colección de invertebrados del Instituto Antártico Argentino, y cuenta con material proveniente no solo de Argentina, sino también del resto del mundo.

Cabe destacar que la República Argentina, por razones geográficas e históricas siempre ha sido un campo fértil para el desarrollo de la investigación relacionada con los invertebrados marinos. El litoral marítimo argentino se extiende a lo largo cinco provincias y abarca aproximadamente 6.800 kilómetros de costa, según las últimas estimaciones que tienen en cuenta para éste cálculo la longitud definida por el contorno de las costas.

En este contexto, la historia local del estudio de los invertebrados es prolífica y ha sido abonada por el trabajo de destacados investigadores.

No es posible una historia cabal de la investigación en las ciencias marinas sin mencionar la notable obra del Dr. Esteban Boltovskoy, que durante casi 50 años de fructífera labor ha contribuido como pocos al conocimiento de los ambientes marinos, destacándose sus estudios de los foraminíferos, la biogeografía del Mar Argentino, y la circulación superficial y mezcla en el Océano Atlántico Sudoccidental.

Otro destacado investigador en el área de la biología de los protozoos marinos, el Profesor Enrique Balech, cuenta entre sus aportes más importantes el haber descrito el comportamiento de las corrientes marinas del Atlántico Sudoccidental, sobre la base del conocimiento de la diversidad de dinoflagelados.

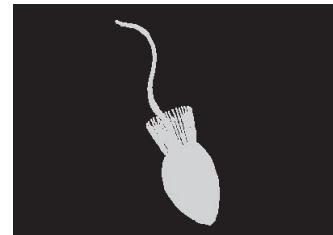
Por otro lado, la Profesora Irene Bernasconi desarrolló, por más de treinta años, una tarea fundamental esclareciendo aspectos de la diversidad de asteroideos, ofiuroideos y equinoideos y sus trabajos son aun hoy referencia obligada en el estudio de los equinodermos.

En cuanto a la ecología de los invertebrados marinos, en la Argentina, la mayor parte de la información proviene del estudio de las comunidades intermareales, tema en el que los trabajos pioneros de los Dres. Raúl Ringuelet y Santiago Olivier, principalmente durante la década de 1960, cuando la ecología era una disciplina de incipiente desarrollo en el país, marcan un hito insoslayable en el conocimiento de estos ambientes. Sus novedosos trabajos, realizados en las costas patagónicas y bonaerenses sentaron las bases del estudio de la ecología de ambientes marinos en el país.

En la actualidad, la importancia del estudio de los invertebrados marinos en la Argentina se refleja en los numerosos Institutos y Universidades en todo el país que alojan grupos de investigación dedicados al tratamiento de temas relacionados con la biología marina en general y los invertebrados en particular, muchos de cuyos investigadores se cuentan entre los autores de este libro.

PROTISTAS MARINOS

Viviana A. Alder



INTRODUCCIÓN

En 1673, el editor de *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* recibió una carta del anatomista Regnier de Graaf informando que un comerciante holandés, Antonie van Leeuwenhoek, había “diseñado microscopios muy superiores a aquéllos que hemos visto hasta ahora”. Van Leeuwenhoek vendía lana, algodón y otros materiales textiles, y se había visto en la necesidad de mejorar las lentes de aumento que comúnmente usaba para contar el número de hebras y evaluar la calidad de fibras y tejidos. Así fue que construyó su primer microscopio de lente única: simple, pequeño, pero con un poder de magnificación de hasta 300 aumentos (¡diez veces más que sus precursores!). Este magnífico dispositivo le permitió no sólo lograr una óptima eficiencia en su trabajo sino que, al utilizarlo para observar el agua de una laguna, descubrió un mundo insospechado y fascinante: una multitud de “animáculos” y “pequeñas anguilas” entrecruzándose y nadando en todas direcciones. En sus cartas a la Royal Society figuran pues las primeras descripciones de lo que hoy conocemos como bacterias y protozoos, abriendo así el camino a la microbiología y a la protistología. Más tarde, van Leeuwenhoek complementaría sus estudios con observaciones sobre espermatozoides, células sanguíneas y diversos temas de embriología, histología, entomología, botánica y cristalográfica. Su arte para la construcción de microscopios residía en la excelente calidad del cristal empleado y en la técnica de pulido del mismo para lograr lentes biconvexas de corta distancia focal. Esta técnica fue mantenida en celoso secreto por van Leeuwenhoek hasta su muerte, motivo por el cual las siguientes observaciones de microorganismos que lograron realizarse fueron recién a comienzos del siglo XIX, gracias al advenimiento del microscopio compuesto. Desde la antigüedad hasta entonces, el universo biótico se dividía simplemente en

plantas y animales. Según este esquema básico, a las plantas les correspondían las características de ser organismos sésiles con pigmentos fotosintéticos para la síntesis de las sustancias esenciales para su metabolismo a partir de sustancias inorgánicas (nutrición autótrofa), y de poseer células rodeadas por paredes de celulosa. En oposición a las plantas, les correspondía a los animales los atributos de tener motilidad activa y de carecer tanto de pigmentos fotosintéticos (debido por lo tanto procurarse su alimento a partir de sustancias orgánicas sintetizadas por otros organismos) como de paredes celulósicas en sus células.

Es a partir de los estudios de Georg Goldfuss (1782-1848) que estos diminutos organismos, invisibles a ojo desnudo, comienzan a ser clasificados como plantas primarias (protofitas) o animales primarios (protozoos). Este nuevo sistema de clasificación permaneció en uso e inalterable durante muchos años, a pesar de que las formas de vida que iban descubriendose no se ajustaban a las características empleadas para diferenciar entre plantas y animales, por lo que su asignación a uno u otro reino resultaba forzada.

En 1866, el zoólogo alemán Ernst Haeckel propone la creación de un tercer reino, Protista, para incluir a todos aquellos organismos “inferiores” que no satisfacían los requerimientos para ser incorporados a ninguno de los otros dos reinos. Este concepto, desatendido por la gran mayoría de los investigadores de la época, originalmente abarcaba no sólo a las algas y los protozoos sino también a las bacterias. Posteriormente, Copeland (1938, 1956) propone ubicar a los microorganismos sin núcleo (bacterias y algas azules) en un reino aparte al que llama Monera, y unos años más tarde Whittaker (1969), apoyándose en sus propias observaciones ecológicas y en los trabajos de Stanier y van Niel (1962) sobre la diferenciación entre organismos eucariotas y procariotas, crea un sistema de cinco reinos: Monera, Protista, Fungi, Plantae y Animalia.



Posteriormente, el uso de la microscopía electrónica permitió establecer nuevas relaciones filogenéticas entre varios taxones mayores de protistas mediante el reconocimiento de organelas presumiblemente homólogas. Asimismo, las características bioquímicas y fisiológicas de los organismos, a veces vinculadas a las organelas cuya ultraestructura se estaba revelando, también contribuyeron a echar luz sobre las afinidades propuestas. A esta altura de los acontecimientos, sin embargo, varios grupos de protistas ya habían sido incluidos simultáneamente tanto en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ICBN) como en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (IBZN), registrándose la descripción paralela de los mismos taxones con nombres distintos. Durante las décadas de 1970 y 1980 la situación se tornó aún más confusa por la reclasificación de muchos géneros sobre la base de nuevas técnicas. Esto generó cambios en los sistemas de clasificación tradicionales de los eucariotas en general, aunque los protistas fueron los más afectados en virtud del permanente descubrimiento de nuevos taxones en base a estudios filogenéticos moleculares. Estos estudios, actualmente en gran auge, implican el análisis de ciertas secuencias de ADN, principalmente las de los genes que codifican para ARN ribosómico, como es el caso de la subunidad 18S ADNr. Las ventajas que ofrece esta subunidad de ADNr son varias: está presente en todos los eucariotas con muchas copias por genoma, permitiendo así trabajar al nivel de individuo; posee un alto nivel de expresión, lo cual permite encarar investigaciones ecológicas moleculares al nivel del ARN; y comprende un mosaico de secuencias nucleotídicas que alterna entre algunas altamente conservadas y otras muy variables, permitiendo así la reconstrucción filogenética a diferentes niveles taxonómicos (Pawlowski *et al.*, 2012).

Los estudios filogenéticos moleculares han dado origen a un esquema de clasificación jerárquica de los organismos donde se elude el uso de rangos formales superiores (Simpson y Roger, 2002; Adl *et al.*, 2005, 2012), optándose por dividir a todos los organismos eucariotas, incluidos los protistas, en cinco grandes conjuntos o supergrupos:

- (1) AMOEBOZOA, que agrupa a las amebas tradicionales, los mohos mucilaginosos, varias tecamebas y algunos ameboflagelados;
- (2) EXCAVATA, que agrupa a varios grupos de

flagelados heterótrofos, incluidos los Euglenozoa y Heterolobosea;

(3) SAR, que reúne a Stramenopiles (algas pardas, diatomeas, crisofíceas, xantofíceas), Alveolata (ciliados, dinoflagelados, Apicomplexa) y Rhizaria (foraminíferos, radiolarios, cercozoos con filopodios);

(4) OPISTHOKONTA, que agrupa a los metazoos (animales con tejidos diferenciados), los hongos, los coanoflagelados y los Mesomycetozoa; y

(5) ARCHAEPLASTIDA, que agrupa a las Glauco phyta, las algas rojas, las algas verdes y las plantas superiores.

La definición actual de “protistas” los caractériza como organismos eucariotas de organización unicelular, colonial, filamentosa o parenquimática, pero en todos los casos sin tejidos vegetativos diferenciados, salvo para estructuras interviniéntes en la reproducción (Adl *et al.*, 2005). Esta definición no responde a un esquema taxonómico, ya que podemos encontrar organismos con estas características en los cinco conjuntos mencionados anteriormente. En la actualidad, la idea de un reino independiente y exclusivo para los protistas, si bien atractiva, fue descartada por la gran mayoría de los protistólogos. Sin embargo, el término sigue empleándose en forma corriente por resultar práctico e ilustrativo, sobre todo desde el punto de vista pedagógico, y se emplea a menudo para referirse exclusivamente a los eucariotas unicelulares.

La célula típica de un protista posee las organelas propias de una célula eucariota (núcleo, mitocondrias, membrana plasmática, aparato de Golgi, retículo endoplasmático, vacuolas contráctiles, plástidos, lisosomas) más otras organelas o estructuras vinculadas al hecho de ser organismos completos y autónomos (flagelos, cílios, pseudopodios, citostoma, citoprocto, vacuolas alimenticias, manchas oculares/estígmata, estructuras esqueletarias, extrusomas). El núcleo de los protistas contiene ADN asociado a proteínas, formando cromosomas. La reproducción es asexual, pero en la gran mayoría de los grupos estudiados se ha verificado también actividad sexual con procesos mitóticos y meióticos. Los organismos pueden ser de vida libre o simbóticos (mutualistas, comensales o parásitos). Su ciclo de vida a menudo implica la formación de quistes (estadios de reposo o de resistencia) o esporas (estadios de multiplicación y propagación). Pueden ser autótrofos (no trata-



dos en este Capítulo), heterótrofos o mixótrofos, configurando un grupo polifilético sin un ancestro común. Todos los protistas son aerobios, vale decir que usan oxígeno para extraer la energía de las sustancias orgánicas. Si bien hasta épocas recientes se consideraba que existían varias especies secundariamente anaerobias (tras haberse adaptado, en el curso de la evolución, a ambientes pobres en oxígeno), actualmente se cree que la anaerobiosis en estos organismos es una condición sumamente rara, pudiendo incluso no existir en absoluto. Aun en aquellos casos donde el metabolismo anaeróbico resulta evidente y el principal acceptor de electrones es el sulfuro (por ejemplo, en ciertos ciliados bentónicos asociados a simbiontes metanógenos), esta ruta metabólica es considerada alternativa, pudiéndose siempre detectar cierto nivel de oxígeno (Lloyd, 2004).

Si bien la gran mayoría de los protistas son beneficiosos para el hombre, por ejemplo en el tratamiento de aguas residuales o regulando la fertilidad de los suelos mediante el control de las poblaciones bacterianas, otros (no marinos) son altamente perjudiciales por causar graves enfermedades como la malaria, la tripanosomiasis, la leishmaniasis y ciertas meningoencefalitis. Son constituyentes fundamentales del plancton, comunidad que representa la base de la trama trófica marina y contribuye en la regulación del clima mundial fijando CO₂ y liberando oxígeno. La deposición permanente de las estructuras esqueléticas de ciertos protistas (principalmente foraminíferos, radiolarios y diatomeas) sobre el fondo marino es la principal fuente de sedimentos pelágicos del océano profundo; los estudios bioestratigráficos sobre foraminíferos fósiles constituyen una herramienta clave para evaluar la potencialidad de las rocas sedimentarias como fuentes de petróleo y gas y para la elaboración de modelos paleoclimáticos.

En este Capítulo nos abocaremos solamente a los eucariotas unicelulares marinos con alimentación heterotrófica o mixotrófica, vale decir al conjunto de organismos constituido por los “protozoos” propiamente dichos (divididos tradicionalmente en sarcodinos, ciliados, flagelados y esporozoos) y por ciertos taxones de “algas” unicelulares mixotróficas que, además de su condición autotrófica, también pueden actuar como fagotróficas u osmotróficas, como sucede en algunas formas de dinoflagelados, haptofitas, crisofitas y criptofitas. A los fines de una mayor economía de

terminos, de aquí en adelante nos referiremos a estos organismos simplemente como protistas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Los protistas marinos se encuentran ampliamente representados tanto en los ambientes pelágicos como bentónicos. La distribución de las formas de vida libre en la columna de agua varía según los requerimientos de luz, nutrientes, alimentos, temperatura, salinidad, presión, etc., como así también de acuerdo a la abundancia de predadores. Las formas bentónicas también se ven afectadas por prácticamente los mismos factores, más la concentración de oxígeno, el tipo y granulometría del sedimento, y la calidad y cantidad de materia orgánica disponible. Los quistes, e inclusive algunos organismos activos, pueden encontrarse desde la atmósfera hasta los hielos polares.

Los flagelados, los ciliados aloricados, los dinoflagelados, los foraminíferos y las amebas desnudas tienen representantes tanto planctónicos como bentónicos, mientras que los radiolarios y los ciliados loricados parecen ser estrictamente planctónicos. Estos últimos, no obstante, ante condiciones ambientales adversas, o bien para evadir a sus predadores, forman quistes que permanecen en los sedimentos hasta que las condiciones ambientales permiten nuevamente su proliferación en la columna de agua.

Considerando la distribución ubicua de los microorganismos en general (Mitchell y Meisterfeld, 2005), actualmente se ha instalado un debate en torno a la hipótesis de Baas Becking y Beijerinck: *Everything is everywhere, but the environment selects* (“todo está en todas partes, pero el ambiente selecciona”). De Wit y Bouvier (2006) analizan el origen de esta hipótesis y el debate asociado a la misma, con opiniones que aún hoy son contrapuestas. Estos autores destacan la influencia de una traducción probablemente errónea y el cambio del sentido de la frase al omitirse la conjunción *but* o reemplazarla por *and*, enfatizando en que la hipótesis postula, entre líneas, el concepto de nicho (potencial y realizado), teoría que fue propuesta por Hutchinson (1965) tres décadas más tarde. No obstante, y mas allá de la cuestionable veracidad de la hipótesis, a nivel global interesa conocer la distribución biogeográfica de los grupos de protistas, sus interacciones y, sobre todo, los factores y mecanismos que go-



biernan su distribución espacio-temporal (van der Gast, 2013).

El estudio de la distribución y abundancia de los diversos grupos de protistas marinos implica la aplicación de muy variadas técnicas que comprenden desde la colecta y preservación de las muestras hasta el análisis de las especies desde el punto de vista morfológico y molecular (Kemp *et al.*, 1993; Alveal *et al.*, 1995; Gifford y Caron, 2000; Alder y Morales, 2009). Desafortunadamente, una técnica de preservación o de observación que sirve para un determinado grupo no siempre es adecuada para los demás. El desafío actual es poder combinar el gran caudal de conocimientos derivados de la morfología, con las técnicas moleculares de uso corriente hoy día. La información recabada hasta el presente considerando ambos aspectos, revela las siguientes tendencias:

a) Existen taxones morfológicamente similares que son genéticamente diferentes (especies crípticas).

b) Existen taxones morfológicamente diferentes pero genéticamente similares.

c) Existen taxones similares desde el punto de vista tanto morfológico como molecular.

d) Existen taxones que, aparentemente, sólo pueden diferenciarse desde el punto de vista molecular. Este sería el caso de muchas especies de flagelados y amebas, dado su pequeño tamaño y sus escasos rasgos morfológicos sobresalientes.

En este marco, y en cuanto al estado del conocimiento, hoy se evidencia la existencia de taxones que:

a) Sólo se han diferenciado desde el punto de vista molecular, sin profundizarse en la correspondencia con la morfología.

b) Sólo se han diferenciado morfológicamente pero aún no han sido analizados desde el punto de vista molecular.

c) Han sido analizados desde el punto de vista tanto morfológico como molecular.

Los estudios taxonómicos sobre protistas del Mar Argentino se restringen prácticamente a los grupos que cuentan con un sistema esquelético o estructuras de protección. Más aún, en general estos estudios se basaron solamente en tales estructuras de protección, sin enfatizar en los rasgos citológicos, y fueron realizados mayormente a partir de muestras colectadas por buques cuya navegación fue propiciada con fines logísticos y no científicos.

Al respecto, merecen destacarse las investigaciones en foraminíferos y dinoflagelados desarrolladas, respectivamente, por los reconocidos especialistas argentinos Esteban Boltovskoy y Enrique Balech, quienes publicaron más de un centenar de artículos sobre cada uno de estos grupos, y las revisiones taxonómicas sobre ciliados aloricados y loricados, radiolarios y feodarios realizadas por Petz (1999), Alder (1999), Boltovskoy (1999) y Kling y Boltovskoy (1999), respectivamente. Gran parte de estos conocimientos, contribuyeron a delinear esquemas biogeográficos para el Mar Argentino y adyacencias, contemplando la relación entre la distribución de las especies y las características oceanográficas dominantes, tales como circulación de corrientes, masas de agua, procesos frontales y límites asociados. Los rasgos biogeográficos emergentes no parecen indicar que “todo está en todas partes”. Sin embargo, factores y procesos que influyen directamente en la distribución espacio-temporal de los protozoos, tales como la disponibilidad y la calidad de la materia orgánica y los nutrientes, el bacteriplancton, y la estacionalidad y condiciones de estratificación asociadas, entre otros, han sido escasamente explorados en el Mar Argentino.

Otros aportes importantes son los estudios sobre mareas rojas causadas principalmente por especies de dinoflagelados tóxicos (e.g., Carreto *et al.*, 1986, 2010; Gómez *et al.*, 2011; Sastre *et al.*, 2013), o sobre la comunidad de protozoos planctónicos de aguas sudpatagónicas durante el invierno (Santoferrara *et al.*, 2011), en el que se diferencian los flagelados y dinoflagelados según su modo de nutrición, y se registran las abundancias de *Myrionecta rubra* (ver más adelante), ciliado reconocido por causar mareas rojas y contribuir significativamente a los valores locales de clorofila. También se destacan localmente las investigaciones en las que se han aplicado técnicas citológicas de identificación de ciliados planctónicos (e.g., Pettigroso, 2003; Barría de Cao *et al.*, 2003; Kogan, 2005) y los muy escasos estudios que han combinado técnicas moleculares y morfológicas (e.g., Santoferrara *et al.*, 2013). Lo fundamental para tener en cuenta es que ambas herramientas, morfología y ADN, son hoy esenciales para el conocimiento biogeográfico y ecológico de las comunidades microbianas marinas, cuyo campo de investigación es amplio y casi inexplorado, al menos en el Mar Argentino y adyacencias.



SISTEMÁTICA

A continuación se señalan las principales características morfológicas y estructurales de cada uno de los super-grupos o clados de eucariotas derivados de la filogenética molecular, según Adl *et al.* (2012):

AMOEBOZOA: Locomoción ameboidal mediante pseudopodios no eruptivos de forma variable (lobopodios); sub-pseudopodios comunes en algunos grupos; células desnudas o tecadas; crestas mitocondriales tubulares, a menudo ramificadas, secundariamente ausentes en algunas formas; generalmente con un único núcleo, raramente binucleados, a veces multinucleados; presencia frecuente de quistes morfológicamente variables; algunas formas con inclusiones celulares (parasomas y tricocistos) de valor diagnóstico; estadios flagelados, cuando presentes, usualmente con un único flagelo.

EXCAVATA: Típicamente con surco de alimentación por suspensión (citostoma) del tipo “excavado” (*i.e.*, homólogo al de *Jakoba libera*), ausente quizás secundariamente en muchos taxones; surco alimenticio utilizado para capturar e ingerir pequeñas partículas a partir de una corriente alimenticia generada por un flagelo dirigido posteriormente.

SAR: El nombre de este super-grupo deriva de la fusión de Stramenopiles (células móviles típicamente biflageladas, con un flagelo anterior y otro posterior; crestas mitocondriales tubulares; cinetosoma típicamente con cuatro raíces microtubulares), Alveolata (con alvéolos corticales, a veces secundariamente ausentes; con fosa ciliar o microporo; crestas mitocondriales tubulares o con forma de ampolla) y Rhizaria (con pseudopodios delgados [filopodios] que pueden ser simples, ramificados, anastomosados o soportados por microtúbulos [axopodios]).

OPISTHOKONTA: Un único flagelo de posición posterior, sin mastigonemas, presente en al menos una etapa del ciclo de vida, o secundariamente ausente; con un par de cinetosomas o centriolos, a veces modificados; estadios unicelulares con crestas mitocondriales aplanadas. Incluye, entre otros organismos, a los hongos y los metazoos.

ARCHAEPLASTIDA: Plástido fotosintético con clorofila *a* derivado de una endosimbiosis primaria ancestral con una cianobacteria; plástido secundariamente ausente o reducido en algunas formas; generalmente con paredes celulares de

celulosa; crestas mitocondriales aplanadas; con almidón como producto de almacenamiento. Incluye, entre otros organismos, a las algas superiores y a las plantas vasculares.

Incertae sedis EUKARYOTA: Grupos de ubicación taxonómica incierta. Entre otros protistas unicelulares marinos, actualmente se incluyen aquí a las Cryptophyceae y Haptophyta.

Estos super-grupos se dividen en categorías de nivel decreciente que no mantienen un nombre de rango taxonómico tradicional tal como phylum, clase, orden, etc. sino simplemente en niveles de inclusión decreciente (primer rango, segundo rango, etc.) destinados a facilitar el eventual reordenamiento de los grupos.

Siguiendo este esquema, en la Tabla 1 se señalan los grupos de protistas con representantes en ambientes marinos y estuariales, destacándose los géneros más representativos de cada caso.

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA

Los protistas comprenden a todos los organismos unicelulares eucariotas más algunas formas cenocíticas (células multinucleadas como resultado de sucesivas divisiones nucleares sin formación de tabiques celulares) y otras que desarrollan colonias, cenobios, filamentos, o incluso talos de varios metros de longitud, como es el caso de ciertas algas pardas. Entre los protistas marinos con nutrición heterotrófica o mixotrófica, que son los que ahora nos ocupan, el tamaño oscila desde 1.4 μm para *Minorisa minuta* (Rhizaria; del Campo *et al.*, 2013) hasta unos 20 cm, como es el caso del foraminífero bentónico *Syringammina fragilissima*. La mayoría de estos organismos tienen motilidad propia, desplazándose mediante pseudopodios, cílios o flagelos cuyo número, tamaño y disposición son rasgos de gran importancia taxonómica. Para una mejor comprensión y visualización de estas y otras estructuras comunes en los protozoos, así como de las diferentes especies que se mencionan en el texto, se recomienda visitar el sitio de la Encyclopedia of Life (<http://eol.org/>).

Los pseudopodios son protrusiones o proyecciones temporarias del citoplasma y la membrana celular que se utilizan tanto para la alimentación fagotrófica como para la locomoción. Para la primera de estas funciones, el organismo utiliza uno o más pseudopodios primero para capturar a su presa por adhesión y luego para ingerirla formando una vacuola alimenticia a su alrededor. Para



Tabla 1. Esquema de clasificación de protistas basado en Adl et al (2012) en el que se incluyen exclusivamente los grupos con habitat marino o estuarial (según el sitio WoRMS –World Register of Marine Species: www.marinespecies.org) y con alimentación fagotrófica (protozoos) o mixrotrófica (según Burkholder et al., 2008), destacándose los géneros más representativos de cada caso.

		<i>Euamoeba</i>	<i>Hartmannella</i>	<i>Saccamoeba</i>				
		<i>Leptonyxida</i>	<i>Flabellula</i>	<i>Parafabellula</i>	<i>Rhizamoeba</i>			
	Tubulinea		<i>Arcellina</i>	<i>Arcella</i>	<i>Microtrichlamys</i>			
		<i>Arcellinida</i>	<i>Diffugia</i>	<i>Centropyxis</i>	<i>Diffugia</i>	<i>Hyalosphenia</i>		
			<i>Phinganelina</i>	<i>Cryptodiffugia</i>	<i>Phryganella</i>	<i>Wailesella</i>		
			<i>Nolandellida</i>					
			<i>Pellitida</i>	<i>Pellita</i>				
			<i>Trichosphaerium</i>					
AMOEBOZOA		<i>Flabellinina</i>	<i>Dactylopodida</i>	<i>Koratmeyella</i>	<i>Neoparamoeba</i>	<i>Paramoeba</i>	<i>Pseudoparamoeba</i>	<i>Vexillifera</i>
				<i>Incertae sedis</i>	<i>Dactylopodida</i>		<i>Dactylosphaerium</i>	
Discosea		<i>Himatistmenida</i>	<i>Vannellida</i>	<i>Clydonella</i>	<i>Platamoeba</i>	<i>Vannella</i>		
		<i>Stygamoebida</i>	<i>Cochliopodium</i>	<i>Panamoeba</i>				
			<i>Dermanoetida</i>	<i>Mayorella</i>				
		<i>Longamoebida</i>	<i>Thecamoeba</i>	<i>Thecamoeba</i>				
		<i>Archamoebae</i>	<i>Centranoebida</i>	<i>Acanthamoeba</i>	<i>Protacanthamoeba</i>			
		<i>Mastigamoebida</i>	<i>Mastigamoeba</i>					
		<i>Schizoplasmodiida</i>	<i>Incertae sedis</i>	<i>Schizoplasmodiida</i>	<i>Phalaristrium</i>			
		<i>Amoebozoa</i>	<i>Stereomyxa</i>					
		<i>Metamondada</i>	<i>Fornicata</i>	<i>Diplomonadida</i>	<i>Hexamitinae</i>	<i>Hexamita</i>	<i>Saitourucleus</i>	<i>Tetramonas</i>
			<i>Jakoba</i>	<i>Histonidae</i>	<i>Histonia</i>			
			<i>Heterolobosea</i>	<i>Tetramita</i>	<i>Stephanopogon</i>	<i>Tetramitus</i>	<i>Vahlkampfia</i>	
					<i>Heteronematina</i>		<i>Dinema</i>	<i>Entosiphon</i>
							<i>Petalomonas</i>	<i>Plagiotia</i>
					<i>Euglenida</i>		<i>Eutreptiales</i>	<i>Eutreptia</i>
						<i>Euglenophyceae</i>		<i>Entepitella</i>
							<i>Phacaceae</i>	<i>Lepocinclis</i>
						<i>Euglenaceae</i>	<i>Phacus</i>	
							<i>Ciliatidae</i>	<i>Ciliophora</i>
						<i>Aphagea</i>		<i>Cryptotilophia</i>
						<i>Diplonema</i>	<i>Rhynchopaus</i>	
						<i>Symbiontida</i>	<i>Postgardi</i>	
						<i>Euglenozoa</i>		<i>Rhynchobodo</i>
						<i>Diplonema</i>		<i>Cryptobia</i>
						<i>Kinetoplastida</i>	<i>Metakinetoplastina</i>	<i>Typanoplasma</i>
							<i>Eubondonida</i>	<i>Bodo</i>
							<i>Trypanosomatida</i>	<i>Herpetomonas</i>
								<i>Typanosoma</i>
EXCAVATA	Discoba	<i>Discicristata</i>				<i>Incertae sedis</i>	<i>Kinetoplastida</i>	<i>Hemistasia</i>



Tabla 1. (cont.)

	Stramenopiles	Pelagophyceae	Pelagomonadales	<i>Aureococcus</i>
	Raphidophyceae	Chattonellia, Heterosigma		
	Diatomea	Bacillariophytina	Bacillariophyceae	<i>Pseudo-nitzschia</i>
	Chromerida	<i>Chromera</i>		
	Ciliophorida	<i>Colpoda</i>		
	Perkinsidae	<i>Perkinsus</i>		
	Oxryctis			
	Syndiniidae	<i>Amoeboophya, Syndinium</i>		
	Noctilucales	<i>Noctiluca</i>		
Dinoflagellata		Gymnodiniphyceae	<i>Gymnodinium</i>	<i>Karenia, Karenidinium</i>
	Dinophyceae	Kareninaceae		<i>Alexandrium, Ceratium, Gonyaulax, Heterocapsa, Lingulodinium, Ostreopsis, Pfiesteria, Scripsiella</i>
		Peridiniphytidae	Gonyaulacales	
		Dinophysiales	<i>Dinophysis</i>	
		Prorocentrales	<i>Prorocentrum</i>	
		Karyorhizitae	<i>Keitophytes, Loxodes, Trachelocerca</i>	
		Heterotrichae	<i>Blepharisma, Cladostomum, Foliculina, Szentor</i>	
			Euplotia	<i>Aspidicea, Discocerophagus, Euplotes</i>
			Oligotrichia	<i>Laboea, Strombidium, Strombidium</i>
			Choreotrichia	<i>Codonella, Favella, Strombidiopsis, Strombidium, Tintinnopsis y demás tintínidos</i>
			Hypotrichia	<i>Halteria, Oxytricha, Styloynchia, Urostyla</i>
		Amorphorea	<i>Caenomorpha, Metopus</i>	
		Litostomata	<i>Ditinium, Dillepitus, Lacrymaria, Legnephya, Mesodinium</i>	
			Haptoria	
			Colpodida	<i>Colpoda</i>
				<i>Frontonia, Paramecium, Stokesia</i>
				<i>Cyclidium, Philarterides, Pleuronema</i>
				<i>Hymenostomatia</i>
				<i>Tetrahymena</i>
				<i>Apostomatia</i>
				<i>Foettingeria, Gymnodinioides, Halophysa</i>
				<i>Carchesium, Epistylis, Vorticella, Zoothamnium</i>
				<i>Anoplophyra</i>
				<i>Nassophorea</i>
				<i>Micrathorax, Nassula</i>
				<i>Cryptophora</i>
				<i>Brookymella, Chilodonella</i>
				<i>Chilostichona, Vasichona</i>
				<i>Chonotrichia</i>
				<i>Rhynchodia</i>
				<i>Suctorria</i>
				<i>Actineta, Discophyra, Epifeta, Tokophrya</i>
				<i>Prostomatea</i>
				<i>Colens, Cryptocaryon, Holophrya, Prorodon</i>
				<i>Plagiopyliida</i>
				<i>Plagiopyla, Sonderia, Trinymena</i>
				<i>Discomorphella, Ecauxella</i>
				<i>Incertae sedis</i>
				<i>Colponema</i>
				<i>Alveolata</i>



Protistas Marinos

Tabla 1. (cont.)



Tabla 1. (cont.)

OPISTHOKONTIA	Holozoa	Filasterea	<i>Ministeria</i>	
		Ichthyospora	<i>Rhinosporidiaeae</i>	<i>Dermocystidium</i>
			Ichthyophonae	<i>Sphaeroforma</i>
		<i>Coralliochytrium</i>		
		Choanomonadida	<i>Craspedida</i>	<i>Monosiga, Salpingoeca, Stetexamonas</i>
ARCHAEAPLASTIDA	Incertae sedis EUKARYOTA		<i>Acanthoecida</i>	<i>Bicosta, Stephanoea</i>
		Nucleocyta	<i>Chlorophytida</i>	
			<i>Chlorodendrophycaceae</i>	<i>Scherffelia, Tetraselmis</i>
		Apusomonadidae	<i>Amastigomonas</i>	
		Cryptophyceae	<i>Kathablepharidae</i>	<i>Kathablepharis, Leucocryptos</i>
		Haptophyta	<i>Prymnesiophycaceae</i>	<i>Prymnesiales</i>
				<i>Chrysochromulina, Prymnesium</i>
			<i>Acanthocystidae</i>	<i>Acanthocystis, Choanocystis</i>
		Centrohelida	<i>Heterophyidae</i>	<i>Heterophys</i>
			<i>Collodictyonidae</i>	<i>Colladicyan</i>



desplazarse, los sarcodinos (aunque también algunos flagelados y esporozoos) generan pseudopodios según un procedimiento ordenado que les proporciona persistencia en la dirección a fin de asegurar su dispersión (Bosgraaf y van Haastert, 2009). Se distinguen cuatro tipos diferentes de pseudopodios, a saber:

1) Lobopodios: anchos y con extremos redondeados, similares a los dedos de una mano, con flujo citoplasmático en su interior (e.g., *Amoeba*); cuando son más delgados y achatados reciben el nombre de lamelipodios.

2) Filopodios: de forma fina y alargada, a modo de filamentos hialinos, a veces ramificados pero nunca anastomosados (e.g., *Globigerina*).

3) Reticulopodios o rizopodios: similares a los filopodios pero siempre ramificados y anastomosados para formar una red que resulta de gran utilidad para la captura de presas (e.g., *Allogromia*). Cuando contienen gránulos reciben el nombre de gránulorreticulopodios.

4) Axopodios: de forma recta y delgada, semi-permanentes, constituidos por un eje central de microtúbulos rodeados de citoplasma, utilizados principalmente para la captura de alimento. (e.g., *Acanthocystis*).

El flagelo es un apéndice largo y delgado, con forma de látigo, presente en la mayoría de los protistas del super-grupo Excavata, que se proyecta a partir de la célula y es utilizado para la locomoción y como organela sensorial. En general se encuentra en número de 1 a 10, pudiendo variar su tamaño, su textura (lisa, como en los flagelos acronemáticos, o con mastigonemas, como en los flagelos barbulados o pleuronemáticos) y su disposición en la célula (apical, subapical, lateral, posterior, o una combinación de algunas de éstas). Las cilias son estructural y funcionalmente iguales a los flagelos pero se diferencian de éstos por su menor tamaño (5-10 μm vs. 50-200 μm , en promedio), su mayor número y su patrón de movimiento: si bien algunos flagelos pueden moverse según una onda tridimensional o con un batido similar al de un remo, lo más frecuente es que lo hagan siguiendo una onda bidimensional asimétrica; estas ondas planas hacen que la célula gire sobre su eje longitudinal y se desplace helicoidalmente en dirección opuesta a la propagación de la onda. Las cilias, por su parte, funcionan como remos flexibles, con un batido bidimensional que involucra un movimiento de ida en estado flexible y un movimiento de retorno en estado algo más rígido.

Puesto que las cilias generalmente se presentan agrupadas en bandas o cubriendo casi toda la superficie celular, su movimiento debe estar coordinado para actuar en conjunto. Esta coordinación sigue un ritmo “metacrónico” en el que las cilias se mueven secuencialmente (no sincrónicamente) en un plano diagonal al eje longitudinal de la célula, generando una onda progresiva dirigida hacia atrás que la hace desplazarse hacia delante y rotar.

En algunos grupos, las cilias han dado lugar a organelas ciliares compuestas tales como membranelas y cirros. Las membranelas son filas de cilias muy próximas entre sí que forman estructuras laminares, a menudo de forma triangular, ubicadas cerca de una región de la superficie celular especializada en la ingestión de alimento: el citostoma. Las membranelas se disponen alrededor de esta estructura en grupos más o menos compactos formando lo que se conoce como zona adoral de membranelas (ZAM). La función de las membranelas es justamente retener partículas de alimento y dirigirlas al citostoma. Los cirros son gruesos penachos de cilias fusionadas entre sí que el organismo utiliza para nadar y también a modo de patas para “caminar” sobre superficies. Generalmente se encuentran agrupados en hileras de tres a nueve cirros distribuidos en la superficie ventral, frontoventral, marginal y caudal.

Otra estructura morfológica peculiar, presente en el grupo de los llamados coanoflagelados (Opisthokonta, Holozoa, Choanomonada), es un collar o corona formado por microvellosidades (delgadas proyecciones digitiformes de la membrana plasmática) que se encuentra rodeando a un único flagelo que el organismo utiliza para moverse y alimentarse. El batido del flagelo hace fluir el agua a través de las microvellosidades del collar, donde quedan retenidas las partículas alimenticias.

La mayoría de los protistas unicelulares posee un sistema esqueletario que contribuye a mantener la forma del organismo. Este sistema puede ser interno o externo respecto de la membrana celular, y puede presentar una enorme variedad de formas, estructuras asociadas y materiales constituyentes que son de gran utilidad para fines sistemáticos. A continuación se señalan los sistemas esqueletarios más frecuentes, sus distintas acepciones según el grupo al que se refieren, y ciertas estructuras relacionadas que también son de importancia taxonómica (ver Preisig *et al.*, 1994):

Película: En Euglenozoa, recibe esta denomina-



ción la placa o el conjunto de placas localizado por debajo de la membrana plasmática. En Dinoflagellata, se refiere a la pared de los quistes temporarios que se desarrollan luego del descarte de la teca (ver más adelante). En Ciliophora y otros protistas, se llama película a la cubierta exterior de la célula, que abarca la membrana plasmática y la capa citoplasmática subyacente.

Teca: Estructura similar a una pared, presente con diferentes estructuras en distintos grupos. En Dinoflagellata, la teca está compuesta por varias placas, cada una dentro de una vesícula o alvéolo (ver más adelante), por debajo de la membrana plasmática. En Chlorodendrophyceae, recibe este nombre la membrana extracelular que rodea al organismo, compuesta por escamas orgánicas fusionadas entre sí. El coanoflagelado Salpingoeca (Choanomonada, Craspedida) posee una teca membranosa compuesta por polisacáridos, que puede extenderse anteriormente alrededor del collar y posteriormente en un pedúnculo por el que el organismo se fija a un sustrato. Por último, ciertos Amebozoa que poseen una conchilla orgánica o mineralizada suelen ser llamados amebas tecadas o tecamebas.

Alvéolos: Son vesículas o sacos aplizados que se encuentran por debajo de la membrana plasmática en la mayor parte de los Ciliophora y Dinoflagellata.

Lórica o lórica: Es una estructura que rodea con cierta holgura a la célula de los ciliados Choretichia (tintínidos) y algunos Choanomonada y Euglenaceae, con una abertura en el extremo anterior y a veces también en el extremo posterior. La composición de la lórica puede ser proteínica, quitinosa, calcárea o silícea, o puede estar constituida por la aglomeración de partículas exógenas (granos de arena, frústulos de diatomeas, cocolitos) adheridas por una sustancia cementante secretada por la propia célula.

Conchilla: Es una cubierta protectora inorgánica u orgánica, relativamente gruesa, con una o más aberturas, secretada por el organismo o construida por la aglomeración de partículas exógenas.

Testa: En general, la testa se define como una cubierta ajustada, relativamente delgada y dura, que rodea casi por completo a la célula, presentando una única abertura principal. Se distingue así de la conchilla, de paredes más gruesas y a menudo con varios poros y aberturas, y de la lórica, que rodea a la célula de manera más holgada.

Placa: Estructura delgada de forma altamen-

te variable, depositada sobre la superficie de la célula. Las placas generalmente son inorgánicas (calcáreas o silíceas), pero en los dinoflagelados son orgánicas. Son secretadas dentro de vesículas citoplasmáticas (alvéolos) y luego depositadas por exocitosis. Para algunos autores no hay diferencia entre placas y escamas, pero en general se coincide en que estas últimas son estructuras más gruesas y con un diseño más elaborado.

Esqueleto: Estructura inerte y resistente usada para protección o soporte. Se denomina exoesqueleto cuando se encuentra completamente fuera del citoplasma (aunque a veces adherido a la célula por estructuras citoplasmáticas), y endoesqueleto cuando está rodeado total o parcialmente por citoplasma, como es el caso de los radiolarios.

Espícula: Estructura con forma de varilla, aguja, huso o estrella, a veces curvada u ornamentada, generalmente silícea o calcárea, con puntas romas o aguzadas. Si bien este término suele emplearse para referirse a las extensiones del esqueleto de los radiolarios, se prefiere utilizarlo solamente para elementos sueltos, no soldados a una estructura principal.

Espina: Estructura orgánica, calcárea o silícea con forma de varilla o de extremos aguzados, a veces ornamentada, fusionada a una escama, una conchilla o, más específicamente, al esqueleto de radiolarios y foraminíferos, donde las espinas sirven como sitio de fijación para los reticulopodios.

Pedúnculo o pedicelo: Estructura alargada que ciertos organismos utilizan para fijarse a un sustrato. En algunos ciliados (e.g., Peritrichia, Suctoria), los pedúnculos se forman a partir del cuerpo del organismo o por secreción de materiales inertes. En los coanoflagelados, el pedúnculo es una extensión de la teca que rodea a la célula.

En la mayoría de los protozoos el citoplasma se halla diferenciado en un endoplasma interior que contiene a las organelas, y un ectoplasma exterior de menor densidad. El número de núcleos puede ser uno, dos o múltiple. En el caso particular de los ciliados, se observa un dimorfismo nuclear con uno o, raramente, más macronúcleos poligenómicos que controlan la mayor parte de las funciones metabólicas de la célula, y uno o más micronúcleos diploides vinculados a la actividad sexual.

Cilias y flagelos comparten la misma estructura interna (axonema) consistente en nueve pares de microtúbulos fusionados (dobletes) que rodean a un par central de microtúbulos no fusionados,



todo rodeado por membrana plasmática y una delgada capa de citoplasma. Cada doblete de microtúbulos comprende una subfibra A completa (con 13 protofilamentos) acoplada por tres de sus protofilamentos a una subfibra B incompleta (con sólo 10 protofilamentos). En el punto de unión con la célula, el axonema se conecta al cuerpo basal (llamado también cinetosoma o blefaroplasto), estructura cilíndrica similar a un centrólo y constituida por nueve tripletes de microtúbulos, cada uno con una subfibra A completa fusionada a una subfibra B incompleta, la cual, a su vez, se halla fusionada a una subfibra C incompleta. Las subfibras A y B del cuerpo basal se continúan con las subfibras A y B del axonema, mientras que la subfibra C termina en la región de transición entre ambas estructuras. Por su parte, el par central de microtúbulos no fusionados del axonema también termina en la misma región de transición, antes de llegar al cuerpo basal. En los ciliados, los cuerpos basales de cada cilia están conectados entre sí mediante fibras y microtúbulos, organizándose en filas (cinetias) que, en conjunto, constituyen la infraciatura del organismo.

Varios grupos de protistas cuentan también con extrusomas o cuerpos que descargan su contenido fuera de la célula. Entre los ejemplos más conocidos de extrusomas se pueden mencionar a los toxicistas, propios de ciertos predadores activos, que disparan unidireccionalmente un filamento con la capacidad de paralizar o matar a las presas; los tricocistas, que emiten un filamento con punta en forma de flecha para la defensa y la sujeción del alimento; y mucocistas, que descargan una masa mucosa de función protectora y locomotora.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Todos los protistas unicelulares presentan reproducción asexual, y muchos, si no todos, también registran actividad sexual (singamia) de algún tipo en alguna etapa de su ciclo de vida. Las formas más frecuentes de reproducción asexual son la fisión binaria, la fisión múltiple, la plasmotomía y la gemación.

Durante la fisión binaria la célula progenitora simplemente se divide en dos mitades por un plano que puede ser transversal como en la mayoría de los Ciliophora (fisión homotetogénica), longitudinal como en Euglenozoa (fisión simetrogénica), oblicuo como en varios Dinoflagellata, o irre-

gular como en Amoeba. La fisión homotetogénica implica en primer lugar la desaparición del citostoma y luego la división mitótica de los micronúcleos y la división amitótica del macronúcleo; seguidamente aparecen dos nuevos citostomas y a continuación tiene lugar la citocinesis, que da como resultado una célula hija anterior que recibe la vacuola contráctil anterior y la citofaringe de la célula progenitora, y una célula hija posterior que hereda la vacuola contráctil posterior y genera su propia citofaringe; más tarde, cada célula hija forma la vacuola contráctil faltante. En la fisión simetrogénica, el núcleo se divide por mitosis y la citocinesis progresiona desde el extremo anterior al posterior, mientras que los cuerpos basales y los cloroplastos experimentan su propia división; los flagelos de la célula progenitora permanecen en una de las células hijas, mientras que la otra célula hija genera flagelos nuevos. El proceso de fisión binaria se completa en unas dos horas, y puede ocurrir hasta cuatro veces por día.

En la fisión múltiple, típicamente primero se divide varias veces el núcleo de la célula por mitosis y luego se divide el citoplasma, dando lugar a múltiples células hijas uninucleadas, tal como ocurre en varias formas de Amoebozoa. Cuando la célula progenitora es originalmente multinucleada y se divide simplemente por citocinesis (sin cariocinesis) produciendo múltiples células hijas también multinucleadas, el proceso se denomina plasmotomía. Otra forma frecuente de reproducción asexual en protistas es la gemación, en la que los nuevos individuos se desarrollan a modo de brotes o yemas en la superficie de la célula progenitora, para luego liberarse y vivir independientemente. La gemación puede ser considerada como un tipo de fisión binaria o múltiple en donde las células hijas son notoriamente más pequeñas que la célula progenitora.

El proceso de singamia, aunque muy diversificado en las distintas formas de protozoos, consiste siempre en la fusión de material nuclear proveniente de dos individuos diferentes. Los individuos cuyos núcleos experimentan esta fusión se denominan gametas, y pueden ser idénticos entre sí (condición denominada isogamia), iguales o distintos respecto de los individuos comunes de la especie, o estar bien diferenciados entre sí en cuanto a tamaño, forma y estructura (anisogamia). En este último caso, por lo general una gameta es más pequeña, más activa y más pobre en sustancias de reserva (microgameta), mientras que la



otra es más grande, menos activa o prácticamente inmóvil, y más rica en sustancias de reserva (macrogameta); en vista de la evidente similitud con las gametas de metazoos, en estas condiciones se suele referir a las microgametas como masculinas, y a las macrogametas como femeninas. Las dos gametas pueden experimentar una fusión total y transformarse en un único individuo (cigota), o los cuerpos de las dos gametas pueden permanecer independientes y sólo intercambiar entre sí parte del material nuclear; a esta última situación se la suele llamar conjugación. El proceso de singamia puede ocurrir luego de un periodo de crecimiento celular y antes de un periodo de reproducción (como en el caso de *Noctiluca*), o exactamente al revés, vale decir luego de un periodo de proliferación y antes de la etapa de crecimiento celular (como en el caso de foraminíferos y radiolarios). Es por este motivo que no se considera a la singamia como directamente relacionada a la reproducción sino más bien como un método de rejuvenecimiento celular: se ha observado que en poblaciones de protozoos en las que no hay singamia, los individuos tienden a perder vigor y terminan pereciendo, mientras que el efecto de la singamia produce en ellos un incremento del metabolismo, el crecimiento y la reproducción. Como regla general, sin embargo, para que el resultado de la singamia provea estos beneficios, los dos conjugantes deben pertenecer a cepas distintas, sin una relación cercana de parentesco.

La conjugación, propia de Ciliophora, es una unión temporaria de dos individuos de tipos complementarios destinada a rejuvenecer el contenido nuclear. Durante este proceso ocurre primero una fusión parcial de las células y, en cada una de ellas, los micronúcleos se dividen por meiosis dando cuatro nuevos micronúcleos haploides (pronúcleos), tres de los cuales degeneran. El cuarto micronúcleo se divide ahora por mitosis dando dos nuevos micronúcleos haploides, uno “pasivo” y otro “activo”. Posteriormente tiene lugar el intercambio de micronúcleos activos entre las dos células y la separación de los conjugantes. A continuación, en cada una de las células se fusionan los micronúcleos haploides (el pasivo de la propia célula y el activo del otro ex-conjugante) para dar lugar a un micronúcleo diploide (sincarión) que seguidamente experimenta tres divisiones mitóticas sucesivas para producir ocho micronúcleos. El macronúcleo original se fragmenta y desaparece como tal, mientras que cuatro de los

micronúcleos recién formados se transforman en macronúcleos. De esta manera, la célula queda con cuatro macronúcleos y cuatro micronúcleos. Por último, hay dos citocinesis seguidas que dan lugar a cuatro células hijas, cada una heredando un macronúcleo y un micronúcleo.

Existe una enorme variedad de ciclos de vida en los protistas. Los más sencillos involucran solamente fisiones binarias periódicas, mientras que los más complejos incluyen fases asexuales y sexuales, enquistamiento y desenquistamiento y, como ocurre en muchos parásitos, una alternancia de hospedadores. A menudo, las distintas fases de un mismo taxón son completamente diferentes entre sí en cuanto a su morfología. Algunos protistas pueden presentar estados latentes (quistes de resistencia) destinados a preservar al organismo ante condiciones adversas como pueden ser una baja disponibilidad de alimento o una temperatura extrema.

ECOLOGÍA

La ecología de los protistas implica el conocimiento no sólo de las interacciones de estos organismos con otros grupos y con el ambiente físico-químico sino también el estudio de sus fuentes de energía, su dinámica en la cadena trófica marina, su rol en la regeneración de nutrientes y en la fertilidad de los ecosistemas, y sus estrategias adaptativas de supervivencia.

Una definición que contribuye a ilustrar el modo de alimentación de los protozoos es considerarlos como los consumidores más pequeños del planeta, alimentándose principalmente de bacterias, materia orgánica, pequeñas algas y otros protozoos. El comportamiento alimenticio de los protozoos está regulado por mecanismos internos (e.g., ultraestructuras alimenticias, capacidades quimiorreceptoras, estado fisiológico, hábitos alimenticios; Fenchel y Blackburn, 1999; Wootton *et al.*, 2007), características y disponibilidad de las presas (e.g., abundancia, tamaño, motilidad, composición bioquímica, estado fisiológico, etc.) y factores ambientales (temperatura, intensidad de luz, radiación UV, concentración de nutrientes, turbulencia, material en suspensión y presencia de compuestos tóxicos; Montagnes *et al.*, 2008).

La gran mayoría de los protozoos son heterótrofos y holozoicos, lo cual implica la ingestión por fagocitosis de otros organismos y permite clasificarlos de acuerdo a las siguientes modalidades



de captura de presas: por filtración (e.g., ciliados y flagelados que producen corrientes alimenticias), por difusión (e.g., organismos con axopodios contra los cuales colisionan las presas), y por interceptación activa (e.g., ciliados, flagelados, amebas, dinoflagelados). Otros protozoos presentan alimentación osmotrófica, vale decir la incorporación de micro y macromoléculas del medio a través de la membrana citoplasmática, fenómeno conocido como pinocitocis. Los protozoos parásitos, al igual que los de vida libre, pueden ingerir el alimento de manera fagotrófica u osmotrófica, ya sea viviendo en la luz de los órganos huecos de sus hospedadores (formas cenozoicas) o en los espacios intercelulares de sus tejidos (histozoicas). La mayoría de los parásitos forma quistes con una pared celular resistente que les permite sobrevivir durante largos períodos fuera de su hospedador.

Varios protistas son mixotróficos, lo cual representa una combinación de estrategias autotróficas y heterotróficas para optimizar el aprovechamiento de los recursos disponibles, pudiendo así proliferar tanto en ambientes eutróficos (ricos en nutrientes) como oligotróficos (pobres en nutrientes). Los protistas mixotróficos se clasifican según tres tipos fisiológicos: El Tipo I (mixotróficos ideales) incluye a los protozoos que emplean la alimentación fototrófica y la fagotrófica con similar eficiencia; el Tipo II se refiere fundamentalmente a las algas fototróficas con capacidad de fagocitar; y el Tipo III engloba básicamente a los protozoos con capacidad de fotosíntesis (Stoecker, 1998; Hammer y Pitchford, 2005). La alimentación mixotrófica representa notables ventajas fisiológicas y ecológicas para los organismos, principalmente cuando las condiciones de luz, nutrientes o alimento se tornan limitantes en el ambiente (Moore, 2013). La presencia de protistas mixotróficos en el ambiente marino impacta tanto sobre la cantidad y calidad de las presas y los nutrientes disponibles como sobre el grado de competencia con aquellos organismos que son estrictamente heterotróficos (incluidos algunos metazoos) o autótrofos.

Entre los organismos mixotróficos se destacan los flagelados y la gran mayoría de los dinoflagelados, que fueron clasificados originalmente como autótrofos o heterotróficos según la presencia o ausencia de clorofila y plástidos (Stoecker, 1998, 1999; McManus *et al.*, 2005; Hansen, 2011). Los ciliados, por su parte, frecuentemente retienen los cloroplastos de las algas consumidas. Por ejem-

pto, *Tontonia* y *Strombidium* ingieren presas algales y secuestran sus cloroplastos, los que no se reproducen pero permanecen funcionales por horas o días, fijando carbono que luego es metabolizado por el ciliado (Stoecker *et al.*, 1991). *Laboea strobila* es un ciliado mixotrófico obligado, dado que requiere de luz y alimento para su crecimiento (McManus y Fuhrman, 1986). El ciliado *Myrionecta rubra* secuestra los cloroplastos de su presa (e.g., la criptofícea *Geminigera cryophila*) y acumula sus núcleos por aprox. 30 días. Tanto los núcleos como los cloroplastos se dividen activamente dentro del ciliado (Johnson *et al.*, 2006). Este ciliado, al igual que varias especies mixotróficas de dinoflagelados, generan incrementos explosivos en su abundancia, fenómenos conocidos como mareas rojas (Stoecker *et al.*, 1991; Jeong *et al.*, 2010), que pueden o no ser tóxicos. Tales eventos se conocen también como Floraciones Algales Nocivas (FAN), dado que, históricamente, se consideró que los organismos unicelulares que los producían eran estrictamente fotótrofos. Hoy está comprobado que la gran mayoría de las especies que causan las FAN son mixotróficas, e incluyen a dinoflagelados, haptófitas (e.g., *Phaeocystis*), diatomeas (e.g., *Pseudo-nitzschia*) (Burkholder *et al.*, 2008) y rafidófitas (e.g., *Heterosigma akashiwo*), así como a algunas perlagomonadas que causan "mareas pardas" (e.g., *Aureococcus anophagefferens*).

Los protistas, además, presentan diferentes tipos de asociaciones simbóticas con el fin de protegerse, nutrirse o dispersarse. Estas asociaciones, tales como el mutualismo, comensalismo y parásitismo, no siempre presentan límites claros, ya que pueden evolucionar en distintas direcciones a través del tiempo. Los protistas simbóticos pueden ser ecto o episimbiontes de vegetales, hongos, otros protistas, invertebrados y vertebrados que brinden el nicho y hábitat apropiados. Cuando los hospedadores son eucariotas mayores, los protozoos endosimbiontes pueden invadir todo el organismo, pero los nichos más frecuentados son el celoma, el tubo digestivo y órganos asociados, y el sistema circulatorio.

Prácticamente todos los grupos de protozoos presentan formas asociadas simbóticamente con moluscos y crustáceos. Por otro lado, en ambientes oceánicos pelágicos se han detectado ciliados loricados (*Codonella*), radiolarios (*Dictyocoryne*) y dinoflagelados (*Amphisolenia*, *Citharistes*, *Dinophysis*, *Histioneis*, *Ornithocercus*) que exhiben



una relación simbiótica con las cianobacterias *Synechococcus* y *Prochlorococcus*, siendo estas últimas prácticamente del mismo linaje e implicando, en consecuencia, que un mismo simbionte es capaz de asociarse con una gran variedad de organismos hospedadores (Foster *et al.*, 2006).

Otros casos de simbiosis ocurren en los fondos marinos (Sauvadet *et al.*, 2010). Las chimeneas hidrotermales, ricas en sulfuros, son el hábitat propicio para la proliferación de una asociación entre bacterias quimioautótrofas ectosimbióticas y el ciliado colonial sésil *Zoothamnium niveum* (Cavanaugh *et al.*, 2006; Rinke *et al.*, 2006). No obstante, recientemente se descubrió que la misma asociación prolifera sobre huesos de ballenas depositados a sólo 5 m de profundidad, hecho que revela el carácter cosmopolita de esta simbiosis (Kawato *et al.*, 2010). También se han registrado especies de flagelados con bacterias simbóticas (Atkins *et al.*, 2002; Kouris *et al.*, 2007). Un ejemplo de mutualismo endosimbionte está representado por el dinoflagelado *Symbiodinium* (ex-zooxantela), que prolifera en elevadas densidades dentro de corales, foraminíferos sorítidos, esponjas y almejas (Fay, 2010).

Existen múltiples casos reportados de protozoos marinos parásitos que pueden causar la muerte masiva de sus hospedadores. Algunos ejemplos de esto son el género *Perkinsus* (Alveolata, Protalveolata, Perkinsidae), asociado a la ostra *Cassostrea virginica* (Bushek y Allen, 1996; Joseph *et al.*, 2010; Saldarriaga *et al.*, 2003; Soudant *et al.*, 2013), ciertos ciliados Scuticociliatia y Peritrichia que se alimentan de los tejidos epiteliales de peces y crustáceos (Lynn y Strüder-Kypke, 2005), y los escuticociliados *Mesaphryphrys chesapeakensis* y *Anophryoides haemophila*, que son endoparásitos del cangrejo azul *Callinectes sapidus* y de la langosta americana *Homarus americanus*, respectivamente (Messick y Small, 1996). Los dinoflagelados *Chytriodinium affine*, *C. roseum* y *Dissodinium pseudolunula* son ectoparásitos de huevos de especies de copépodos ampliamente distribuidas en ambientes neríticos (Gómez *et al.*, 2009; Gómez y Artigas, 2013).

El pequeño tamaño de los protozoos y su alta relación superficie/volumen les confiere ventajas competitivas respecto de otros organismos de mayor tamaño, presentando además altas tasas de recambio y abundancias muy elevadas (Nisbet, 1984; Porter *et al.*, 1985). El consumo que ejercen sobre bacterias, algas pequeñas y materia orgánica,

implica la generación de productos de excreción y, en consecuencia, el aporte permanente de nutrientes (principalmente amonio) y micronutrientes (e.g., Fe) en niveles mucho más elevados que aquellos derivados del pastoreo del zooplancton (Caron, 1991; Caron y Goldman, 1988; Goldman *et al.*, 1985). Su rol como regeneradores de nutrientes y como vehículos de transferencia entre los niveles inferiores y superiores de la trama trófica es particularmente destacado en ambientes oceánicos oligotróficos (Chase y Price, 1997).

Por otra parte, los protozoos representan el ítem alimenticio preferencial del zooplancton, dentro del cual se incluyen a los copépodos y otros crustáceos cuyo sistema de filtración no les permite retener la fracción más pequeña del plancton (nanoplancton) aunque sí consumen a los protozoos microplanctónicos. También son importantes en la dieta de las larvas de peces (Figueiredo *et al.*, 2005). De este modo, los protozoos actúan como nexo trófico entre los organismos procariotas y el zooplancton, permitiendo la transferencia de la biomasa bacteriana dentro de la trama trófica. También son importantes en la trama alimentaria de los sedimentos marinos, facilitando la descomposición de la materia orgánica y como nexo trófico hacia los niveles superiores (Fenchel, 1987); sin embargo, la información disponible sobre los procesos vinculados con las tasas de consumo, el crecimiento y las interacciones tróficas de los protozoos bentónicos es aún muy escasa en comparación con la de ambientes pelágicos (Fenchel, 1987; Caron, 1997). Los procesos más importantes tienen lugar en la interfase agua-sedimentos y en los *biofilms* (comunidades de bacterias, protozoos y otros microorganismos que crecen en una matriz orgánica polimérica autoproducida). La abundancia de bacterias y protozoos en un biofilm puede ser superior a la de la columna de agua adyacente. Estas comunidades son de crucial importancia, tanto en la regeneración de nutrientes como para la gran mayoría de los organismos sésiles que producen propágulos planctónicos (larvas de invertebrados y esporas de macroalgas) que finalmente se adhieren y colonizan el sustrato (Qian *et al.*, 2007). En estos casos, el proceso de asentamiento de los propágulos determinará la distribución de los adultos.

En general, y dada su gran heterogeneidad funcional y filogenética, el estudio taxonómico y ecológico de los protozoos ha sido históricamente más fragmentario que el del fitoplancton y los



metazoos. Tal como ha ocurrido para las Archaea, las bacterias y los virus, el conocimiento ecológico de los protozoos marinos se incrementó notablemente en las décadas de 1960 y 1970 debido, en primer lugar, al desarrollo del microscopio de fluorescencia y, posteriormente, a la aplicación de técnicas moleculares (Caron *et al.*, 2004) y al uso de equipos de medición más sofisticados y precisos. El avance tecnológico permitió incrementar los conocimientos ligados a las condiciones tróficas de los ecosistemas y a la calidad y concentración de la materia orgánica disuelta y particulada. Surgieron de este modo los conceptos de “producción nueva” y “producción regenerada” (Dugdale y Goering, 1967), se evidenció el rol fundamental del acople entre bacterias y protozoos dentro de la ecología de los sistemas pelágicos y bentónicos, y se modificó el concepto tradicional de la cadena trófica lineal y simple (basada en productores, herbívoros y peces) para darle a las bacterias y los protozoos un protagonismo clave en los procesos conocidos como trama trófica microbiana (Pomeroy, 1974) y loop microbiano (Azam *et al.*, 1983).

Dentro de los ecosistemas marinos, sin embargo, corresponde establecer una diferenciación entre estos dos conceptos: el término “loop microbiano” se refiere al sistema quasi cerrado constituido por materia orgánica disuelta (MOD, derivada principalmente del fitoplancton), bacterias y protozoos (zooflagelados, ciliados) bacterívoros. Estos últimos consumen a las bacterias y, a su vez, liberan MOD que sirve de sustrato a los primeros. Al loop microbiano se lo considera como un “sumidero” de carbono, más que como una fuente complementaria de carbono orgánico para los metazoos, implicando en consecuencia una baja transferencia hacia los niveles superiores. El término “trama trófica microbiana”, por otro lado, se emplea para designar a un sistema más abierto que incluye, además, a las pequeñas algas picoplanctónicas (0,2-2 μm) y nanoplanctónicas (2-20 μm). Mientras que para algunos autores la trama trófica microbiana también se comportaría como un sumidero de carbono biogénico, en donde la mayor parte de la producción autotrófica procesada por microorganismos sería oxidada (respirada) dentro del loop microbiano, otros investigadores sugieren, en cambio, que actuaría a modo de enlace con los consumidores de niveles superiores, exportando carbono y energía metabólica hacia los metazoos (ver Legendre y Le Fèvre, 1995). No obstante este controvertido

y aún instalado debate, queda claro que el loop microbiano y la trama trófica microbiana son dos procesos estrechamente relacionados que condicionan los flujos de materia y energía en distintas escalas del ambiente marino.

En relación al flujo de carbono biogénico, en este punto conviene establecer una diferenciación entre tres términos ecológicos a menudo usados indistintamente, como es el caso de la exportación de materia orgánica, el secuestro de carbono y la bomba biológica de CO_2 . La exportación se refiere al flujo de material biogénico desde las capas superficiales del mar hacia aguas profundas (proceso durante el cual gran parte del carbono es respirado y finalmente reciclado hacia la atmósfera), mientras que el secuestro implica la remoción de CO_2 a partir de la atmósfera y de la superficie oceánica durante períodos de tiempo lo suficientemente prolongados como para regular el clima del planeta. Algunos procesos involucrados en el secuestro de carbono son, por ejemplo, el hundimiento o el transporte hacia aguas profundas de carbono orgánico disuelto (COD) y particulado (COP), seguido de su incorporación a los sedimentos, la fijación del carbono al material calcáreo, y la unión del carbono a cierto tipo “refractario” (biológicamente inutilizable) de materia orgánica disuelta. A los fines de un balance biogeoquímico global, lo que importa no es el carbono exportado sino sólo el efectivamente secuestrado. Por último, se conoce como bomba biológica de CO_2 al proceso por el cual el fitoplancton incorpora carbono inorgánico por fotosíntesis y lo transforma en moléculas orgánicas, parte de las cuales eventualmente caen libremente (son exportadas) hacia aguas profundas en forma de “nieve marina” (partes o cuerpos completos de organismos muertos, pellets fecales y agregados de materia orgánica particulada) o son transportadas por organismos que migran verticalmente. El carbono usado para fotosíntesis en la capa eufótica es repuesto por la difusión de CO_2 atmosférico hacia el mar; este proceso opera de manera tal que siempre existe un gradiente de mayores concentraciones de CO_2 hacia aguas profundas, a pesar de la mezcla causada por turbulencias o difusión.

IMPORTANCIA ECONÓMICA

La importancia económica de los protistas depende de la corriente económica que se aplique para valorar sus funciones y roles. A conti-



nuación se presenta una breve síntesis del tema considerando los principios de la Economía Ecológica (Røpke, 2004, 2005; Spash, 1999) y las recomendaciones de los Ecosistemas del Milenio (<http://millenniumassessment.org/es/index.html>) sobre los bienes y servicios ecosistémicos. De este modo, considerando las múltiples aristas vinculadas con los protistas, su valoración puede efectuarse independientemente de su valor como elemento de mercado. En este contexto, es oportuno destacar que los aspectos ecológicos tratados en la Sección precedente y los que aquí se incluyen, reflejan las “dos caras de la misma moneda”.

Servicios esenciales al nivel de ecosistemas:

Fotosíntesis – Un gran número de protozoos, al ser mixotróficos, puede desempeñarse como organismos productores conforme a las condiciones ambientales imperantes.

Ciclo de nutrientes – En este proceso, los protozoos intervienen en la regeneración de amonio y urea, tanto en la columna de agua como en los sedimentos de fondo, devolviendo al ambiente, en forma casi inmediata, las especies químicas necesarias para la continuidad de la vida marina en general y de los productores primarios en particular.

Dinámica del carbono – En ambientes oceánicos, los protozoos representan el enlace energético entre las bacterias y los niveles superiores de la trama trófica.

Servicios de aprovisionamiento de bienes:

- Sirven de alimento a organismos pelágicos y bentónicos, incluidos algunos de importancia comercial (krill, moluscos, etc.) cuyas poblaciones se sostienen gran parte del año a expensas de protozoos, pequeñas algas, bacterias y materia orgánica.

- Son formadores de depósitos de petróleo y gas y, en el caso particular de los foraminíferos fósiles, también son indicadores de rocas petrolíferas. Los esqueletos calcáreos de los foraminíferos conforman, además, el principal componente de las rocas calizas.

- Son materia prima para la generación de biocombustibles. Si bien la producción de biocombustibles se vincula principalmente con microalgas, los protistas mixotróficos están comenzando a ser investigados en este contexto, combinando el crecimiento autotrófico con el uso de nutrientes orgánicos (Kröger y Müller-Langer, 2011).

Servicios de regulación de la biota:

- Regulan la densidad y la biomasa bacteriana manteniendo el equilibrio ecológico, y transfieren la producción o biomasa bacteriana a través de la trama trófica microbiana. En este sentido, es destacable también el impacto positivo que ejercen las interacciones bacterias-protozoos en los procesos de degradación de hidrocarburos u otros agentes contaminantes. El consumo activo de los protozoos sobre las bacterias las mantiene en crecimiento activo, incrementándose así también las tasas de biodegradación. Asimismo, el pastoreo que ejercen algunos dinoflagelados y ciliados microplanctónicos sobre especies de dinoflagelados tóxicos, regula el impacto adverso de las mareas rojas.

- Regulación del clima: Dentro de los dominios planctónico y bentónico del mar, los protozoos son regeneradores de nutrientes y representan el nexo entre la materia orgánica disuelta y las bacterias con los organismos mayores. En las capas superficiales del mar, los protozoos mixotróficos contribuyen con la fotosíntesis, proceso que, junto con el reciclado de carbono y nutrientes, son fundamentales en la regulación biológica del clima.

Existen otros servicios culturales o valores re-creativos que contribuyen al bienestar humano y también están vinculados a los protistas, aunque de una manera más indirecta e intangible. Tal es lo que sucede con los arrecifes de coral, que proveen beneficios económicos directos (turismo y recreación) y, asimismo, brindan protección a las costas ante las tormentas y son sostén de pesquerías y de una enorme biodiversidad asociada. Sin embargo, la salud y subsistencia de los corales dependen de sus relaciones simbóticas con los dinoflagelados mixotróficos del género *Symbiodinium* (Jeong *et al.*, 2012) (ver Ecología). Se ha comprobado que los corales que no se encuentran asociados a estos dinoflagelados depositan mucho menos carbonato de calcio y no construyen barreras.

Distintos grupos de protistas incluyen especies que son importantes bioindicadoras de:

a) La edad de los estratos geológicos (estratigrafía), condiciones paleoclimáticas y paleogeográficas (fósiles de foraminíferos, radiolarios, tintínidos calpionélidos)

b) Procesos oceanográficos (circulación de corrientes oceánicas, masas de agua, formación y



recorrido de eddies, surgencia y hundimiento de masas de agua), influencia de las mareas y resuspensión de sedimentos/células/quistes. Estos procesos son detectados principalmente mediante el análisis de las especies provistas de estructuras de protección (ciliados loricados, dinoflagelados, foraminíferos, radiolarios).

c) Calidad del agua y grado de polución de sistemas acuáticos naturales, vinculado con la presencia/ausencia de ciertas especies de grupos “frágiles”, tales como ciliados desnudos, flagelados y amebas.

Beneficios económicos directos:

a) Industria farmacéutica. Retomando el ejemplo de *Symbiodinium* (ver más arriba), las especies de este género asociado a corales representan una fuente de compuestos de interés farmacéutico.

b) Biotecnología: La capacidad de adaptación a las fluctuaciones ambientales extremas (pH, salinidad, temperatura, presión) brinda a los microorganismos en general, la habilidad para producir nuevas moléculas y metabolitos primarios y secundarios que no se registran en los microorganismos terrestres. Estas moléculas tienen actividades funcionales beneficiosas para la salud humana, tales como antioxidantes, antiinflamatorias y antibióticas. No obstante, la genómica de los protistas es compleja, dado que responde a la complejidad de su diversidad filogenética y de sus ciclos de vida, y al amplio rango de tamaños de sus genomas (8 Mb-1400 Gb). Esta complejidad explica el hecho de que se haya obtenido un bajo número de genomas (25, hasta la actualidad) aunque todos con potencial aplicación en el área de la salud humana (Querellou *et al.*, 2010).

c) Los siguientes aspectos de importancia económica que están actualmente en desarrollo:

-Pinturas antiincrustantes: Derivan del estudio de la composición genética de los organismos que conforman el biofilm. Contribuyen a prevenir riesgos en salud vinculados con la industria alimentaria, daños en tuberías y embarcaciones.

- Acuicultura: Se basa en el aprovechamiento de los ciliados como potencial fuente de alimento de estadios larvales de peces y otros organismos.

- Control biológico: Considera al uso de pro-

tozoos (ciliados y dinoflagelados) para declinar, mediante el consumo, a las poblaciones de protistas que causan mareas rojas tóxicas. Por otra parte, cabe destacar que los dinoflagelados productores de marea roja que escapan a la predación, sucumben ante el parasitismo causado por otros dinoflagelados (Chambouvet *et al.*, 2008).

Perjuicios económicos directos:

- Floraciones Algales Nocivas (FAN). Los súbitos incrementos numéricos de algunas especies de dinoflagelados mixótrofos pueden afectar la disponibilidad y/o captación de oxígeno, provocando eventos de mortalidad en peces y otros organismos. Varias especies generan sustancias altamente tóxicas (e.g., veneno paralizante, diarreico y neurotóxico de los mariscos, etc.). Los moluscos, crustáceos y otros organismos bentónicos que se alimentan de estas especies, concentran las toxinas en sus tejidos, convirtiéndolos en alimentos altamente tóxicos, que pueden provocar enfermedades severas e incluso la muerte del hombre y de la fauna marina dependiente.

- Pérdida de biomasa de microalgas generadoras de biocombustibles por el incremento de ciliados, amebas y flagelados, y del consumo asociado. Esto implica perdidas económicas considerables en tan sólo días de desarrollo de los protozoos en la biomasa algal (Day *et al.*, 2012).

- Parasitismo: Tal como se señalara en la sección anterior, existen múltiples casos de protozoos marinos parásitos que generan reducciones en poblaciones de importancia comercial. Si bien se sabe que en los ambientes marinos el parasitismo de los protozoos representa un proceso de alto impacto sobre la estructura de varias poblaciones, este fenómeno es aún bastante relegado en la mayoría de los estudios vinculados con la trama trófica y en los modelos predictivos asociados (pesquerías, ciclos biogeoquímicos, bombeo biológico, etc.). En España, recientemente se creó el primer biobanco marino del mundo de parásitos y biomoléculas asociadas. Su objetivo es mitigar el impacto de los parásitos presentes en productos de pesca europeos y de importación, mejorando la seguridad alimentaria y fortaleciendo la competitividad de los productos.



BIBLIOGRAFÍA

- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup Ø., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W. y Taylor M.F.J.R. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52(5):399-451.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukes J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A.D., Mozley-Standridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C.L., Smirnov A. y Spiegel F.W. 2012. The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59(5):429-493.
- Alder V.A. 1999. *Tintinninea*. En: Boltovskoy D (ed) *South Atlantic zooplankton*, Backhuys Publishers, Leiden 321-384.
- Alder V.A. y Morales C. 2009. Manual de métodos para el estudio de los sistemas planctónicos marinos. Editorial Eudeba, Buenos Aires, Argentina pp 267.
- Alveal K., Ferrario M.E., Oliveria E.C. y Sar E. 1995. Manual de métodos ficológicos. Universidad de Concepción, Chile. pp 863.
- Atkins M.S., Hanna M.A., Kupetsky E.A., Saito M.A., Taylor C.D. y Wirsén C.O. 2002. Tolerance of flagellated protists to high sulfide and metal concentrations potentially encountered at deep-sea hydrothermal vents *Marine ecology Progress Series* 226:63-75.
- Azam F., Fenchel T. y Field J.G. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10:257-263.
- Barría de Cao, M.S., Pettigrosso R., Parodi E. y Freije R. 2003. Abundance and species composition of planktonic Ciliophora from the wastewater discharge zone in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Iheringia. Série Zoología* 93(3):229-236.
- Boltovskoy D. 1999. Radiolaria Polycystina. En: Boltovskoy D (ed) *South Atlantic zooplankton*, Backhuys Publishers, Leiden, 149-212.
- Bosgraaf L. y Van Haastert P.J.M. 2009. The ordered extension of pseudopodia by amoeboid cells in the absence of external cues. *PLoS ONE* 4(4): e5253. doi:10.1371/journal.pone.0005253.
- Burkholder J.M., Glibert P.M. y Skelton H.M., 2008. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae* 8:77-93.
- Bushek D. y Allen S.K. Jr. 1996. Host-parasite interactions among broadly distributed populations of the eastern oyster *Crassostrea virginica* and the protozoan *Perkinsus marinus* *Marine Ecology Progress Series* 139:127-141.
- Caron D.A. 1997. Protistan community structure. En: Hurst C.J., Knudsen G.R., McInerney M.J., Stetzenbach L.D. y M.V. Walter (eds.). *Manual of Environmental Microbiology*, Section IV, ASM Press, Washington, D.C., 284-294.
- Caron D.A. 1991. Evolving roles of protozoa in aquatic nutrient cycles. En: Reid P. C., Turley C.M., Burkhill P.H. (eds). *Protozoa and their role in Marine Processes*. 25. Heidelberg: Springer-Verlag 387-416.
- Caron D.A. y Goldman J.C. 1988. Dynamics of protistan carbon and nutrient cycling. *Journal of Protozoology* 35:247-249.
- Caron D.A., Countway P.D. y Brown M.V. 2004. The Growing Contributions of Molecular Biology and Immunology to Protistan Ecology: Molecular Signatures as Ecological Tools. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 5:38-48.
- Carreto J.I., Montoya N.E., Carignan M.O. 2010. Florecimientos de algas nocivas. *Floraciones. Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino* <http://www.fcnym.unlp.edu.ar/catedras/invertebrados/floraciones.pdf>
- Carreto J.I., Benavides H.R., Negri R.M. y Glorioso P.D. 1986. Toxic red-tide in the Argentine Sea. Phytoplankton distribution and survival of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in a frontal area. *Journal of Plankton Research* 8 (1):15-28.
- Cavanaugh C.M., McKiness Z. P., Newton I. L. G. y Stewart, F.J. 2006. Marine chemosynthetic symbioses. En Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K.H., Stackebrandt E. (eds.). *The Prokaryotes: an evolving electronic resource for the microbiological community*. Springer-Verlag, New York, 475-507.
- Chambouvet A., Morin P., Marie D y Guillou L. 2008. Control of Toxic Marine Dinoflagellate Blooms by Serial Parasitic Killers. *Science* 322 (5905):1254-1257.
- Chase Z. y Price N.B. 1997. Metabolic consequences of iron deficiency in heterotrophic marine protozoa. *Limnology and Oceanography* 42 (8):1673-1684.
- Copeland H.F. 1938. The kingdoms of organisms. *The Quarterly Review of Biology* 13(4):383-420.
- Copeland H.F. 1956. The classification of lower organisms. Pacific Books, Palo Alto, California, EEUU 302 pp.
- Day J.G., Thomas N.J., Achilles-Day U.E. y Leakey R.J. 2012. Early detection of protozoan grazers in algal biofuel cultures. *Bioresource Technology* 114:715-9.
- de Wit R. y Bouvier T. 2006. Everything is everywhere, but the environment selects; what did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environmental Microbiology* 8(4):755 758.
- del Campo J., Not F., Forn I., Sieracki M.E. y Massana R. 2013. Taming the smallest predators of the oceans. *The ISME Journal* 7:351-358.



- Dugdale R.C. y Goering J.J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity". *Limnology and Oceanography* 12(2): 196-206.
- Fay S.A. 2010. The Ecology and Evolution of Soritid Foraminifera with *Symbiodinium* Dinoflagellates. UC Berkeley: Integrative Biology. <http://www.escholarship.org/uc/item/0fm8d6pn>.
- Fenchel T. 1987. Ecology of Protozoa. The biology of free-living phagotrophic protists. Berlin; Heidelberg. Springer-Verlag. pp 197.
- Fenchel T. y Blackburn N. 1999. Motile chemosensory behaviour of phagotrophic protists: mechanisms for and efficiency in congregating at food patches. *Protist* 150:325-336.
- Figueiredo G.M., Nash R.D.M. y Montagnes D.J.S. 2005. The role of the generally unrecognised micro-prey source as food for larval fish in the Irish Sea. *Marine Biology* 148:394-404.
- Foster R.A., Collier, J.L. y Carpenter E.J. 2006. Reverse transcription PCR amplification of cyanobacterial symbiont 16s rRNA sequences from single non-photosynthetic eukaryotic marine planktonic host cells. *Journal of Phycology* 42:243-250.
- Gifford D.J. y Caron D.A. 2000. Sampling, preservation, enumeration and biomass of protozooplankton. Chapter 5 In: ICES Zooplankton Methodology Manual, Harris, R.P., H.-R. Skjoldal, J. Lenz, P.H. Wiebe and M.E. Huntley (eds.). Academic Press, London, 193-221.
- Goldman J.C., Caron D.A., Andersen O.K. y Dennett M.R. 1985. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: I. Nitrogen dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 24:231-242.
- Gómez F. y Artigas L.F. 2013. The formation of the twin resting cysts in the dinoflagellate *Dissodinium pseudolunula*, a parasite of copepod eggs. *Journal of Plankton Research* 35 (5):1167-1171.
- Gómez F., Moreira D. y López-García P. 2009. Life cycle and molecular phylogeny of the dinoflagellates *Chrytriodinium* and *Dissodinium*, ectoparasites of copepod eggs. *European Journal of Protistology* 45 (4):260-270.
- Gómez M.I., Piola A., Kattner G. y Alder V.A. 2011. Biomass of autotrophic dinoflagellates under weak vertical stratification and contrasting chlorophyll levels in subantarctic shelf waters *Journal of Plankton Research* 33 (8):1304-1310.
- Hammer A.C. y Pitchford J.W. 2005. The role of mixotrophy in plankton bloom dynamics, and the consequences for productivity *ICES Journal of Marine Sciences* 62 (5):833-840
- Hansen P.J. 2011. The Role of Photosynthesis and Food Uptake for the Growth of Marine Mixotrophic Dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 58:203-214.
- Hutchinson G.E. 1965. The Ecological Theater and the Evolutionary Play. New Haven, Connecticut, Yale University Press.
- Jeong H.J., Yoo Y., Kang N.S., Lim A.S., Seong K.A., Lee S.Y., Lee M.J., Lee K.H., Kim H.S., Shin W., Nam S.W., Yih W. y Lee K. 2012. Heterotrophic feeding as a newly identified survival strategy of the dinoflagellate *Symbodinium*. *Proceedings of the National Academia Sciences (USA)* 109(31):12604-9.
- Jeong H.J., Yoo Y.D., Kang N.S., Rho J.R., Seong K.A., Park J.W., Nam G.S. y Yih W.H. 2010 Ecology of *Gymnodinium aureolum*. I. Feeding in western Korean waters. *Aquatic Microbial Ecology* 59:239-255.
- Johnson M.D., Tengs T., Oldach D. y Stoecker D.K. 2006. Sequestration, performance, and functional control of cryptophyte plastids in the ciliate *Myrionecta rubra* (Ciliophora). *Journal of Phycology* 42:1235-1246.
- Joseph S.J., Fernández-Robledo J.A., Gardner MJ., El-Sayed NM., Kuo C.H., Schott E., Wang H., Kissinger J.C. y Vasta G.R.. 2010. The alveolate *Perkinsus marinus*: biological insights from EST gene discovery. *BMC Genomics* 11(1):228.
- Kawato M., Uematsu K., Kaya T., Pradillon F., Fujiwara Y. 2010. First report of the chemosymbiotic ciliate *Zoothamnium niveum* from a whale fall in Japanese waters. *Cahiers de Biologie Marine* 51(4):413-421.
- Kemp P.F., Cole J.J., Sherr B.F. y Sherr E.B. 1993. *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*, CRC Press, USA, pp 800.
- Kling S. y Boltovskoy D. 1999. En: Boltovskoy D (ed) *South Atlantic zooplankton*, Backhuys Publishers, Leiden 213-264.
- Kogan M. 2005. Estudio de la composición específica, abundancia y distribución espacial del microzoopláncton (protozoos y micrometazoos) en el estuario del Río de La Plata (Argentina-Uruguay). Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Argentina, pp 174 http://www.oceandocs.org/bitstream/1834/2598/1/Kogan_2005.pdf.
- Kouris A., Juniper K., Frébourg, G. y Gaill, F. 2007. Protozoan-bacterial symbiosis in a deep-sea hydrothermal vent folliculinid ciliate (*Folliculinopsis* sp.) from the Juan de Fuca Ridge. *Marine Ecology* 28:63-71.
- Kröger M. y Müller-Langer F. 2011. Impact of heterotrophic and mixotrophic growth of microalgae on the production of future biofuels. *Biofuels* 2 (2):145-151.
- Legendre L. y Le Fevre J. 1995. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in the oceans. *Aquatic Microbial Ecology* 9:69-77.
- Lloyd D. 2004. 'Anaerobic protists': some misconceptions and confusions. *Microbiology* (150)5:1115-1116.
- Lynn D.H. y Strüder-Kypke M. 2005. Scuticociliate endosymbionts of echinoids (Phylum Echinodermata): phylogenetic relationships among species in the genera *Entodiscus*, *Plagiopyliella*, *Thyrophylax*, and *Entorhpidium* (Phylum Ciliophora). *Journal of Parasitology* 91(5):1190-1199.
- McManus, G.B. y Fuhrman J.A. 1986. Photosynthetic pigments in the Ciliate *Laboea* strobila from Long Island Sound, USA. *Journal of Plankton Research* 8(2):317-327.



- McManus G.B., Zhang H., Lin S., Katz L. y Pirog K.A. 2005. In the land of the blind, one-eye is king: ecology of the mixotrophic ciliates *Strombidium oculatum* and *Strombidium stylifer*. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52:7S-27S.
- Messick G.A. y Small E.B. 1996. Mesanophrys cheapeakensis n. sp., a Histophagous Ciliate in the Blue Crab, *Callinectes sapidus*, and Associated Histopathology, *Invertebrate Biology* 115 (1): 1-12.
- Mitchell E.A.D. y Meisterfeld R. 2005. Taxonomic confusion blurs the debate on cosmopolitanism versus local endemism of free-living protists. *Protist* 156:263-267.
- Montagnes D.J.S., Barbosa A.B., Boenigk J., Davidson K., Jürgens K., Macek M., Parry J., Roberts E.C., Šimek K. 2008. Selective feeding behaviour of free-living protists: avenues for continued study. *Aquatic Microbial Ecology* 53:83-98.
- Moore L.R. 2013. More mixotrophy in the marine microbial mix. *PNAS* 2013 110 (21) 8323-832.
- Nisbet B. 1984. Nutrition and feeding strategies in Protozoa. Croom Helm, London. pp 280.
- Pawlowski J., Audic S., Adl S., Bass D., Belbahri L., Berney C., Bowser S.S., Cepicka I., Decelle J., Dunthorn M., Fiore-Donno A.M., Gile G.H., Holzmann M., Jahn R., Jirků M., Keeling P.J., Kostka M., Kudryavtsev A., Lara E., Lukeš J., Mann D.G., Mitchell E.A.D., Nitsche F., Romerol M., Saunders G.W., Simpson A.G.B., Smirnov A.V., Spouge J.L., Stern R.F., Stoeck T., Zimmerman J., Schindel D. y de Vargas C. 2012. CBOL Protist Working Group: Barcoding Eukaryotic Richness beyond the Animal, Plant, and Fungal Kingdoms. *PLoS Biol* 10(11): e1001419. doi:10.1371/journal.pbio.1001419.
- Pettigroso R. E. 2003. Planktonic ciliates Choretrichida and Strombidiida from the inner zone of Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Iheringia. Série Zoologia* 93 (2):117-126.
- Petz W. 1999. Ciliophora. En: South Atlantic Zooplankton. D. Boltovskoy, ed. Backhuys Publishers, Leiden, 265-319.
- Pomeroy LR. 1974. The ocean food web, a changing paradigm. *BioScience* 24:499-504.
- Porter K. G., Sherr E.B., Sherr B.F., Pace M. y Sanders R. W. 1985. Protozoa in Planktonic Food Webs., *The Journal of Protozoology* 32:409-415.
- Preisig H.R., Anderson O.R., Corliss J.O., Moestrup Ø., Powell M.J., Roberson R.W. y Wetherbee R. 1994. Terminology and nomenclature of protist cell surface structures. *Protoplasma* 181:1-28.
- Qian P.Y., Lau S.C.K., Dahms H.U., Dobretsov S. y Harder T. 2007. Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling and aquaculture. *Marine Biotechnology* 9:399-410.
- Querellou J., Børresen T., Boyen C., Dobson A., Höfle M., Ianora A., Jaspars M., Kijjoa A., Olafsen R. y Wijffels. R. 2010. Marine Biotechnology: A New Vision and Strategy for Europe. *Marine Board-ESF Position Paper*
15. European Science Foundation, pp 91.
- Rinke C., Schmitz-Esser S., Stoecker K., Nussbaumer A.D., Molnár D.A., Vanura K., Wagner M., Horn M., Ott J.A., y Bright M. 2006. *Candidatus Thiobios zoothamnicoli*, an Ectosymbiotic Bacterium Covering the Giant Marine Ciliate *Zoothamnium niveum*. *Applied Environmental Microbiology* 2014-2021.
- Røpke I. 2004. The early history of modern ecological economics. *Ecological Economics* 50(3-4): 293-314.
- Røpke I. 2005. Trends in the development of ecological economics from the late 1980s to the early 2000s. *Eco-logical Economics* 55(2):262-290.
- Saldarriaga J.F., McEwan M.L., Fast N.M., Taylor F.J.R. y Keeling P.K. 2003. Multiple protein phylogenies show that *Oxyrrhis marina* and *Perkinsus marinus* are early branches of the dinoflagellate lineage. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 53(1):355-65.
- Santoferrara L.F., Gómez M.I. y Alder V.A. 2011. Bathymetric, latitudinal and vertical distribution of protozooplankton in a cold-temperate shelf (southern Patagonian waters) during winter. *Journal of Plankton Research* 33 (3):457-468.
- Santoferrara L.F., G.B. McManus, y Alder V.A. 2013. Utility of genetic markers and morphology for species discrimination within the order Tintinnida (Ciliophora, Spirotrichea). *Protist* 164(1):24-36.
- Sastre A.V., Santinelli N.H., Willers V., Solís M.E., Díaz Ovejero S., Pérez L.B., Pérez A.A., Fajardo M.A., Gracia Villalobos L. y Marino G.R. 2013. Floraciones de *Alexandrium tamarense* y TPM en el Golfo San Jorge. En Proceeding of: XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica, Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 48.
- Sauvadet A.L., Gobet A. y Guillou L. 2010. Comparative analysis between protist communities from the deep-sea pelagic ecosystem and specific deep hydrothermal habitats. *Environmental Microbiology* 12:2946-2964.
- Simpson A.G.B. y Roger A.J. 2002. Eukaryotic evolution: Getting to the root of the problem. *Current Biology* 12(20): R691-R693.
- Soudant P., Chub F.L. y Volety A. 2013. Host-parasite interactions: Marine bivalve molluscs and protozoan parasites, *Perkinsus* species *Journal of Invertebrate Pathology* 114 (2): 196-216.
- Spash C.L. 1999. The development of environmental thinking in economics. *Environmental Values* 8(4):413-435.
- Stanier R.Y. y van Niel C.B. 1962. The concept of a bacterium. *Archiv für Mikrobiologie* 42(1):17-35.
- Stoecker D.K. 1998. Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications. *European Journal of Protistology* 34:281-290.
- Stoecker D.K. 1999. Mixotrophy among dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 46, 397-401.
- Stoecker D.K., Putt M., Davis L.H. y Michaels A.E. 1991. Photosynthesis in *Mesodinium rubrum* – species-speci-



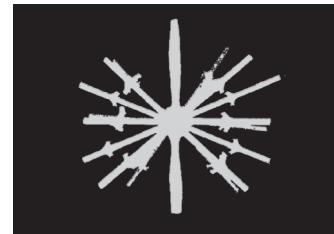
Protistas Marinos

- fic measurements and comparison to community rates. *Marine Ecology Progress Series* 73:245-252.
- van der Gast C.J. 2013. Microbial biogeography and what Baas Becking should have said. *Biogeography. Microbiology Today. Society for General Microbiology* 109-111.
- Whittaker R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163:150-160.
- Wootton E. C., Zubkov M.V., Jones D. H., Jones R.H., Martel, C.M., Thornton, C.A. y Roberts, E.C. 2007. Biochemical prey recognition by planktonic protozoa. *Environmental Microbiology* 9:216-222.

RADIOLARIA

(ACANTHARIA POLYCYSTINA
Y PHAEODARIA)

Demetrio Boltovskoy
y Nancy Correa



INTRODUCCIÓN

Hasta mitades del siglo XX, en la Clase Radiolaria se incluían tres grupos de protistas exclusivamente marinos, en su gran mayoría provistos de esqueleto: Acantharia, Polycystina y Phaeodaria (e.g., Haeckel, 1887). A partir de la década de 1950, aproximadamente, la tendencia dominante fue excluir a los acantarios de esta clase, pero estudios filogenéticos recientes basados en evidencias moleculares indican que Acantharia y Polycystina tienen un mismo origen, mientras que Phaeodaria están más distanciados (e.g., Adl. *et al.*, 2012; ver Sistemática más abajo). Sin embargo, el panorama actual es incompleto, de manera que es muy probable que los esquemas de clasificación sigan modificándose. En este trabajo el término “Radiolaria” se refiere a Polycystina + Phaeodaria.

Si bien la mayoría de las especies de estos tres taxones tienen esqueletos, solamente los de Polycystina pueden preservarse en los sedimentos después de muertos resistiendo la fragmentación y la disolución. Debido a esto, a diferencia de Acantharia y Phaeodaria, los Polycystina han sido analizados no solamente en muestras de agua, sino también en muestras de sedimentos, tanto recientes como fósiles (los Polycystina más antiguos conocidos datan del Cámbrico, cerca de 530 millones de años atrás). En realidad, más del 90% de los trabajos publicados sobre Polycystina, así como de los especialistas en el grupo, provienen del campo de la geología-paleontología, y no de la biología. En virtud de ello, la cantidad de información sobre Polycystina es mucho más abundante que la que tenemos de los otros dos. De los tres, Acantharia son los menos estudiados.

Existen varios trabajos de referencia general sobre acantarios. Las revisiones de Schewiakoff (1926) y Reshetnjak (1981) constituyen los tratados más exhaustivos sobre el grupo. Más recientemente, Febvre (1990), Bernstein *et al.* (1999) y

Febvre *et al.* (2002) resumieron la información disponible sobre su biología, ultraestructura, taxonomía y distribución. Entre los trabajos recientes que resumen el conocimiento de la biología y citología, identificación, ecología y distribución geográfica los radiolarios pueden destacarse los siguientes: Cachon-Enjumet (1961), Reshetnjak (1966), Kling (1978), Nigrini y Moore (1979), Anderson (1983), Caron y Swanberg (1990), Boltovskoy (1999), Kling y Boltovskoy (1999), De Wever *et al.* (2001), Anderson *et al.* (2002), Takahashi y Anderson (2002), Boltovskoy y Pujaña (2008), Boltovskoy *et al.* (2010) y Boltovskoy *et al.* (en prensa). Una fuente de información importante para los estudiosos del grupo es el portal de internet <http://www.radiolaria.org/>, con información taxonómica, distributiva, estratigráfica, biológica, etc.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

Todos los acantarios y radiolarios son planctónicos durante la totalidad de su ciclo vital (holopláncticos) y, con una sola excepción, típicos de áreas pelágicas, alejadas de la costa. Solamente en las regiones donde la plataforma continental es muy estrecha y baja abruptamente (como, por ejemplo, en las costas chilenas, o en los fiordos de Noruega, la cercanía de aguas del océano abierto hace que se encuentren radiolarios muy cerca de la costa (Swanberg y Björklund, 1986). Además, en las aguas costeras la salinidad frecuentemente está disminuida debido a aportes continentales de agua dulce, y estos protistas, al igual que la gran mayoría de los plánctones pelágicos, no soportan salinidades inferiores a 30-32‰. Tampoco habitan muchos mares interiores o marginales, como el Mar Negro, Mar de Azov, Mar Caspio, Mar Blanco, Mar Báltico y otros. La única excepción conocida hasta hoy es la especie *Lophophphaena rioplatensis* (Polycystina), que se ha registrado en aguas costeras bonaerenses y estuariales del Río



de La Plata a salinidades de hasta 15.4‰ (Boltovskoy *et al.*, 2003).

Al igual que para la mayoría de los zoopláncteres marinos, los dos atributos de las asociaciones de acantarios y radiolarios - abundancia y composición específica, son regulados por factores diferentes.

Con excepción de las zonas costeras o de salinidad disminuida recién mencionadas, las abundancias dependen principalmente del alimento disponible y, por ende, de la productividad. La composición específica y la diversidad, por otro lado, dependen principalmente de la temperatura del agua.

DISTRIBUCIÓN CUANTITATIVA

Los tres grupos están presentes a todas las latitudes, desde el ecuador hasta los polos, aunque Acantharia son preferentemente de aguas cálidas. Las densidades usuales para Polycystina y Acantharia son de alrededor de 1 ejemplar por litro, pero Phaeodaria normalmente son unas 5-10 veces menos abundantes. En zonas productivas (por ejemplo, Pacífico Ecuatorial este, Corriente de California, Corriente de Benguela) las abundancias pueden ser significativamente más altas, llegando a decenas y hasta centenares de células por litro (Caron y Swanberg, 1990).

Curiosamente, para Polycystina, que muy raramente se encuentran en aguas costeras, las densidades más altas reportadas hasta el momento son las de poblaciones monoespecíficas de *Loophphaena rioplatensis* frente a Mar del Plata, llegando a 394 células por litro (Boltovskoy *et al.*, 2003).

Al morir, estos pláncteres sedimentan en la columna de agua, frecuentemente incluidos en los pellets fecales de sus predadores. El estudio de este proceso, mediante el uso de trampas de sedimento, brinda información de interés sobre la productividad, acoplamiento de ciclos de producción y consumo, condiciones de fosilización, etc. (Lange y Boltovskoy, 1995). Las cantidades de Polycystina que sedimentan en la columna de agua llegan a más de 200,000 individuos por metro cuadrado y por día (Boltovskoy *et al.*, 1993, 1996). Los flujos más altos ocurren en las áreas más productivas, en particular en zonas de afloamiento.

Los esqueletos de Phaeodaria muy raramente se preservan en los sedimentos y generalmente

se disuelven antes de llegar al fondo (Takahashi y Honjo, 1981), mientras que los de Acantharia se disuelve en el agua inmediatamente después de que el animal muere. Los de Polycystina, por el contrario, frecuentemente sí se preservan, de manera que hay grandes extensiones de fondo marino tapizadas con decenas a miles de metros de espesor de sus esqueletos, en densidades que pueden exceder el medio millón de tecas por gramo de sedimento seco. La distribución de estas áreas ricas en radiolarios refleja no solamente su abundancia y productividad en las aguas correspondientes, sino también los procesos de preservación y fosilización.

La distribución vertical en la columna de agua difiere entre los tres grupos.

Los acantarios son organismos típicamente superficiales, con clara preferencia por el estrato de los primeros 5-10 m de agua. Esta ubicación se mantiene mientras las condiciones son calmas y sin lluvia.

Al aumentar la turbulencia superficial, y/o bajar la salinidad por aporte de agua de lluvia, los acantarios descienden rápidamente a profundidades de 50-200 m, para regresar a la superficie una vez que las condiciones de calma se restablecen (Schewiakoff, 1926; Reshetnjak, 1981).

La gran mayoría de los Polycystina se concentran en los primeros 50 a 100 m, con picos de abundancia en la superficie o algo más abajo (Fig. 1).

En aguas polares, sin embargo, las mayores concentraciones se observan a unos 200-400 m, en coincidencia con la posición de estratos de aguas más cálidas que las superficiales (Boltovskoy y Alder, 1992; Nimmergut y Abelmann, 2002; Fig. 1). Es importante destacar que los perfiles verticales de abundancia de Polycystina frecuentemente están sesgados porque en las muestras profundas la gran mayoría de los ejemplares no están representados por individuos vivos, que efectivamente habitan ese estrato, sino por células muertas en proceso de sedimentación (Fig. 2).

En la mayoría de los estudios los ejemplares vivos no se diferencian de los muertos en el momento de la captura, y cuando se hace los métodos utilizados son de cuestionable validez (Boltovskoy, 1999). Los Acantharia y Phaeodaria están menos afectados por este sesgo porque sus esqueletos son mucho más frágiles.

A diferencia de los anteriores, los feodarios habitan estratos más profundos, con máximos de densidad por debajo de los 200-300 m (Fig. 1).

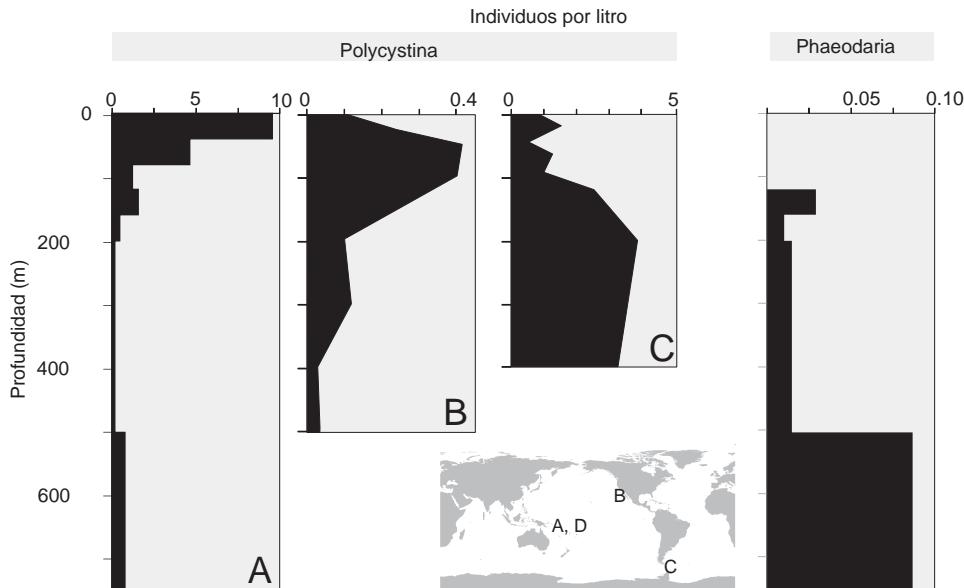


Fig. 1. Perfiles verticales de distribución cuantitativa de Polycystina y Phaeodaria. Basado sobre datos de Yamashita *et al.*, 2002 (A y D), Kling y Boltovskoy, 1995 (B), y Boltovskoy y Alder, 1992 (C).

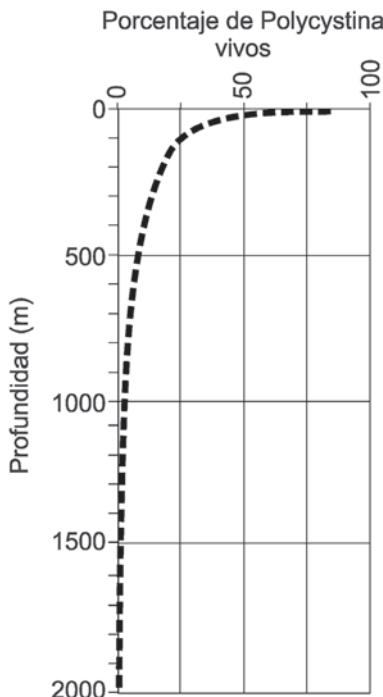


Fig. 2. Porcentaje de células vivas de Polycystina en función de la profundidad. De Kling y Boltovskoy (1995).

DIVERSIDAD Y BIOGEOGRAFÍA ACANTHARIA

Históricamente, los acantarios han sido uno de los grupos de protistas más relegado en su estudio; en consecuencia, los datos de distribución y biogeografía existentes son muy incompletos. De las aproximadamente 150 especies de Acantharia descriptas, solamente una (*Coleaspis obscura*) se encontró hasta ahora en áreas polares exclusivamente; todas las demás fueron registradas solamente en los trópicos y subtrópicos, o en éstos y aguas antárticas (13 especies), o árticas (19 especies), generalmente en áreas influenciadas por corrientes provenientes de las latitudes bajas (Reshetnjak, 1981; Bernstein *et al.*, 1999). La Fig. 3 detalla las cantidades de especies de acantarios registrados en los tres océanos mayores e ilustra algunas formas representativas.

POLYCYSTINA

La biogeografía de Polycystina está íntimamente ligada con la temperatura de las aguas superficiales; en consecuencia, la ubicación y límites de las provincias o regiones definidas sobre la base de la presencia/ausencia o de las relaciones porcentuales entre las especies que componen sus taxocenosis dependen de la temperatura del agua



Radiolaria

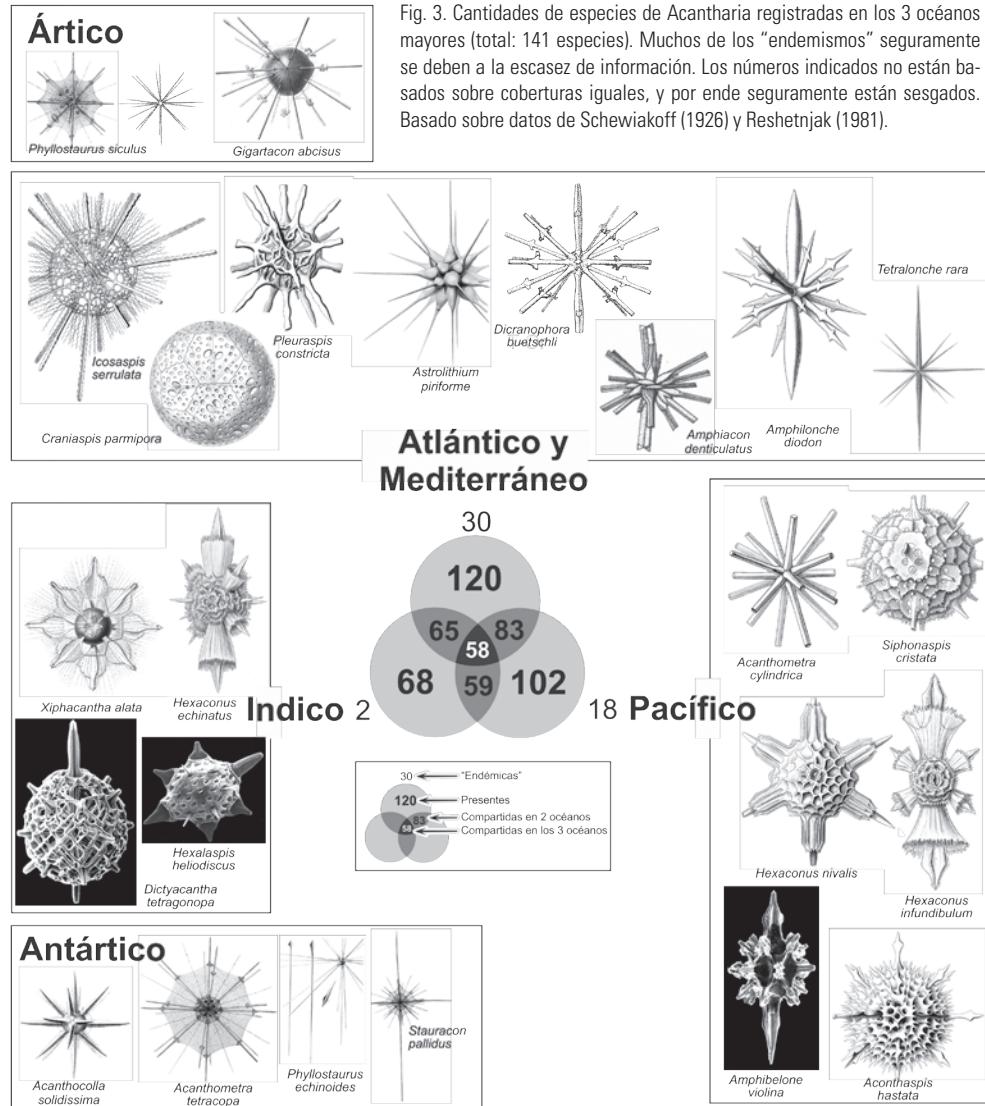


Fig. 3. Cantidad de especies de Acantharia registradas en los 3 océanos mayores (total: 141 especies). Muchos de los "endemismos" seguramente se deben a la escasez de información. Los números indicados no están basados sobre coberturas iguales, y por ende seguramente están sesgados. Basado sobre datos de Schewiakoff (1926) y Reshetnjak (1981).

superficial. En líneas generales, estas provincias son cinturones circumglobales simétricos a ambos lados del ecuador, con dos zonas polares, dos subpolares, dos de transición, dos subtropicales y una tropical o ecuatorial (Fig. 4), tal como se ha descripto para muchos otros planctoneros oceánicos (e.g., foraminíferos planctónicos; Bé, 1977). La información disponible confirma esta conclusión, aunque los datos son aún insuficientes para componer una imagen detallada (Fig. 4).

Al igual que en la mayoría de los organismos del plancton marino, la diversidad específica de Polycystina es máxima en las latitudes medias-

bajas (15° - 20°), disminuyendo levemente hacia el ecuador y drásticamente hacia los polos (Boltovskoy, 1987, 1999). La cantidad de especies que habitan las aguas cálidas y templadas es de más de 200, mientras que en las árticas y antárticas baja a 40-60 (Boltovskoy *et al.*, 2010). También la equitabilidad (o grado de homogeneidad de distribución de individuos entre las especies) disminuye con la latitud: en aguas polares es común que una o unas pocas formas sean ampliamente dominantes sobre el resto, mientras que en los trópicos la distribución numérica de individuos por especie es mucho más pareja (Boltovskoy, 1999).

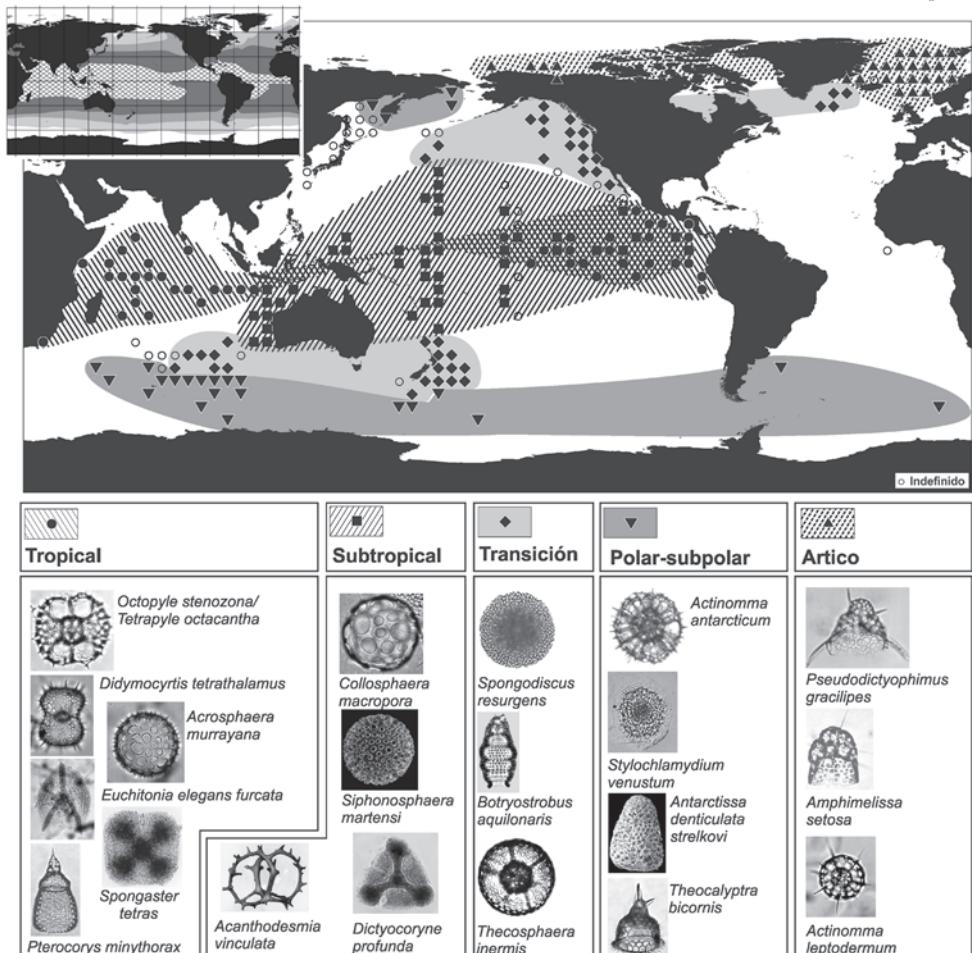


Fig. 4. Regiones biogeográficas basadas sobre la distribución de las especies de Polycystina en los sedimentos superficiales del Océano Mundial (mapa), y formas más representativas de cada una de ellas. Para gran parte del Océano Atlántico la información disponible es insuficiente. Basado sobre datos compilados por Boltovskoy et al. (2010). El mapa insertado ilustra la distribución de la temperatura media del mar a 10 m de profundidad en los siguientes intervalos: <2, 2-8, 8-16, 16-26 and >26 °C (según datos de Locarnini et al., 2006).

PHAEODARIA

Debido a que habitan principalmente las aguas subsuperficiales y profundas, la biogeografía de los feodarios no refleja la distribución de las propiedades de las aguas superficiales. En consecuencia, las provincias definidas sobre la base de sus asociaciones específicas están más claramente segmentadas por las cuencas oceánicas y sugieren mayor incidencia de endemismos (Fig. 5).

RELACIONES TRÓFICAS

Los tres grupos se alimentan principalmente de

partículas en suspensión en el agua, incluyendo bacterias, otros protistas (diatomeas, dinoflagelados, foraminíferos, tintíñidos, ciliados desnudos), y también metazoos, frecuentemente mucho mayores en tamaño que ellos mismos (copépodos larvales y adultos, larvas nauplii en general, apendicularias, etc.; Anderson, 1983, 1996; Caron y Swanberg, 1990). En este último caso el protista inmoviliza a la presa con sus pseudopodios, la rodea con ellos y penetra en el cuerpo blando a través de las zonas más débiles del exoesqueleto. En el interior, los pseudopodios desprenden trozos de tejido, y los incluyen en vacuolas digestivas que

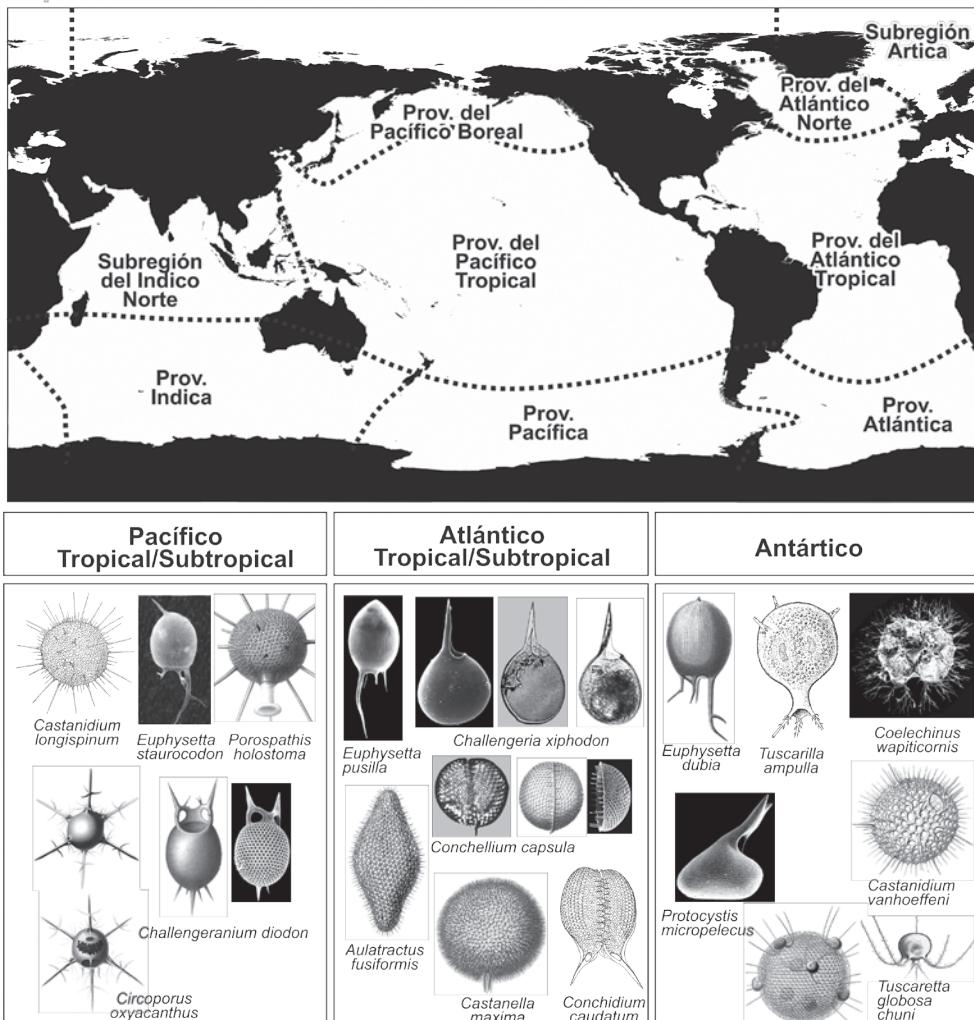


Fig. 5. Divisiones biogeográficas basadas sobre la fauna de Phaeodaria (de Reshetnjak, 1966), y algunas especies características de áreas tropicales y polares.

son movilizadas hacia el cuerpo del radiolario por flujo citoplasmático (Anderson, 1983).

Los acantarios y muchos Polycystina presentan cianobacterias y/o algas (dinoflagelados, prasinoftitas o primnesiofitas) en vacuolas especializadas (los simbiosomas) de su ectoplasma (Bråte *et al.*, 2012; Yuasa *et al.*, 2012) (Fig. 6). Estos simbiontes son muy activos fotosintéticamente, transfiriendo parte de los compuestos orgánicos generados al hospedador (del cual obtienen protección y nutrientes, en forma de productos de desecho del metabolismo). En condiciones de stress alimentario estos simbiontes pueden ser digeridos por el hospedador (Anderson, 1983).

Muchos animales marinos filtradores y predadores se alimentan de radiolarios y acantarios, incluyendo otros protistas (foraminíferos), tunicados, copépodos, eufáusidos, peneidos, anfípodos, etc. En Polycystina y Phaeodaria se han descripto dinoflagelados parásitos (Anderson, 1983).

SISTEMÁTICA

En los últimos 20 años la taxonomía de los protistas ha sufrido grandes cambios gracias al aporte de las evidencias de la genética molecular (*e.g.*, Amaral Zettler *et al.*, 1997, 1999; López-García *et al.*, 2002; Polet *et al.*, 2004; Gilga *et al.*, 2009;

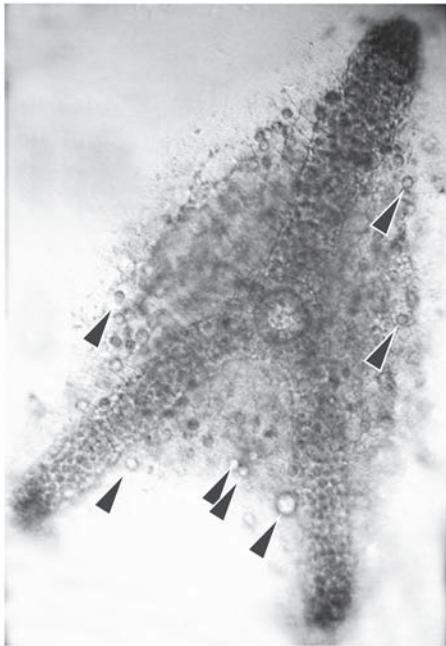


Fig. 6. Ejemplar vivo de *Euchitonaria elegans/furcata* (Polycystina, Spumellaria); las flecha señalan simbiontes fotosintéticos alojados en el ectoplasma. De Takahashi *et al.* (2003).

Yuasa *et al.*, 2009; Ishitani *et al.*, 2011, 2012a, b; Krabberød *et al.*, 2011; Adl *et al.*, 2012; Bråte *et al.*, 2012). Estos cambios afectaron, principalmente, las relaciones filogenéticas entre taxones superiores, y en mucho menor medida los niveles de familia, género y especie. En lo que respecta a los grupos aquí analizados, estos estudios indican que Polycystina y Acantharia tienen ancestros comunes más recientes que Phaeodaria, aconsejan algunas modificaciones en las relaciones filogenéticas, y sugieren que algunas de las entidades taxonómicas superiores utilizadas no son monofileticas. Sin embargo, estos estudios recién están en sus comienzos y los resultados disponibles aún son muy preliminares. El esquema adoptado en este trabajo sigue en líneas generales la propuesta de Adl. *et al.* (2012) para las categorías de nivel alto, mientras que las divisiones dentro de cada grupo son las tradicionalmente usadas desde hace décadas y no han tenido modificaciones sustanciales en tiempos recientes. En el trabajo de Adl *et al.* (2012) deliberadamente no se utilizan categorías taxonómicas formales; las asignadas en el listado que sigue son a título ilustrativo y siguen los esquemas tradicionales.

La taxonomía a nivel de especie también seguramente se modificará a medida que se realicen nuevos estudios moleculares. A juzgar por lo que ha ido ocurriendo en los últimos años en otros grupos de protistas que han recibido más atención, como los cocolitofóridos y los foraminíferos, es probable que muchas de las especies conocidas, descriptas sobre la base de características morfológicas, resulten complejos de varias entidades taxonómicas diferentes, a veces con rangos de distribución disímiles (de Vargas *et al.*, 2004).

SAR (Stramenopiles -Alveolata-Rhizaria) ("Supergrupo").

El nombre es un acrónimo de los tres grupos reunidos bajo esta denominación: Stramenopiles, Alveolata y Rhizaria.

Rhizaria (con pseudópodos de diferente aspecto, a veces con eje rígido de microtúbulos o axonema).

Retaria (Principalmente heterótrofos marinos con axopodios o reticulopodios, frecuentemente con esqueleto; *e.g.*, Foraminifera).

Acantharia (Subclase) Cerca de 150 especies descriptas.

Holacanthida (Orden) Endoplasma pigmentado, con muchos núcleos pequeños, con 10 espículas diametrales iguales o diferentes cruzándose en el centro o fusionadas laxamente en él (se disocian con tratamiento con ácido sulfúrico). Límite entre endo- y ectoplasma poco definido. Cápsula central poco visible. Gametogénesis en un quiste.

Sympyacanthida (Orden) Endoplasma pigmentado, ectoplasma sin coloración, un solo núcleo grande de posición central, cápsula central conspicua. 20 espículas radiales fuertemente unidas por sus bases (no se separan con tratamiento con ácido sulfúrico). Córtez periplasmático conspicuo.

Chaunacanthida (Orden) 20 espículas radiales, frecuentemente con dos aristas aserradas, sus bases lanceoladas o en forma de gota, sus bases unidas en el centro por una matriz contráctil. Endoplasma oscuro o rojizo, ectoplasma más claro o transparente. Mionemas en forma de cinta, muy largos y móviles.

Arthracanthida (Orden) 20 espículas radiales con bases piramidales facetadas unidas en el centro de la célula. Endoplasma con numerosos núcleos. Cápsula central de pared gruesa. Córtez periplasmático conspicuo. Mionemas cilíndricos.



Taxopodida (Orden) Grupo monoespecífico: *Sticholonche zanclea*. Células con axopodios, con espículas tangenciales y radiales, marinos, planctónicos.

Polycystina (Clase/Subclase/Superorden) Alrededor de 400 especies vivientes y varios miles de formas fósiles.

Collodaria (Orden) Solitarios o coloniales sin esqueleto silíceo o con esqueleto representado por espículas aisladas dispersas en el ectoplasma. No se preservan bien en las muestras de plancton, y en las de sedimentos sólo se pueden encontrar las espículas aisladas. La mayoría de aguas cálidas. Grupo poco estudiado, 4 familias. Eoceno?-Holoceno.

Spumellaria (Orden) La mayoría solitarios, una familia (Collosphaeridae) colonial. Con esqueleto de simetría casi siempre esférica, radial o una derivada de éstas (en forma de espiral, discoideal o lenticular biconvexo, triaxónico, cuadrangular, etc.) o asimétrico, enrejado o esponjoso. 37 familias (Paleozoico-Holoceno), 8 con representantes vivientes.

Nassellaria (Orden) Solitarios. Esqueleto formado por varias espículas y/o arcos fusionados, por un anillo en forma de D y espinas asociadas, o por estructuras más elaboradas, mono- o multiloculares enrejadas. La simetría del esqueleto está caracterizada por la presencia de un eje heteropolar. Devónico-Holoceno, 54 familias, 7 con representantes vivientes.

Archaeospicularia, Albaillellaria, Latenfistularia, Entactiniaria (Órdenes) Fósiles exclusivamente.

Cercozoa Grupo heterogéneo, sin características distintivas netas. Organismos biflagelados y/o ameboídides, generalmente con filopodios.

Thecofilosea Generalmente con teca extracelular robusta.

Phaeodaria (=Tripylea) (Superorden) Probablemente cerca de 350 especies.

Phaeosphaeria (Orden) Esqueleto generalmente representado por una esfera grande formada por numerosos tubos huecos distribuidos muy regularmente formando un enrejado de mallas triangulares. 3 familias. Sin restos fósiles conocidos.

Phaeogromia (Orden) Esqueleto, cuando presente, representado por una estructura sólida de forma globular, esférica, ovoide o de otro tipo, con una abertura grande, frecuentemente con una o más espinas radiales grandes. Grupo muy hete-

rogéneo. Ocho familias. Algunos géneros tecados desde el Eoceno.

Phaeocystina (Orden) Esqueleto ausente o compuesto por tubos huecos o partículas extrañas aglutinadas ordenada o desordenadamente agrupadas alrededor de la cápsula central. Cuando presentes, los elementos esqueletarios no están soldados entre sí. 4 familias. Sin restos fósiles conocidos.

Phaeoconchia (Orden) Esqueleto compuesto por dos valvas specularmente simétricas, ya sea muy conspicuas (familia Concharidae), o internas, pequeñas, y rodeadas de una malla elaborada de tubos y espinas (familia Coelodendridae). 2 familias. Sin restos fósiles conocidos.

ULTRAESTRUCTURA DE LA CÉLULA Y EL ESQUELETO

El tamaño de la célula de los acantarios y radiolarios oscila entre unos 30 y 300 μm , aunque algunas formas coloniales pueden llegar a más de 3 metros de largo. Los tres taxones tratados comparten varias características estructurales (Fig. 7), como la posesión de esqueleto (aunque también hay formas desnudas), la división del citoplasma en dos regiones: endoplasma (más denso y conteniendo la mayoría de las organelas, como Golgi, retículo endoplásmico, mitocondrias, núcleos, etc.) y ectoplasma (o calymma; más esponjoso y vacuolado), separadas por una membrana proteica perforada, frecuentemente de color vivo, la cápsula central. Sin embargo, también tienen importantes diferencias.

En Acantharia se observan dos tipos de pseudopodios: los axopodios, rectos y largos, con un eje central rígido compuesto de microfibrillas, y los filopodios, formando una red intrincada con numerosos puntos de unión entre sí y a los axopodios. La capa externa de la célula es más densa y fibrosa (el córtex citoplasmático). En los puntos donde las espinas emergen de la célula se observan los mionemas, microfibrillas contráctiles que permiten expandir y contraer en citoplasma usando las espinas como anclaje (Fig. 7).

En Polycystina también se observan axopodios y filopodios y una cápsula central multiperforada. El esqueleto, sin embargo, es de sílice amorfo, no sigue el patrón de las 10 o 20 espinas (ver más abajo), y la variedad de aspectos que presenta es muy superior a Acantharia (ver Sistemática; Fig. 4).

El citoplasma de Phaeodaria también está di-

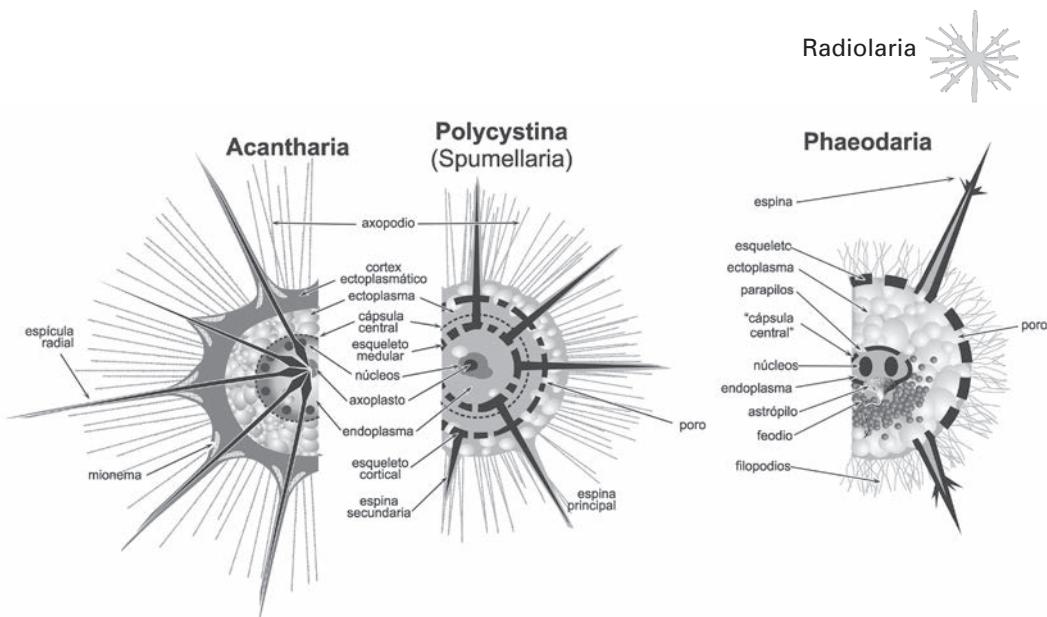


Fig. 7. Esquema de la ultraestructura de una célula de Acantharia, de Polycystina y de Phaeodaria.

vidido en dos regiones, pero la “cápsula central” que marca el límite entre ambas tiene solamente 3 perforaciones (una mayor, el astrópilo, por donde el endoplasma fluye hacia el ectoplasma, y dos menores, los paráfilos; Fig. 7). Esta “cápsula central” tiene una estructura diferente a la de los otros dos grupos y probablemente no sea una estructura homóloga. En los feodarios no se conoce la existencia de axopodios, sino solamente una red compleja de filopodios. En el ectoplasma, en la región del astrópilo, se concentra el feodio, una masa granular de color verdoso o pardo que probablemente represente restos no digeridos de alimento.

El esqueleto es, probablemente, una de las estructuras en las que más se diferencian los tres grupos. En Acantharia el esqueleto es de sulfato de estroncio; nunca se preserva en los sedimentos, y ni siquiera lo hace en las muestras de plancton fijadas, a menos que al frasco se le agregue estroncio. La arquitectura general del esqueleto sigue la denominada “ley de Müller”, con 20 espinas o espículas radiales (o 10 diametrales) dispuestas en cinco verticilos: dos polares (a 60° con respecto al ecuador de la célula), dos tropicales (a 30°), y uno ecuatorial (Fig. 8). El tamaño de estas espinas puede ser muy desigual, y también puede haber grandes diferencias en el desarrollo de otros elementos esqueletarios accesorios, como esferas, trabéculas, barras, etc., de manera que la diversidad de formas es muy grande (Fig. 3). Las espinas pueden estar aisladas entre cruzándose en el centro

de la célula, o pueden estar fusionadas en el centro más o menos firmemente.

En Polycystina (todos los Polycystina tienen esqueleto, con excepción de algunos géneros de Collozoidea) el esqueleto es de sílice amorfo prácticamente sin componentes orgánicos. Este esqueleto se preserva normalmente como fósil en el fondo marino. La diversidad de aspectos que presentan estos esqueletos es extraordinaria. Algunos son de gran complejidad y belleza, a tal punto que han sido modelos para la fabricación de joyas. De acuerdo al plan general de simetría de estos esqueletos, en Polycystina se diferencian dos órdenes: Spumellaria y Nassellaria. En los primeros la simetría del esqueleto es esférica, una derivada de ésta, o asimétricos. Pueden ser esferas concéntricas (Fig. 9), discos biconvexos (Fig. 4: *Spongodiscus resurgens*), placas esponjosas cuadrangulares (Fig. 4: *Spongaster tetras*) o trirradiadas (Fig. 4: *Euchitonita elegans/furcata*; Fig. 6), etc. En Nassellaria el esqueleto cuenta con un eje heteropolar, donde generalmente hay uno o más segmentos o cámaras dispuestos a lo largo de ese eje (Fig. 9).

En el extremo proximal, que es donde comienza el crecimiento, está el primero de estos segmentos, o céfalo, luego le sigue el tórax (segundo segmento), el abdomen (tercero), y finalmente los postabdominales (Fig. 9). El último segmento generalmente está abierto distalmente mediante una abertura o boca. En algunos Nassellaria este esqueleto está reducido a una serie de espinas y

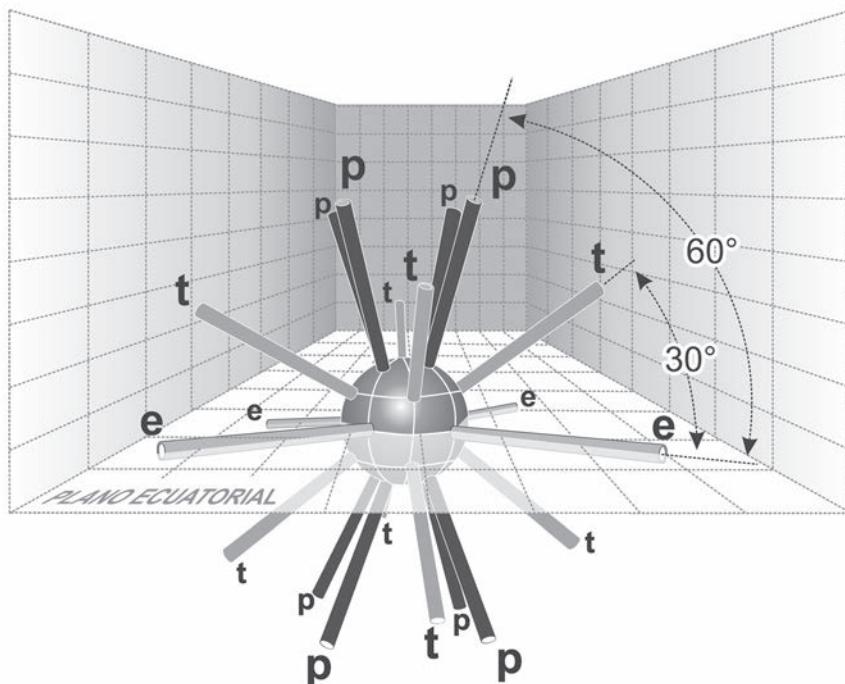


Fig. 8. Esquema de la disposición de las 20 espinas radiales (o 10 diametrales) en Acantharia según la "ley de Müller", con 8 espinas polares (p), 8 tropicales (t), y 4 ecuatoriales (e).

arcos de conexión solamente (Fig. 4: *Acanthodesmia vinculata*).

Phaeodaria tienen especies totalmente desprovistas de esqueleto, especies con un esqueleto representado por espículas aisladas dispersas en el citoplasma, especies cuyo esqueleto es producto de la aglutinación de partículas de diverso origen, y finalmente (la mayoría) especies con esqueleto (Fig. 5). Este esqueleto también es de sílice, aunque en este caso el material se deposita sobre una matriz orgánica que se descompone al morir el organismo de manera que el esqueleto muy raramente se preserva como fósil. También aquí existe una gran variedad de formas, en la mayoría de los casos más o menos globosas (Fig. 5). Las barras y espinas de este esqueleto generalmente son huecas (y no macizas, como en Polycystina).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los tres grupos son muy difíciles de mantener en condiciones de laboratorio, hecho que dificulta mucho el estudio de sus características biológicas,

incluyendo el ciclo de vida. En consecuencia, la información disponible es muy incompleta.

En Acantharia se han descripto dos estadios en relación con la reproducción: el trofone (estadio no reproductivo), y el gamonte (estadio reproductivo), que puede tener el mismo aspecto del trofone o ser diferente, típicamente en forma de quiste. El gamonte produce miles de isogametas biflageladas que son liberadas por el progenitor y, supuestamente, se fertilizan dando lugar a un nuevo individuo. En Polycystina se documentó reproducción asexual por gemación y por división binaria. En algunas especies de Polycystina y Phaeodaria se ha observado la producción de cuerpos biflagelados; sin embargo, no se sabe aún si éstos representan gametas móviles o propágulos asexuales (Anderson, 1983). En Phaeodaria se ha sugerido la existencia de polimorfismo asociado a estadios reproductivos.

El crecimiento del esqueleto tiene sentido centrífugo: primero se forman los elementos esqueléticos más internos y de éstos van partiendo los restantes, más externos. En Nassellaria primero se forman las espinas y arcos del esqueleto cefálico

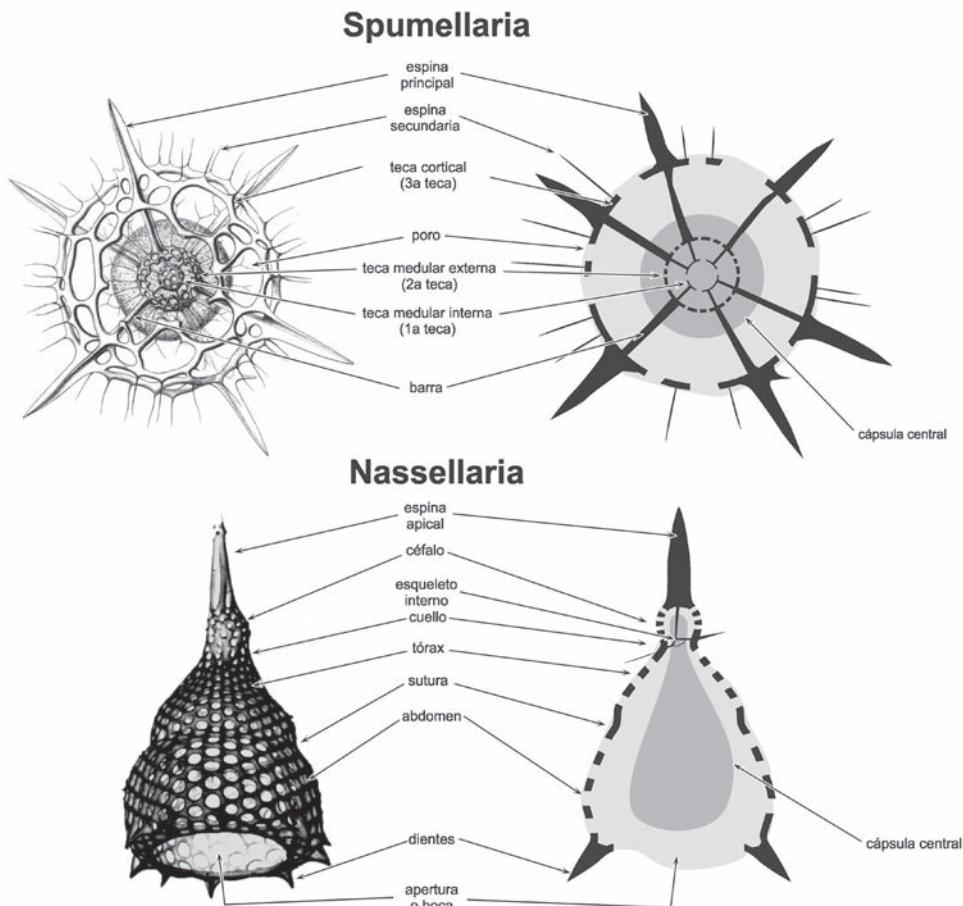


Fig. 9. Esquema de la organización de la célula y el esqueleto de Spumellaria (A y B) y de Nassellaria (C y D) y nomenclatura de los componentes más importantes. A de Hollande y Enjumet (1960); C: de Paverd (1995).

interno (Fig. 9), y más tarde el esqueleto externo, comenzando desde el segmento más “superior” y siguiendo con los ubicados más distalmente.

La longevidad de estos protistas se estima en un par de semanas a algo más de un mes, pero estos datos están basados en evidencias indirectas (Anderson 1983; Caron y Swanberg, 1990).

IMPORTANCIA

Los acantarios son importantes en los ciclos del estroncio y de otros elementos metálicos (especialmente bario) en el mar, regulando su abundancia en relación con la del cloro en función de

la profundidad (Bernstein *et al.*, 1999). En aguas oligotróficas con marcada escasez de nutrientes, la producción primaria de las algas simbóticas asociadas con Acantharia y Polycystina puede ser muy importante, superando a aquella de las algas libres en el agua (Khmeleva, 1967).

En estudios aplicados los restos fósiles de Polycystina constituyen una herramienta de gran utilidad para estudios estratigráficos y paleoecológicos. Además, su registro continuo y la abundancia de materiales ha permitido utilizarlos exitosamente en análisis evolutivos y filogenéticos cuyos resultados son aplicables al plancton marino en general.



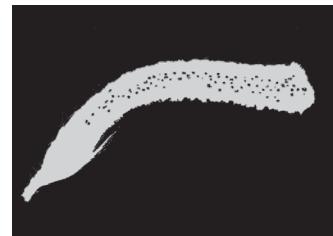
BIBLIOGRAFÍA

- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukes J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burkhardt M., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A.D., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawłowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schuch C.L., Smirnov A. y Spiegel F.W. 2012. The Revised Classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59:429-493.
- Amaral Zettler L.A., Anderson O.R. y Caron D.A. 1999. Towards a molecular phylogeny of colonial sphaerularian radiolaria. *Marine Micropaleontology* 36:67-79.
- Amaral Zettler L., Sogin M.L. y Caron D.A. 1997. Phylogenetic relationships between the Acantharea and the Polycystinea: A molecular perspective on Haeckel's Radiolaria. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:11411-11416.
- Anderson O. R. 1983. Radiolaria. Springer Verlag, Nueva York, EEUU, 355 pp.
- Anderson O. R. 1996. The physiological ecology of planktonic sarcodines with applications to paleoecology: Patterns in space and time. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 43:261-274.
- Anderson O.R., Nigrini C. y Boltovskoy, D., Takahashi K., Swanberg N.R. 2002. Class Polycystinea. En: *The Illustrated Guide to the Protozoa*, 2nd edition. J. J. Lee (ed.), Society of Protozoologists, Lawrence, EEUU, pp. 994-1022.
- Bé A.W.H. 1977. An ecological, zoogeographic and taxonomic review of Recent planktonic Foraminifera. En: A.T.S. Ramsay (ed.), *Oceanic Micropaleontology*, Academic Press, Londres, pp. 1-101.
- Bernstein R., Kling S.A. y Boltovskoy D. 1999. Acantharia. 1999. En: *South Atlantic Zooplankton*, D. Boltovskoy (ed.), Backhuys Publishers, Leiden, pp. 75-147.
- Boltovskoy D. 1987. Sedimentary record of radiolarian biogeography in the equatorial to Antarctic western Pacific Ocean. *Micropaleontology* 33:267-281.
- Boltovskoy D. 1999. Radiolaria Polycystina. En: *South Atlantic Zooplankton*, D. Boltovskoy (ed.), Backhuys Publishers, Leiden, pp. 149-212.
- Boltovskoy D. y Alder V.A. 1992. Paleoecological implications of radiolarian distribution and standing stocks versus accumulation rates in the Weddell Sea. En: *The Antarctic environment: a perspective on global change*, J.P. Kennet, D.A. Warnke (eds.), *Antarctic Research Series*, American Geophysical Union, 56:377-384.
- Boltovskoy D., Alder V.A. y Abelman A. 1993. Annual flux of Radiolaria and other shelled plankters in the eastern equatorial Atlantic at 853 m: seasonal variations and polycystine species-specific responses. *Deep-Sea Research*, 40:1863-1895.
- Boltovskoy D., Anderson O.R. y Correa N. En prensa. Radiolaria (Polycystinea) and Phaeodaria (Thecofilosea). En: *Handbook of Protocista*, J. Archibald, A. Simpson y C. Slamovits (eds.), Jones & Bartlett Publ., Nueva York, EEUU.
- Boltovskoy D., Kling S.A., Takahashi K. y Bjørklund K. 2010. World atlas of distribution of Recent Polycystina (Radiolaria). *Palaeontologia Electronica*, 13 (3) 13.3.18A, 1-229 [http://palaeo-electronica.org/2010_3/215/index.html].
- Boltovskoy D., Kogan M., Alder V. y Mianzan H. 2003. First record of a brackish radiolarian (Polycystina): *Lophophphaena rioplatensis* n. sp. in the Río de la Plata estuary. *Journal of Plankton Research* 25:1551-1559.
- Boltovskoy D. y Pujana I. 2008. Radiolaria. En: *Invertebrados fósiles*, H. Camacho (ed.), Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, Buenos Aires, pp. 111-132.
- Boltovskoy D., Uliana E. y Wefer G. 1996. Seasonal variations in the flux of microplankton and radiolarian assemblage compositions in the northeastern tropical Atlantic at 2195 m. *Limnology & Oceanography*, 41:615-635.
- Bråte J., Krabberød A.K., Dolven J.K., Ose R.F., Kristensen T., Bjørklund K.R. y Shalchian-Tabrizi K. 2012. Radiolaria associated with large diversity of marine alveolates. *Protist*, 163: 767-777.
- Cachon-Enjumet M. 1961. Contribution a l'étude des Radiolaires Phaeodariés. *Archives de Zoologie Experimental et Générale*, 100:152-237.
- Caron D.A., Swanberg N.R. 1990. The ecology of planktonic sarcodines. *Aquatic Sciences*, CRC Press, Boca Raton, 3:147-180.
- de Vargas C., Saez A. G., Medlin L. y Thierstein H. R. 2004: Super-species in the calcareous plankton. En: *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*, H.R. Thierstein, J.R. Young (eds.), Springer-Verlag Berlin/Heidelberg, pp. 251-298.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P., Nigrini C. y Cariadot M. 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Gordon and Breach, Amsterdam, pp. 1-533.
- Febvre C., Febvre J. y Michaels A. 2002. Subphylum Acantharia Haeckel, 1881. En: *An illustrated guide to the Protozoa*, Second Edition, J. Lee (ed.), pp. 783-803.
- Febvre J. 1990. Phylum Actinopoda. Class Acantharia. En: *Handbook of Protocista*, L. Margulis, J.O. Corliss, M. Melkonian, D.J. Chapman (eds.), Jones & Bartlett Publ., Boston, pp. 363-379.
- Gilga I.C., Amaral-Zettler L.A., Countway P.D., Moorthi S., Schnetzer A. y Caron D.A. 2009. Phylogenetic affiliations of mesopelagic Acantharia and acantharian-like environmental 18S rRNA genes off the Southern California coast. *Protist*, 161:197-211.
- Haeckel E. 1887. Report on Radiolaria collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Reports of the Scientific Results of the Voyage of the H.M.S. Challenger 1873-76, 18:1-1803.

- Hollande A. y Enjumet M. 1960. Cytologie, évolution et systématique des Sphaeroidés (Radiolaires). Archives du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris, Ser. 7, 7:1-134.
- Ishitan Y., Ishikawa S.A., Inagaki Y., Tsuchiya M., Takahashi K. y Takishita K. 2011. Multigene phylogenetic analyses including diverse radiolarian species support the “Retaria” hypothesis — The sister relationship of Radiolaria and Foraminifera. *Marine Micropaleontology* 81:32-42.
- Ishitan Y., Ujiie Y., de Vargas C., Not F. y Takahashi K. 2012a. Two distinct lineages in the radiolarian Order Spumellaria having different ecological preferences. *Deep-Sea Research*, 61-64:172-178.
- Ishitan Y., Ujiie Y., de Vargas C., Not F. y Takahashi K. 2012b. Phylogenetic relationships and evolutionary patterns of the Order Collodaria (Radiolaria). *PLoS ONE*, 7(5):e35775.
- Khmeleva N.N. 1967. Role of radiolarians in the evaluation of the primary production in the Red Sea and Gulf of Aden. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 172:1430-1433.
- Kling S.A. 1978. Radiolaria. En: *Introduction to marine micropaleontology*, B.U. Haq, A. Boersma (eds.), Elsevier, Nueva York, EEUU, pp. 203-244.
- Kling S.A. y Boltovskoy D. 1995. Radiolarian vertical distribution patterns across the southern California Current. *Deep-Sea Research* 42:191-231.
- Kling S.A. y Boltovskoy D. 1999. Radiolaria Phaeodaria. En: *South Atlantic Zooplankton*, D. Boltovskoy (ed.), Backhuys Publishers, Leiden, pp. 213-264.
- Krabberød A.K., Bråte J., Dolven J.K., Ose R.F., Klaveness D., Kristensen T., Bjørklund K.R. y Shalchian-Tabrizi K. 2011. Radiolaria divided into Polycystina and Spasmaria in combined 18S and 28S rDNA phylogeny. *PLoS ONE*, 6:e23526.
- Lange C.B. y Boltovskoy D. 1995. Trampas de sedimento. En: *Manual de métodos ficológicos*, K. Alveal, M.E. Ferrario, E.C. Oliveira y E. Zar (eds.), Universidad de Concepción, Concepción, Chile, pp. 93-118.
- Locarnini R.A., Mishonov A.V., Antonov J.I., Boyer T.P. y Garcia H. E. 2006. *World Ocean Atlas 2005*, Volume 1: Temperature. En: S. Levitus (ed.), NOAA Atlas NESDIS 61, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 1-182.
- López-García P., Rodríguez-Valera F. y Moreira D. 2002. Toward the monophyly of Haeckel’s Radiolaria: 18S rRNA environmental data support the sisterhood of Polycystinea and Acantharea.. *Molecular Biology and Evolution* 19:118-121.
- Nigrini C.A. y Moore T.C. 1979. *A guide to Modern Radiolaria*. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 16, Washington, D.C., pp. S1-S142 + N1-N106.
- Nimmergut A. y Abelmann A. 2002. Spatial and seasonal changes of radiolarian standing stocks in the Sea of Okhotsk. *Deep-Sea Research*, 49:463-493.
- Paverd P.J. van de. 1995. Recent polycystine Radiolaria from the Snellius-II expedition. *Ph. D. Diss.*, Univ. Amsterdam, pp. 1-351.
- Polet S., Berney C., Fahrni J., y Pawlowski J. 2004 Small-Subunit Ribosomal RNA gene sequences of Phaeodarea challenge the monophyly of Haeckel’s Radiolaria. *Protist*, 155:53-63.
- Reshetnjak V. V. 1966. Glubokovodnye radiolyarii Phaeodaria severo-zapadnoi chasti Tikhogo Okeana. *Fauna SSSR, Akademia Nauk SSSR, Zoologicheskii Institut, Nauka*, Moskva: pp. 1-208.
- Reshetnjak V.V. 1981. Akantharia. *Fauna SSSR*, 123, Akademia Nauk SSSR, Zoologicheskii Institut, Nauka, Lenigrado, pp. 1-210.
- Schewiakoff W. 1926. Die Acantharia des Golfes von Neapel. *Fauna Flora Golfo Napoli*, Monogr. 37:1-755.
- Swanberg N.R. y Bjørklund K.R. 1986. The radiolarian fauna of western Norwegian fjords: patterns of abundance in the plankton. *Marine Micropaleontology*, 11:231-241.
- Takahashi K. y Anderson O. R. 2002. Class Phaeodarea. En: *The Illustrated Guide to the Protozoa*, 2nd edition. J. J. Lee (ed.), Society of Protozoologists , Lawrence, EEUU, pp. 981-994.
- Takahashi K. y Honjo S. 1981. Vertical flux of Radiolaria: a taxon-quantitative sediment trap study from the western tropical Atlantic. *Micropaleontology*, 27:140-190.
- Takahashi O., Mayama S. y Matsuoka A. 2003. Host-symbiont associations of polycystine Radiolaria: epifluorescence microscopic observation of living Radiolaria. *Marine Micropaleontology*, 933:1-8.
- Yamashita H., Takahashi K. y Fujitani N. 2002. Zonal and vertical distribution of radiolarians in the western and central Equatorial Pacific in January 1999. *Deep-Sea Research*, 49:2823-2862.
- Yuasa T., Dolven J.K., Bjørklund K.R., Mayama S. y Takahashi O. 2009. Molecular phylogenetic position of *Hexactinum pachydermum* Jørgensen (Radiolaria). *Marine Micropaleontology*, 73:129-134.
- Yuasa T., Horiguchi T., Mayama S., Matsuoka A. y Takahashi O. 2012. Ultrastructural and molecular characterization of symbionts in *Dictyocoryne profunda* (polycystine radiolarian). *Symbiosis* 57:51-55.

PORIFERA

Laura Schejter



INTRODUCCIÓN

Los organismos agrupados en el Phylum PORIFERA (del griego, πόρος [poros]= canal, pasaje y φέρω [phero]=llevar) son vulgarmente conocidos bajo el nombre de “esponjas” y son exclusivamente acuáticos. Las distintas especies se encuentran distribuidas en ambientes marinos desde las profundidades abisales hasta los intermareales, con un pequeño grupo que habita ambientes de agua dulce. Su nombre científico, propuesto por R. E. Grant en 1836, refleja una peculiar y única arquitectura corporal (bauplan) consistente en un “cuerpo” surcado por canales -que pueden formar sistemas más o menos complejos- a través de los cuales circula el agua hacia adentro y fuera del individuo. De allí su apariencia con muchos poros o perforada, debido a los orificios que canalizan la entrada y salida del agua. Se han descrito hasta el momento unas 8500 especies válidas en el mundo, aunque esto representaría menos de la mitad de las especies existentes (van Soest *et al.*, 2012).

Las esponjas son los organismos pluricelulares (metazoos) más primitivos con representantes actuales y que presentan un nivel de organización extremadamente simple, sin verdaderos tejidos ni órganos, con simetría radial o sin simetría (ver Anatomía y Morfología). Los restos fósiles más antiguos conocidos de animales fueron atribuidos a esponjas marinas, recolectados en Australia y datados en aproximadamente 650 millones de años (Maloof *et al.*, 2010). Más recientemente se encontraron fósiles aún más antiguos, de una nueva especie que fue denominada *Otavia antiqua*, hallada en Namibia (África) y datada en 760 millones de años (Brain *et al.*, 2012). Los fósiles procedentes de este descubrimiento corresponderían a organismos afines a las esponjas calcáreas, con forma ovoide hasta globular-alargada y con un tamaño máximo de hasta 5 milímetros. Este último hallazgo sitúa la existencia de animales metazoos entre 100 y 150 millones de años antes de lo postulado hasta el momento. En Argentina,

el registro fósil de esponjas se remonta hasta el período Cámbrico y está basado en el hallazgo de esqueletos completos y fragmentos de esponjas, así como de espículas procedentes de sedimentos marinos encontrados en varias regiones localizadas en la Puna, en la Cordillera Oriental y Sierras Subandinas, en distintas cuencas localizadas en la Patagonia y en la formación Paraná (Beresi, 2007).

El uso de esponjas con fines domésticos, decorativos o medicinales, entre otros, ha sido registrado desde las antiguas civilizaciones como la Egipcia, la Fenicia, la Griega y la Romana (ver Historia y Usos Populares). En principio fueron consideradas plantas y el primero en incluir a las esponjas en el Reino Animal fue Aristóteles, en su tratado “Historia de los Animales” (año 350 AC), si bien en ese libro las esponjas fueron ejemplificadas como organismos que exhibían características tanto de plantas como animales (Voultiadou, 2007). El debate acerca de si las esponjas debían ser consideradas plantas o animales continuó por bastante tiempo, y en el siglo XVIII aún se discutía sobre esta cuestión, hasta que se asentó la idea de que eran animales basados especialmente en las observaciones *in vivo* de algunas especies que eran capaces de movimientos (contracción) ante un estímulo, particularidad que sólo podría ser desarrollada por organismos del reino animal (Lévi, 1999; Voultiadou, 2007).

Tradicionalmente, al Phylum Porifera se lo dividió en 3 clases: Calcárea, Hexactinellida y Demospongiae. Esta última es la más numerosa y abarca más del 80% de las especies conocidas (van Soest *et al.*, 2012). Pertenece a ella, por ejemplo, aquellas especies halladas con frecuencia en los intermareales o en las playas luego de arribazones, tempestades o mareas extraordinarias. En este capítulo se considera la existencia de una cuarta clase en el phylum, denominada Homoscleromorpha, propuesta y aceptada formalmente como tal en el año 2012 sobre la base de evidencias moleculares (Gazave *et al.*, 2012).

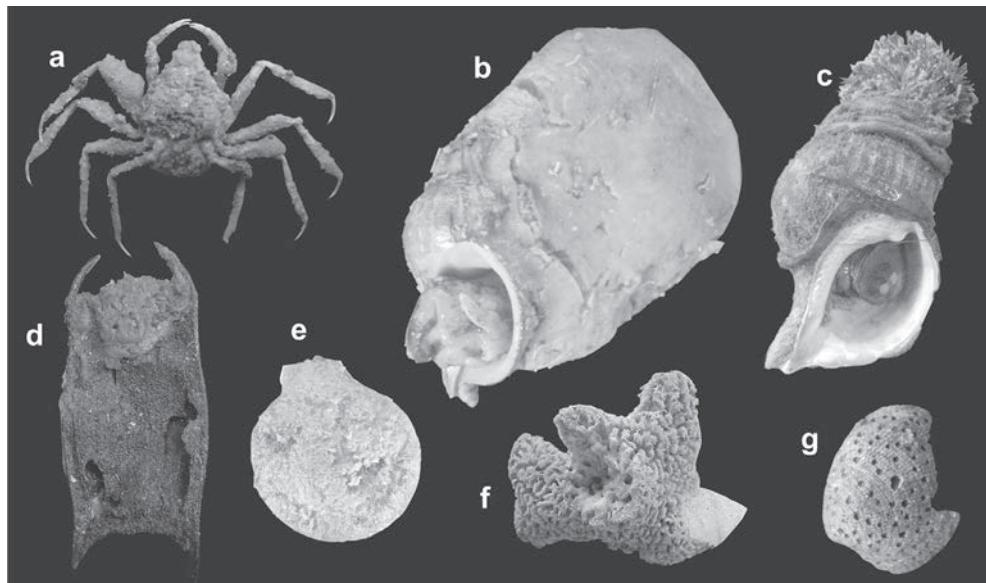


Figura 1. Esponjas y sustratos de asentamiento. a. cangrejo *Euryopodius latreillii* con el caparazón cubierto de esponjas (*Iophon proximum*, y *Haliclona* sp.); b. caracol *Fusitriton magellanicus* cubierto por *Tedania* (*Trachytedania*) *mucosa*; c. caracol *Fusitriton magellanicus* con la esponja epibionte *Dictyonella hirta* (*sensu* Burton, 1940) en el ápice y el tubo del poliqueto *Potamilla antarctica*. d. ovicápsula de Rajoidea con la esponja *Haliclona* sp.; e. el bivalvo *Zygochlamys patagonica* cubierto por la esponja *Iophon proximum*; f. esqueleto calcáreo del coral *Flabellum* sp. cubierto por la esponja *Clathria* sp.; g. valva de *Ameghinomyia antiqua* perforada por la esponja *Cliona* sp.

Anteriormente, esta clase fue considerada un Orden de la clase Demospongiae.

En la fase adulta, las esponjas son organismos sésiles, es decir que carecen de movilidad propia, y la mayoría de ellas viven sujetas a un sustrato que puede ser inerte (rocas) o viviente (o restos de organismos vivos) que presenta una superficie sólida para su adhesión, como en el caso de valvas de moluscos, caparazones de crustáceos, espinas de erizos de mar, etc. (Figura 1 a-f).

En algunos ambientes marinos, como la Antártida, son importantes componentes del benthos, llegando a constituir más del 50% en biomasa de muchas comunidades (Brey y Gerdes, 1997). Algunas esponjas han evolucionado con un modo de vida perforante y se las encuentra, por ejemplo, en valvas de moluscos o sustratos calcáreos (Figura 1g). Llegan a causar serios inconvenientes en especies de moluscos de cultivo, como las ostras, aunque también son responsables del deterioro de ambientes tales como los arrecifes coralinos (ver Ecología). La fase móvil del ciclo de vida está representada por una larva nadadora, producto de la reproducción sexual, a la cual, según su morfología, se le han asignado diferentes nombres: anfiblastula, parenquimela, triquimela, entre otras.

La gran mayoría de las esponjas son filtradoras y se alimentan de partículas de alimento que se encuentran en el agua que circula por el interior del organismo. Algunas especies son capaces de mantener relaciones simbóticas con algas y bacterias de las cuales pueden obtener también energía para realizar sus funciones vitales, y un grupo particular de esponjas que se cree que ha evolucionado en ambientes con características únicas como gran profundidad o cuevas y cavernas submarinas han desarrollado una alimentación carnívora (Figura 2).

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA:

Bases para una buena identificación

Quien pretenda realizar una buena identificación taxonómica de esponjas deberá comprender, como primera medida, un conjunto de términos técnicos y particulares referidos a la morfología y anatomía de los poríferos. Seguramente el compendio más completo para abordar este tipo de estudios sea el “Thesaurus of Sponge Morphology” (Boury-Esnault y Rützler, 1997), un tipo de diccionario ilustrado en donde se pueden encon-

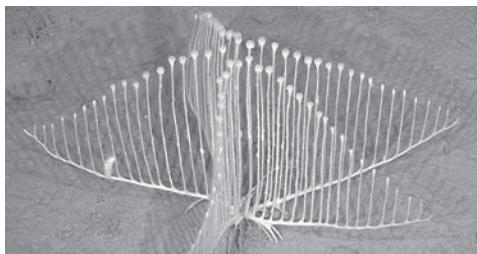


Figura 2. Esponja carnívora *Chondrocladia (Symmetrocladia) lyra*. Foto cortesía de Welton Lee, Monterey Bay Aquarium Research Institute.

trar tanto definiciones como esquemas generales de todo lo conocido. Así, la morfología externa de una esponja puede ser caracterizada como globular, pedunculada, incrustante, amorfa, foliosa, en forma de vaso o excavadora (entre otras), su ectosoma (la capa más externa que muchas veces puede diferenciarse en estas especies y cuyas

células tapizantes se conocen como pinacodermo, si bien no es un verdadero tejido) puede ser conuloso, híspido, aterciopelado, rugoso o liso (entre otros) y es importante registrar, además, los datos del color *in vivo*, la rigidez al tacto, si puede ser compresible y cualquier otro factor que ayude a la identificación, como por ejemplo, la presencia de mucus u organismos asociados. En muchos casos, la morfología externa de una misma especie puede ser variable, debida a la plasticidad que presenta este grupo de organismos.

La organización interna de una esponja es también de vital importancia para la identificación de especies y se basa en la observación de las estructuras esqueléticas tanto de las fibras orgánicas como de las espículas, que pueden presentar arreglos del tipo reticular (Figura 3), ramoso, plumoso o plomo-reticular, entre otros, además de poseer cantidades variables de espongina.

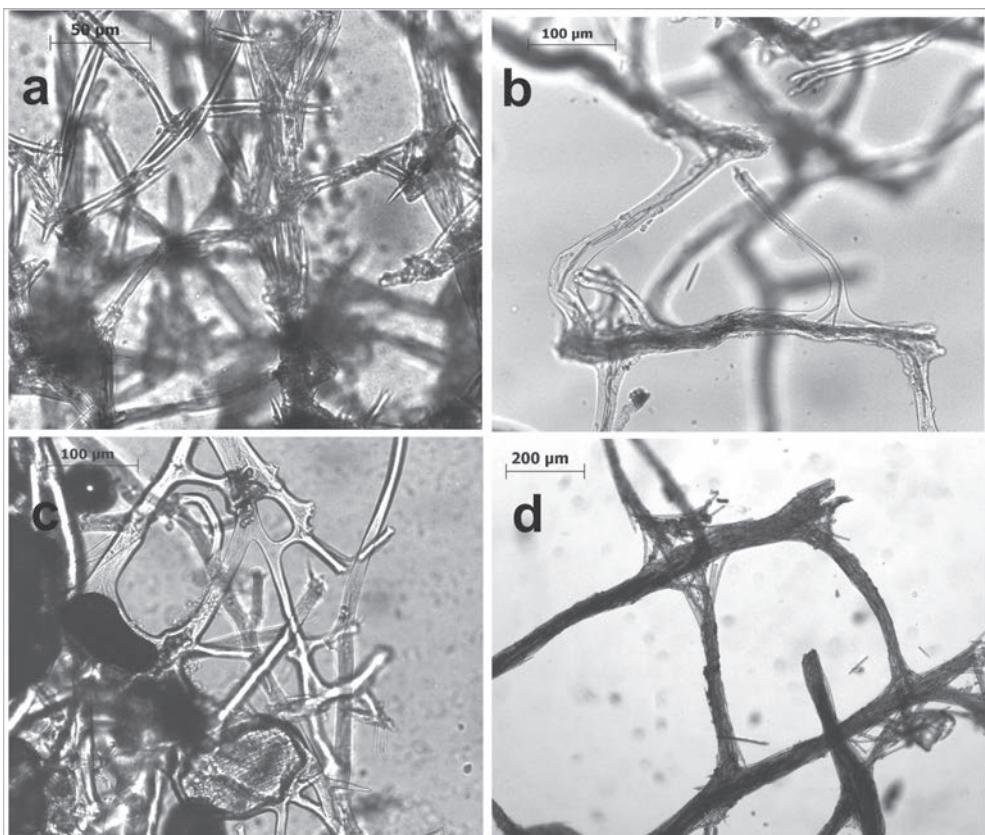


Figura 3. Distintos tipos de disposición en retículo en los esqueletos de esponjas. a. retículos de pocas espículas con poca espongina, *Chalinula* sp.; b. retículo con mucha espongina y espículas en el interior, *Callyspongia* sp.; c. retículo con espongina, sin espículas, que engloba partículas de sedimento, *Dysidea* sp.; d. retículo con muy poca espongina formado por haces de muchas espículas, *Isodictya* sp.

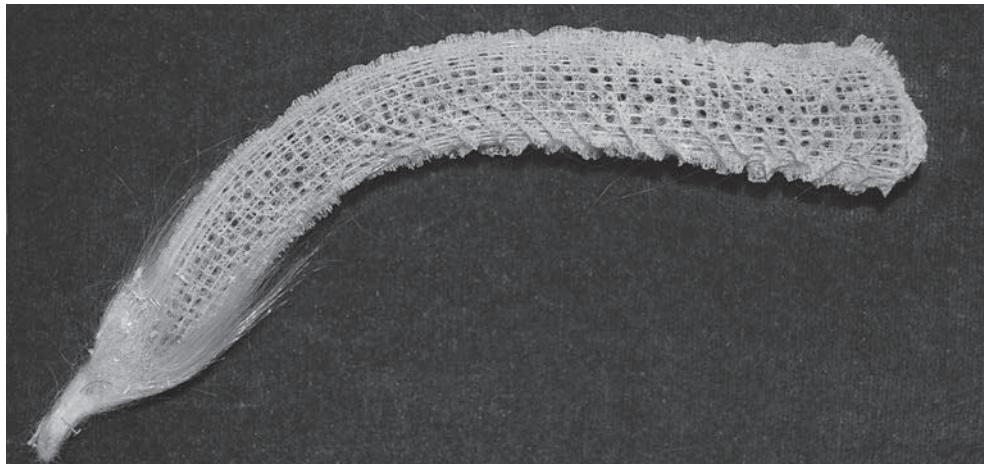


Figura 4. La esponja hexactinellida *Euplectella aspergillum*. Foto cortesía de Javier Cristobo.

Uno de los casos más notables en cuanto a arreglos esqueléticos se da en las esponjas vítreas del género *Euplectella*. Estas esponjas presentan una notable complejidad estructural que brinda una gran estabilidad al organismo a partir de materiales simples y a un costo mínimo (Aizenberg *et al.*, 2005) (Figura 4).

Las espícululas son un componente esquelético conspicuo en la gran mayoría de las especies, si

bien hay algunos grupos que carecen por completo de ellas. La observación de los distintos tipos de espícululas (Figura 5) presentes en un organismo es fundamental y muchas veces decisiva para realizar una buena identificación.

Las técnicas más sencillas de observación de espícululas involucran la realización de preparados para microscopio óptico denominados “transitorios” (ya que no se usa ningún tipo de báls-

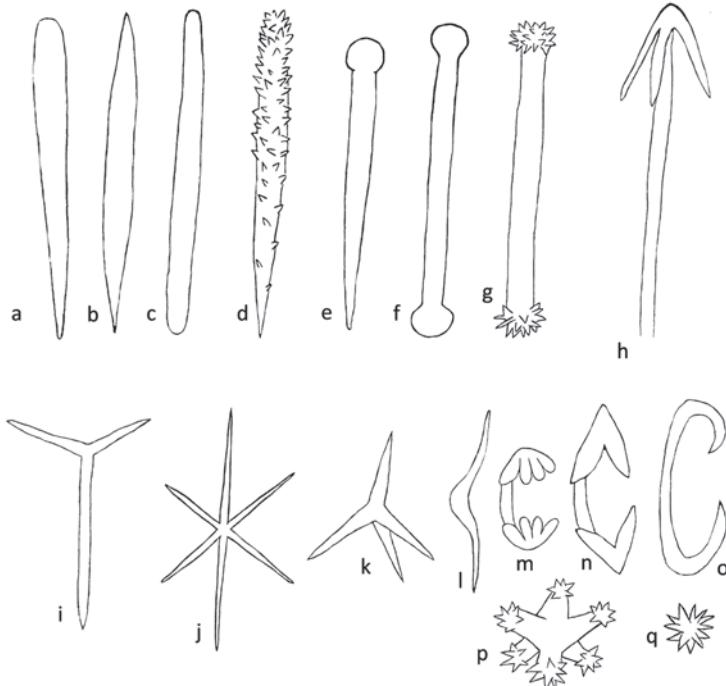


Figura 5. Dibujos esquemáticos de tipos comunes de espícululas. Megascleras: a. estilo; b. oxea; c. tornote; d. acantostilo; e. tilostilo; f. tilote; g. acantotilote; h. extremo terminal de una anatriena; i. triactina; j. hexactina; k. calthrop. Microscleras: l. toxas; m y n. quelas; o. sigma; p y q. ásteres.

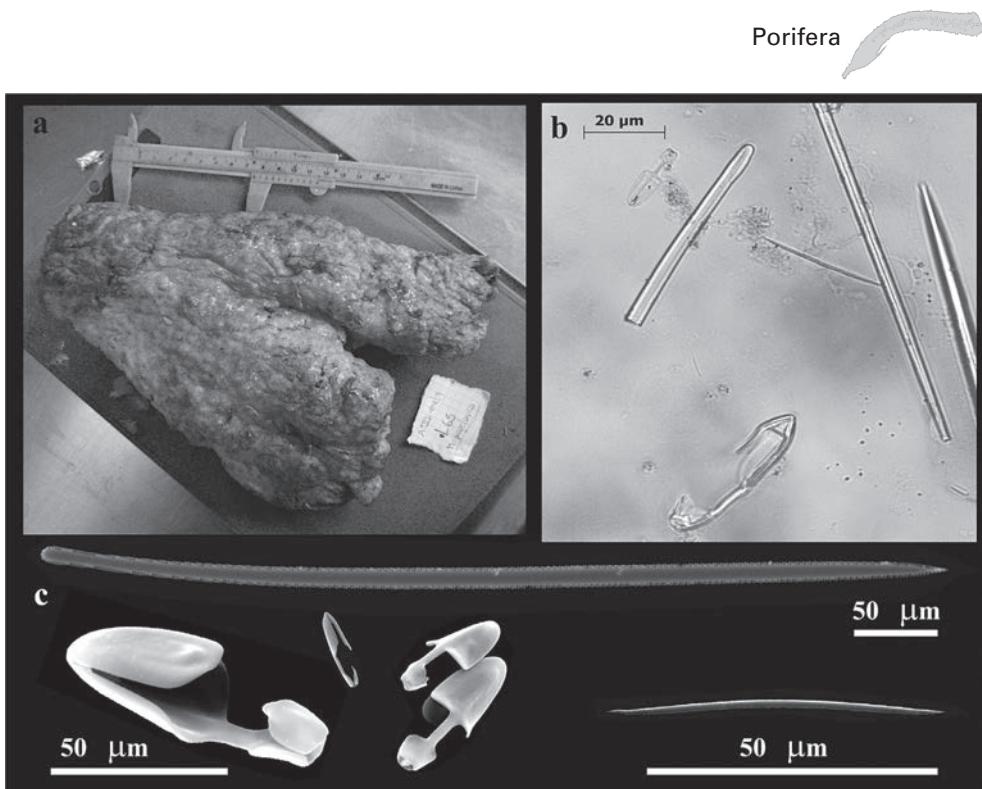


Figura 6. La esponja *Mycale (Aegogropila) magellanica*. a. vista macroscópica; b. fotografía de las espículas vistas al microscopio óptico: mycalostilos, anisoquellas y ráfides; c. fotografía electrónica de barrido mostrando las mismas espículas.

mo para fijar las espículas y sellar el preparado). Consiste en la disolución de la materia orgánica de la esponja con hipoclorito de sodio en un pequeño recipiente o sobre un portaobjetos, para que permanezcan sólo las espículas, relativamente limpias, para su observación. Identificaciones y descripciones más rigurosas involucran un procesado más complejo del material de estudio para que sea apto para obtener imágenes a partir del uso de microscopía electrónica de barrido (ej. Figura 6).

La estructura interna de la gran mayoría de las esponjas se organiza en torno a un sistema acuífero que varía en su complejidad, y que está compuesto por células inicialmente totipotentes, que se agregan sin formar verdaderos tejidos ni órganos. El incremento en el tamaño de la esponja conlleva a diferentes modelos de plegamiento de la pared del cuerpo para que el agua recorra todo el organismo. Las células de la superficie externa de la esponja, los pinacocitos, son células aplastadas que forman un pseudo-epitelio externo denominado pinacodermo. Esta capa está atravesada por células especiales denominadas porocitos, poros dermales u ostiolas, a través de los cuales

ingresa el agua desde el exterior hacia el interior del organismo (Figura 7).

Este es el modelo generalizado que se encuentra en esponjas de las clases Demospongiae, Calcarea y Homoscleromorpha, aunque en esta última los pinacocitos son flagelados y debajo del pinacodermo existe una lámina basal. En las esponjas de la clase Hexactinellida el pinacodermo es sincial (posee células multinucleadas generadas a partir de la fusión temprana de células embrionales).

Por otra parte, el pseudo-epitelio que tapiza las superficies internas de la esponja denominado “coanodermo”, está compuesto por coanocitos. Estas son células flageladas únicas y características del phylum responsables de generar las corrientes dentro de la esponja y de la captación de partículas de alimento (bacterias, pequeños protozoos, materia orgánica disuelta, etc.) por procesos de fagocitosis y pinocitosis. Entre el pinacodermo y el coanodermo se encuentra el mesohilo, un estrato que puede variar en espesor de acuerdo al tamaño y a la especie. El mesohilo posee gran cantidad de tipos celulares desde células indiferenciadas totipotentes (arqueocitos) hasta células

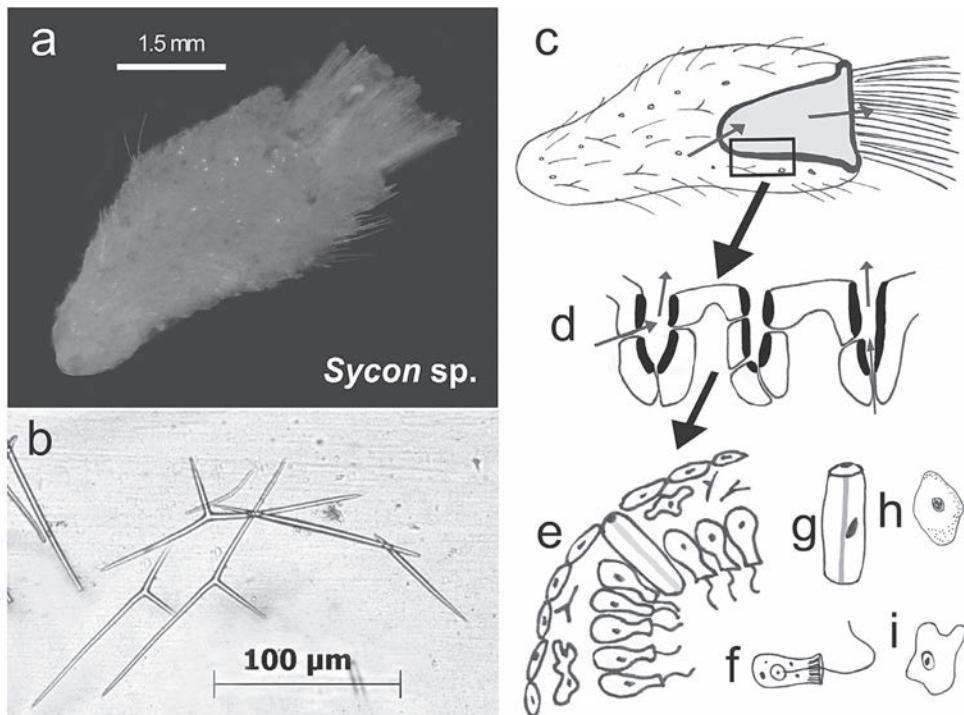


Figura 7. Clase Calcarea. Espuma *Sycon* sp. a. fotografía de un ejemplar colectado en Patagonia; b. fotografía de las espículas vistas en microscopio óptico; c. Esquema general de la esponja. Las flechas muestran la circulación del agua; d. detalle del pliegamiento de la pared del organismo: la zona sombreada muestra el área del coanodermo; e. esquema detallado mostrando los diferentes tipos de células y su disposición; f. coanocito; g. porocito; h. pinacocito; i. amebocito.

diferenciadas con funciones variadas tales como producción de gametos (gonocitos), secreción de espículas y de las fibras de espongina y de colágeno (esclerocitos, lofocitos, colenocitos, espongocitos, etc.) y transporte de nutrientes y desechos (amebocitos), entre otras. En el esquema más simple de circulación del agua dentro de un individuo denominado asconoide (presentado por algunas esponjas calcáreas y en estadios embrionarios tempranos de muchas especies), el agua ingresa al interior de la esponja a través de los porocitos del pinacodermo. Luego es canalizada directamente al atrio o esponjocele, cavidad interna de la esponja recubierta por coanocitos, para finalmente ser expelida hacia el exterior a través del ósculo, junto con los productos de desecho, las gametas, etc. En esponjas con sistemas acuíferos más complejos como el siconoide (Figura 7) y el leuconoide, los coanocitos no se encuentran en el esponjocele, sino que se encuentran tapizando canales o cámaras (respectivamente) que desembocan luego en el atrio o en una serie de canales

exhalantes que llevan el agua hacia uno o varios ósculos. Alrededor de los ósculos pueden existir células especiales con fibrillas contráctiles (mioцитos), los cuales regulan la apertura y cierre de los mismos. Los diferentes modelos de circulación del agua están descriptos en la gran mayoría de los libros de zoología general.

El movimiento del flujo de agua en la esponja fue descubierto y estudiado en detalle desde comienzos del siglo XIX, especialmente en los trabajos de Grant y Dutrochet (Lévi, 1999), si bien existen algunas observaciones anteriores a estos estudios. Las esponjas se comportan como verdaderas bombas de agua vivientes y aunque el flujo del agua no es permanente a lo largo del día, o de la estación del año y la tasa de filtración también depende de la especie, se sabe que muchas especies son capaces de filtrar un volumen equivalente al propio en menos de un minuto (Reiswig, 1971; Savarese *et al.*, 1997). De allí su importancia en muchos ambientes marinos.

La excepción a este modelo general y filtrador



fue descubierta en la década del 90', a partir del estudio de algunas especies halladas en cavernas a las que no se les había encontrado un sistema acuífero ni la existencia de poros sobre la superficie. Se trata de las denominadas "esponjas carnívoras" (ver Ecología), especies que por habitar en áreas de aguas profundas o cavernas submarinas no habían podido ser estudiadas y observadas en detalle sin la ayuda de la tecnología apropiada (Vacelet y Boury-Esnault, 1995; Levi, 1999) (Figura 2).

REPRODUCCIÓN

El estudio de la biología y ecología de las esponjas, tiene sus primeras bases en la antigüedad. Aristóteles (en "Historia de los Animales", año 350 AC) ya había hecho sus observaciones sobre la capacidad de regeneración de las esponjas (reproducción asexual), ya que un nuevo organismo podía generarse a partir de un fragmento desprendido de un individuo original (Voultiadou, 2007).

Los mecanismos de reproducción y dispersión de las esponjas son variados. La reproducción asexual explota el carácter totipotente de muchas de las células, existiendo además procesos de gemación, fragmentación y estructuras especiales denominadas gémulas (estas últimas sólo en esponjas de agua dulce). Por otra parte, la reproducción sexual tiene por resultado la formación de una larva que representa la única fase móvil de estos organismos, fase de gran importancia en la dispersión y colonización de nuevos ambientes. Un estudio detallado e ilustrado sobre los diferentes tipos de larvas conocidos fue desarrollado por Maldonado y Berquist (2006).

La reproducción sexual tiene varios componentes importantes. Las esponjas pueden ser dioicas o monoicas, dependiendo de la especie, siendo el modelo hermafrodita el más común, usualmente con producción de gametas femeninas y masculinas en períodos alternados. Los detalles de la embriología de la mayoría de las especies son desconocidos, si bien se asume que en la mayoría de los casos el embrión se transforma en una larva nadadora o reptante que representa el período activo de dispersión. En los casos en los que se conocen los procesos reproductivos, las gametas se originan de la diferenciación de coanocitos o de arqueocitos en células denominadas gonocitos. No hay gónadas ni ductos reproductivos. Los espermatozoides son liberados

en el flujo exhalante de la esponja (flujo de agua que se dirige hacia el ósculo y es expelido hacia el exterior), e ingresan en otro individuo a través del flujo de agua incurrente o inhalante. La fertilización es casi siempre interna. Los espermatozoides son englobados (pero no digeridos) por los coanocitos, los cuales cambian su morfología y función inmediatamente para transformarse en células ameboides que dejan las cámaras o canales coanocitarios y migran para transferir el espermatozoide, transformado en un espermatozisto, al oocito. Luego de la fertilización se genera un cigoto que comienza su crecimiento, muchas veces dentro de la esponja. En los casos en donde el individuo adulto presenta relaciones simbióticas con otros organismos como ciertas bacterias, se sabe que las células nodrizas (cuya función primordial es la de nutrir al embrión) son las encargadas de transmitirlos.

Las generalizaciones sobre las larvas de las esponjas y su desarrollo deben ser tomadas con cautela debido a que los datos existentes sobre morfología, desarrollo y ciclos de vida se basan en estudios de menos del 15% de las especies conocidas. De las especies conocidas, pueden derivarse dos tipos diferentes de larvas: aquellas compactas, sin una cavidad (ej. parenquimela) y aquellas que poseen una cavidad interna (ej. anfiblástula, diférula, clavobláctica). Las esponjas suelen poseer larvas ciliadas (con excepción de aquellas especies que presentan larvas holoplómella –ver más abajo–) y son lecitotróficas, aunque para algunas especies se ha informado la capacidad de absorber materia orgánica disuelta y hasta nanoflagelados por procesos de fagocitosis, aunque esto no sea lo más común. Una vez liberadas forman parte de lo que se conoce con el nombre de meropláncton.

El período de vida libre suele ser corto, y luego de que la larva encuentra un sustrato adecuado de asentamiento, la metamorfosis y la aparición del sistema acuífero inicial pueden demorar entre 1 y varios días, dependiendo de la especie estudiada. Las características generales de las larvas conocidas se presentan a continuación:

Anfiblástula: larva hueca, ovoide, relativamente pequeña, con grupos anteriores de células flageladas y grupos posteriores de células no flageladas (macrómeros y micrómeros), con cuatro células distintivas en cruz. Es típica de Calcaronea (Clase Calcárea).

Calciblástula: larva hueca, sin diferenciación de

células anteriores o posteriores, de forma ovoide y completamente ciliada. Se libera completamente desarrollada del organismo parental; está presente en especies de la clase Calcarea.

Clavablástula: larva hueca, típica de Clavaxinellidae.

Parenquimela: larva sólida, elongada, completamente ciliada o con pequeñas regiones descubiertas, a veces con un penacho posterior, relativamente grande y muchas veces pigmentada, presente en varias especies de demospongias. En su interior hay células diversas que se encuentran presentes en el mesohilo de adultos, fibras de colágeno, espículas y puede haber también microsímbiontes.

Disférula: el nombre de este tipo de larva se debe a que durante el desarrollo del embrión, éste puede verse como una esfera hueca dentro de una esfera. Son típicas del Orden Halisarcida.

Hoplitomela: es única entre los poríferos ya que no es ciliada y tiene un esqueleto larval con espículas que no están en la fase adulta. Es globular y se ha descripto para 2 especies de demospongias pertenecientes a los géneros *Alectona* y *Thoosa*.

Cinctoblástula: larva típica de Homoscleromorpha, hueca, esférica, en general completamente ciliada, muy similar a la anfiblástula.

Triquimela: es típica de algunas hexactinélidas, es sólida, de forma biconica, con células ciliadas en la región equatorial. Presentan una característica única que es la presencia de células subepiteliales multinucleadas. Pueden presentar simbiontes en el mesohilo larval.

(Adaptado de Maldonado y Bergquist, 2006 y Maldonado, 2006)

SISTEMÁTICA

Definición General del Phylum Porifera: Organismos metazoos sésiles con un sistema acuifero inhalante (con poros externos) y exhalante (ósculos), en los cuales una capa de células flageladas diferenciadas (coanocitos) genera corrientes unidireccionales de agua a través del cuerpo de los organismos. Poseen además células móviles capaces de diferenciarse en otros tipos celulares (totipotentes). Son organismos que presentan una alta plasticidad y morfología, contando con elementos esqueléticos tales como fibras de colágeno y espongina, espículas silíceas, calcíticas o de espongina en las diferentes especies (adaptado de Hooper y van Soest, 2002).

A la luz de los conocimientos actuales, este Phylum monofilético (Philippe *et al.*, 2009) se divide en 4 clases (también monofiléticas), 25 órdenes, 128 familias y unos 680 géneros, si bien de manera permanente se proponen cambios a partir de nuevos descubrimientos (van Soest *et al.*, 2012). Al momento, la mejor herramienta confecionada para la identificación y caracterización de las esponjas a nivel mundial y hasta la categoría taxonómica de género es el compendio *Systema Porifera*, un libro de dos volúmenes editado por J.N.A. Hooper y R.W.M. van Soest, publicado en el año 2002, y cuyos capítulos han sido elaborados por especialistas de todo el mundo. El complemento que permite actualizar permanentemente los conocimientos taxonómicos que se proporcionan en ese compendio (como sinonimias, nuevas especies o clasificaciones, etc.) es el portal de internet denominado “World Porifera Database” (<http://www.marinespecies.org/porifera/>), desarrollado por los mismos autores del Libro y en colaboración con todos los taxónomos del mundo, el cual es parte de otra iniciativa mundial denominada WoRMS (World Register of Marine Species - <http://www.marinespecies.org/>) cuyo objetivo es la creación y actualización permanente de una base de datos mundial con todas las especies marinas conocidas (Costello *et al.*, 2013).

1. Clase Calcarea

Se agrupan en esta clase unas 680 especies actuales de esponjas marinas cuyo esqueleto está compuesto exclusivamente por espículas de carbonato de calcio, generalmente libres, que pueden ser biacinas, triacinas o tetractinas (sólo megascleras, Figura 5i y Figura 7). Son la única clase que presenta los tres tipos de sistema acuifero descriptos en la bibliografía clásica (ascoíde, siconoide y leuconoide) (ej., *Sycon* sp., Figura 7), ya que en las otras 3 clases el sistema acuifero ha evolucionado y se ha complejizado a partir del esquema leuconoide. La mayoría de las especies de este grupo son de pequeño tamaño, desde algunos milímetros a pocos centímetros, si bien en algunas áreas arrecifales ciertas especies son capaces de desarrollar tamaños superiores a 20 centímetros (adaptado de Hooper y van Soest, 2002). Son organismos vivíparos y para las especies estudiadas se han reconocido como tipos larvales la anfiblástula y la calciblástula (Maldonado, 2006).

Existen 2 subclases: Calcinea y Calcaronea, la



primera de las cuales posee a su vez 2 órdenes (Clathrinida y Murrayonida), mientras la segunda subclase que es la más numerosa con más de 500 especies, posee 3 órdenes (Leucosolenida, Lithonida y Baerida).

2. Clase Hexactinellida

Se encuentran en esta clase las llamadas “esponjas vítreas”, organismos exclusivamente marinos cuyos ancestros se remontan al Período Proterozoico Tardío. Poseen generalmente coloraciones grisáceas o amarronadas, pueden tener tamaños que varían entre 0.5 cm de diámetro hasta 2 metros (en el caso de *Aphrocallistes vastus* o *Anoxycalyx (Scolymastra) joubini*), con una gran variedad de morfologías pudiendo presentar, entre otras, forma de saco, vaso, tubos o ramificaciones, pero nunca tienen forma incrustante (ej. *Euplectella* sp., Figura 4). Se cree que actualmente existen unas 620 especies que habitan todos los océanos del mundo en aguas profundas de entre 200 y hasta 6000 metros, y en unas pocas regiones (Antártida, sur de Nueva Zelanda, cuevas submarinas del Mediterráneo y aguas costeras del Pacífico Norte) se encuentran también algunas especies a profundidades inferiores a los 20 metros. Se caracterizan por poseer espícululas silíceas triaxónicas y hexactinas (megascleras y microscleras) (Figura 5 j,p,q) y tejidos sinciales. Precisamente este tipo de tejido las hace organismos únicos en el planeta, ya que este sistema que alberga todos los tipos celulares en organismos de esta clase funciona no solamente para el transporte del alimento a través de todo el organismo, sino que además permite la transferencia de señales eléctricas, que funcionarían de manera análoga a un sistema nervioso. Los individuos son vivíparos y las larvas que se conocen en este grupo son del tipo triquimela (adaptado de van Soest *et al.*, 2012 y Leys *et al.*, 2007).

Se reconocen 2 subclases, caracterizadas por el tipo de microscleras que presentan: la subclase Amphidiscophora (con anfidiscos) y la Hexasterophora (con hexásteres). La primera de estas subclases posee solamente un orden actual (Amphidiscosida) que a su vez contiene 3 familias (Hyalonematidae, Pheronematidae y Monorhaphididae). La segunda subclase es la más importante en cuanto a número de especies y diversidad y posee 16 familias agrupadas en 4 órdenes (Aulocalycoidea, Hexactinosida, Lychniscosida, Lyssacinosida).

3. Clase Demospongiae

Esta es la más grande y diversa de todas las clases del Phylum, que abarca a más del 80% de las especies conocidas, lo cual representa alrededor de 7000 especies válidas (ej., Figuras 1 y 2). La mayor parte de estas especies son marinas, si bien algunas habitan exclusivamente agua dulce y salobre. Pertenecen a esta clase las esponjas con esqueletos compuestos por fibras orgánicas o fibrillas de colágeno, espícululas silíceas mono o tetraxónicas (nunca triaxónicas) que pueden subdividirse, al igual que las hexactinéllidas, en mega y microscleras y hasta, ocasionalmente, especies sin un esqueleto (Figuras 3, 5, 6). Un único género (*Darwinella*) posee espícululas de espongina. El tipo larval conocido más generalizado es la parenquimela, con una estrategia reproductiva vivípara u ovípara. Algunas especies poseen larvas denominadas hoplitolomella y disférula (Maldonado, 2006).

Se reconocen actualmente 13 órdenes, 3 de los cuales se asemejan por poseer espícululas tetraxónicas (Spirophorida, Astrophorida y “Lithistida”), tres órdenes de esponjas que carecen de espícululas silíceas y que antes fueron denominados colectivamente como esponjas córneas o “Keratosa” (Dictyoceratida, Dendroceratida y Verongida), un orden caracterizado por la presencia de un tipo particular de microscleras denominadas quelas (Poecilosclerida), un orden con esponjas que poseen un esqueleto basado en un arreglo reticulado de espícululas simples diactinales (Haplosclerida) -dentro del cual el suborden Spongillina agrupa a las esponjas que habitan aguas dulces en seis familias y un complemento de *incertae sedis*-, cuatro órdenes basados en combinaciones únicas de características no excluyentes de espícululas o arreglos esqueléticos (Hadromerida, Halichondrida, Agelasida y Chondrosida) y algunas especies agrupadas bajo la denominación “Demospongiae *incertae sedis*”.

La diversidad de esta clase es la mayor de todas, e incluye especies como las conocidas “esponjas de baño” (por ejemplo, género *Spongia*, Orden Dictyoceratida) utilizadas antiguamente en las culturas mediterráneas, las esponjas perforantes (Orden Hadromerida - Figura 1g- aunque hay esponjas perforantes que pertenecen a otros órdenes), muchas de las especies de esponjas que incrustan caparazones de cangrejos araña, caracoles, erizos y otros invertebrados, camuflándolos y decorándolos en su ambiente (mayormente

Orden Poecilosclerida) (Figura 1), como también las esponjas carnívoras (mayormente Orden Poecilosclerida), siendo en este último caso uno de los ejemplos más impactantes el de la especie de aguas profundas del Pacífico recientemente descripta *Chondrocladia (Symmetrocladia) lyra* (Figura 2).

4. Clase Homoscleromorpha

Esta cuarta clase, correspondiente al antiguo Orden Homosclerophorida, fue considerada tradicionalmente parte de la Clase Demospongiae. A la luz de nuevos descubrimientos basados en evidencias moleculares se confirió a este grupo de especies la categoría taxonómica de Clase y se las separó definitivamente de las demospongias. Dentro de esta clase se agrupa a las esponjas que poseen las siguientes características: larva del tipo cinctoblastula con incubación de los embriones, pinacocitos flagelados, membrana basal, elementos esqueléticos (si están presentes) que consisten en espícululas silíceas tetraxónicas (calthrops, Figura 5k) y sus derivados sin diferenciación de micro y megascleras. Comprende 2 Familias (Oscarellallidae y Plakinidae), 7 géneros y menos de 100 especies descriptas hasta el momento (adaptado de Gazave *et al.*, 2012).

DISTRIBUCIÓN

Las esponjas se distribuyen en todos los océanos del mundo, desde los intermareales costeros hasta las profundidades abisales. Algunas especies habitan exclusivamente agua dulce. Van Soest *et al.*, (2012), empleando la información del portal *World Porifera Database* y en base a datos “conservadores” diagramaron la riqueza de esponjas por ecoregión (Figura 8).

Resulta evidente que existen *hotspots* localizados en el NE del Océano Atlántico, en el Mediterráneo, en el Caribe, al sur de la India, al Este de Australia y en las aguas cercanas a Japón, mientras que las áreas más pobres se encuentran en el Océano abierto. De todos modos, muchas de estas áreas están sub-exploradas o sub-muestreadas y el conocimiento de los diferentes grupos de esponjas está relacionado directamente con el número de especialistas que se han dedicado a estudiarlos a lo largo del tiempo.

En lo referente al Océano Atlántico Sudoccidental que involucra a la Plataforma Continental Argentina, López Gappa y Landoni (2005) realizaron un relevamiento histórico de la bibliografía conocida con el fin de mostrar los patrones de distribución de poríferos en Argentina y destacar las

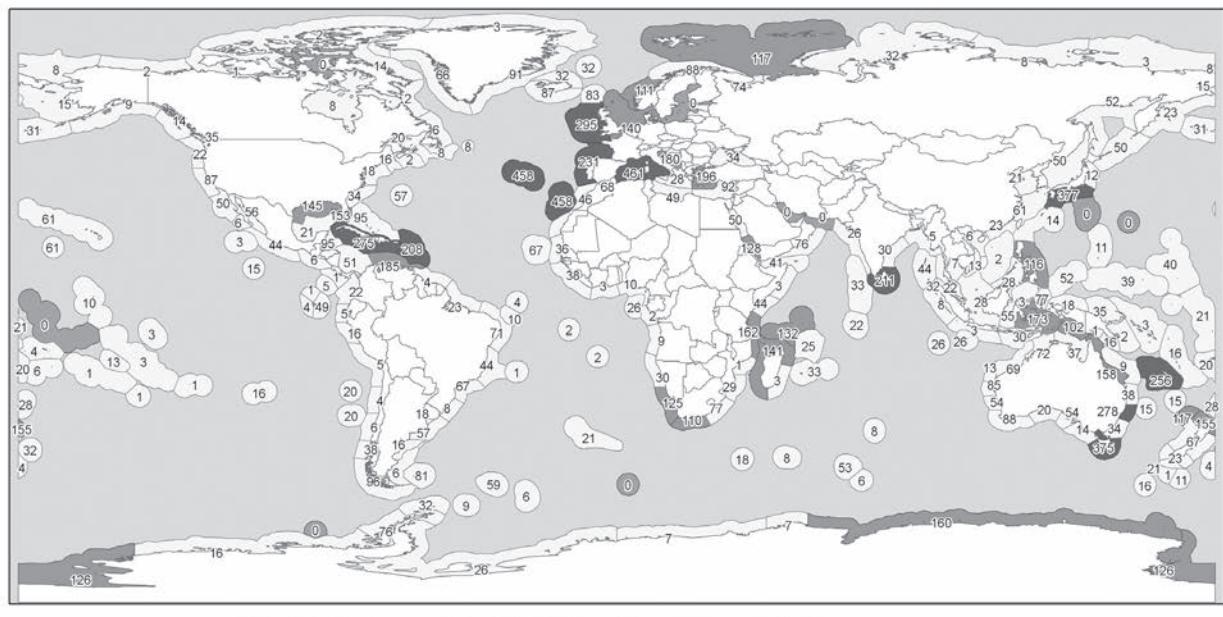


Figura 8. Riqueza estimada de esponjas en el mundo, en las diferentes regiones. Tomado de van Soest. *et al.*, 2012 (imagen cortesía del autor).

especies más comunes. De este modo, se mostró que gran parte de los datos provenían de alrededor de 30 trabajos, siendo la mayoría de los registros producto de especímenes recolectados en las expediciones históricas del *Challenger*, *Discovery* y *William Scoresby*, y algunos otros datos provenientes de ejemplares almacenados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (trabajos de Burton publicados en 1932 y 1934). Asimismo, muchos registros del intermareal y áreas costeras están basados en contribuciones realizadas más recientemente por Elena Cuartas, investigadora argentina que dedicó alrededor de 10 años al estudio de estos organismos. La espongofauna de Tierra del Fuego estuvo a su vez muy bien estudiada por el investigador italiano Michele Sará (Sará, 1978), quien fue uno de los grandes pioneros del estudio de las esponjas en el mundo. La distribución de especies resultante mostró un patrón que tiene más que ver con el esfuerzo de muestreo que con la distribución real de las especies, mostrando áreas intensamente estudiadas, como la provincia de Buenos Aires y los alrededores de las Islas Malvinas, mientras que la mayoría del área de plataforma y talud carecía de registros por falta de muestreos específicos. Más recientemente y con posterioridad a la publicación del trabajo de López Gappa y Landoni (2005), fueron publicados varios trabajos sobre riqueza de esponjas, nuevos registros y descripción de varias especies nuevas para la ciencia. Estos trabajos abarcaron las áreas del borde externo de la Plataforma Continental Argentina (Schejter *et al.*, 2006, 2011, 2012), un cañón submarino (Bertolino *et al.*, 2007), el litoral bonaerense (Urteaga y Pastorino, 2007) y las Islas Malvinas (Goodwin *et al.*, 2011). En la Figura 9 se muestra el patrón original de riqueza de especies reportado por López Gappa y Landoni (2005) con la inclusión de los aportes de los trabajos posteriores publicados entre el 2005 y el 2013. Como es evidente, queda aún mucho por conocer sobre la espongofauna Argentina en materia de riqueza, diversidad y distribución, además de resolver interrogantes sobre historia de vida, ecología o bioquímica de las especies.

HISTORIA Y USOS POPULARES

Las esponjas conocidas como “esponjas de baño” tienen quizás, la historia mejor documentada en referencia a los usos prácticos que se les

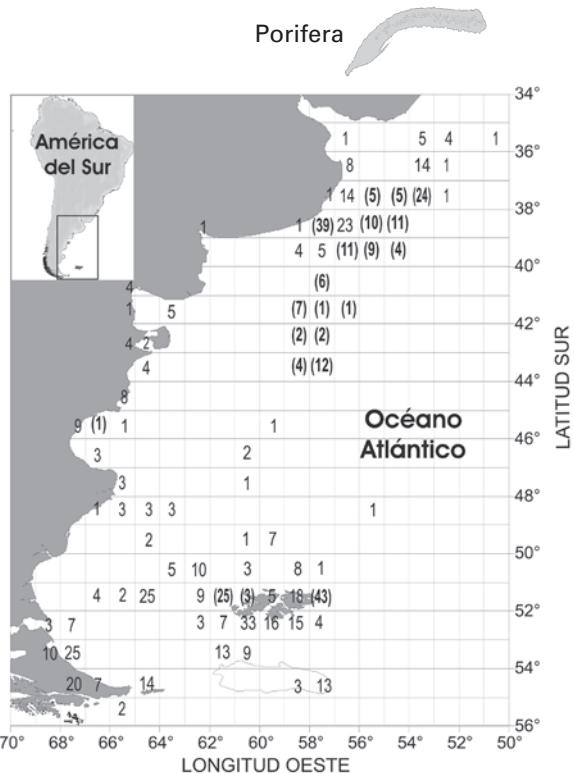


Figura 9. Riqueza estimada de esponjas marinas en el Mar Argentino. Imagen modificada a partir de López Gappa y Landoni (2005). Los valores entre paréntesis corresponden a datos modificados o registros posteriores a la fecha de publicación del trabajo original.

han dado a estos organismos. Desde las culturas Mediterráneas, a lo largo de unos 5000 años, las primeras referencias de esponjas empleadas en decoraciones pueden remontarse a la Grecia antigua, al Palacio de Knossos, alrededor del 1900 AC (Pranzato y Manconi, 2008). El efecto decorativo de la pintura aplicada sobre las paredes al emplearse una esponja como elemento (por ejemplo, *Hippospongia communis* o *Spongia officinalis* en el Mediterráneo) ha sido ampliamente documentado. El uso de estos organismos a lo largo de la historia ha sido muy variado, aunque el empleo de un fragmento de esponja en la higiene personal o limpieza general ha sido, sin dudas, el uso más popular. Las esponjas, luego de ser colectadas y antes de ser empleadas con fines domésticos, pasaban por un proceso de sacudidas, apisonamientos y limpieza con agua de mar, procedimiento que propiciaba la eliminación del material orgánico dejando sólo las fibras limpias. Luego de ello, las esponjas eran cortadas y llevadas a los mercados, donde se vendían.

Otros usos, quizás menos conocidos, fueron el empleo de esponjas como suplementos dentro de los cascos de los soldados en el Imperio Romano. También se utilizaban esponjas embebidas en jugo de limón diluido y vinagre como método anticonceptivo (“esponjas vaginales”), esponjas embebidas con sustancias anestésicas para las cirugías antiguas (“esponjas soporíferas”) o con otras sustancias para prevenir o curar diferentes malestares, y hasta como comida (ver revisiones y detalles en Voultiadou, 2007; Pronzato y Manconi, 2008; Nemoy, 2009). Posiblemente la mención más extraordinaria que exista sobre estos organismos fue el empleo de grandes cantidades de esponjas para secar un lago durante un levantamiento militar en la antigüedad (Nemoy, 2009). Es necesario destacar que muchos pueblos de las antiguas culturas Mediterráneas tenían una economía basada en la recolección de invertebrados marinos, siendo las esponjas algunos de los más importantes, motivo por el cual no es extraño que la historia del buceo está también íntimamente asociada a estos organismos (Rützler, 1999). Los buzos que recolectaban esponjas recibían nombres especiales como “sponge-hunters” o “sponge-swimmers” (Voultiadou, 2007) y una parte de la literatura y poesía antigua también estuvo dedicada a aquellos buceadores recolectores de esponjas que afrontaban diariamente los peligros del mar para cumplir con su trabajo, y que corrían el riesgo de perecer víctimas, por ejemplo, de ataques de tiburones. Muchas muertes estuvieron asociadas a la recolección de esponjas en las primeras épocas del uso de las escafandras, ya que se desconocían las medidas de seguridad y las etapas de descompresión del buceo de profundidad, lo que provocaba decesos debidos a embolias y complicaciones derivadas de esta actividad. Pequeños poblados en Grecia, como la isla de Kalymnos, han sobrevivido a través de los siglos únicamente con el comercio de esponjas, conservando casi intacta la tradición de recolección de esponjas hasta mediados del siglo XIX, con una cultura completamente embebida en esta tarea incluyendo una danza de despedida para los pescadores de esponjas que partían a trabajar (Warn, 2000). En la actualidad, esta actividad aún se desarrolla en esta isla, junto con el turismo y el adiestramiento para buzos.

Si bien los datos no son demasiados precisos, muchas áreas del Mediterráneo (desde las épocas de las culturas griega y romana) y del Caribe

(desde comienzos del 1900) fueron sobreexplotadas en lo referente a la recolección de esponjas. Existen reportes en Túnez en el año 1882 de una flota de 850 barcos que albergaban unos 2000 trabajadores abocados a la recolección de esponjas. En épocas más recientes, las tendencias mundiales muestran una captura global reportada para la recolección de esponjas de 200 toneladas en el año 1985, si bien décadas antes, entre 1927 y 1932, la FAO (siglas inglesas para referirse a la “Food and Agriculture Organization of the United Nations”) llegó a reportar una captura promedio para el Mar Mediterráneo de 350 toneladas al año, mientras que para el Mar Caribe, esta cifra alcanzaba las 100 toneladas al año. En la actualidad, y considerando la primera década del siglo XXI, la Pesquería de esponjas del área del Mar Mediterráneo produjo alrededor de 50 toneladas anuales en promedio, siendo Túnez, Grecia y Libia los principales países productores, y con una importancia menor, Egipto y Turquía (Pronzato y Manconi, 2008). Esta caída abrupta en los últimos 50 años no se debe tanto a la sobreexplotación del recurso sino a la introducción de las esponjas plásticas en el mercado, hecho que sucedió alrededor de la década del 50 del siglo pasado.

Hoy, la venta de “esponjas de baño” obtuvo un renovado y pequeño auge en tiendas naturistas, aunque no tienen ya ningún otro uso directo. De todos modos, las esponjas han recobrado su importancia debido a un enfoque completamente distinto, constituido por la búsqueda de sustancias activas (metabolitos secundarios). Dentro de los organismos marinos son uno de los grupos principales que los presenta, ya que se ha demostrado que tanto las esponjas como su fauna bacterial asociada son fuentes importantes de sustancias con cualidades antiinflamatorias, antibacteriales, antitumorales y antifouling, entre otros (Hassan Belarbi *et al.*, 2003; Gerwick y Moore, 2012). Este tipo de estudios también ha sido desarrollado por investigadores argentinos, con fauna local, con resultados prometedores (por ejemplo, Bartolotta *et al.*, 2009; Patiño *et al.*, 2013), si bien el traspaso de información desde el descubrimiento y descripción de una nueva molécula o sustancia, los ensayos requeridos para comprobar el potencial de acción, los test experimentales y finalmente la fabricación masiva de un producto son tareas que requieren tiempos que a veces superan las décadas.

El primer género considerado válido y erigido



para una esponja fue *Spongia*, descripto por Linnaeus en 1759. Sin embargo, las primeras descripciones de esponjas en la lengua escrita son mucho más antiguas y pueden rastrearse hasta la Grecia arcaica, en los libros de Homero (La Ilíada y La Odisea), siglo VIII AC. Luego, los filósofos Aristófanes, Aristóteles, y Plinio, entre los más conocidos, dedicaron parte de sus trabajos a estudiar estos organismos y sentaron las primeras bases y conocimientos sobre la biología y ecología de las esponjas, así como sus cualidades para el empleo en medicina. Las primeras diagnosis conocidas para este grupo de organismos estuvieron basadas en la observaciones de Aristóteles de las “esponjas de baño” (Orden Dictioceratida) y registrados en el libro “Historia de los Animales”.

Por último, es interesante mencionar una antigua tradición japonesa que consiste en regalarle a las pareja de recién casados un ejemplar seco de la esponja del género *Euplectella*, conocida como “canasta de flores de Venus”, como símbolo de amor y fidelidad (Figura 4). Esta tradición nace del hecho de que esta esponja aloja usualmente en su interior a una pareja de camarones de la familia Spongicolidae que ingresan a la esponja en un estadio juvenil, transcurriendo todo su ciclo vital dentro de la esponja y permaneciendo en el interior hasta la muerte.

ECOLOGÍA

Estos organismos filtradores son muy eficientes y de vital importancia en los ambientes marinos, cumpliendo diversos roles, entre ellos funcionando como verdaderos filtros biológicos del mar y conectando los nutrientes del agua con las comunidades bentónicas. Asimismo, a través de sus organismos simbiontes tienen un rol muy importante en el ciclo del nitrógeno de los mares oligotróficos. Algunas especies cumplen un papel relevante en la bioerosión y/o modelado de ambientes complejos como los arrecifes de coral (Carballo *et al.*, 2008) o en bancos naturales de bivalvos o cultivos de ostras (Carver *et al.*, 2010), mientras que otras, por el contrario, cumplen una función importante en ligar y estabilizar sustratos no consolidados construyendo formaciones arrecifales (Wulff, 1984).

Las esponjas son organismos sésiles en su fase adulta y requieren de algún tipo de elemento que les proporcione estabilidad en el sustrato. De este modo, algunas especies han desarrollado rizomas

para anclarse en el sedimento (ej. Figura 2) mientras que otras han optado por crecer adheridas a superficies sólidas. Estas superficies pueden estar en el ambiente marino de manera natural (como los afloramientos rocosos del fondo marino o las costas) o de manera artificial (como las escolleras o paneles flotantes de marinas en los puertos). Una tercera posibilidad es el establecimiento de relaciones epibióticas, en donde las esponjas se adhieren a organismos vivos (o a veces también a los restos de ellos) (Figura 1). Este tipo de asociación se establece especialmente en ambientes fangosos o arenosos. La Plataforma Continental Argentina posee más del 70% de su superficie cubierta por sedimentos blandos, principalmente arena y fango en menor medida, situación que propicia el establecimiento de relaciones epibióticas. Los moluscos y los crustáceos son seguramente los organismos más empleados como sustrato viviente (basibionte) por esponjas, además de otros organismos sésiles. Este tipo de relación acarrea una serie de implicancias para los organismos sustrato y sus esponjas epibiontes que han sido mayormente descriptas como mutualismos, es decir, como relaciones en las que ambas partes obtienen un beneficio de la asociación. De esta manera, muchos organismos basibiontes obtienen una apariencia camuflada debida a la esponja que puede funcionar como una defensa contra algunos predadores (además de las propias defensas químicas que pueda tener la esponja epibionte) en tanto que las esponjas obtienen un sustrato para asentarse y movilidad que puede estar asociada al transporte a áreas con mayor disponibilidad de alimento y también a la dispersión, entre otros factores (Wulff 2006 y 2012). En el Mar Argentino, son muchas las relaciones epibióticas que se han registrado para las esponjas (Figura 1), y contribuyen en gran medida a la biodiversidad existente en las comunidades del fondo marino (Schejter *et al.*, 2011).

Otro tipo de interacciones de las esponjas con otros organismos son la competencia, la predación y la simbiosis.

-Competencia: esta interacción ecológica puede producirse entre especies diferentes de esponjas o entre esponjas y otros organismos comúnmente por el sustrato (Figura 1 a y c). Fenómenos de este tipo pueden afectar la morfología de las especies, pueden involucrar cambios en las tasas de crecimiento y pueden producir sobre-crecimiento de una especie sobre otra. Es frecuente la mediación

química a partir de sustancias específicas repelentes que son elaboradas por la propia esponja o por bacterias asociadas.

-Predación: los invertebrados han sido reportados como los principales consumidores de esponjas, al menos en aguas templadas, si bien se sabe que muchos peces y algunas tortugas pueden incluir esponjas en sus dietas (ej., Dunlap y Pawlik, 1996, 1998). Entre los principales predadores de esponjas se encuentran los opistobranquios, los asteroideos, los equinoideos y además, los crustáceos y poliquetos endobiontes. Numerosos estudios se han desarrollado en muchas esponjas que habitan ambientes desde el trópico hasta los polos, y que involucran el compromiso entre el crecimiento y la fabricación de compuestos químicos para defensa (por ejemplo, sustancias con feo sabor para un predador o citotóxicos), así como el uso de defensas estructurales como las espícululas (la mayoría de estos estudios han sido citados en los trabajos de Wulff ya mencionados). En este sentido, las tasas de crecimiento de las esponjas se relacionan inversamente a la posesión de defensas si la fabricación de las mismas se da por la propia esponja, sean del tipo químico o físico. Aquellas especies que se ha demostrado mediante experimentos ecológicos que presentan defensas químicas han sido frecuentemente estudiadas de manera posterior desde un punto de vista químico-farmacológico.

Un curioso caso de interacción y que constituye la excepción a la definición convencional del Phylum Porifera está dado por las denominadas “esponjas carnívoras”, la mayoría de las cuales pertenece a la Familia Cladorhizidae (Demospongiae), especies habitantes de aguas profundas y cavernas submarinas (esta Familia está actualmente compuesta por las especies agrupadas en los géneros *Abyssocladia*, *Asbestopluma*, *Cercicladia*, *Chondrocladia*, *Cladorhiza*, *Lollipocladia* y *Neocladia*) (Figura 2). Este grupo de extrañas esponjas carecen de un sistema acuífero y no se alimentan por filtración. El sistema acuífero puede estar presente en algunos géneros, pero es relictual o está modificado para cumplir funciones de sostén o turgencia. Estas esponjas carnívoras y depredadoras se alimentan usualmente de pequeños crustáceos que quedan cautivos al acercarse a la superficie de la esponja, que actúa como un sistema de fijación de rulos y ganchos similar al “velcro”, debido a la gran cantidad de espícululas que presenta (quelas modificadas). Una vez que el

crustáceo ha sido retenido, la esponja reacomoda unos filamentos especiales propios del grupo, generando a veces nuevos filamentos, hasta que envuelve por completo a la presa, que termina siendo digerida en el término de algunos días (Vacelet y Boury-Esnault, 1995). Se sospecha además que especies de otras familias podrían también presentar este tipo de alimentación, como en el caso de algunas especies de los géneros *Euchelipluma* y *Esperiopsis* (Orden Poeciloclerida), y que además, dadas las similitudes con algunas esponjas fósiles, este tipo de alimentación podría ser mucho más antiguo de lo que se creía (Vacelet, 2007).

-Simbiosis: existe una gran diversidad de organismos simbóticos asociados con las esponjas, desde procariotas hasta peces, y que pueden hallarse ya sea dentro de los canales o atrios de las esponjas como dentro de sus células. Con respecto a los microorganismos, puede mencionarse que existen 3 grupos diferentes de asociaciones: la gran mayoría está representada por simbiontes del mesohilo de la esponja, algunos microorganismos pueden ser intracelulares y algunos otros viven en el interior de la esponja y presentan características similares a las comunidades de microorganismos presentes normalmente en el agua. En algunas especies de esponjas tropicales se sabe que estos microorganismos pueden constituir hasta el 40% del volumen total de la esponja; el carbono fijado por estos simbiontes (algunos fotosintéticos) puede de constituir más del 50% de los requerimientos energéticos de muchas especies, además de constituir a partir de las sustancias químicas que elaboran, una importante defensa química (Webster y Taylor, 2012). Tal porcentaje de microorganismos en la esponja puede inclusive, tornarla verdosa, semejando un alga. La estructura de muchas esponjas en sí misma ofrece refugio y protección para muchos otros organismos, fauna conocida usualmente con el término de “endobionte”. Así, las esponjas pueden alojar en sus canales o en su atrio de manera permanente u ocasional crustáceos, poliquetos, moluscos y hasta peces (ejemplo local en la especie *Mycale magellanica*, Figura 6, Schejter *et al.*, 2012). Este tipo de asociación entre organismos de diferentes especies y que suele agruparse colectivamente empleando el término simbiosis (cuyo significado es “vida en común”) puede presentar diferentes grados de compromiso entre los participantes, que van desde relaciones mutuamente benéficas o mutualismo, comensales y hasta de parasitismo.



FILOGENIA Y “BARCODING”

Hasta hace poco tiempo, los estudios que empleaban técnicas moleculares filogenéticas con el afán de establecer y clarificar las relaciones entre los diferentes grupos de metazoos y el ancestro común de todos ellos determinaban, contradictoria y alternativamente, un origen monofilético o parafilético para los poríferos (ej. Borchiellini *et al.*, 2001; Nielsen, 2008). Estos resultados ambiguos pueden explicarse considerando el escaso número de especies muestreadas, o bien una elección inadecuada de los taxones, muchas veces asociada a la disponibilidad de muestras. En el trabajo de Philippe *et al.* (2009) se discuten estos antecedentes, demostrando a la luz de los conocimientos actuales y a partir de un muestreo abarcativo que considera especies de esponjas pertenecientes a las 4 clases mencionadas, un origen monofilético para el phylum. Se especula que el ancestro común de los metazoos habría tenido una organización basada en un eje polar, tal como sucede en las larvas de las esponjas y en los adultos de esponjas tales como las de las clases Hexactinélida y Homoscleromorpha, y que la asimetría presentada por la mayoría de las demospongias sería un carácter derivado más que ancestral.

Si bien la noción del uso de una secuencia específica de ADN para la identificación de especies no es un concepto nuevo, fue a partir del 2003 que comenzó a darse mayor énfasis en los estudios catalogados dentro de un proyecto internacional conocido como “Barcode of Life” (<http://wwwbarcodeoflife.org/>), que se conoce en español

como el “Código de Barras Genético”. Este proyecto fue instituido con el fin de crear una mega base de datos mundial en la cuál se vuelque la información genética obtenida a partir del seguimiento de un protocolo estandarizado de todas las especies del planeta, y que en mayor medida, para que la información quede disponible de manera permanente. En lo que respecta a los animales, la región de genes propuesta para este protocolo estándar consta de 658 pares de bases y se halla en el gen mitocondrial de la enzima citocromo c-oxidasa (COI) (Valentini *et al.*, 2008). Uno de los subproyectos abarca el Phylum Porifera y la información disponible puede obtenerse en el portal <http://www.spongebarcoding.org/> (Wörheide *et al.*, 2007 y Vargas *et al.*, 2012).

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todos los amigos y colegas del mundo de las esponjas por muchas de las imágenes y figuras que me proporcionaron para ilustrar este capítulo, por la bibliografía facilitada y por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron el trabajo: Matilde Beresi, Javier Cristobo, Juan López Gappa, Rody Elías, Lonny Lundsten y Welton Lee (y por su intermedio al Monterey Bay Aquarium Research Institute), Philippe Nemo, Rob van Soest. Asimismo, quisiera agradecer a Claudia Bremec y Eduardo Spivak por las valiosas sugerencias y comentarios que mejoraron la versión inicial de este capítulo. Financiamiento parcial: PICT 2013-0629. CONTRIB. INIDEP N° 1882”

BIBLIOGRAFIA

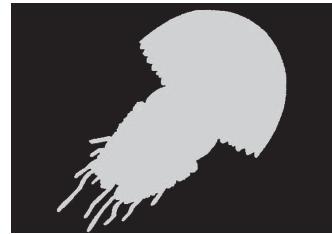
- Aizenberg J., Weaver J.C., Thanawala M.S., Sundar V.C., Morse D.E. y Fratzl P. 2005. Skeleton of *Euplectella* sp.: structural hierarchy from the nanoscale to the macroscale. *Science* 309:275-278.
- Bartolotta S.A., Scuteri M.A., Hick A.S., Palermo J., Rodriguez-Brasco M.F., Hajdu E., Mothes B., Lerner C., Campos M. y Carballo M.A. 2009. Evaluation of genotoxic biomarkers in extracts of marine sponges from Argentinean South Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369(2):144-147.
- Beresi M.S. 2007. Fossil sponges of Argentina: a review. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custodio M.R., Hajdu E., Lobo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Rio de Janeiro. Museu Nacional, p 11-21.
- Bertolino M., Schechter L., Calcinai B., Cerrano C. y Bremec C. 2007. Sponges from a submarine canyon of the Argentine Sea. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custodio M.R., Hajdu E., Lobo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Rio de Janeiro. Museu Nacional. p 189-201.
- Borchiellini C., Manuel M., Alivon E., Boury-Esnault N., Vacelet J. y Le Parco Y. 2001. Sponge paraphyly and the origin of Metazoa. *Journal of Evolutionary Biology* 14, 171-179.
- Boury-Esnault N. y Rützler K.. 1997. Thesaurus of Sponge Morphology. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (596): 1-55.
- Brain C.K.B., Prave A.R., Hoffmann K.H., Fallick A.E., Botha A., Herd D.A., Sturrock C., Young I., Condon D.J. y Allison S.G.. 2012. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossils from Namibia. *South African Journal of Science* 108(1/2). 658pp.
- Brey T. y Gerdes D. 1997. Is Antarctic benthic biomass really higher than elsewhere? *Antarctic Science* 9(3):266-267.
- Burton M. 1932. Sponges. *Discovery Reports* 6: 237-392, láminas 48-57.
- Burton M. 1934. Sponges. *Further Zoological Results Swedish Antarctic Expedition 1901-1903* under the direction of Dr. Otto Nordenskjöld 3:1-58.
- Burton M. 1940. Las Esponjas marinas del Museo Argentino de Ciencias Naturales. (Parte 1). *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"* 40 (6): 95-121, láminas I-VIII.
- Carballo J.L., Bautista-Guerrero E. y Leyte-Morales G.E., 2008. Boring sponges and the modeling of coral reefs in the east Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 356:113-122.
- Carver C.E., Thériault I. y Mallet A.L., 2010. Infection of cultured eastern oysters *Crassostrea virginica* by the boring sponge *Cliona celata*, with emphasis on sponge life history and mitigation strategies. *Journal of Shellfish Research* 29(4):905-915.
- Costello M.J., Bouchet P., Boxshall G., Fauchald K., Gordon D., Hoeksema B.W., Poore G.C.B., Van Soest R.W.M., Stohr S., Walter T.C. *et al.* 2013. Global coordination and standardisation in marine biodiversity through the World Register of Marine Species (WoRMS) and related databases. *Plos One* 8(1):e51629.
- Dunlap M. y Pawlik J.R. 1996. Video-monitored predation by Caribbean reef fishes on an array of mangrove and reef sponges. *Marine Biology* 126: 117-123.
- Dunlap M. y Pawlik J.R. 1998. Spongivory by parrotfish in Florida mangrove and reef habitats. *Marine Ecology Progress Series* 19(4):325-337.
- Gazave E., Lapébie P., EreskovSKY A.V., Vacelet J., Renard E., Cárdenas P., Borchiellini C., 2012. No longer Demospongiae: Homoscleromorpha formal nomination as a fourth class of Porifera. *Hydrobiologia* 687:3-10.
- Gerwick W.H. y Moore B.S. 2012. Lessons from the Past and Charting the Future of Marine Natural Products Drug Discovery and Chemical Biology. *Chemistry & Biology* 19: 85-98.
- Goodwin C., Jones J., Neely K. y Brickle P. 2011. Sponge biodiversity of the Jason Islands and Stanley, Falkland Islands with descriptions of twelve new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91(Special Issue 2): 275-301.
- Hassan Belarbi E., Contreras Gómez A., Chisti Y., García Camacho F. y Molina Grima E. 2003. Producing drugs from marine sponges. *Biotechnology Advances* 21:585-598.
- Hooper, J.N.A. y van Soest, R.W.M. 2002. *Systema Porifera. A Guide to the Classification of Sponges*. 2 vol. Kluwer Academic, Plenum Publishers. Nueva York, EEUU, 1764 pp.
- Levi C. 1999. Sponge science, from origin to outlook. *Memoirs of the Queensland Museum* 44:1-7.
- Leys S., Mackie G.O. y Reiswig H.M. 2007. The biology of glass sponges. *Advances in Marine Biology* 52, 145 pp.
- López Gappa J. y Landoni N.A. 2005. Biodiversity of Porifera in the Southwest Atlantic between 35 S and 56 S. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 7(2):191-219.
- Maldonado M. 2006. The ecology of sponge larva. *Canadian Journal of Zoology* 84:175-194.
- Maldonado M. y Bergquist PR. 2006. Phylum Porifera. En: *Atlas of Marine Invertebrate Larvae*. Young C.M. (ed). Elsevier. Barcelona. pp. 21-50.
- Maloof A., Rose C., Beach R., Samuels B., Calmet C., Erwin D., Poirier G., Yao N. y Simons F. 2010. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia. *Natural Geoscience* 3 (9): 653-659.
- Nemoy P. 2009. *Sponge Ecology: Historical Aspects and Recent Findings from the Mediterranean Coast of Israel*. Tesis de Maestría, Universidad de Haifa, Israel, 84 pp.



- Nielsen C. 2008. Six major steps in animal evolution: Are we derived sponge larvae? *Evolution and Development* 10: 241–257.
- Patíño Cano L.P., Bartolotta S.A., Casanova N.A., Siless G.E., Portmann E., Schejter L., Palermo J.A. y Carballo M.A. 2013. Isolation of acetylated bile acids from the sponge *Siphonochalina fortis* and DNA damage evaluation by the comet assay. *Steroids* 78:982-986.
- Philippe H., Derelle R., Lopez P., Pick K., Borchiellini C., Boury-Esnault N., Vacelet J., Renard E., Houliston E., Quéinnec E. *et al.* 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. *Current Biology* 19:706-712.
- Pronzato R. y Manconi R. 2008. Mediterranean commercial sponges: over 5000 years of natural history and cultural heritage. *Marine Ecology* 29:146-166.
- Reiswig H.M. 1971. In situ pumping activities of tropical Demospongiae. *Marine Biology* 9:38-50.
- Rützler K. 1999. Sponge Diving - Professional but not for profit. En: *Methods and Techniques of Underwater Research Proceedings of the American Academy of Underwater Sciences*. Lang M.A. y Baldwin C.C. (eds). Smithsonian Institution. Washington. pp 183-205.
- Sarà M. 1978. Demospongie di acque superficiali della Terra del Fuoco (Spedizione A.M.F. Mares-G.R.S.T.S. e S.A.I.). *Bulletino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*. 46: 7-117.
- Savarese M., Patterson M.R., Chernykh V.I. y Fialkov V.A. 1997. Trophic effects of sponge feeding within Lake Baikal's littoral zone: 1. In situ pumping rates. *Limnology and Oceanography* 42: 171–178.
- Schejter L., Calcinaí B., Cerrano C., Bertolino M., Pansini M., Giberto D. y Bremec C. 2006. Porifera from the Argentine Sea: Diversity in Patagonian scallop beds. *Italian Journal of Zoology* 73(4):373-385.
- Schejter L., Bertolino M., Calcinaí B., Cerrano C. y Bremec C. 2011. Epibiotic sponges on the hairy triton *Fusitriton magellanicus* in the SW Atlantic Ocean, with the description of *Myxilla (Styloptilon) canepai* sp. nov. *Aquatic Biology* 14(1):9-20.
- Schejter L., Chiesa I.L., Doti B.L. y Bremec C. 2012. *Mycale (Aegogropila) magellanica* (Porifera: Demospongiae) in the southwestern Atlantic Ocean: endobiotic fauna and new distributional information. *Scientia Marina* 76(4):753-761.
- Urteaga D. y Pastorino G.. 2007. *Pione angelae* Sp.Nov. (Porifera: Hadromerida: Clionidae) a new species of boring sponge inhabiting pagurized shells from the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:1431-1439.
- Vacelet J. y Boury-Esnault N. 1995. Carnivorous sponges. *Nature* 373:373-375.
- Vacelet J. 2007. Diversity and evolution of deep-sea carnivorous sponges. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custódio M.R., Hajdu E., Lôbo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Museu Nacional. Rio de Janeiro. pp.107-115.
- Valentini A., Pompanon F. y Taberlet P. 2008. DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution* 24(2):110-117.
- Vargas S., Schuster A., Sacher K., Büttner G., Schatzle S., Lauchli B., Hall K., Hooper J.N.A., Erpenbeck D. y Wörheide G.. 2012. Barcoding sponges: an overview based on comprehensive sampling. *Plos One* 7(7):e39345.
- Van Soest R.W.M., Boury-Esnault N., Vacelet J., Dohrmann M., Erpenbeck D., De Voogd N.J., Santodomingo N., Vanhoorne B., Kelly M. y Hooper J.N.A. 2012. Global diversity of sponges (Porifera). *Plos One* 7(4):e35105.
- Voultsiadou E. 2007. Sponges: an historical survey of their knowledge in Greek antiquity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:1757-1763.
- Warn F. 2000. Bitter Sea. The real story of Greek sponge diving. Guardian Angel Press, Reino Unido. 114 pp.
- Webster N.S. y Taylor M.W. 2012. Marine sponges and their microbial symbionts: love and other relationships. *Environmental Microbiology* 14(2):517-524.
- Wörheide G., Erpenbeck D. y Menke C. 2007. The Sponge Barcoding Project: aiding in the identification and description of poriferan taxa. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custódio M.R., Hajdu E., Lôbo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Museu Nacional. Rio de Janeiro. pp. 123-128.
- Wulff J.L. 1984. Sponge-mediated coral reef growth and rejuvenation. *Coral Reefs* 3:157-163.
- Wulff J.L. 2006. Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology* 84:146-166.
- Wulff J.L. 2012. Ecological interactions and the distribution, abundance, and diversity of sponges. *Advances in Marine Biology* 61:273-344.

CNIDARIA

**Gabriel N. Genzano,
Agustín Schiariti
y Hermes W. Mianzan (†)**



INTRODUCCIÓN

¿Por qué estudiar cnidarios? ¿Por qué algunos nos interesamos en ellos? Debe haber tal vez tantas respuestas posibles como especialistas en la materia; los cnidarios son criaturas tan extrañas como hermosas, son importantes ecológica y evolutivamente y relevantes para muchas actividades humanas. Los cnidarios representan problemas conceptuales muy interesantes sobre todo debido a la posición clave que ocupan en el árbol evolutivo (Mackie, 2002).

El phylum Cnidaria (Gr. *cnidae* = ortiga) debe su nombre a la presencia de células llamadas cnidocitos, características de este taxón, en cuyo interior se alojan organelas adhesivas o punzantes, los cnidocitos. Aunque el número de especies comprendidas en este grupo es muy discutido, se reconocen en la actualidad cerca de 11.000 especies. Dentro de este Phylum está contenida tal vez la mayor diversidad de formas y tamaños, hábitats y estrategias reproductivas que definen historias y ciclos de vida realmente únicos y maravillosos. Entre los representantes más conocidos podemos mencionar a las hidras, las flores de mar o anémonas, los corales y las medusas aunque también existen especies menos familiares tales como las plumas y abanicos de mar o los sifonóforos. Muchas especies son conocidas por su belleza e importancia turística (los corales), otras por sus molestas picaduras (medusas y sifonóforos) e incluso existen otras que despiertan sumo interés de millones de asiáticos que las consumen como alimento.

Los cnidarios se caracterizan por su simetría radial o birradial que se supone ancestral para todos los eumetazoos. En la simetría radial las partes del cuerpo están dispuestas concéntricamente alrededor de un eje oral-aboral. La simetría birradial divide al animal en dos planos que son imágenes especulares a lo largo del eje oral-aboral, debido a la presencia de alguna parte del cuerpo que es única o par.

Aunque ninguna especie ha progresado más

allá del nivel tisular de organización existen algunas que han desarrollado estructuras que podríamos equiparar con órganos.

Inicialmente se consideraba a los cnidarios junto a los ctenóforos dentro de un único taxón denominado Coelenterata debido a la cavidad única presente en la mayoría de las especies (Gr. *koilos*, “cavidad” o “concavidad” + *enteron*, “intestino”). Este criterio se justificaba por el limitado conocimiento que se poseía de estas especies y especialmente por relacionar los grupos a partir de plesiomorfías compartidas tales como su simetría, el aspecto gelatinoso o la cavidad única con función gastrovascular. No obstante, nuevos métodos aplicados a la sistemática filogenética de las últimas décadas han permitido confirmar el monofiletismo de ambos Phyla.

El origen de los cnidarios tuvo lugar más de 700 millones de años atrás. Son un taxón que ha prosperado en todo tipo de ambientes acuáticos llegando a dominar las comunidades en términos de abundancia e incluso biomasa. Existen registros fósiles que datan del Precámbrico superior y sugieren que ya en ese entonces estas especies cumplían con roles ecológicos de importancia de la misma manera que ocurre en la actualidad (Cartwright *et al.*, 2007).

Los cnidarios son organismos casi exclusivamente marinos que habitan todos los mares del mundo desde aguas someras hasta grandes profundidades oceánicas y desde los trópicos hasta los polos. No obstante, unas pocas especies han colonizado exitosamente aguas continentales entre las cuales se encuentran los pólipos del género *Hydra* y las medusas del género *Craspedacusta*. Hay representantes planctónicos, bentónicos y neustónicos e incluso muchas de las especies poseen diferentes fases en sus ciclos de vida con cada una de ellas ocupando hábitats diferentes. En general los cnidarios son de vida libre, aunque existen algunas especies parásitas. A menudo viven en simbiosis con otras especies de animales o algas y con frecuencia como comensales o incluso



como hospedadores de otras especies. Las relaciones tróficas también son muy diversas existiendo algunas especies que son voraces predadores y otras que constituyen el alimento exclusivo de, por ejemplo, algunos peces o tortugas marinas.

En muchas casos, la presencia de estadios o fases pólipo (sésiles) y medusa (de vida libre nadadora) permite la ocupación por una misma especie, y simultáneamente, de un hábitat bentónico y otro pelágico.

PLAN GENERAL DEL CUERPO: FORMA Y FUNCIÓN

Uno de los aspectos más llamativos de muchos cnidarios es la existencia de dos tipos morfológicos en el ciclo de vida: la medusa, adaptada a la vida libre y nadadora del ambiente pelágico, y el pólipo, adaptado a la vida sésil en el ambiente bentónico.

En su forma típica, las medusas tienen un cuerpo en forma de campana (umbrela) con una superficie externa y cóncava (exumbrela) y una interna convexa (subumbrela). Presentan usualmente simetría tetrámera, es decir, con sus partes corporales dispuestas en cuartos. La boca está situada generalmente en el centro de la cara cóncava u oral de la campana. Generalmente desde el margen de la campana se extiende un número variable de tentáculos.

En los pólipos la diversidad morfológica es mayor que en las medusas. No obstante, en general tienen formas tubulares con una boca en el extremo oral, que suele estar rodeada de tentáculos. El otro extremo, el aboral, está generalmente adherido al sustrato a través del discopedio. Los pólipos pueden ser solitarios o formar colonias. La colonias pueden estar compuestas por individuos semejantes morfológicamente o bien pueden poseer más de un tipo de individuos (polimorfismo), los cuales están modificados para desarrollar diversas funciones (*e.g.* alimentación, reproducción, defensa).

Existen numerosos trabajos de referencia general sobre los cnidarios en los cuales se resume la información básica sobre su arquitectura y modelo de organización (*e.g.* Ageitos de Castellanos y Lopretto, 1990; Ruppert y Barnes, 1996, Brusca y Brusca, 2003).

A pesar de sus evidentes diferencias, pólipos y medusas conservan el mismo plan estructural de su cuerpo. Podría decirse que todas las formas

corporales en Cnidaria presentan forma de saco con pólipos y medusas invertidos el uno respecto del otro. La pared del cuerpo rodea “el interior del saco” conformando la cavidad gastrovascular, denominada también celenterón. La pared está conformada por tres capas: una epidermis externa (ectodérmica), una gastrodermis interna (endodérmica) y entre ellas una capa extracelular llamada mesoglea. Esta última puede ser una simple lámina basal no celular o formar un tejido conjuntivo gelatinoso y fibroso, con o sin células mesenquimales. En consecuencia los cnidarios son considerados diploblásticos.

La epidermis contiene cinco tipos de células principales: epiteliomusculares, intersticiales, glandulares, cnidocitos, sensoriales y nerviosas. Las células epiteliomusculares pueden considerarse como las células musculares más primitivas de los metazoos. Estas células forman la mayor parte de la epidermis y actúan como cubierta y generando las contracciones musculares. Son de forma columnar, su extremidad distal es ligeramente expandida y su base posee dos o más extensiones que reposan sobre la mesoglea, cada una de las cuales contiene una miobrilla contráctil.

Las células intersticiales son básicamente indiferenciadas y se sitúan entre las epiteliomusculares. Estas células son totipotentes y pueden desarrollarse a partir de ellas otros tipos celulares.

Las células glandulares secretan mucus que se utiliza para la fijación. En algunos casos también secretan gas que se acumula en una burbuja en especies que lo utilizan para la flotación.

Sin dudas el tipo celular característico del Phylum son los cnidocitos, células redondas u ovoides con un gran núcleo basal, que se localizan en toda la epidermis aunque con más abundancia en los tentáculos. Se trata de células especializadas únicas y características de los cnidarios dentro de las cuales se aloja el cnidocisto (Figura 1). Este consta de una cápsula invaginada de pared doble, un opérculo y un filamento que se halla enrollado y que comúnmente está armado con espinas, puede de ser abierto o no. El más común de los cnidocistos es el tipo urticante o nematocisto. Excepto en los Antozois, los cnidocistos están provistos de un cnidocilo en forma de gatillo o cerda, corto y rígido, que es un flagelo modificado con un ciñetosoma en su base. Las variaciones en cuanto al largo del filamento y diámetro, ubicación de espinas, y forma de la cápsula, dan lugar a cerca de 30 tipos distintos de cnidocistos que son particulares

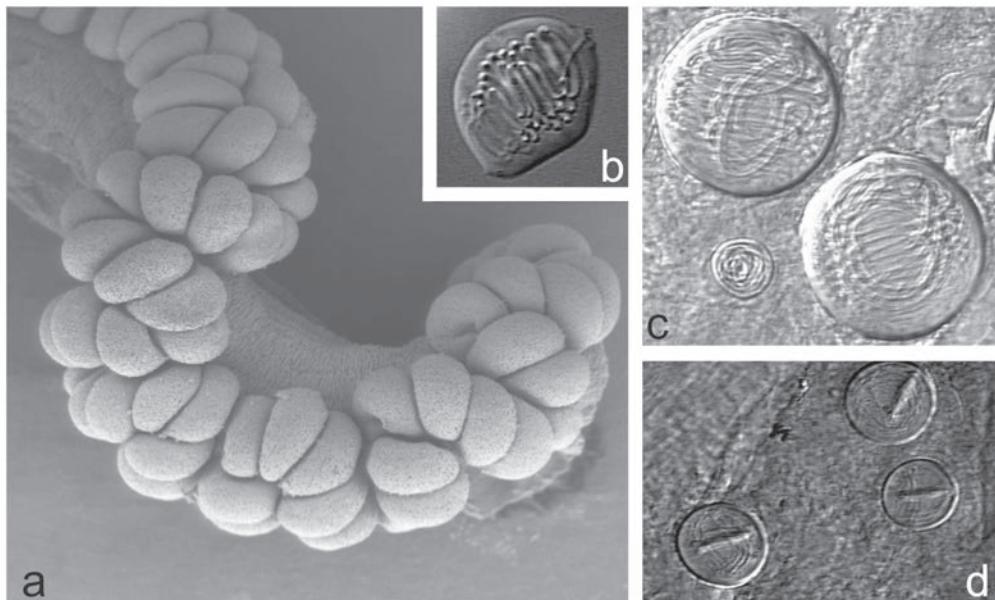


Figura 1. a: tentáculo del sifonóforo *Physalia physalis* (microscopía electrónica) mostrando las baterías de nematocistos. b, c, d: distintos tipos de nematocistos hallados en esta especie.

para las distintas especies y aportan valor taxonómico en muchos casos.

El mecanismo de descarga involucra una alteración en la presión osmótica de la cápsula, combinada con la influencia de ciertos estímulos mecánicos y químicos, que conduce a una liberación súbita de calcio en el interior de la cápsula, un ingreso de agua, y un aumento en la presión interior de la misma. El opérculo entonces se abre y el filamento se revierte, penetrando en los tejidos de la presa e inyectando la toxina paralizante. Este mecanismo ocurre en pocos milisegundos. Los efectos tóxicos son variables, muchos poseen efectos que no son perceptibles para la mayoría de los humanos. Sin embargo muchas medusas, sifonóforos y corales son bien conocidos porque producen irritación, una sensación de quemadura dolorosa o incluso la muerte.

Si bien el nematocisto es el cnidocisto más abundante y común de los cnidarios, existen otros dos tipos carentes de espinas que están presentes exclusivamente en Anthozoa denominados espirocistos y pticocistos. Los espirocistos son muy comunes y tienen función adhesiva. Por su parte, los pticocistos sólo se encuentran en las anémonas tubo (ceriantarios) y son utilizados para construir los tubos donde viven las mismas.

Las células sensoriales están esparcidas entre las otras células epidérmicas concentrándose par-

ticularmente alrededor de la boca, en los tentáculos y en el discopedio. Uno de los extremos de las células sensoriales queda libre y lleva un flagelo que actúa de receptor de estímulos químicos y táctiles. En el otro extremo se producen ramificaciones muy finas que forman sinapsis con las células nerviosas.

Los cnidarios carecen de sistema nervioso centralizado. Poseen plexo nervioso en la base de ambas capas celulares. Las células nerviosas son en general multipolares, es decir, presentan múltiples prolongaciones. No obstante, en algunas especies altamente organizadas estas células pueden ser bipolares (con dos prolongaciones). Estas prolongaciones (“axones”) forman sinapsis con células sensoriales y otras células nerviosas, y uniones con las células epiteliomusculares y los cnidocitos. Las sinapsis pueden ser asimétricas (unidireccionales) o simétricas (bidireccionales) e iniciar el impulso en cualquier dirección contrastando con las neuronas de animales superiores. En muchos cnidarios es posible hallar un sistema nervioso doble en la misma capa corporal. Una red que actúa como un sistema de conducción lenta y difusa conformada por neuronas multipolares y otra que es un sistema de conducción rápida con neuronas bipolares.

La gastrodermis es una capa de células que recubre la cavidad gastrovascular. En la gastrodermis



Cnidaria

encontramos células nutritivomusculares, intersticiales y glandulares. Las células nutritivomusculares son el equivalente gastrodérmino de las células epiteliomusculares. Son células generalmente columnares altas en cuyas bases contienen miofibrillas. Las miofibrillas son perpendiculares al cuerpo y forman una capa de musculatura circular bastante débil. Poseen flagelos en su lado apical que usan para mover el agua que penetra en la cavidad gastrovascular a través de la boca. El agua dentro de la cavidad gastrovascular actúa como esqueleto hidrostático. En los casos de especies que forman simbiosis con algas, éstas se alojan por lo general dentro de estas células gastrodérmiticas.

Las células intersticiales están esparcidas en la base de las nutritivomusculares y, al igual que en la epidermis, son totipotentes.

Las células glandulares, o enzimático-glandulares, son ciliadas y en forma de cuña con su extremo más delgado orientado hacia la mesoglea. Su función es segregar enzimas digestivas. Una vez que la presa se encuentra en el interior de la cavidad gastrovascular las células enzimático-glandulares descargan enzimas proteolíticas, reduciendo

gradualmente los tejidos de la presa a un líquido viscoso. Posteriormente a esta etapa extracelular, continúa una digestión intracelular. Las células nutritivomusculares engloban pequeños fragmentos de alimento y la digestión continua dentro de las vacuolas de éstas células. Finalmente los productos de la digestión son distribuidos por difusión. Aquellos materiales no digeridos son expulsados por la boca mediante contracciones del cuerpo.

En la gastrodermis también podemos encontrar células nerviosas aunque en menor número que en la epidermis. Los cnidocitos pueden estar ausentes o presentes pero en áreas bien específicas.

En los cnidarios no hay aparato excretor, respiratorio, ni circulatorio. Estas funciones se realizan a través de la cavidad gastrovascular o de la ectodermis.

REPRODUCCIÓN – CICLOS DE VIDA

Los cnidarios presentan típicamente ciclos de vida metagenéticos únicos en el reino animal (Figura 2).

Este tipo de ciclos involucra la alternancia de

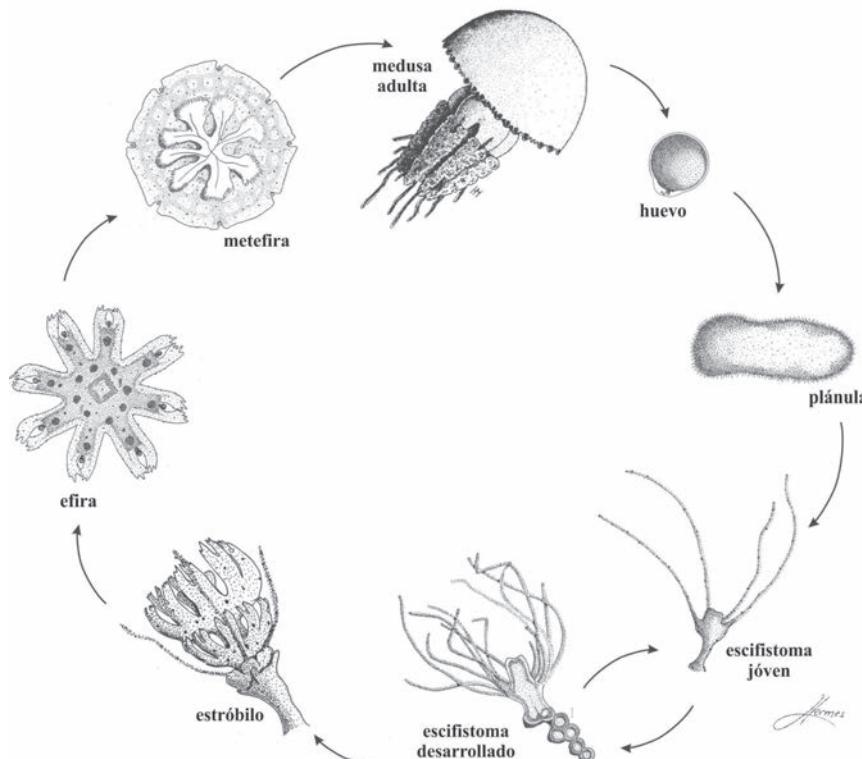


Figura 2: Esquema de un ciclo de vida metagenético. El ciclo de *Lycnorhiza lucerna* (Scyphozoa).



las generaciones de pólipos y medusas. A partir de un zigoto se desarrolla una larva plánula que se fija a un sustrato dando lugar a un pequeño pólipo. Dependiendo de los taxa, los pólipos pueden ser solitarios o poseer una organización colonial, a menudo modular y polimórfica. Los pólipos se reproducen dando lugar a nuevos pólipos que bajo determinadas condiciones ambientales producen medusas. Las medusas son liberadas a la columna de agua y crecen hasta alcanzar la madurez sexual y formando las gametas que tras la fertilización dan lugar a un nuevo zigoto cerrando así el ciclo. Dentro de este patrón general, las *medusas* son la *fase planctónica* del ciclo de vida y las responsables de la *reproducción sexual* mientras que los *pólipos* son *bentónicos* y se reproducen de diferentes formas pero todas ellas *asexuales*.

Salvo pocas excepciones las medusas son dioicas y no presentan evidencias claras de dimorfismo sexual. En general la fertilización es externa pero puede ocurrir también dentro del cuerpo de la hembra en cuyo caso existe cierto tipo de cuidados parentales ya que la evacuación ocurre luego de que las plánulas se han desarrollado (Arai, 1997). El clivaje del huevo es completo y

generalmente radial y se desarrolla una blástula hueca (coeloblastula) o sólida (steroblastula). La plánula es ciliada y posee un ectodermo externo separado del endodermo interno por una delgada capa de mesoglea. Con menos frecuencia, la plánula da lugar a otra forma larval, la actínula (Hydrozoa) que posee pequeños tentáculos orales y aborales, o la larva ceriúnula (Ceriantharia), que posee tentáculos cortos y 8 pares de septos, o la larva zoanthella (también denominada larva de Semper) que puede alcanzar los 6 mm de longitud y contiene 12 septos.

Por su parte, existen diversas formas de reproducción asexual que son llevadas a cabo en su mayoría por los pólipos. Casi todas ellas son alternativas que los pólipos, o sus colonias, tienen para multiplicarse y aumentar su densidad. Entre ellas podemos mencionar diversos tipos de brotes, estolones, fisión longitudinal, fragmentación, quistes de resistencia, etc. A su vez, bajo ciertas condiciones ambientales los pólipos comienzan a producir medusas mediante otros procesos de reproducción asexual. En Hydrozoa la formación de medusas se da generalmente a través de brotes (Figura 3g).

Por el contrario, en Scyphozoa las medusas se

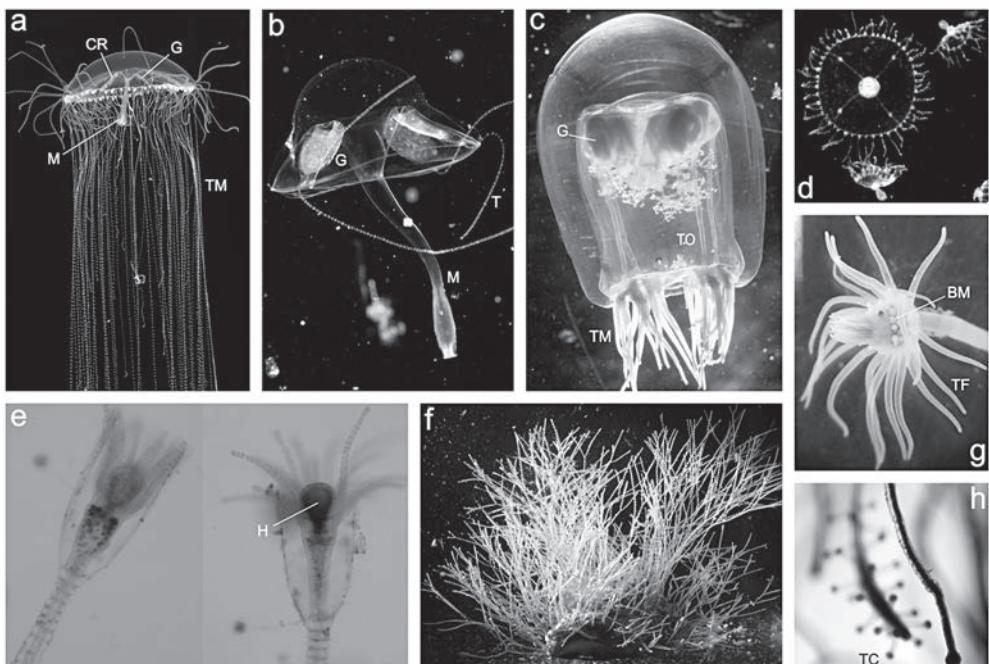


Figura 3. Hydrozoa. Hidromedusas. a: *Olindias sambaguensis*; b: *Liriope tetraphylla*; c: *Bougainvillia pagesi*; d: *Obelia* sp. (CR: canales radiales; G: góndolas; M: manubrio; TM: tentáculos marginales; TO: tentáculos orales). Colonias hidroides. e: *Obelia dichotoma* (pólipo extendido y contraído dentro de la hidroteca). f: colonia de *Amphisbetia operculata*; g: *Hybocodon chilensis*; h: *Coryne eximia* (BM= brotes medusoides; H= hipostoma; TC= tentáculos capitados; TF= tentáculos filiformes).



Cnidaria

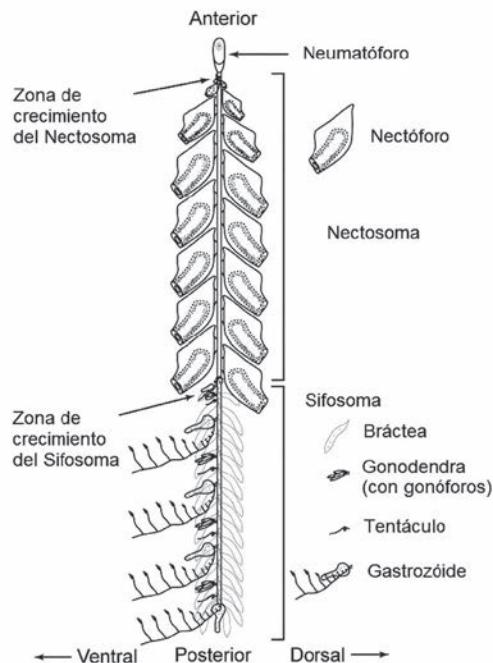


Figura 4. Esquema de una colonia típica de sifonóforo, con sus diferentes divisiones y zooides. Modificado a partir de Araujo, 2012.

forman mediante un proceso de fisión transversal seguido de metamorfosis denominado estrobilación (Figura 5f).

A partir de este patrón general, podemos encontrar dentro de los cnidarios virtualmente todas las combinaciones posibles de formas de vida, ambientes y tipos de reproducción. En su trabajo “*Reproduction of Cnidaria*”, Daphne Fautin subrayó que la búsqueda de explicaciones generales a partir de observaciones particulares es una tarea mucho más compleja de lo que podría haberse imaginado a partir de la simpleza anatómica y fisiológica de estas especies. Y es justamente esta simpleza la que les ha otorgado esta gran plasticidad evolutiva que dio lugar tantas alternativas reproductivas (Fautin, 2002). Dada esta diversidad de estrategias reproductivas es muy probable que hayamos subestimado las implicancias evolutivas y ecológicas de los cnidarios.

En todos los taxa vamos a encontrar excepciones del patrón generalizado. Existen especies que completan su ciclo de vida en el plancton reduciendo totalmente las fases polipoideas (ciclos holoplálgicos u holopláncticos) y otras con diferentes grados de reducción de las fases medusoides con especies que desarrollan sus ciclos de vida

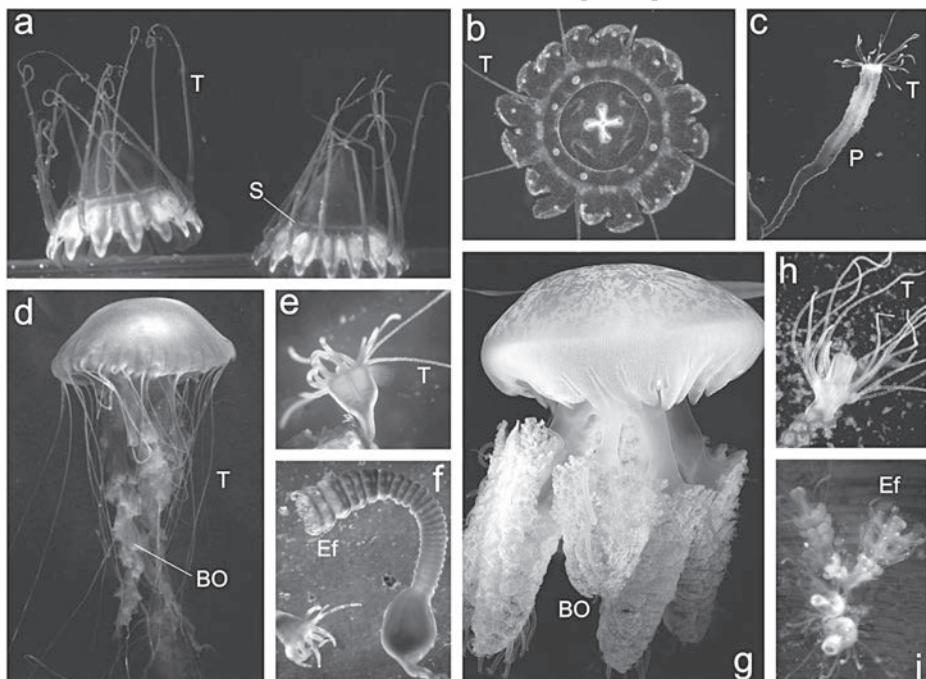


Figura 5. Scyphozoa. Orden Coronatae: a: *Periphylla periphylla*; (b-c) *Nausithoe aurea*. Orden Semaeostomeae: (d-e) medusa y polipo de *Chrysaora lactea*; (f) estrobilación en *C. achlyos*. Orden Rhizostomeae: (g-i) *Lychnorhiza lucerna*. (T: tentáculos; S: surco; P: perisarc; BO: brazos orales; Ef: efira).



completamente en el bentos (ciclos holobentónicos). A su vez, ni la reproducción asexual es exclusiva de los pólipos ni la reproducción sexual lo es de las medusas. Por ejemplo, en Anthozoa, donde no existen fases medusoides, son los pólipos los que llevan a cabo la reproducción sexual llegando a conformar uno de los fenómenos reproductivos más curiosos de la naturaleza como son los desoves en masa observados en muchos arrecifes de coral. En el otro extremo se encuentra la medusa *Microhydrula limopsicola* (Hydrozoa) que a pesar de ser holoplánctonica carece completamente de fases sexuales (Jarms, 1997). Aunque tal vez el ejemplo más llamativo lo conforme *Turritopsis nutricula* (Hydrozoa) conocida también como la “medusa inmortal” (Piraino *et al.*, 1996). Esta especie presenta un ciclo metagenético típico con medusas en el plancton que se reproducen sexualmente y pólipos en el bentos que se reproducen asexualmente. No obstante, estas medusas tienen la extraordinaria capacidad de volver a transformarse en pólipos aún luego de haber desarrollado sus gónadas y evacuado sus gametas a través de un proceso denominado transdiferenciación.

ECOLOGÍA

La gran mayoría de los cnidarios son carnívoros y capturan e inmovilizan a sus presas con la ayuda de los cnidocistos que contienen toxinas paralizantes. El contacto con la presa se da generalmente a través de los tentáculos pero también puede darse en otras partes del cuerpo tales como la exumbrella. La presa es luego transportada hasta la boca con la ayuda de los tentáculos y cilios que cubren diferentes partes del cuerpo. En general son oportunistas y la proporción de diferentes ítems en su dieta suele reflejar la oferta que el ambiente les brinda.

Tanto pólipos como medusas se alimentan de principalmente zooplancton incluyendo copépodos, tintínidos, veligers, cladóceros, huevos y larvas de peces entre los ítems más frecuentes. En menor medida, algunas cantidades de fitopláncton y hasta ciliados, bacterias y detritos pueden ser ingeridos. Algunas especies de mayor tamaño, o mayor poder urticante pueden alimentarse también de peces. Algunos semaeostomos se alimentan casi exclusivamente de otras especies gelatinosas (otras medusas o ctenóforos) una vez alcanzado cierto grado de desarrollo.

Aunque más conocidos por su gran voracidad,

e históricamente considerados como final de cadena trófica por su bajo valor nutricional, actualmente sabemos que muchas especies de cnidarios son consumidas por algunos peces, tortugas, ciertas aves y en mayor proporción, por otras especies de medusas y ctenóforos.

Por fuera de las interacciones tróficas, los cnidarios presentan además diversos tipos de relaciones interespecíficas con otros grupos de invertebrados y vertebrados. La epibiosis es muy frecuente; muchas colonias suelen adherirse a otros seres vivos tales como algas, esponjas, moluscos, crustáceos, tunicados, etc. Al inverso, son muchas las especies que encuentran en los cnidarios el sustrato adecuado siendo los arrecifes de coral verdaderos ingenieros ecosistémicos.

Muchas de las grandes escifomedusas cumplen el rol de “estructuras flotantes” en el ambiente pelágico en donde diversas especies de peces, cangrejos o anfípodos buscan refugio, transporte o alimento (Arai, 1997; Mianzan y Cornelius, 1999). No siempre está claro qué tipo de relación se establece entre estas especies ya que es muy difícil aseverar si la interacción es positiva, negativa o nula para las medusas hospedadoras pero sí está claro por la frecuencia en que se observan que son parte importante en las historias de vida de estos diversos huéspedes. Más claro y mejor estudiados son las relaciones de mutualismo que existen entre anémonas de mar y cangrejos, peces payasos y moluscos, o la simbiosis que se establece entre algunas medusas o colonias y las algas zooxantelas. En el primer caso, las anémonas brindan protección contra depredadores a sus huéspedes y reciben a cambio el alimento que no es aprovechado por ellos. En el segundo caso, los cnidarios se benefician de los productos bioquímicos de la fotosíntesis y brindan soporte y protección a sus huéspedes.

Por otro lado, existen cnidarios que parasitan otras especies; las larvas de anémonas *Peachia* parasitan medusas y los hidroides del género *Polyodium* parasitan los huevos del esturión y de peces similares siendo uno de los pocos metazoos que viven dentro de las células de otros animales (Bouillon *et al.* 2006). Finalmente son varios los cnidarios que son parasitados por otras especies; muchas larvas de pícnogónidos y ciertos poliquetos tubícolas son parásitos de colonias hidroides y se alimentan succionando sus tejidos. Muchos pequeños crustáceos viven sobre caulos de las colonias tomando el alimento que capturan los



gastrozoides. Por su parte, algunas hidro y escifomedusas son hospedadores secundarios de parásitos digeneos, y cumplen un rol importante en la transmisión de éstos a los hospedadores finales que son los peces y otros vertebrados (Díaz Briz *et al.*, 2012).

MODELO DE ORGANIZACIÓN

Los cnidarios poseen formas tan diversas que es difícil hallar un organismo típico que ilustre la organización básica para todos los grupos. El Phylum Cnidaria se divide en dos Subphylum: Medusozoa, con fases pólipos y medusa, y Anthozoa, sólo con fase pólipos. Se describen y ejemplifican a continuación las principales Clases que comprenden cada Subphylum.

SUBPHYLUM MEDUSOZOA

CLASE HYDROZOOA

La clase Hydrozoa (Gr. *hydra*, serpiente acuática) presenta generalmente los dos morfotipos medusoide y polipoide típicos del Phylum (Figura 3). Bouillon, *et al.* (2006) presentan una vasta descripción de su morfología y anatomía.

Las hidromedusas suelen ser pequeñas y transparentes. Su forma es muy variable pudiendo ser planas, semiesféricas, globosas o poseer una proyección apical en la parte superior de la exumbrela. El borde de la subumbrela presenta un repliegue denominado velo que rodea el margen de la campana (medusas craspedóticas). Desde el centro de la subumbrela se extiende una proyección tubular denominada manubrio (Figura 3 a y b), en cuyo extremo se halla la boca. Esta puede ser simple y circular, o puede tener labios cortos o largos, simples, plegados, o crenulados, con o sin baterías de cnidocistos. El margen de la boca puede tener tentáculos orales simples o ramificados (Figura 3c). El manubrio puede conectarse directamente con la subumbrela o a través de un pedúnculo gástrico. Del manubrio parten los canales radiales que se unen a un canal circular también llamado canal anular, que recorre en borde de la umbrela.

Las góndolas pueden ubicarse en el manubrio, debajo, o entre los canales radiales. Los tentáculos suelen ubicarse en el margen de la campana, pueden ser sólidos o huecos y su número es muy variable. La base de los tentáculos generalmente es muy engrosada y se denomina bulbo tentacu-

lar. Los bulbos tentaculares pueden llevar ocelos o poros excretores dependiendo de la especie. En el margen umbrelar se pueden encontrar otras estructuras con función sensorial tales como estatocistos, cordilis y cirri.

Los pólipos hidrozoos presentan una zona apical o superior denominada hipostoma donde se sitúa la boca (Figura 3e), y otra basal que corresponde a la cavidad gastrovascular. Poseen tentáculos de distintos tipos, principalmente filiformes con sus paredes casi paralelas y nematocistos distribuidos a lo largo del mismo, o capitados, que poseen un engrosamiento en la parte superior donde existe una gran concentración de nematocistos (Figura 3 g y h).

Los pólipos hidrozoos pueden ser solitario o, mayoritariamente, formar colonias de diferentes grados de complejidad y polimorfismo llegando a existir una especialización morfológica, división de tareas y distribución de recursos entre de diferentes unidades de la colonia.

Típicamente una colonia Hydrozoa está rodeada y protegida por un exoesqueleto quitinoso, el perisarco tubular, que rodea al cenosarco, que es el tejido vivo que conecta todas las partes de la colonia. Usualmente las colonias constan de un estolón que puede ramificarse y anastomosarse en distinto grado formando una hidrorriza a través de la cual la colonia se adhiere al sustrato. Desde la hidrorriza nacen los tallos principales, los hidrocaulos, que pueden ser simples (i.e. monosifónicos) o estar constituidos por varios tubos paralelos conformando un tallo compuesto (i.e. polisifónicos o fasciculados). Si los hidrocaulos se hallan ramificados, dan lugar a ramas denominadas hidrocladias. Tanto hidrocladias como hidrocaulos pueden poseer invaginaciones en el perisarco en forma de anillos, dando lugar a nudos y entrenudos. Las hidrocladias, y en algunos casos los hidrocaulos portan a los gastrozoides, que son los individuos que cumplen funciones relacionadas con la alimentación.

Podemos reconocer dos grandes grupos de hidrozoos, los atecados (Anthoathecata), cuyos pólipos son desnudos o con el perisarco cubriendo sólo su parte basal (Figura 3 g y h), y los tecados (Leptothecata) que presentan los pólipos totalmente cubiertos por perisarco formando una hidroteca (Figura 3e).

En algunas especies existen pólipos defensivos denominados nematóforos, que carecen de boca y poseen abundantes nematocistos. Existen ade-



más en algunas pocas familias pólipos alargados, con función incierta (posiblemente defensiva y/o portadores de receptores químicos), denominados dactilozoides.

Los gonozoides, encargados de la reproducción, son los que formarán asexualmente y por brotación, los brotes medusoides que luego se desprenden de la colonia madre y son liberadas al agua en forma de pequeñas medusas. En el plancton, las medusas madurarán sus gónadas y, por lo general, liberarán las gametas al agua donde ocurrirá la fecundación y el desarrollo larval. La larva se fija a un sustrato dando lugar a un pólipos primario, el cual mediante múltiples reproducciones asexuales formará una colonia, completando así el ciclo de vida.

El ciclo típico es metagenético, pero existen todo tipo de variaciones a partir de este patrón. En muchas especies los gonozoides formarán brotes medusoides que son liberados al agua sin estar desarrollados por completo. Usualmente estos brotes medusoides carecen de tentáculos y boca, y su vida es efímera, muriendo inmediatamente después de ser liberados tras evacuar sus gametas. En otras especies, los brotes medusoides ni siquiera son liberados y permanecen adheridos a la colonia madre como medusas abortivas en distinto grado de desarrollo. Las gametas entonces madurarán en esos medusoides adheridos, por lo que al no existir ninguna fase planctónica, los ciclos de vida son holobentónicos. En contraste, existen otras especies que presentan ciclos de vida holoplancónicos (Trachymedusae y Narcomedusae). En estos casos son los hidroídes los que están ausentes. Las medusas sexualmente maduras liberan las gametas al agua las cuales, tras la fertilización, dan lugar a larvas que se desarrollan en medusas completamente en el plancton.

Los sifonóforos son un grupo tan particular de Hydrozoa que merece ser tratado por separado. Son hidrozoos coloniales casi exclusivamente holoplancónicos, que habitan todos los mares del planeta. Las colonias son muy complejas y presentan el mayor grado de polimorfismo del reino animal (Figura 4). Todas ellas están compuestas por “individuos” polipoides y medusoides (Suárez Morales y Gasca, 1991; Araujo, 2012). Todos los individuos brotan asexualmente a partir del oozoide o pólipos original. El oozoide consta primariamente de un protozoide, un neumatóforo (flotador), y un eje generalmente largo y tubular de donde surgen los otros tipos de individuos que

se distribuyen en dos zonas principales: nectosoma y sifosoma. A medida que el desarrollo de la colonia avanza, los individuos polipoides y medusoides siguen proliferando a partir de estas zonas principales. Los individuos polipoides incluyen a los gastrozoides, gonodendras, gonozoides y brácteas.

Los medusoides incluyen a los gonóforos y los nectóforos. Al conjunto de polipoides, que sigue un patrón regular de repetición, se le denomina cormidio y está formado básicamente por un gastrozooide, palpos, gonozoides y brácteas.

Una de las grandes dificultades en el estudio de los sifonóforos es la escasa disponibilidad de material en buenas condiciones. Las colonias son muy frágiles y normalmente llegan a nuestras manos muy fragmentadas. Esta tal vez sea una de las razones por las cuales todavía hoy se tienen pocos conocimientos de este grupo, lo que se evidencia en los diversos criterios que existen para su clasificación. No obstante, existen patrones básicos que dan lugar a los tres órdenes actualmente reconocidos: las especies que carecen de neumatóforo se agrupan dentro del orden Calycophorae. Entre aquellas especies que poseen neumatóforo, las que poseen también nectóforos conforman el orden Physonectae y las que carecen de nectóforos pertenecen al orden Cystonectae.

Los Hydrozoa habitan todo tipo de ambientes marinos pero existen unas pocas especies dulceacuícolas como la *Hydra* y la medusa *Craspedacusta sowerbyi* halladas en distintos cuerpos de agua dulce del país. Los hidroídes colonizan todo tipo de sustratos tanto duros como blandos, naturales o artificiales. Pueden inclusive adherirse a otros organismos vivos siendo bastante común hallar colonias sobre algas, esponjas, moluscos, tunicados o sobre otras colonias hidroídes de mayor tamaño. Las pocas especies que se desarrollan sobre sustratos blandos lo hacen anclándose en fondos arenosos o fangosos.

Si bien el número de especies todavía es controversial, puede decirse que hay descriptas unas 4000 especies de hidrozoos, de las cuales cerca de 320 fueron registradas en el Mar Argentino (Blanco, 1994; Genzano *et al.*, 2008 y 2009, Oliveira *et al.*, En prensa).

CLASE SCYPHOZOA

Dentro de la clase Scyphozoa (Gr. *skyphos*, copa) se encuentran las medusas de mayor tamaño del Phylum pudiendo superar en algunos casos



los 2 m de diámetro dando lugar a que se las denomine “*las verdaderas medusas*”.

Los escifozoos presentan simetría tetraradial. A diferencia de lo que ocurre en Hydrozoa, las medusas de este taxón (escifomedusas), carecen de velo (i.e. acraspedacustas), desarrollan sus góndolas a partir de la gastrodermis, y presentan una capa de mesoglea comparativamente más gruesa que contiene células ameboïdes y fibras. Los tentáculos, de existir, pueden ser filiformes o capitados y su longitud es muy variable (unos pocos cm a varios metros). El borde de la campana es festoneado y generalmente lleva un par de pedalios en cada una de las incisiones. Entre ellos se ubican los ropolios que cumplen funciones sensoriales relacionadas con el equilibrio. En general, el manubrio es alargado y está dividido en 4 brazos orales que utilizan para capturar y digerir el alimento. Los nematocistos se concentran en los tentáculos y brazos orales pero se ubican por todo el cuerpo (Figura 5).

El sistema nervioso en este grupo consta de un plexo nervioso, con un plexo subumbrelar que controla las pulsaciones de la campana, y otro más difuso que controla reacciones locales como la alimentación.

Los escifozoos presentan en su mayoría ciclos de vida metagenéticos en donde las medusas son claramente la fase dominante mientras que los pólipos (i.e. escifistomas) son pequeños y de hábitos crípticos.

El ciclo de vida metagenético es esencialmente el mismo que se ha descripto en la sección general de este capítulo con la particularidad de que las medusas “juveniles” (efiras) son producidas por los pólipos mediante un proceso de fisión transversal seguida de metamorfosis denominado estrobilación. Las medusas representan la fase sexual del ciclo de vida y salvo una sola excepción conocida (*Chrysaora hysoscella*) son dioicas. La fecundación puede ser externa o interna en cuyo caso existe cierto nivel de cuidado parental por parte de las hembras.

La totalidad de los escifozoos son marinos y existen representantes prácticamente en todos los tipos de ambientes. Algunas especies habitan ambientes pelágicos desde aguas superficiales hasta grandes profundidades. Hay especies típicamente tropicales, otras en ambientes templados y también las hay antárticas. Sus pólipos se adhieren a una gran variedad de sustratos duros y se reproducen asexualmente de diversas maneras (Adler & Jarms, 2009).

Existen unas 210 especies actualmente reconocidas dentro del clase Scyphozoa (Jarms, 2010) de las cuales 15 están presentas en las costas de nuestro país (Oliveira *et al.*, En prensa).

Dentro de la clase Scyphozoa se reconocen actualmente tres órdenes: Coronatae, Semaeostomeae y Rhizostomeae (Figura 5).

ORDEN CORONATAE

(Figura 5a): incluye mayormente a las medusas meso y batipelágicas. Presentan un profundo surco que divide la superficie de la campana en un disco central y una zona periférica. La zona periférica presentan engrosamientos radiales (pedalios), lóbulos marginales con órganos sensitivos y tentáculos marginales bien firmes y relativamente más gruesos que en los demás taxa. Existe una única boca que se ubica en el extremo de un corto manubrio. Unos septos radiales se fusionan con la pared subumbrelar de la cavidad gastrovascular con la exumbrela entre los pedalios para formar septos gástricos que separan el “estómago” de los sacos periféricos. En muchos casos los ciclos de vida de estas especies son desconocidos. En los pocos casos que se conocen los pólipos éstos son solitarios o coloniales y cubiertos por un tubo peridérmico de quitina (peridermo). Si bien en general los ciclos de vida son metagenéticos, este Orden es el único que presenta especies que han reducido su fase medusoide al extremo de reproducirse sexualmente dentro de la cubierta peridérmica. Asimismo, existen otras especies que carecen de fases polipoides bentónicas y presentan ciclos de vida holopelágicos (e.g. *Periphylla periphylla*).

ORDEN SEMAEOSTOMEAE

(Figura 5b): Este Orden incluye algunas de las medusas de mayor tamaño. En general son especies que habitan zonas neríticas subtropicales pero existen especies tropicales y antárticas. Carecen del surco, pedalios y septos gástricos de los coronados. Los márgenes de la campana pueden ser enteros o formar lóbulos. Entre estos lóbulos surgen “órganos” sensoriales marginales denominados ropolios. Cuatro brazos orales rodean la única boca ubicada en el centro de la umbrela. Numerosos tentáculos huecos y de longitud variable entre centímetros y 4-5 metros están presentes en el margen de la umbrela. La región que rodea la boca puede contener sacos radiales y/o un sistema de canales. Los ciclos de vida de los



semaeostomos son metagenéticos típicos con una única excepción conocida hasta el momento, *Pelagia noctiluca*, que presenta ciclo holopelágico. Los pólipos son solitarios y carecen de la cubierta quitinosa de los coronados.

ORDEN RHIZOSTOMEAE

(Figura 5c): especies casi exclusivamente tropicales y subtropicales que predominan en ambientes neríticos. Las medusas de este orden carecen de tentáculos marginales y poseen múltiples aberturas bucales (ostia) en lugar de una única boca central. Tampoco presentan los surcos y pedalios presentes en los coronados. Cuatro pares de brazos orales emergen del manubrio y se fusionan para formar las numerosas micro-bocas esparcidas por todos los brazos orales. El margen de la campana está dividido en ocho o más lóbulos con 8 o 16 órganos sensoriales marginales entre ellos. Estas medusas presentan un sistema de canales mucho más desarrollado que el que se observa en los otros órdenes con numerosos canales radiales que se comunican con un canal anular que rodea

la campana a lo largo de su margen. El ciclo típico de los rhizostomos es metagenético sin excepciones conocidas hasta el momento. Al igual que los semaeostomos, los pólipos son solitarios y carecen de la cubierta quitinosa que caracteriza a los pólipos de Coronatae.

CLASE CUBOZOA (Gr. *kybos*, cubo)

El rango taxonómico y la posición filogenética de las cubomedusas han sido aspectos muy debatidos. Originalmente fueron consideradas como un orden (Cubomedusae en la Clase Scyphozoa (e.g. Mayer 1910; Kramp 1961). A mediados de la década de 1970, sin embargo, se les dio el estatus de una Clase (Cubozoa; Mianzan y Cornelius 1999) sobre la base de algunas diferencias morfológicas.

Dentro de esta Clase se encuentran las medusas más urticantes con algunos representantes que llegan a ser mortales para los humanos (e.g. la avispa de mar, *Chironex fleckeri*). En general son medusas relativamente pequeñas cuya campana tiene forma cuadrada en sección transversal (Figura 6).

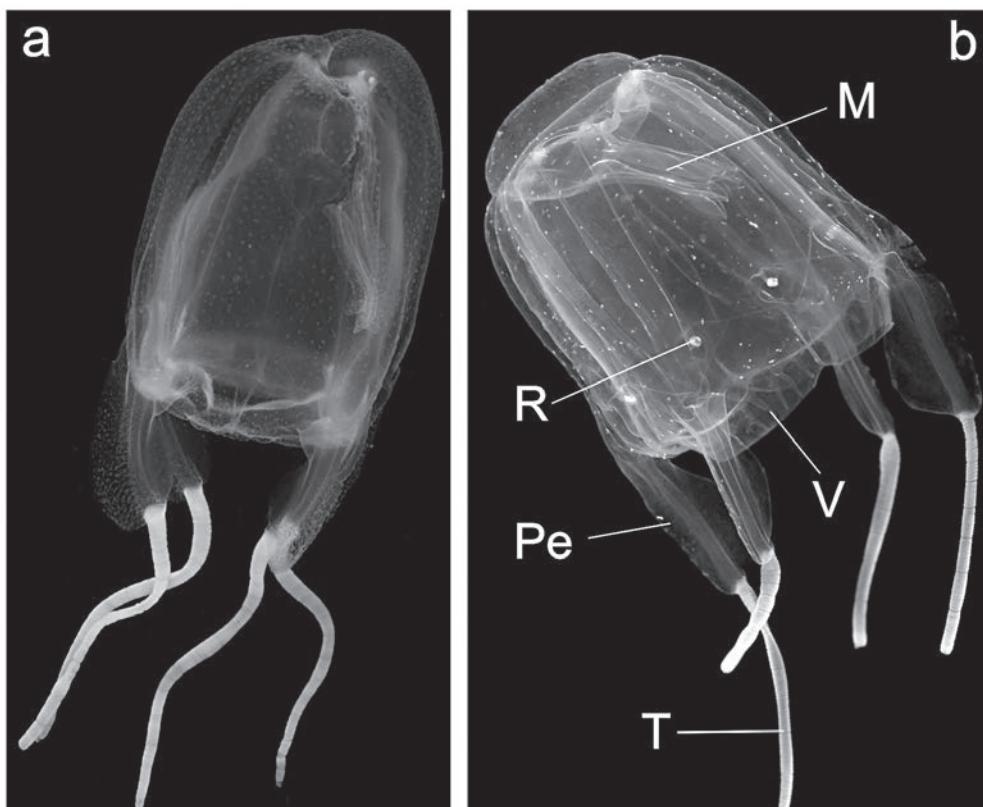


Figura 6. Cubozoa. a: *Tamoya haplonema*; b: *Carybdea mora*. T: tentáculos; R: ropalios; Pe: pedalios; M: manubrio; V: velarium.



Cnidaria

En cada uno de los vértices de la campana se ubica un pedálio de los cuales se desprende un tentáculo hueco, de longitud variable y cargado de nematocistos. El margen de la campana forma una estructura similar al velo de las hidromedusas denominada velarium. Las medusas de este taxón son las únicas que han desarrollado lo que podrían llamarse “ojos” que según algunos autores llegan a formar imágenes aún de objetos que se encuentran fuera del agua (Coates, 2003).

Algunas especies llegan a presentar complejos comportamientos de cortejo en donde los machos transfieren los espermatóforos a las hembras que han alcanzado la madurez sexual.

A diferencia de lo que ocurre en Hydrozoa y Scyphozoa, las cubomedusas se forman por una metamorfosis completa del pólipo y no mediante brotación o estrobilación de los mismos.

Se han descripto los ciclos de vida de muy pocas especies de cubozoos y por ende es poco lo

que se sabe acerca de la reproducción asexual de los pólipos de este taxón.

Las cubomedusas habitan todos los mares tropicales pero son especialmente abundantes en el Indo-Pacífico occidental. En la Argentina hasta el momento sólo existen registros esporádicos de una sola especie, *Tamoya haplonema* (Oliveira *et al.*, En prensa).

CLASE STAUROZOA (Gr. *stauros*, cruz, *zoon* animal).

Aunque convencionalmente se las ha considerado como un orden dentro de la clase Scyphozoa (Arai, 1997), recientemente se las ha elevado al status de clase Staurozoa a partir de resultados de estudios genéticos (Marques y Collins, 2004). Las stauromedusas son animales muy singulares con una apariencia que se asemeja mucho más a un pólipo que a una medusa típica (Figura 7). Son siempre solitarios y relativamente pequeños.

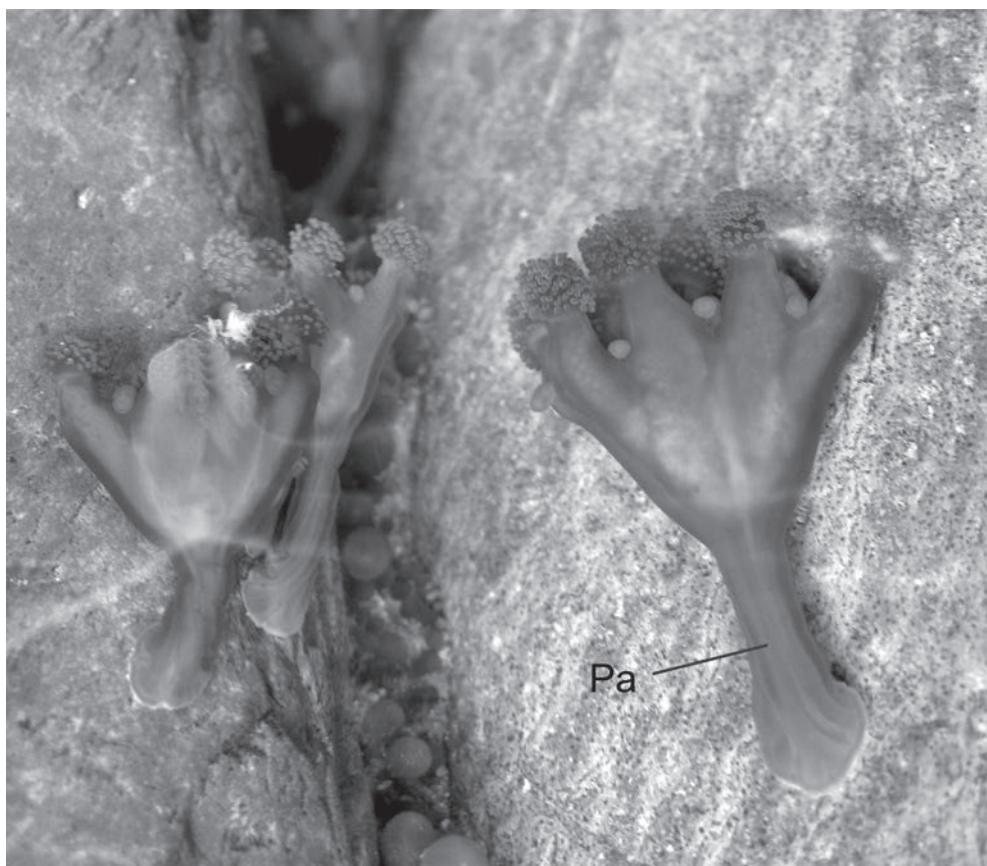


Figura 7. Staurozoa. *Halicystus auricula*. Pa: pedúnculo aboral.



Todas las especies son sésiles durante toda o gran parte de su vida y se adhieren al sustrato (e.g. rocas, algas) a través de un disco adhesivo o un pedúnculo aboral que surge de la exumbrella (Arai, 1997). El cuerpo principal, i.e. calyx, presenta una boca central dentro de un manubrio corto y de sección cuadrangular. Del calyx se desprenden 8 tentáculos primarios y ocho grupos de tentáculos secundarios que en la mayoría de las especies se ubican sobre cuatro pares de brazos.

Es muy poco lo que se conoce de estas especies y dentro de lo poco que se sabe quedan aún varias discusiones pendientes. Algunos autores plantean que no existe pólipo y que las medusas se desarrollan directamente a partir de una larva bentónica que carece de cilios. Sin embargo, hay quienes opinan que la plánula da lugar a un pólipo a partir del cual se desarrolla la medusa “polipode” una vez que comienzan a desarrollarse las góndadas (Miranda *et al.* 2010). De una forma u otra, lo que es claro es que sólo se conoce reproducción sexual y que el ciclo de vida es holobentónico ya que las fases planctónicas se han reducido o están ausentes.

En general, las estauromedusas habitan aguas someras de regiones frías. Para nuestro país sólo se ha registrado una especie, *Haliclystus auricula*, adherida a rocas y algas dentro de pozas de marea cercano a los 48°S (Oliveira *et al.*, En prensa).

SUBPHYLUM ANTHOZOA

Los antozoos (Gr. *anthos*, flor) están representados solamente por formas polipoides, que pueden ser tanto solitarias como coloniales. La fase medusoide está completamente ausente por lo que sus ciclos de vida son holobentónicos. Todos sus representantes, ca. 6500 especies, son marinos e incluyen a las anémonas, los abanicos y las plumas de mar y a los diferentes tipos de corales (Fautin y Mariscal, 1991).

Los pólipos antozoos difieren considerablemente de los de Medusozoa. La boca se continúa al interior en una faringe que se extiende hasta más de la mitad de la cavidad gastrovascular. La cavidad gastrovascular se encuentra dividida por septos o mesenterios lo cual aumenta el área de superficie interna del animal. Cada septo contiene dos capas gastrodérmicas separadas por una capa de mesoglea. Las góndadas, al igual que en Scyphozoa, son gastrodérmicas y la mesoglea es fibrosa y contiene células mesenquimáticas. Los nematocistos no contienen opérculo. Además de los nematocistos,

los antozoos poseen espirocistos adhesivos y ptilocistos en caso de los ceriantarios.

Los antozoos no han sido equitativamente estudiados en el país por lo que el número de especies es todavía incierto pero se han reportado alrededor de 60 especies a lo largo de todo el litoral marítimo argentino (Pérez, 1999; Zamponi, 2008).

CLASE HEXACORALLIA

Las anémonas de mar (Orden Actiniaria) son el principal grupo de antozoos solitarios y resultan un buen ejemplo para ilustrar la anatomía y morfología de este taxón (Figura 8 a y b).

Su diámetro suele variar entre 1 y 5 cm aunque algunas especies alcanzan casi un metro. Poseen una columna que puede ser lisa o portar verrugas que adhieren fragmentos de conchillas que proporcionan una capa protectora, especialmente en aquellas especies que habitan la franja intermareal. En la extremidad aboral, existe un discopédio (o disco podial) usualmente chato el cual se fija a rocas, valvas de moluscos o caparazones de cangrejos. La extremidad oral posee una gran cantidad de tentáculos y en el centro se ubica la boca, que porta uno (o dos) surcos ciliados denominados sifonoglifos, que facilitan la entrada de corrientes agua a la cavidad gástrica, manteniendo así un “esqueleto” interno fluido hidrostático y facilita el intercambio gaseoso.

En las anémonas existen por lo general dos tipos de septos; los completos que se conectan con la pared corporal por un lado y con la faringe por el otro, y los incompletos, que se conectan solamente con la pared corporal y se extienden apenas hacia el interior de la cavidad gastrovascular. Tanto los septos completos como incompletos poseen un arreglo de a pares. Los septos ocurren en general en número de 12 (ciclo primario). La adición de septos secundarios entre los primarios eleva ese número a 24, un ciclo terciario eleva el total a 48. Solamente el primero es completo, los subsiguientes son incompletos y sucesivamente menores (Figura 8 c).

En la parte superior de la región de la faringe, los septos poseen aberturas que permiten la circulación del agua. Los tentáculos son huecos, contienen una extensión del celenterón en su interior y se localizan entre los septos.

El sistema muscular es más especializado que en los otros grupos de cnidarios. Los ejes de fibras longitudinales en los septos forman músculos retractores que permiten el acortamiento de la

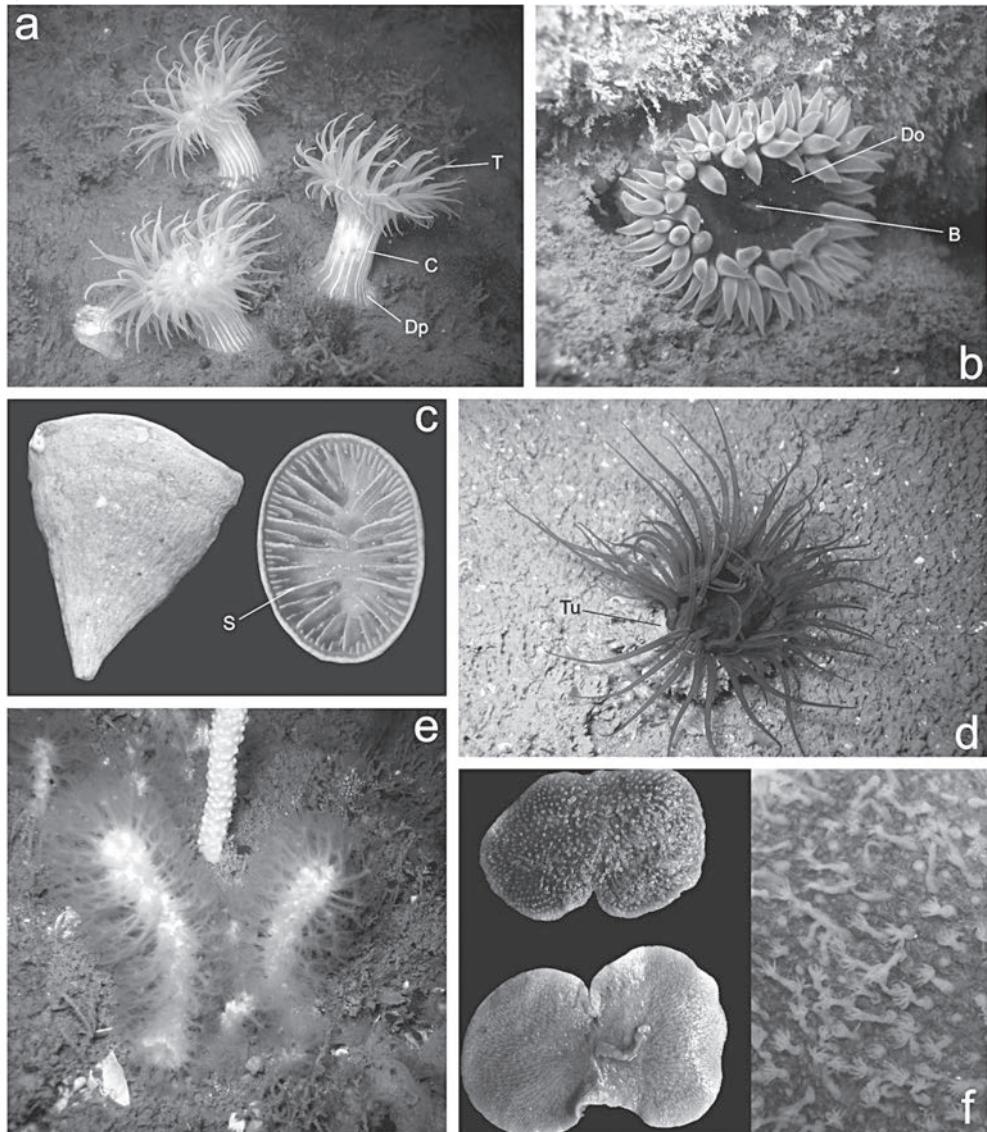


Figura 8. Anthozoa. Anémonas de mar, a: *Anthothoe chilensis*, b: *Aulactinia reynaudi*, c: *Flavellum curvatum*, d: cerianthario. e. gorganáceo *Tripalea clavaria*. f. pennatulaceo *Renilla sp.* y detalle de los pólipos. T: tentáculos; C: columna; Dp: Disco pedal; Do: disco oral; B: boca; S: septos; Tu: tubo.

comuna. Los músculos radiales también son importantes en los septos completos que, en la contracción, permiten la apertura de la faringe.

Algunas especies pueden desprenderse del sustrato y nadar brevemente mediante movimientos de la columna y de los tentáculos. Las especie cavidoras, excavan la arena o el fango por medio de contracciones peristáltica que alteran el diámetro de la columna.

Los Ceriantharia y los Zooanthidia son otros dos órdenes de antozoos Hexacorallia similares a las anémonas. Los ceriantharios son anémonas que viven en tubos, son organismos grandes y solitarios y adaptados a fondos blandos. El cuerpo se aloja en un tubo fuerte y resistente enterrado en el sustrato (Figura 8 d). El tubo está formado por mucus, filamentos y cápsulas disparadas de ptilocistos. Por su parte, los zooantídeos son habi-



tantes comunes en zonas tropicales en especial en arrecifes coralinos. Son pequeños, pero se hallan conectados entre sí por un estolón formando colonias de tamaño diverso.

Los corales pétreos (Orden Scleractinia) no poseen sifonoglifos. Si bien algunas especies son solitarias la mayoría son coloniales y son capaces de producir un exoesqueleto de carbonato de calcio. El esqueleto calcáreo es segregado por la epidermis de la mitad inferior de la columna y el disco basal y protege a la colonia que esta compuesta de miles de pólipos que algunos autores denominan coralitos.

La tasa de crecimiento es muy variable dependiendo de la especie y de la temperatura del agua, algunos corales pueden crecer hasta 2 cm por año mediante el depósito vertical de carbonatos. Especies ramificadas pueden crecer hasta 10 cm de altura por año. Las grandes concentraciones de corales hermatípicos o pétreos ocurren en aguas someras tropicales, donde podemos hallar grandes formaciones de piedra caliza depositadas por organismos vivos durante miles de años formando los arrecifes coralinos. Los organismos vivos están confinados a la capa superior del arrecife, donde añaden carbonato de calcio sobre los esqueletos muertos.

CLASE OCTOCORALLIA

Pertenecen a esta Clase las plumas, orejas y abanicos de mar. Poseen 8 tentáculos pinnados, con ramificaciones laterales. Siempre hay 8 septos completos a los lados de los tentáculos y presentan un solo sifonoglfio.

Se trata de organismos coloniales con pólipos pequeños cuyas cavidades gastrovasculares se conectan entre sí por una red de canales conocida como red solenial, la cual está rodeada por una capa de mesoglea gruesa y carnosa, el céñenquima.

Los amebocitos de la mesoglea segregan un material calcáreo esquelético interno que da sostén a la colonia. Este esqueleto puede estar constituido por espículas calcáreas fundidas o separadas o por un material corneo.

Dentro de esta Clase encontramos a los gorgonáceos o corales cárneos (Orden Gorgonacea) (Figura 8e). Se trata de colonias arbustivas usualmente adheridas a rocas. Sus pólipos pueden tener una disposición en un solo plano dentro de la colonia (abanicos de mar) o estar distribuidos en toda la colonia.

Los pennatulaceos (Orden Pennatulacea) son otros representantes conspicuos de esta Clase. Habitán fondos blandos y difieren con respecto a otros miembros del grupo por poseer un gran polo primario con una base en forma de asta anclada a la arena. El cuerpo es carnoso y su parte superior da origen a pólipos secundarios, de los cuales los más típicos y evidentes son los autozoides. En ciertas especies existen otros pólipos, altamente modificados, denominados sifonozoides, que bombean agua hacia el interior de las cavidades gastrovasculares manteniendo a la colonia erecta y turgente (Figura 8f).

Otro ejemplo de octocorales son los corales cárneos, macizos, gruesos y carnosos (Orden Alcyonacea) que habitan las aguas de todo el mundo, pero con especial diversidad en las zonas tropicales y subtropicales.

IMPORTANCIA ECONÓMICA: Cnidaria y el *Homo sapiens*

Existen muchos motivos que justifican el estudio de los cnidarios. En las secciones precedentes hemos visto algunos aspectos básicos de estas especies que denotan su importancia ecológica y evolutiva. En esta sección comentaremos la relación entre las diversas actividades humanas y los cnidarios.

Probablemente el fenómeno más conocido sea la “explotación turística” de los arrecifes de coral. Los diferentes arrecifes existentes en el mundo atraen la atención de cientos de miles de turistas por año generando un movimiento económico realmente significativo. Pero la importancia económica de estos ecosistemas no se limita al turismo; la enorme diversidad de los arrecifes es una fuente de compuestos bioquímicos de gran potencial e importancia para la industria farmacéutica y cosmética. Existen corales blandos que producen sustancias antibióticas. A su vez, muchas especies de anémonas producen un amplio rango de toxinas de gran interés en neurobiología debido a sus efectos específicos sobre los canales sodio-potasio neuronales. Algunas otras también tienen usos terapéuticos en tratamientos contra la esclerosis múltiple (Mackie, 2002).

A pesar de los beneficios que obtenemos, las alteraciones ambientales provocadas sobre el planeta están deteriorando los arrecifes de coral de muchas regiones. Los efectos negativos están casi todos ellos relacionados directa o indirectamente



con la contaminación (e.g. fertilizantes agrícolas o pesticidas, petróleo), sobre pesca y el calentamiento global. Uno de los impactos más nocivos que estas alteraciones provocan sobre los arrecifes tiene que ver con la pérdida de las zooxantelas asociadas a los corales (*bleaching*). En las aguas oligotróficas en donde se forman los arrecifes, la pérdida de estas algas simbiontes significa la imposibilidad de los corales de obtener los nutrientes necesarios y la muerte de los mismos.

Pero la interacción entre el hombre y los cnidarios excede en mucho a los arrecifes de coral especialmente en nuestro país en donde las condiciones ambientales no son propicias para el desarrollo de estos maravillosos ecosistemas. Las medusas suelen presentar explosiones demográficas a través de las cuales alcanzan enormes abundancias generalmente durante los meses más cálidos del año. Estos fenómenos trascienden las fronteras científicas llamando la atención del público en general debido a las pérdidas económicas que generan sobre diferentes industrias. Mientras que algunas especies afectan el desarrollo del turismo debido a su poder urticante, otras pueden afectar sensiblemente el desarrollo de pesquerías regionales, ya sea por competencia por alimento, depredación sobre huevos y larvas de peces, o por causas aún no determinadas (Mianzan y Cornelius, 1999). Asimismo, estos organismos causan daños en las artes de pesca y en la captura, ocupan grandes volúmenes dentro de las embarcaciones, y significan un peso adicional para las mismas (Schiariti, 2008).

Las medusas son popularmente conocidas por las molestias ocasionadas por sus picaduras. Las medusas suelen ocurrir en grandes abundancias durante el verano afectando sensiblemente el desarrollo del turismo. En Argentina estos fenómenos tienen lugar principalmente en la costa atlántica bonaerense y son causados en su gran mayoría por las hidromedusas *Olindias samboniensis* y *Lyrioipe tetraphylla* y por la escifomedusa *Chrysaora lactea*.

No siempre las grandes concentraciones de medusas son sinónimo de problemas; mientras empresarios, turistas, pescadores y políticos maldicen sus masivas apariciones, millones de personas en Asia consideran a las medusas como una “delicia gourmet”. La pesquería de medusas representa un negocio multimillonario en el mercado asiático que se está expandiendo por el mundo en respuesta al incremento en la demanda de estos productos por

parte de los países consumidores, principalmente China y Japón (Schiariti, 2008). En la Argentina se está estudiando la posibilidad de desarrollar una pesquería de medusas basada en *Lychnorhiza lucerna* (Rhizostomeae). Esta especie, muy abundante en la costa bonaerense, alcanza tallas relativamente grandes (hasta 50 cm), y presenta características similares a las especies actualmente explotadas. Los resultados obtenidos hasta el momento indican que la pesquería de medusas sería factible en el país y constituiría un complemento ideal para los pescadores artesanales de la región.

Muchas especies de medusas presentan características que las hacen atractivas para otro tipo de industrias no relacionadas con la alimentación. Existe hoy mucho interés en estudiar el valor medicinal de diferentes especies. Según la medicina oriental las medusas presentan una diversidad de propiedades que benefician la salud. Se cree que las medusas son efectivas en tratamientos contra la artritis, la hipertensión, dolores de espalda y úlceras entre otras dolencias. Asimismo, también se les atribuye la propiedad de combatir la fatiga y el agotamiento y de estimular el flujo sanguíneo durante el ciclo menstrual. No obstante, la mayor parte de estas propiedades están descriptas en publicaciones no científicas y no han sido corroboradas científicamente.

SISTEMÁTICA Y CLASIFICACIÓN

El Phylum Cnidaria se divide en dos Subphyla: Medusozoa, donde las fases pólipos y medusa están presentes y Anthozoa la cual presenta sólo fase pólipos. A su vez, el subphylum Medusozoa está compuesto por cuatro Clases: Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa y Staurozoa (Marques y Collins, 2004). Todos los taxa, y en particular la clase Hydrozoa, están sufriendo una verdadera revolución en cuanto a su ordenamiento y clasificación a partir de la combinación de datos taxonómicos con los recientes resultados provenientes de estudios genéticos y moleculares, tendientes a conformar grupos monofiléticos. En el presente capítulo hemos adoptado el criterio descripto en Cornelius (1992), Genzano et al., (2008) y Mianzan y Cornelius (1999). Por su parte, el Subphylum Anthozoa, se divide en dos Subclases Octocorallia (= Alcyonaria) y Hexacorallia (= Zoantharia) (cf. Schmidt, 1974), estos últimos incluyendo también los Ceriantipatharia.



PHYLUM CNIDARIA VERRILL, 1865

Subphylum Medusozoa Petersen, 1979

Cnidarios que presentan formas polipoides medusoides o ambas.

CLASE HYDROZOA OWEN, 1843

Típicamente especies con hidroides e hidromedusas constituyendo ciclos metagenéticos aunque todas las alternativas están presentes en este taxón. Pólipsos solitarios o coloniales. Medusas usualmente pequeñas y transparentes con un velo que rodea el margen de la campana (craspedotas) y sin ropolios. La cavidad gastrovascular carece de septos y faringe. Mesoglea acelular. Tentáculos sólidos o huecos. Cnidocitos solamente en la epidermis. Gónadas por lo general de origen epidérmico. Mayormente marinas pero con algunas especies dulceacuícolas.

SUBCLASE ANTHOATHECATA CORNELIUS, 1992

Hidroides desnudos o con un exoesqueleto quitinoso (perisarco) cubriendo sólo la parte basal (hidrocaulo). Tentáculos orales siempre filiformes (Orden Filifera) o filiformes y capitados (Orden Capitata). Generalmente con ciclos metagenéticos. Medusas pequeñas usualmente con altura mayor que el diámetro de la campana, sin estatocistos, y con las gónadas ubicadas en el manubrio o en la subumbrela. Hay especies que forman colonias con un alto grado de polimorfismo y que carecen de estados medusoides de vida libre.

SUBCLASE LEPTOTHECATA CORNELIUS, 1992

Pólipsos totalmente cubiertos por el perisarco (tecados). Siempre coloniales. Pueden poseer una boca simple, cónica, o redondeada, sin cavidad pregástrica (Orden Conica) o en forma de trompeta y con una cavidad pregástrica (Orden Proboscidea). Medusas de vida libre usualmente ausentes pero, cuando presentes, con diámetros de campana mayores que su altura (achatadas), más de cuatro tentáculos, con estatocistos y con las gónadas sobre la subumbrela, bajo los canales radiales.

SUBCLASE LIMNOMEDUSAE KRAMP, 1938

Pólipsos pequeños, simples, por lo general solitarios, con o sin tentáculos. Medusas usualmente con más de cuatro canales radiales y a menudo con canales centrípetos incompletos, que no lle-

gan al manubrio. Gónadas por lo general ubicadas sobre los canales radiales. Algunas especies de agua dulce.

SUBCLASE NARCOMEDUSAE HAECKEL, 1879

En general son especies con ciclos de vida holoplancónicos sin fases pólipo. En algunos casos pueden existir un estado polipoide, parásito de otras medusas, no homólogo a los pólips de Anthoathecata y Leptothecata.

SUBCLASE TRACHYMEDUSAE HAECKEL, 1866

Especies con ciclos de vida holoplancónicos y sin fases polipoides. Las medusas producen gametas que, luego de la fertilización, dan lugar una larva plánula que usualmente se desarrolla en otra larva llamada actínula, que luego se transforma en una medusa. Los tentáculos usualmente surgen de la superficie de la exumbrela.

SUBCLASE ACTINULIDA SWEDMARK & TESSIER, 1959

Especies con ciclos de vida holobentónicos, sin fases medusoides. Los pólips son pequeños y solitarios. Habitán intersticios de sedimento arenoso.

SUBCLASE SIPHONOPHORA ESCHSCHOLTZ, 1829

Organismos coloniales con individuos medusoides y polipoides en una misma colonia que deriva en la columna de agua. Exhiben el mayor grado de polimorfismo de todos los cnidarios. Divididos en diferentes órdenes de acuerdo a la ausencia (Orden Calycofora) o presencia de un neumatóforo. Si éste está presente puede además poseer nectóforos (Orden Physonectae) o éstos estar ausentes (Orden Cystonectae).

CLASE SCYPHOZOA GOETTE, 1887

Cnidarios en los cuales la fase medusoides es la más conspicua. Los pólips son pequeños y de hábitos crípticos. Se reconocen actualmente tres órdenes. En el orden Coronatae las medusas presentan un profundo surco que divide la superficie de la campana en un disco central y una zona periférica. En el orden Semaeostomeae, presentan cuatro brazos orales que rodean la única boca ubicada en el centro de la umbrela y numerosos tentáculos en el margen de la campana. Por su parte,



Cnidaria

las medusas del orden Rhizostomeae presentan cuatro pares de brazos orales y múltiples aberturas orales y carecen de tentáculos marginales. En ningún caso existe el velo que poseen las hidromedusas (medusas acraspédotas).

CLASS CUBOZOA WERNER, 1973

Medusas cuya campana tiene una forma cuadrada en sección transversal. En cada uno de los vértices de la campana se ubica un pedalio del cual se desprende un tentáculo hueco, de longitud variable. El margen de la campana forma una estructura similar al velo de las hidromedusas denominada velarium.

CLASE STAUROZOA MARQUES & COLLINS, 2004

Medusas sésiles, de aspecto polipoide, que se adhieren al sustrato a través de un disco adhesivo o un pedúnculo aboral. Poseen un manubrio corto y de sección cuadrangular.

SUBPHYLUM ANTHOZOA EHRENBURG, 1834

Cnidarios sólo con fase polipoide y estado medusoide ausente. Solitarios o coloniales. Cni-

docitos epidérmicos y gastrodérmicos. La pared corporal alrededor de la boca se dobla hacia adentro formando una faringe. La cavidad gastrovascular se encuentra dividida a lo largo del eje oral-aboral por septos gastrodérmicos (mesenterios). Poseen un estomodeo que se extiende desde la boca hacia adentro de la cavidad gastrovascular y contiene sifonoglifos. Los pólipos se reproducen de forma asexual y sexual. Gónadas gastrodérmicas.

CLASE HEXACORALLIA HAEDED, 1866

Pólipos con más de 8 tentáculos y septos, usualmente en múltiplos de seis. Solitarios o coloniales. Generalmente sin exoesqueleto calcáreo. En este grupo se incluye a las anémonas (Orden Actiniaria), las anémonas tubo (Orden Ceriantharia), a los zoantídos (Orden Zooanthidia), y a los corales pétreos o calcáreos (Orden Scleractinia).

CLASE OCTOCORALLIA HAEKEL, 1866

Pólipos con 8 tentáculos pinnados y huecos y ocho septos. Colonias de corales blandos incluyendo, abanicos (Orden Gorgonacea), plumas y orejas de mar (Orden Pennatulacea) y corales cárneos macizos o carnosos (Orden Alcyonacea).

AGRADECIMIENTOS

Crédito de las fotos: Antonio Marques (Figura 1), Carolina Rodríguez (Figura 3c), Gerhard Jarms (Figura 5a), Andre Morandini (Figuras 5b-c, Figura 7), Sergio Stampar (Figura 5b), Raúl Guerrero (Figura 5c), Alvaro Migotto (Figura 5g, Figura 6), Laura Schejter (Figura 8 c y f).



BIBLIOGRAFÍA

- Adler L. y Jarms G. 2009. New insights into reproductive traits of scyphozoans: special methods of propagation in *Sanderia malayensis* GOETTE, 1886 (Pelagiidae, Semaeostomeae) enable establishing a new classification of asexual reproduction in the class Scyphozoa. *Marine Biology* 156(7): 1411-1420.
- Ageitos de Castellanos Z.J. y Lopretto E.C. 1990. Los invertebrados. Tomo II. Los agnotozoos, parazoos y metazoos no celomados. Librería Agropecuaria (eds), Buenos Aires. 529 pp.
- Arai M.N. 1997. A functional biology of Scyphozoa. 1ra ed. Chapman y Hall. Londres. U.K. 316 pp.
- Araujo M.E. 2012. Sistemática y distribución de los sifonóforos (Cnidaria/Hydrozoa) del Océano Atlántico Sudoccidental. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata. pp. 224.
- Blanco O. 1994. Enumeración sistemática y distribución geográfica preliminar de los Hydroidea de la República Argentina. Suborden Athecata (Gymnoblastea, Anthomedusae), Thecata (Calyptoblastea, Leptomedusae) y Limnomedusae. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Zoología* 14 (161): 181-216.
- Bouillon J., C. Gravili F., Pagès, J. Gili y Boero, F. 2006. An Introduction to Hydrozoa. Paris, France: Publications Scientifiques du Muséum.
- Brusca R.C. y Brusca G.J. 2003. Invertebrados. 2da ed., McGraw-Hill Interamericana, México (eds.).
- Cartwright P., Halgedahl S.L., Hendricks J.R., Jarrard R.D., Collins A.G., Marques A.C. y Lieberman B.S. 2007. Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian. *PLoS ONE*, 2(10), e1121.
- Coates M.M. 2003. Visual ecology and functional morphology of Cubozoa (Cnidaria). *Integrative and Comparative Biology* 43: 542-548.
- Cornelius, P.F.S. 1992. Medusa loss in leptolid Hydrozoa (Cnidaria), hydroid rafting, and abbreviated life-cycles among their remote-island faunas: an interim review. En: Bouillon, Boero, Cicogna, Gili y Hughes (eds). Aspects of Hydrozoan Biology. *Scientia Marina*: 245-261.
- Díaz-Briz L., Martorelli S. R., Genzano G. y Mianzan H.W. 2012. Parasitism (Trematoda, Digenea) in medusae from the south-western Atlantic Ocean: medusa hosts, parasite prevalences, and ecological implications. *Hydrobiologia* 690: 215-226.
- Fautin D.G. 2002. Reproduction of Cnidaria. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1735-1754.
- Fautin D.G. y Mariscal R.N. 1991. Cnidaria: Anthozoa. En Harrison y Westfall (eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, volume 2: Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora. Wiley-Liss, Inc., (eds.) New York and other cities. 267-358.
- Genzano G.N., Mianzan H.W. y Bouillon J. 2008. Hydromedusae (Cnidaria: Hydrozoa) from the Temperate Southwestern Atlantic Ocean: a review. *Zootaxa*, 1750: 1-18.
- Genzano G.N., Giberto D., Schejter L., Bremec C. y Mertta P. 2009. Hydroids assemblages in SW Atlantic (34° - 42° S): richness and settlement substrata. *Marine Ecology*, 30 (1): 33-46.
- Jarms G. 1997. The polyps of Coronatae (Scyphozoa), a review and some new results, in *Proceeding of the 6th International Conference on Coelenterate Biology* 271-278.
- Jarms, G. 2010. The early life history of Scyphozoa with emphasis on Coronatae. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg* 45:17-31.
- Kramp P.L. 1961. Synopsis of the medusae of the world. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 40: 1-469.
- Mackie G.O. 2002. What's new in cnidarian biology? *Canadian Journal of Zoology*. 80: 1649-1653.
- Marques A.C. y Collins A. G. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123(1): 23-42.
- Mayer A.G. 1910. Medusae of the world. *Hydromedusae*. Vol. I and II, Washington pp. 498.
- Mianzan H.W. y Cornelius P.F.S. 1999. Cubomedusae and Scyphomedusae. En *South Atlantic Zooplankton*. (ed.) Boltovskoy, Blackuys Publishers. pp. 513-559.
- Miranda S.L., Collins A.G. y Marques A.C. 2010. Molecules clarify an cnidarian life cycle – the “Hydrozoan” *Microhydrula limopsicola* is an early life stage of the stauropzoan *Haliclystus antarcticus*. *Plos ONE*, 5(4): 1-9.
- Pérez C.D. 1999. Taxonomía, distribución y diversidad de los Pennatulacea, Gorgonacea y Alcyonacea del Mar Epicontinental Argentino y zonas de influencia. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata. pp. 254.
- Piraino S., Boero F., Aeschbach, B. y Schmid V. 1996. Reversing the life cycle: medusae transforming into polyps and cell transdifferentiation in *Turritopsis nutricula* (Cnidaria, Hydrozoa). *The Biological Bulletin*, 190(3): 302-312.
- Ruppert E.E. y Barnes R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. 6ta edición. McGraw-Hill Interamericana Editores., S.A. México. pp 1114.
- Schiariti, A. 2008. Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa) ¿Un recurso pesquero alternativo? Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 209 pp.
- Schmidt, H. 1974. On evolution in the Anthozoa. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium* 1: 533-560.
- Suarez Morales E. y Gasca R. 1991. Sifonóforos de México. Biología y Ecología. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México. 179 pp.
- Zamponi M.O. 2008. La corriente de Malvinas: ¿una vía de dispersión para cnidarios bentónicos? *Revista Real Academia Galega de Ciencias* 28: 183-203.

BRYOZOA

Juan López Gappa



INTRODUCCIÓN

El Phylum Bryozoa está compuesto por aproximadamente 6.000 especies vivientes (Metcalfe *et al.*, 2007), en su gran mayoría marinas, que por lo general crecen sobre algas o diversos sustratos duros como piedras, valvas de moluscos, caparazones de crustáceos, etc. Su registro fósil abarca desde el Ordovícico Inferior hasta la actualidad, estimándose que la biodiversidad del conjunto de las faunas fósiles es de alrededor de 15.000 especies (Rocha y d'Hondt, 1999). A pesar de la magnitud de esas cifras, estos invertebrados no son muy conocidos a nivel popular, quizás debido a su pequeño tamaño.

Fueron clasificados por los primeros naturalistas junto con los hidrozoos en el grupo de los zoófitos, e incluso se dudaba de su naturaleza animal. Estudios posteriores revelaron que los briozos poseen un nivel de organización superior al de los hidrozoos, presentando un verdadero celoma y tubo digestivo completo.

Los briozos, junto con los forónidos y braquípodos, componen el grupo de los lofoforados, considerándose que todos ellos poseen un ancestro común similar a un forónido.

El nombre con que debía designarse a este phylum fue motivo de grandes discusiones. Fueron llamados Polyzoa por los autores británicos y Ectoprocta por los norteamericanos. El término Bryozoa, utilizado en sus comienzos en Europa continental, hoy en día es aceptado por casi todos los especialistas.

ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA

Los briozos son celomados acuáticos, sésiles y coloniales. Cada colonia, también llamada zoario, está compuesta por módulos denominados zooides. La colonia se origina a partir de un zoide primario o ancéstrula (Figura 1) mediante un proceso de brotación asexual.

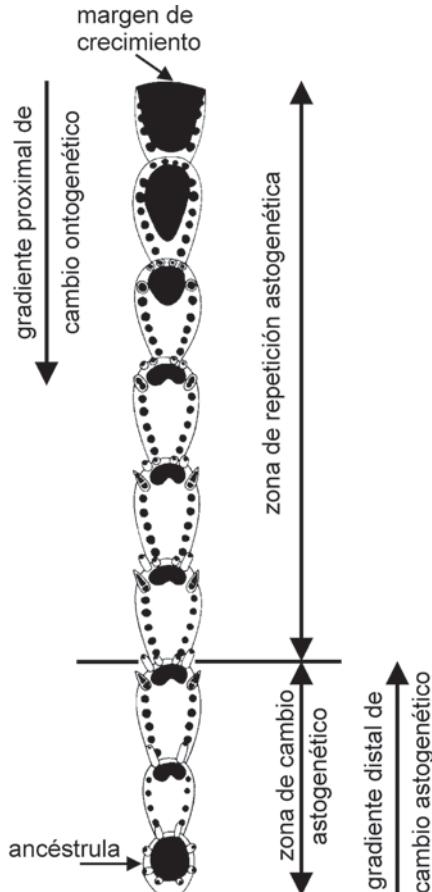


Figura 1. Representación esquemática de la astogenia de una colonia. Modificado de Boardman *et al.* (1969).

El tubo digestivo de los zooides es completo y está curvado en forma de U. La boca se abre en el centro de una corona de tentáculos ciliados o lofóforo. El ano desemboca cerca de la boca pero fuera de la corona tentacular. El conjunto del lofóforo más el tubo digestivo suele denominarse polipidio o polípido. La parte anterior del cuerpo forma una cavidad en donde se retrae el lofóforo.



Bryozoa

No hay órganos excretores, ni tampoco sistemas circulatorio o respiratorio. Los polipidios sufren un proceso de degeneración cuyos restos dan como resultado cuerpos pardos, que son expulsados o se acumulan en la parte basal del zooide. El sistema nervioso consiste en un pequeño ganglio situado entre la boca y el ano y un plexo nervioso. La pared del zooide está compuesta, de adentro hacia fuera, por peritoneo, epidermis, una capa calcárea, quitinosa o gelatinosa y cutícula, constituyendo una cámara o zoecio, donde se aloja el polipidio. Según su posición en la colonia, las paredes pueden ser exteriores o interiores. Las exteriores suelen estar en contacto con el ambiente y poseen una capa protectora externa de cutícula. Las paredes interiores se forman como pliegues del peritoneo y la epidermis, no están en contacto con el ambiente y no poseen cutícula. En algunas especies existen partes extrazoidiales cuyo esqueleto brinda sostén a la colonia. Por lo general son más grandes que los zooides, poseen cavidades corporales y paredes, pero carecen de órganos para la alimentación. Las colonias son hermafroditas, pero no todos los zooides lo son, puesto que en algunos géneros existen zooides exclusivamente masculinos o femeninos. Las gónadas son simples, sin conductos, y se desarrollan a partir del peritoneo. Las gametas salen al exterior por poros en el celoma. La reproducción sexual produce una larva ciliada de vida libre. Esta puede poseer un tubo digestivo completo y pasar un período prolongado alimentándose en el plancton (larvas planctotróficas o cifonautas, Figura 2).

Por el contrario, las larvas que carecen de tubo

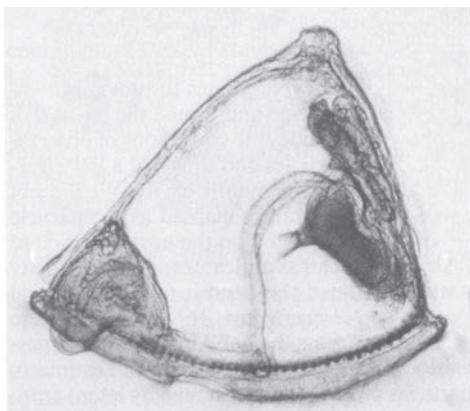


Figura 2. Larva cifonauta de *Membranipora* en vista lateral. Modificado de McEdward y Strathmann (1987).

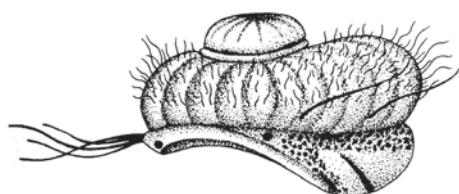


Figura 3. Larva lecítotrófica de un queilostomado Ascophora. Tomado de Hayward y Ryland (1979).

digestivo consumen sus reservas y se fijan muy pronto al sustrato (larvas lecítotróficas, Figura 3).

Se supone que la aparición de larvas lecítotróficas produjo un marcado aumento en la tasa de especiación alopátrica, debido a que su breve vida planctónica restringió el flujo genético entre poblaciones (Taylor, 1988). La larva luego se asienta y sufre una metamorfosis que da lugar al primer zooide de la colonia.

Una de las características más notables de los briozos es la presencia de polimorfismo, con zooides especializados en la reproducción, defensa, limpieza y sostén de la colonia.

La mayoría de los zooides se encarga de la alimentación y la reproducción y se denominan autozooides. Los zooides modificados para llevar a cabo una determinada tarea son llamados polimorfos o heterozooides. Las cámaras en donde se alojan son los autozoecios y heterozoecios, respectivamente. Los quenozooides son polimorfos carentes de estructura interna, con funciones de sostén o soporte de la colonia. Son ejemplo de quenozooides los estolones (Figura 10), o los rizoides que anclan las colonias arborescentes al sustrato.

Las avicularias y vibracularias están restringidas al orden de los queilostomados. El rasgo más distintivo de las avicularias es su mandíbula, una pieza quitinosa homóloga al opérculo, que se cierra por la acción de poderosos músculos. Los polipidios de estos polimorfos son rudimentarios y cumplen sólo funciones sensoriales. Las avicularias adventicias (Figura 4) son reducidas y se desarrollan sobre las paredes frontales o laterales de los zooides.

Cuando las avicularias reemplazan a un zooide en una serie lineal se denominan vicarias (Figura 5).

Se han planteado distintas hipótesis en cuanto al papel que desempeñan las avicularias. En algunos casos poseen funciones defensivas, capturando pequeños organismos que se desplazan

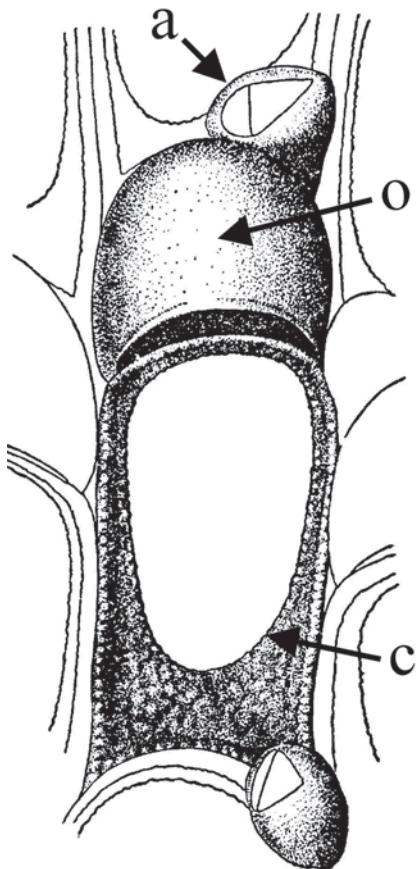


Figura 4. Avicularias adventicias (a), oocista (o) y criptocisto (c) en un queilstomado *Anasca*. Modificado de Osburn (1950).

sobre la colonia, aunque en la mayoría de las especies no existen evidencias sobre el rol que cumplen (Winston, 1984). En *Bugula*, las avicularias son capaces de moverse independientemente sobre un pedúnculo y poseen un notable parecido con la cabeza de un ave, de allí su nombre (Figura 6).

La mandíbula de las vibracularias se alarga para transformarse en una seda quitinosa capaz de moverse en varios planos. Estos polimorfos limpian la superficie de la colonia y en algunos casos cumplen funciones de locomoción.

En la mayoría de los briozos gimnolemados los embriones se desarrollan en una cámara de incubación que consiste en un espacio lleno de agua delimitado por paredes corporales que dejan una abertura por la que entra el huevo fecundado y sale la larva al terminar su desarrollo. La estructura globular formada por las paredes expandidas

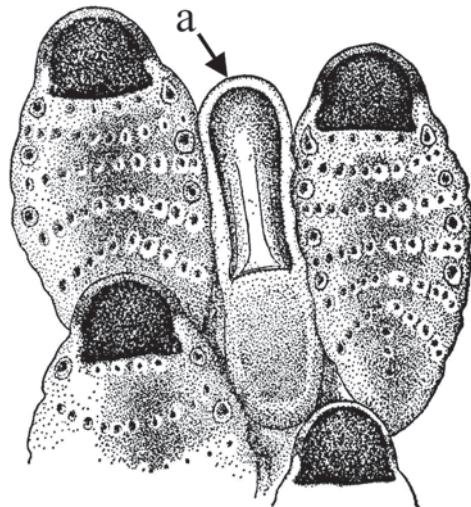


Figura 5. Aspecto general de un cibarium y avicularia vicaria (a). Modificado de Osburn (1950).

del zooide se denomina oocista u ooecio (Figuras 4, 11, 14).

Luego de posarse sobre el sustrato, la larva de los briozos sufre un proceso de metamorfosis, para convertirse en un zooide primario o ancéstrula (Figura 1). En la mayoría de los gimnolemados, la ancéstrula es un zooide totalmente desarrollado, aunque a veces presenta una morfología diferente al resto de los miembros de la colonia.

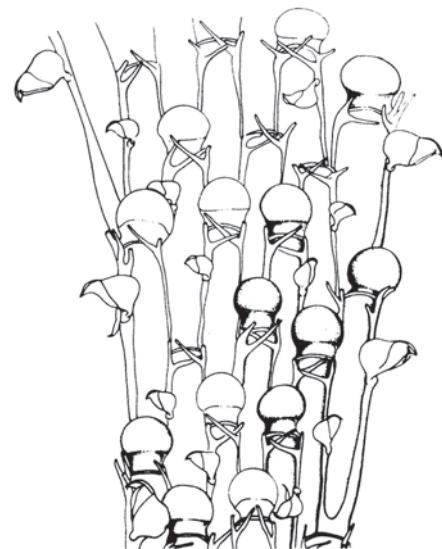


Figura 6. Fragmento de una colonia de *Bugula* con sus típicas avicularias en forma de cabeza de ave. Tomado de Lichtenstein y Bastida (1980).



Bryozoa

El género *Membranipora* posee la particularidad de que su ancéstrula consiste en un par de zooides gemelos. En algunos Ascophora, la ancéstrula no presenta la pared frontal calcárea que caracteriza al grupo, sino una membrana frontal como la que existe en los Anasca (Figura 1), lo que sugiere que estos últimos podrían ser considerados ancestros de los Ascophora.

Los zooides son unidades modulares discretas análogas a un animal completo que producen réplicas similares mediante brotación asexual. El mecanismo por el que la ancéstrula da origen a una colonia se llama astogenia (Figura 1). La brotación resulta en el agregado de zooides más nuevos en el borde o en la superficie de las colonias, cada vez más lejos de la ancéstrula. Esta dirección se conoce como distal, mientras que la más cercana al origen de la colonia, donde los zooides son relativamente más viejos, es la proximal. En una primera etapa, o zona de cambio astogenético, las sucesivas camadas de zooides van sufriendo variaciones morfológicas, que por lo general consisten en un aumento progresivo en tamaño y complejidad. A medida que continúa el proceso de brotación asexual las camadas de zooides alcanzan una morfología definitiva. Esta etapa recibe el nombre de zona de repetición astogenética. En esta zona hay también un gradiente superpuesto de cambio ontogenético, en donde la complejidad aumenta desde el margen en sentido proximal, a medida que cada zooide se desarrolla hasta alcanzar su morfología definitiva. Por lo tanto, existen en una colonia cuatro causas de variación morfológica en los zooides: la astogenia, la ontogenia, el polimorfismo y las variaciones microambientales, como por ejemplo irregularidades en el sustrato o hacinamiento por competencia con otras colonias.

Una nueva colonia puede también originarse por brotación a partir de fragmentos de colonias preexistentes, en cuyo caso no posee ancéstrula.

El fenómeno llamado homosíndrome, es decir la fusión de colonias originadas a partir de distintas larvas de la misma especie, está bien documentado en los briozos y otros invertebrados coloniales.

Ya que una colonia originada por brotación se supone genéticamente uniforme, los briozos son muy útiles para entender las causas de las variaciones morfológicas, dado que en este caso no existen diferencias genéticas debidas a la reproducción sexual como en los organismos solitarios.

SISTEMÁTICA

La clasificación de los briozos marinos actuales es la siguiente:

Phylum Bryozoa

Clase Stenolaemata

Orden Cyclostomata

Clase Gymnolaemata

Orden Ctenostomata

Orden Cheilostomata

CLASE STENOLAEMATA

Los estenolemados son briozos marinos con zooides polimórficos y sus zoecios por lo general poseen esqueletos de calcita. Su abertura es casi siempre circular, puede ser terminal o estar desplazada hacia uno de los lados, que se denomina frontal. Sus tentáculos están dispuestos en círculo alrededor de la boca y la eversión del lofóforo se lleva a cabo sin deformación de la pared corporal. Los zoecios suelen poseer tabiques interiores y en muchos casos exhiben homeomorfía externa, es decir que su aspecto externo es similar pero sus características internas son diferentes. Las colonias son de distintos tipos. El polimorfismo de los estenolemados es reducido, existiendo además de los autozooides (alojados en autozoecios), nanozooides y gonozooides. Fueron abundantes en la Era Paleozoica, pero casi todos los órdenes de esta Clase se extinguieron, llegando hasta el presente solamente los representantes del Orden Cyclostomata.

ORDEN CYCLOSTOMATA

Las colonias pueden ser erectas o incrustantes. Los zooides son alargados, tubulares, de paredes finas, con abertura terminal circular y sin opérculo (Figura 7). La pared corporal presenta epidermis, cutícula y una capa calcárea atravesada por numerosos seudoporos. Cuando el polipidio está retraído, el orificio permanece ocluido por una membrana terminal que se invagina en el centro para formar un atrio, que se cierra en la base gracias a la acción de un esfínter muscular. El poli-

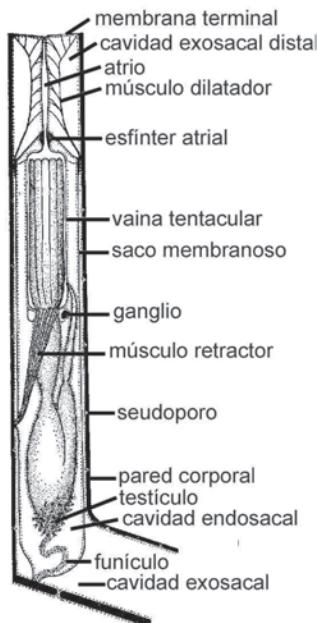


Figura 7. Morfología de un ciclostomado. Modificado de Ryland (1970).

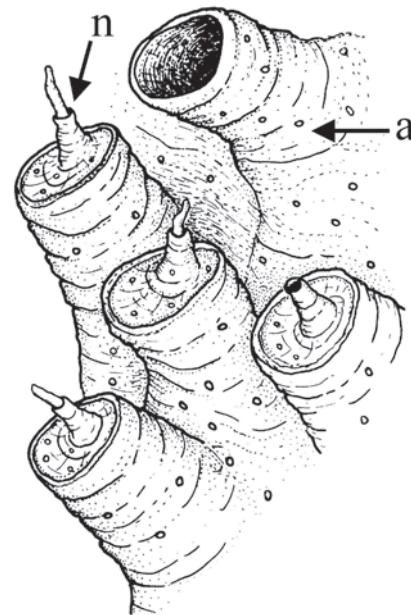


Figura 8. Autozooides (a) y nanozooides (n) en el ciclostomado *Plagioecia*. Modificado de Silén y Harmelin (1974).

pidio está envuelto por un saco membranoso que se fija por su base a la pared del cuerpo mediante ligamentos, dividiendo así a la cavidad corporal en dos compartimientos, uno externo o cavidad exosacial y el otro interno o cavidad endosacial. Un detallado estudio morfológico (Nielsen y Pedersen, 1979) comprobó que sólo la cavidad endosacial puede ser considerada como un verdadero celoma. La eversión del polipidio se produce gracias a la contracción de los músculos dilatadores del atrio y a la relajación del esfínter atrial. Esto empuja al atrio hacia la pared corporal y hace que el líquido exosacial se desplace proximalmente y comprima el saco membranoso. El aumento de la presión en el saco produce la evaginación de la vaina tentacular y el lofóforo se evierte. El proceso inverso tiene lugar gracias a la contracción del músculo retractor del lofóforo y a la relajación de los músculos dilatadores del atrio. Después que el lofóforo se ha invaginado, el esfínter atrial se cierra.

El polimorfismo no está muy desarrollado en el orden Cyclostomata. Los rizoides son polimorfos que sirven para anclar la colonia al sustrato. En los géneros *Diplosolen* y *Plagioecia*, existen zooides diminutos llamados nanozooides (Figura 8), que en el primero de ellos cumplen funciones de limpieza (Silén y Harmelin, 1974).

Los gonozooides (Figura 9) son polimorfos de paredes ensanchadas que forman cámaras para la incubación de embriones. Pueden encontrarse

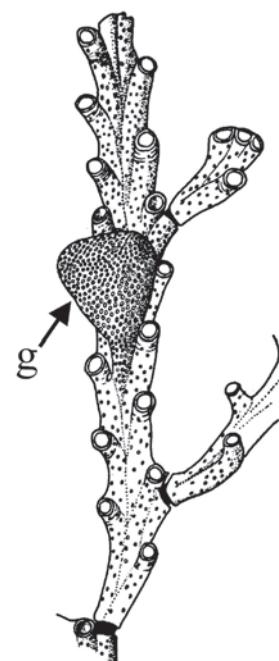


Figura 9. Gonozoode (g) del ciclostomado *Crisia*. Modificado de Maturo (1957).



o no en áreas extrazoooidales y están presentes en todos los ciclostomados (Silén, 1977).

En este orden de briozos la reproducción es notable ya que presenta un proceso de fisión embrionaria o poliembriónia, fenómeno observado en muy pocos grupos del reino animal. El embrión primario se fragmenta produciendo embriones secundarios y hasta terciarios, que llenan la cavidad del gonozooide. Se supone que todas las colonias adultas originadas a partir de un mismo embrión primario son clones, es decir que poseen la misma información genética.

Los Cyclostomata son los únicos estenolemáticos vivientes, con una biodiversidad de alrededor de 250 géneros. Se ha registrado la presencia de unas 44 especies de ciclostomados en el Atlántico Sudoccidental frente a la Argentina (López Gappa, 2000).

CLASE GYMNOLEMATA

Los zooides son cilíndricos o cuadrangulares. El lofóforo es circular. La pared del cuerpo puede ser calcificada y presentar tejidos pero no capas musculares. El carbonato de calcio se encuentra en forma de calcita, aragonita o ambas en un mismo esqueleto. El mecanismo de evaginación del lofóforo se lleva a cabo gracias a la deformación de la pared corporal mediante músculos. Los celomas de los zooides contiguos están separados, pero se comunican entre sí a través de poros. La formación de la pared corporal de los zooides es anterior a la brotación de nuevos polipidios. Varias generaciones de polipidios se suceden dentro de un mismo zooide mediante procesos de degeneración y regeneración. El polimorfismo puede alcanzar un gran desarrollo. La casi totalidad de las especies son marinas.

Los gimnolemáticos están representados por dos órdenes, Ctenostomata y Cheilostomata, que se describen a continuación.

ORDEN CTENOSTOMATA

En este grupo el polimorfismo está reducido y consiste solamente en la presencia de quenozoooides de sostén. Los zooides pueden ser cilíndricos o achatados y adoptan una disposición contigua o se comunican entre sí por quenozoooides (Figura 10) que forman estolones postrados sobre el sustrato. La pared corporal puede ser membranosa o gelatinosa, pero nunca calcificada. La

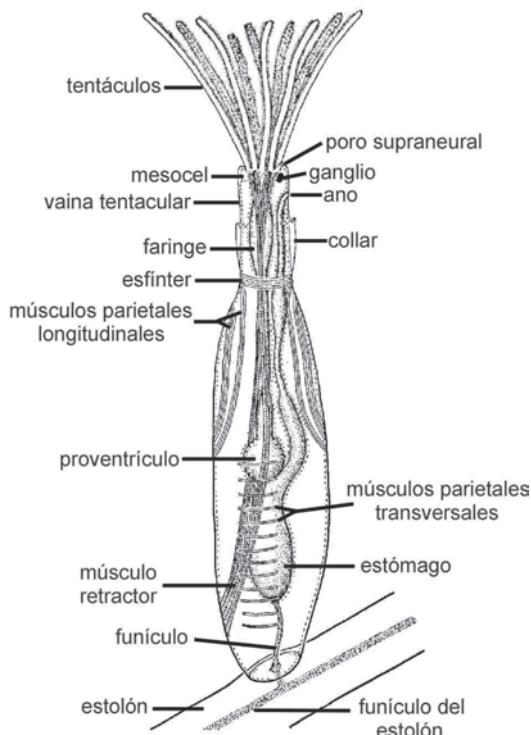


Figura 10. Morfología del ctenostomado *Bowerbankia*. Modificado de Ryland (1970).

evaginación del lofóforo se lleva a cabo gracias a la acción de músculos parietales longitudinales y transversales. Su invaginación, en cambio, se efectúa por la contracción del músculo retractor. Una vaina tentacular se dispone alrededor del lofóforo cuando el zooide está retraído. El tubo digestivo posee las características generales de los demás briozos, a excepción de un proventrículo muscular, cuya función es triturar los caparazones de las algas microscópicas del fitoplancton que componen su alimento. El funículo desciende desde el estómago y se continúa en el estolón, interconectando a todos los zooides. El ovario y el testículo se desarrollan a expensas del peritoneo de la pared del cuerpo. Un óvulo madura mientras el polipidio degenera y luego sale al exterior atravesando un poro supraneural ubicado en la base de los dos tentáculos más dorsales. El embrión completa su desarrollo en el atrio, una cavidad producida por la invaginación del zooide y cerrada por un esfínter. En algunos ctenostomados como *Bowerbankia* existe una estructura llamada collar que bloquea la entrada al atrio.

La biodiversidad del orden Ctenostomata no es



muy grande, constituyendo una proporción relativamente pequeña de los briozos recientes. La gran mayoría de sus especies son marinas. Se ha registrado la presencia de unas 12 especies de ctenostomados en el Atlántico Sudoccidental frente a la Argentina (López Gappa, 2000).

ORDEN CHEILOSTOMATA

La característica principal que diferencia a los queilostomados de los ctenostomados es el mecanismo de cierre del orificio. El mismo se lleva a cabo mediante un opérculo, que es una tapa quitinosa accionada por músculos oclusores. La presencia del opérculo posibilitó el rasgo más importante del grupo: el gran desarrollo de polimorfos especializados en la defensa y limpieza de la colonia. Los más comunes y característicos son las avicularias, en las que el opérculo está transformado en una mandíbula. En las vibracularias el grado de transformación del opérculo es aún mayor, ya que se convierte en una seda quitinosa. En la mayoría de las especies el desarrollo de los embriones tiene lugar en cámaras de incubación llamadas ovicelas. Los queilostomados por lo general tienen forma de caja, con seis paredes: basal, frontal, proximal,

distal y un par de laterales. Los zooides están conectados por tejido funicular que atraviesa las paredes interzoidiales. Las conexiones se realizan mediante placas de poros en las paredes laterales, o por cámaras de poros, que son pequeños compartimentos ubicados en la unión de las paredes verticales con la pared basal. Ambas fueron consideradas zooides abortivos convertidos en conexiones interzoidiales (Silén, 1977).

El mecanismo por el que se lleva a cabo la evisión del lofóforo es un proceso fundamental que determina la morfología de la pared frontal y en consecuencia se le ha dado mucha importancia en la clasificación de categorías taxonómicas superiores a familia. La superficie frontal de los briozos queilostomados exhibe distintos grados de complejidad, que conviene considerar como niveles de organización más que como taxa: Anasca, Cribrimorpha, Gymnocystidea y Ascophora.

Las paredes basal, distal, proximal y laterales de los Anasca (Figuras 11, 13A) suelen estar calcificadas, pero no la frontal, que conserva una estructura similar a la pared corporal de los ctenostomados y se denomina membrana frontal. Las series de músculos parietales transversales se disponen en forma oblicua y se insertan por un extremo en la membrana frontal y por el otro en las paredes laterales.

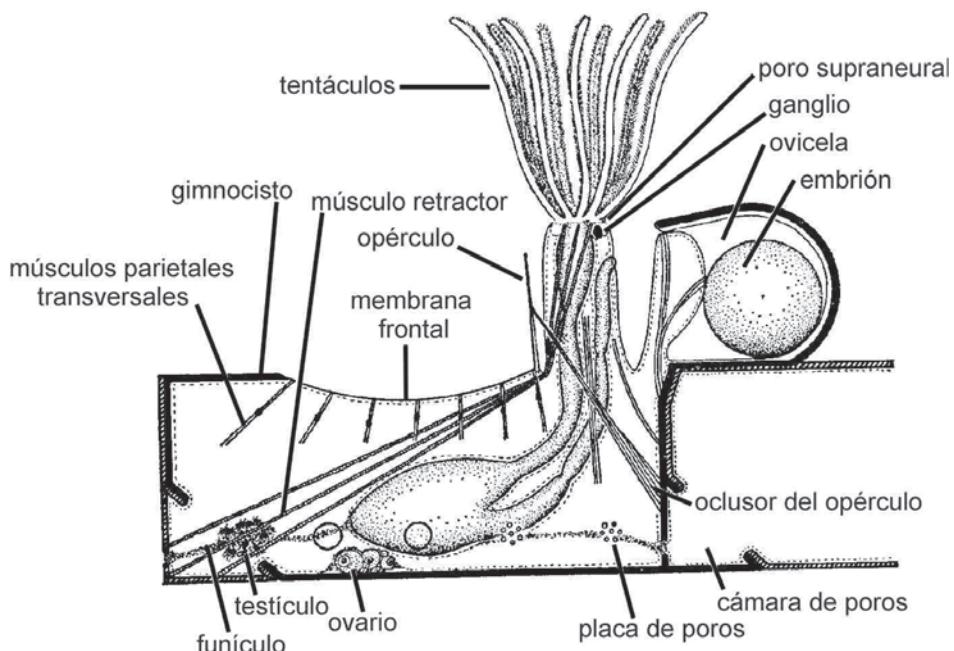


Figura 11. Morfología de un queilostomado *Anasca*. Modificado de Ryland (1970).



Bryozoa

Su contracción deprime a la membrana frontal, haciendo aumentar la presión en el interior del zooide y por lo tanto el lofóforo se evierte. La retracción del lofóforo se logra gracias a la contracción de un músculo retractor y un par de músculos oclusores del opérculo, y a la simultánea relajación de los parietales transversales. En algunos géneros de Anasca como *Membranipora*, toda la superficie frontal de los zooides está expuesta. Esto tiene el inconveniente de dejar que las partes blandas del zooide queden a merced de los depredadores. Este problema se soluciona parcialmente debido al desarrollo de una pared frontal calcárea llamada gimnoscisto, que rodea proximal y lateralmente a la membrana frontal (Figura 12).

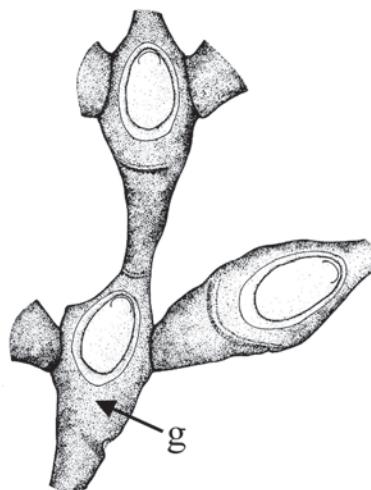


Figura 12. Desarrollo del gimnoscisto en el queilostomado *Anasca Pyripora*. Modificado de Ryland y Hayward (1977).

Puede existir también una pared calcárea marginal llamada criptocisto por debajo de la membrana frontal (Figura 4), que permite el libre movimiento de los músculos que deprimen a esa

membrana, pero logra un mayor grado de protección del zooide. Tanto el gimnoscisto como el criptocisto suelen poseer espinas en número y grado de desarrollo variable.

En los Cribrimorpha (Figura 5) las espinas se arquean sobre la membrana frontal, transformándose en costillas que se fusionan entre sí. La protección que brinda este techo de costillas fusionadas representó un claro avance por sobre el nivel de organización de los Anasca. Bajo ese escudo defensivo, la membrana frontal sigue funcionando normalmente para posibilitar la evaginación de la corona de tentáculos.

En los Gymnoscystidea (Figura 13C), la superficie frontal del zooide está calcificada. Los zooides en desarrollo en el borde de la colonia poseen una estructura similar a la de los Anasca, con una membrana frontal rodeada por gimnoscisto. Sin embargo, durante la ontogenia, pliegues de la pared del cuerpo crecen desde el gimnoscisto hacia arriba y hacia adentro, arqueándose sobre la membrana. Estos pliegues finalmente se fusionan y forman un techo abovedado y calcificado, separado de la membrana frontal por un amplio espacio en donde el agua circula libremente. El mecanismo de eversión del lofóforo funciona del mismo modo que en los Anasca.

Los Ascophora (Figuras 13B, 14) se caracterizan por poseer una pared frontal sólida.

El control hidrostático depende de un saco subyacente, el asco o saco compensador, que se comunica con el exterior por su extremo distal. Los músculos parietales transversales se fijan por uno de sus extremos a las paredes laterales del zooide y por el otro al lado inferior del asco. Su contracción reduce el volumen del celoma y dilata el asco. Los tentáculos son evertidos cuando el asco se llena de agua, compensando así la disminución en el volumen del celoma. El orificio de los Asco-

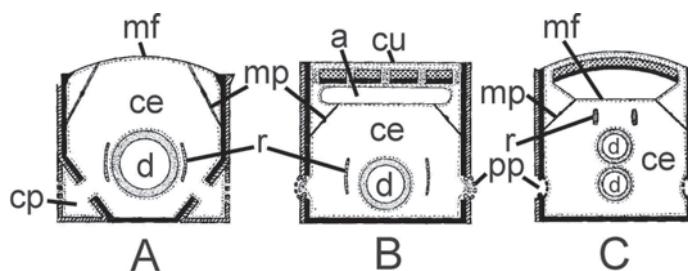


Figura 13. Orden Cheilostomata. Corte transversal de la parte proximal de un Anasca (A), de un Ascophora (B) y de la parte distal de un Gymnoscystidea (C). Abreviaturas: a: asco, ce: celoma, cp: cámara de poros, cu: cutícula, d: tubo digestivo, mf: membrana frontal, mp: músculos parietales, pp: placa de poros, r: músculo retractor. Modificado de Ryland (1970).

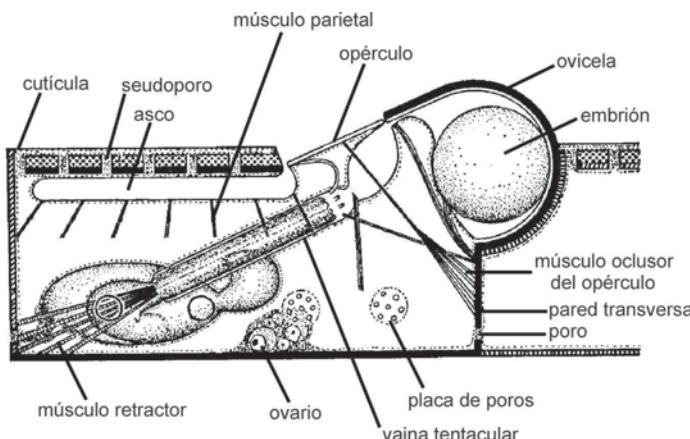


Figura 14. Morfología de un queilostomado Ascophora. Modificado de Ryland (1970).

phora está típicamente dividido en dos zonas: una distal o anter y otra proximal o poster, que se continúa en el asco. Cuando el poster es angosto, se lo llama sinus. En algunos Ascophora, la pared frontal de los zooides está además reforzada por calcificación secundaria.

La pared frontal calcificada de los Gymnocyctidea y Ascophora fue un gran avance evolutivo con respecto a los Anasca, por eso son los queilostomados mejor representados en las faunas marinas recientes.

Los Anasca probablemente hayan sido los antecesores de los Ascophora. Los queilostomados se convirtieron en el grupo dominante de briozos marinos desde el Período Terciario hasta el presente, a expensas de los ciclostomados, a los que aventajan en la competencia por el sustrato (López Gappa, 1989). Existen evidencias de esta superioridad competitiva tanto en faunas fósiles, a lo largo de 100 millones de años (McKinney, 1995), como en comunidades bentónicas actuales (McKinney, 1992).

Se ha registrado la presencia de unas 190 especies de queilostomados en el Atlántico Sudoccidental frente a la Argentina (López Gappa, 2000).

ECOLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA

Casi todas las especies de estenolemados y gimnolemados son marinas y estenohalinas, habitando en aguas de salinidad normal. Existe además un conjunto relativamente reducido de especies adaptadas a los ambientes salobres. Unos pocos ctenostomados y todas las especies pertenecientes a la Clase Phylactolaemata son exclusivamente

dulceacuícolas. Recientemente se ha descripto un queilostomado de vida anfibia sobre hojas de manglar en el norte de Australia (Metcalfe *et al.*, 2007).

En los mares actuales los briozos habitan desde las regiones tropicales hasta las polares, y desde la zona intermareal hasta más de 8.000 m de profundidad en las fosas oceánicas, aunque alcanzan su mayor biodiversidad en zonas poco profundas de la plataforma continental. En las regiones abisales sólo predominan las formas arborescentes, con colonias erectas y flexibles. Se supone que los briozos abisales se alimentan filtrando detritos orgánicos en suspensión.

Incrustan la superficie inferior de rocas y roddados, ya que no necesitan de la luz y allí están protegidos de la sedimentación. También suele hallárselos en epibiosis sobre algas, moluscos, crustáceos o ascidias. La mayoría de los briozos no son muy selectivos en cuanto al sustrato, aunque hay algunas excepciones, como por ejemplo algunas especies de *Membranipora*, que crecen sobre las frondes de grandes algas pardas, o *Hippoporella* que incrusta caparazones de gasterópodos habitados por cangrejos ermitaños.

Los queilostomados incrustantes y en menor medida los ciclostomados son abundantes y diversificados en los arrecifes de coral. Suele hallárselos en las superficies inferiores, en donde refuerzan las estructuras esqueléticas y llenan parcialmente cavidades profundas dentro del arrecife (Cuffey, 1972).

Aunque la mayoría de los briozos vive sobre sustratos duros, existen especies con colonias arborescentes adaptadas a la vida en fondos fangosos. En los briozos lunuliformes, como *Cu-*



puladria, se observa una notable adaptación a la vida sobre sedimentos blandos. Sus colonias son discoidales y cónicas (Figura 15), del tamaño de una moneda, y no se fijan al sustrato, sino que se posan sobre éste mediante sus vibracularias marginales. Una adaptación aún más curiosa la constituye *Selenaria*, cuyas colonias utilizan sus vibracularias para desplazarse sobre el sustrato (Cook y Chimonides, 1978).

Algunos ctenostomados perforan valvas de moluscos, tubos de poliquetos serpúlidos y placas de cirripedios. Sus colonias consisten en delgados estolones que se ramifican dentro del carbonato de calcio, de los que brotan zooides que se comunican con el exterior a través de pequeños orificios. Los bryozoos no perforan las valvas mecánicamente, sino gracias a la secreción de ácido fosfórico en el extremo de los estolones.

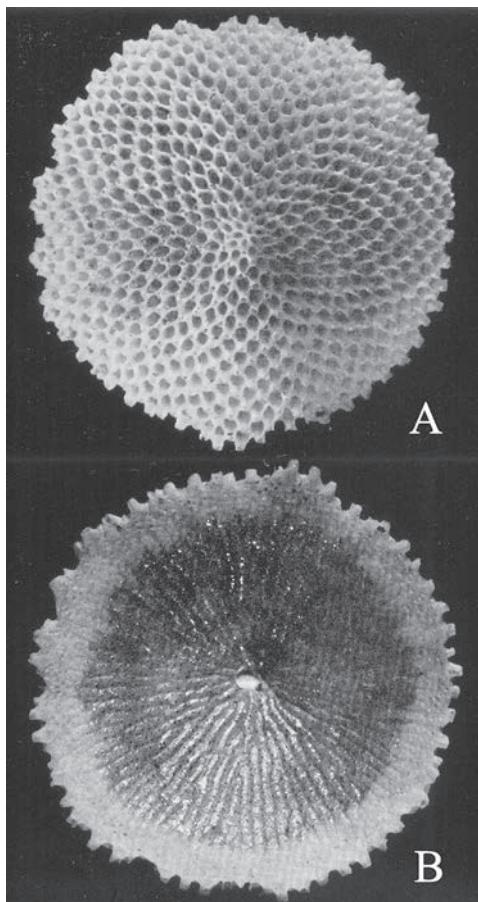


Figura 15. Colonia lunulitiforme de *Cupuladria* en vista apical (A) y basal (B). Tomado de Cadée (1975).

La alimentación de los bryozoos consiste principalmente en fitoplancton, que capturan generando corrientes de agua gracias a la acción de los tentáculos ciliados del lofóforo. Aunque en un principio se suponía que dichas corrientes eran producidas por cada zoide, luego se comprobó que existe una coordinación a nivel colonial que origina chimeneas excurrentes en ciertas zonas de la colonia en las que los polipídos degeneran. Las áreas modificadas para la salida del agua en algunos casos se denominan montículos (Banta *et al.*, 1974).

Los bryozoos pueden ser comidos incidentalmente por aves acuáticas o peces y forman parte de la dieta de los erizos de mar, que ingieren las colonias en epibiosis sobre las algas que constituyen su alimento principal. Por el contrario, algunos picnogónidos y moluscos nudíbranquios se alimentan preferentemente de bryozoos, y han desarrollado mecanismos muy especializados como aparatos de succión para engullir a los polipídos. La presencia de nudíbranquios en las cercanías de una colonia induce rápidamente el desarrollo de espinas defensivas en la membrana frontal de *Membranipora* (Yoshioka, 1982; Harvell, 1984).

Los sustratos duros suelen ser un factor limitante para los organismos sésiles. La competencia por este recurso puede ser intensa, tanto entre miembros de la misma o de distintas especies. Algunas especies con colonias láminares adoptan estrategias de confrontación como el desarrollo de espinas en los zooides marginales, mientras que las colonias uniseriales ramificadas emplean por lo general una estrategia fugitiva, expandiéndose rápidamente sobre el sustrato a pesar de ser recubiertas parcialmente por sus competidores (López Gappa, 1989).

Se ha propuesto una clasificación del hábito de crecimiento de los bryozoos que puede utilizarse para efectuar una correlación más precisa entre las formas de crecimiento de la colonia y el ambiente en el que vive dicho organismo (Hageman *et al.*, 1998). Los caracteres utilizados en este esquema son: orientación con respecto al sustrato y fijación al mismo, construcción y ordenamiento de las series de zooides y de las superficies frontales, engrosamiento secundario del esqueleto, dimensiones y conexión de las unidades estructurales, y frecuencia y dimensión de las bifurcaciones. Moyano (1982) delimitó las regiones zoogeográficas marinas de América del Sur y Central en base a sus faunas recientes de bryozoos. La distribución geográfica de los bryozoos marinos recientes de Argentina ha sido analizada por López Gappa y Lichtschein



(1988) y López Gappa (2000), quienes señalaron que la biodiversidad de este grupo de invertebrados es mayor en los sectores más australes de la plataforma continental que frente a Chubut, Río Negro y la provincia de Buenos Aires (Figura 16).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Los briozos marinos son perjudiciales para los intereses del hombre, ya que forman parte de las incrustaciones biológicas o *fouling*. Esta comunidad favorece la corrosión y provoca turbulencia en los cascos de los buques, obturando además los siste-

mas de refrigeración por agua de mar de las centrales eléctricas costeras. Las embarcaciones deben ser pintadas periódicamente con pinturas tóxicas para evitar la fijación de las larvas. Licht-schein de Bastida & Bastida (1980) han descripto a los briozos que forman parte de las incrustaciones biológicas en el puerto de Mar del Plata, Puerto Quequén y Puerto Belgrano. Se trata de una fauna compuesta por especies de amplia distribución, en su mayoría invasoras, pertenecientes a los géneros *Alcyonium*, *Bowerbankia*, *Conopeum*, *Bugula*, *Scruparia*, *Cryptosula* y *Crisia*.

Las briostatinas son un grupo de lactonas aisladas de extractos del briozoo *Bugula neritina*. Desde la determinación de la estructura química de la briostatina 1 (Pettit *et al.*, 1982) se han aislado hasta el presente unas 20 variedades diferentes. La briostatina 1 mostró efectos antineoplásicos en pruebas *in vitro*, inhibiendo el crecimiento celular y la angiogénesis y favoreciendo la apoptosis en leucemias linfocíticas crónicas. También promueve el aumento de la memoria y la tasa de aprendizaje en modelos animales. Actualmente se están realizando ensayos clínicos para probar su eficacia en el tratamiento de la enfermedad de Alzheimer. La capacidad de esta droga para aliviar el daño cerebral por isquemia en ratas parece promisoria y abre otro campo terapéutico para las briostatinas (Sun *et al.*, 2009).

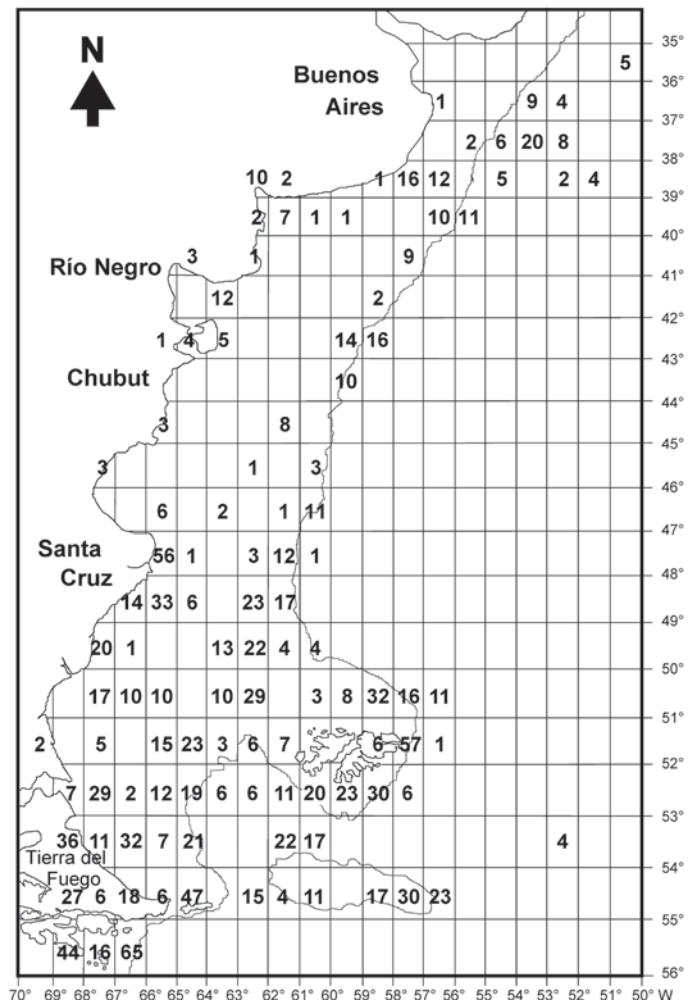


Figura 16. Biodiversidad de briozos en la plataforma y talud continental frente a la Argentina. La línea de puntos señala la isobata de 200 m. Modificado de López Gappa (2000). El número de especies registrado en cada cuadrado se actualizó tomando en cuenta la bibliografía publicada hasta agosto de 2013.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) (PIP N° 0291/2010) y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) (PICT-2012-1043).



BIBLIOGRAFÍA

- Banta W.C., McKinney F.K. y Zimmer R.L. 1974. Bryozoan monticles: excurrent water outlets? *Science* 185: 783-784.
- Boardman R.S., Cheetham A.H. y Cook P.L. 1969. Intracolony variation and the genus concept in Bryozoa. *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, Part C, pp. 294-320.
- Cadée G.C. 1975. Lunulitiform Bryozoa from the Guyana shelf. *Netherlands Journal of Sea Research* 9: 320-343.
- Cook P.L. y Chimonides P.J. 1978. Observations on living colonies of *Selenaria* (Bryozoa, Cheilostomata). I. *Cahiers de Biologie Marine* 19: 147-158.
- Cuffey R.J. 1972. The roles of bryozoans in modern coral reefs. *Geologischen Rundschau* 61: 542-550.
- Hageman S.J., Bock P.E., Bone Y. y McGowran B. 1998. Bryozoan growth habits: classification and analysis. *Journal of Paleontology* 72: 418-436.
- Harvell C.D. 1984. Predator-induced defense in a marine bryozoan. *Science* 224: 1357-1359.
- Lichtschein de Bastida V. y Bastida R. 1980. En: Aritio L. (ed), *Proceedings of the 5th International Congress on Marine Corrosion and Fouling*, *Marine Biology*. Gráficas Orbe, Madrid, pp. 299-320.
- Hayward P.J. y J.S. Ryland. 1977. British Ascophoran Bryozoans. En: *Synopses of the British Fauna* (New Series). Kermack D.M. (ed.), Academic Press, Londres, 312 pp.
- López Gappa J. 1989. Overgrowth competition in an assemblage of encrusting bryozoans settled on artificial substrata. *Marine Ecology Progress Series* 51: 121-130.
- López Gappa J. 2000. Species richness of marine Bryozoa in the continental shelf and slope off Argentina (south-west Atlantic). *Diversity and Distributions* 6: 15-27.
- López Gappa J. y Lichtschein V. 1988. Geographic distribution of bryozoans in the Argentine Sea (South-Western Atlantic). *Oceanologica Acta* 11: 89-99.
- Maturo F.J.S. 1957. A study of the Bryozoa of Beaufort, North Carolina, and vicinity. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 73: 11-68.
- McEdward L.R. y Strathmann R.R. 1987. The body plan of the cyphonautes larva of bryozoans prevents high clearance rates: comparison with the pluteus and a growth model. *The Biological Bulletin* 172, 30-45.
- McKinney F.K. 1992. Competitive interactions between related clades: evolutionary implications of overgrowth interactions between encrusting cyclostome and cheiostome bryozoans. *Marine Biology* 114: 645-652.
- McKinney F.K. 1995. One hundred million years of competitive interactions between bryozoan clades: asymmetrical but not escalating. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 465-481.
- Metcalfe K., Gordon D.P. y Hayward E. 2007. An amphibious bryozoan from living mangrove leaves - *Amphibiobeania* new genus (Beaniidae). *Zoological Science* 24: 563-570.
- Moyano H.I. 1982. Bryozoa marinos de Centro y Sudamérica: evaluación preliminar. *Cahiers de Biologie Marine* 23: 365-380.
- Nielsen C. y Pedersen K.J. 1979. Cystid structure and protrusion of the polypide in *Crisia* (Bryozoa, Cyclostomata). *Acta Zoologica* 60: 65-88.
- Osburn R.C. 1950. Bryozoa of the Pacific coast of America. Part 1, Cheilostomata-Anasca. Allan Hancock Pacific Expeditions 14: 1-269.
- Pettit G.R., Herald C.L., Doubek D.L., Herald D.L., Arnold E. y Clardy J. 1982. Isolation and structure of bryostatin 1. *Journal of the American Chemical Society* 104: 6846-6848.
- Rocha R.M. y d'Hondt J.L. 1999. Filo Ectoprocta ou Bryozoa. En: Migotto A.E. y C.G. Tiago (eds), *Biodiversidade do Estado de São Paulo*, Brasil. Síntese do conhecimento ao final do século XX: 3 - Invertebrados marinhos. FAPESP, São Paulo, Brasil. pp. 241-249.
- Ryland J.S. 1970. Bryozoans. Hutchinson University Library, Londres, 175 pp.
- Ryland J.S. y P.J. Hayward. 1977. British Anascan Bryozoans. En: *Synopses of the British Fauna* (New Series). Kermack D.M. (ed.), Academic Press, Londres, 188 pp.
- Silén L. 1977. Polymorphism. En: *Biology of Bryozoans*. Woollacott R.M. y R.L. Zimmer (eds), Academic Press, Nueva York. pp. 183-231.
- Silén L. y Harmelin J.-G. 1974. Observations on living Diastoporidae (Bryozoa Cyclostomata), with special regard to polymorphism. *Acta Zoologica* (Stockholm) 55: 81-96.
- Sun M.K., Hongpaisan J. y Alkon D.L. 2009. Postischemic PKC activation rescues retrograde and anterograde long-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 14676-14680.
- Taylor P.D. 1988. Major radiation of cheiostome bryozoans: triggered by the evolution of a new larval type? *Historical Biology* 1: 45-64.
- Winston J.E. 1984. Why bryozoans have avicularia - a review of the evidence. *American Museum Novitates* N° 2789: 1-26.
- Yoshioka P.M. 1982. Predator-induced polymorphism in the bryozoan *Membranipora membranacea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 61: 233-242.

NEMATODA MARINOS DE VIDA LIBRE

Catalina T. Pastor de Ward
y Virginia Lo Russo



INTRODUCCIÓN

Dentro del phylum Nematoda, las especies libres constituyen los metazoos más abundantes y diversos de ambientes intersticiales del sedimento marino o de agua dulce (Heip *et al.*, 1985). La mayoría de los animales, plantas y algas se benefician con su accionar y en cierta medida dependen de ellos. Ya que, por la abundancia, rapidez de sus ciclos de vida y alimentación (ingiriendo desechos orgánicos y excretando minerales o materia orgánica degradada) contribuyen al equilibrio de las costas y al reciclado rápido de nutrientes.

La cantidad de nematólogos marinos durante los últimos 40 años ha sido baja, debido a ciertas características propias de los nematodos marinos libres, como su taxonomía compleja y la densidad y diversidad generalmente muy altas, problemas que parecían no poder ser afrontados. El uso de la estadística multivariada a nivel comunitario resolvió en parte el problema, las bases de datos y la comunicación facilitó el resto. En años recientes la antigua visión de los nematodos libres, como organismos de sistemática compleja y tamaño diminuto, ha cambiado. Las claves “on-line”, el intercambio entre colaboradores en tiempo real, las nuevas tecnologías, las bases de datos disponibles y la catalogación molecular, predicen un futuro muy importante para este grupo, sin los impedimentos de años pasados.

La biología molecular ha demostrado que la separación de los nematodos libres en marinos o terrestres es artificial, ya que con pequeños cambios pueden adaptarse de un ambiente a otro. Como dato interesante, de las 16 transiciones de hábitat detectadas en nematodos libres, 4 han ocurrido dentro de una familia y una dentro de un género (Holterman, 2008). Si bien las clasificaciones moleculares con diferentes metodologías conducen a caminos no siempre coincidentes, en este capítulo hemos tomado la clasificación establecida por De Ley y Blaxter (2004) y se siguieron las

diagnosis dadas por Smol y Coormans (cap. 12), Decraemer y Smol (cap. 17), Coormans y Abebe (cap. 18), Muthumbi y Vanreussel (cap. 19) y Holovachov y De Ley (cap. 20) del libro Abebe *et al.* (2006) así como las de Lorenzen (1994).

Los nematodos no parásitos poseen una serie de atributos, muy útiles para diseñar experiencias. Pequeñas cantidades de sedimento contienen muchos individuos; no hay impedimentos éticos para su colecta; hay pocos estudios en el mundo y son muy buenos indicadores de cambios tanto naturales como antrópicos. El ejemplo típico es *Caenorhabditis elegans*, el nematodo de vida libre de ambientes acuáticos continentales, mejor caracterizado en cuanto al genoma, desarrollo, anatomía y comportamiento. En la actualidad sus cepas transgénicas usadas como biosensores son muy sensibles e informativas y son utilizadas en una amplia gama de experiencias (Wilson y Kakouli-Duarte, 2009).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La distribución geográfica de los nematodos libres es otro de los grandes interrogantes tanto a nivel local como mundial. Las razones han sido, su largo período evolutivo (se cree surgieron posteriormente al período Cámbrico, los primeros registros hallados son del Carbonífero), su alta diversidad y la baja intensidad de su estudio. A esto se suma la existencia de un gran número de especies de nematodos libres cosmopolitas que, originalmente, desviaron la atención hacia el facilismo de creer que todos los nematodos marinos poseían este tipo de distribución. Actualmente existen otras evidencias (Bik *et al.*, 2012) que hacen suponer que los nematodos marinos no tienen distribución homogénea en el mundo, en particular entre el hemisferio Norte y el hemisferio Sur donde presentan a nivel específico grandes diferencias. No obstante existe un paralelismo de géneros entre ambientes similares de



diferentes partes del mundo. Los nematodos no cosmopolitas se distribuyen por ambientes y son bastante fieles a ellos (Venekey *et al.*, 2010). Esto hace que se encuentren asociaciones de géneros similares en lugares geográficamente distantes. Por ejemplo, existe una gran similitud entre algunas especies de las costas patagónicas y las costas pakistaníes (Pastor de Ward y Lo Russo, 2009) o entre las especies fueguinas y las neozelandesas (Leduc *et al.*, 2012). Es decir que la evolución geográfica de la zona de estudio en los últimos millones de años, podría explicar estas similitudes entre ambientes distantes (Pastor de Ward, 2007). Recientemente estudios sobre metagenética de comunidades microbianas eucariotas (Bik *et al.*, 2012) han confirmado que la dispersión y el flujo de genes que determina la conectividad entre poblaciones, puede ser estudiado a través de la genética poblacional y en nematodos por la filogeografía (Derycke *et al.*, 2013). En particular estos autores han hallado que los flujos de genes están restringidos a escalas geográficas grandes y sugieren que pueden haber tenido su origen en eventos históricos. Estas nuevas metodologías detectan además especies críticas y permiten o facilitan el seguimiento evolutivo de los grupos. Este quizás sea el futuro para lograr un buen entendimiento de la distribución geográfica de los nematodos marinos.

ANATOMÍA, REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

ANATOMÍA

Son organismos cilíndricos, no segmentados, con simetría bilateral, alargados, afinados en los extremos. Están formados por un tubo dentro de otro tubo. El tubo externo es la pared del cuerpo: cutícula, hipodermis y músculos. El interno, el tubo digestivo. Entre ellos a veces hay fluido (hemolinfa). En este fluido están suspendidos los órganos reproductores (Castellanos y Lopretto, 1990; Grassé, 1965; Maggenti, 1981).

El plan general del cuerpo de los nematodos marinos es muy variado (Figuras 1 a 4). Desde largos y delgados a cortos y macizos, con ornamentaciones y cerdas hasta completamente lisos. Estas variaciones están en relación directa con el microambiente que habitan. En términos generales, los largos, delgados y lisos son típicos de ambientes con altas cantidades de limo-arcillas, los cortos y macizos con ornamentaciones cuticulares

son epipelíticos o epibiontes y los de cerdas muy largas viven en sedimentos de arena o gránulos.

Cutícula: Presentan una gruesa cutícula protectora, permeable, elástica y no celular formada por capas superpuestas de diferente composición, que recubren la superficie del cuerpo. Puede ser lisa (Figura 2O), punteada (Figura 2J) u ornamentada (Figura 3J). La cutícula es metabólicamente activa por su contenido en enzimas. Puede presentar estructuras especializadas como espinas, cerdas, papilas, líneas laterales (Figura 4I), costillas (Figura 4L) y espesamientos; éstas pueden ser sensoriales y servir para la locomoción en forma de tubos adhesivos (Figura 3H). La cutícula recubre además de la superficie externa, la cavidad bucal, el esófago, el recto, la cloaca, la vagina y el poro excretor. Las cuatro capas que la forman se denominan: epicutícula, la más externa, delgada, formada por carbohidratos, actúa como barrera protectora; luego es cubierta por una exocutícula también delgada; la mesocutícula posee fibras de colágeno ubicadas en forma oblicua, dando flexibilidad a la cutícula y endocutícula, que es la última capa y está formada por fibras proteicas (cuticulina). La lámina basal separa la cutícula de la hipodermis que es celular (o sincitial) y es responsable de secretar la cutícula. La misma penetra en la cavidad del cuerpo en la zona dorsal media, ventral media y lateral formando las cuerdas hipodérmicas longitudinales. Las organelas hipodérmicas como núcleos y mitocondrias están confinadas a estas cuerdas. Las cuerdas laterales son las más largas y pueden contener tubos excretores, las cuerdas dorsales y ventrales contienen los nervios longitudinales.

Los nematodos poseen cuatro mudas, cada una de las cuales trae aparejada la formación de una nueva cutícula. La vieja cutícula se elimina al escupar la larva.

Musculatura: La musculatura somática está asociada a la hipodermis, con una o más capas de músculos longitudinales. Cada célula muscular está formada por una porción contráctil que contiene miofibras y una no contráctil en la que se encuentran varias organelas como el núcleo, mitocondrias, etc. Los nematodos no poseen músculos circulares. Existen diferentes maneras en que los músculos están dispuestos a lo largo del cuerpo. Un arreglo de columnas múltiples de células musculares longitudinales en cada cuadrante, se llama polimiaria, y una con 2-5 columnas meromiaria.

Sistema digestivo: Consiste en un largo tubo que en un extremo posee la boca y en el otro la cloaca (machos) u orificio anal (hembras). La cavidad bucal tiene en general un lumen tri-radial (Figuras 1A; B), puede estar dividida o no en partes, puede presentar dientes variados en tamaño (Figuras 2H; 2M), estilete (Figura 4C) o no tener dientes (4E) y puede estar rodeada o no por el esófago. El esófago (Figura 1C) es muy importante para la vida de los nematodos marinos libres, ya que contiene el anillo nervioso, las glándulas bucales y el poro excretor (Figura 3P) y le sirve para succionar el alimento. La acción del esófago puede ser incrementada por una zona muscular o bulbo anterior y otro bulbo terminal (Figura 1C), que pueden estar presentes o no. El esófago desemboca en el intestino medio por una válvula esófago-intestinal o cardia (Figura 3M). En el esófago los músculos pueden estar dispuestos de diferente manera. El esófago puede ser cilíndrico e igual, o con pre-bulbo y bulbo (Figura 4Q), o con un único bulbo con válvulas interiores (Figura 3M), que evita que el alimento vuelva al esófago (Figura 4Q) o sin ellas.

El intestino es un tubo recubierto por células con microvilli, no es muscular. La comida es desplazada hacia atrás por efectos del esófago y los movimientos del cuerpo. La digestión puede ser intra o extracelular, o ambas. En hembras el intestino medio es seguido por una zona con recubrimiento cuticular llamada recto que desemboca en el orificio anal. En machos, la porción posterior del intestino recibe los productos del sistema reproductivo vía el vaso deferente y se denomina cloaca.

Los nematodos libres poseen una variada dieta, a la cual se adapta su boca. Bacterias, hongos, algas azules, diatomeas, ciliados, nematodos y otros metazoos se encuentran entre los ítems más habituales (Pastor de Ward, 2004). Tienen además alimentación transepídermica, es decir son capaces de absorber glucosa del medio. Sus colas pueden ser cónicas (Figuras 1G; 4B), cónico-tubulares (Figura 1K) o filiformes (Figuras 2K; 3I).

Sistema nervioso: Los nematodos marinos poseen un sistema nervioso central y otro periférico. El sistema nervioso central se halla formado por la comisura circumesofágica y la comisura rectal/cloacal. La primera, llamada anillo nervioso, se halla formada por los ganglios asociados al anillo desde el que salen hacia atrás los nervios ventral,

lateral y dorsal y hacia delante los nervios cefálicos y bucales. La comisura rectal/cloacal rodea la cloaca/orificio anal y coordina la cópula y los movimientos de la cola.

El sistema nervioso periférico consiste en una red que conecta al sistema de sencillas, que posee distintos tipos y funciones (cerdas, papillas, anfidos, metanemes, órganos precloacales, etc.), todas con estructuras homólogas. Alrededor de la boca (Figuras 1A; 1B) poseen sencillas labiales internas (sobre los labios), sencillas labiales externas, sencillas cefálicas y sencillas cervicales. Posteriormente a la boca, se hallan los anfidos que están localizados en fóveas de forma variable (forma de copa, Figura 1F; forma alargada, Figura 2E; forma circular, Figura 4C y forma espiral, Figura 4N) y tienen características quimiorreceptoras. Algunos nematodos, en especial los que viven sobre algas, poseen manchas de pigmento (Figuras 1F; 2B) u ocelos con lente (Figura 2H). A lo largo del cuerpo, en algunos grupos, están distribuidos los metanemes que son receptores de estiramiento, que son muy pequeños y difíciles de observar. En los machos son comunes las sencillas u órganos pre-cloacales que ayudan en la cópula (Figuras 1E; 2A).

Sistema excretor: Está formado por 1-3 células excretoras, con una única abertura, típicas del grupo nematodos, no son homólogas a los protonefrídios. Pueden poseer forma de "H", o estar compuestas por 1 o 2 glándulas largas unicelulares que se cargan de productos de excreción y se vacían por un poro (Figuras 1J; 3P). El poro excretor se ubica generalmente en el esófago, mientras que las células excretoras rodean la parte posterior del esófago o se hallan rodeando la primera porción del intestino.

Sistema reproductor: Las gónadas masculinas (Figura 1E) son tubos en número de uno o dos anteriores o posteriores, derechos o izquierdos al intestino. Las espermatidas se originan en una zona germinal y van madurando y diferenciándose como espermatozoides hacia el final del tubo que abre en la cloaca. Los espermatozoides en las especies marinas son generalmente de forma globular. Los machos poseen en general un par de espículas copuladoras cuticulares. Las espículas (Figuras 1E; 2G; 3B) son esenciales durante la cópula, ya que mantienen el orificio vaginal abierto para facilitar la entrada del esperma.



Además de las espículas los machos pueden tener guías espiculares o gubernáculo (Figura 2G), órganos o sencillas precloacales y bursa copuladora (Figura 3L).

Las gónadas femeninas (Figura 1D) generalmente son pares, los ovarios son cilíndricos, desembocan en un útero que a su vez se abre al exterior por una vagina estrecha, muscularizada y rodeada de glándulas, que finaliza en el gonoporo o vulva, usualmente ubicado en la mitad del cuerpo. Las oogonias son producidas en el comienzo del ovario, llamado también zona germinal. Allí se transforman en oocitos, y se mueven hacia la zona de crecimiento. Luego desembocan en el útero donde son fecundadas. Los huevos pueden nacer dentro de la madre (viviparidad, endotoquia matricida) o ser evacuados al medio externo. El estímulo para esta acción puede ser la concentración de dióxido de carbono, el pH, la concentración de sales o la temperatura.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

A diferencia de los nematodos parásitos que presentan ciclos de vida complejos por la alternancia de huéspedes y hospedadores, los nematodos marinos se desarrollan en forma directa. Despues de la cópula, la hembra produce los huevos que son fecundados dentro de su cuerpo y pueden ser liberados como huevos o como embriones (viviparidad). Los mismos se desarrollan en el medio, pasando por cuatro mudas hasta adulto. La muda es una secuencia de eventos controlada por el fluido de ecdisis que secreta la larva (hormona tipo esteroide, similar a la hallada en insectos). La larva puede parar sus procesos metabólicos por un cierto tiempo, hasta lograr condiciones ambientales mejores. Este fenómeno se llama hipobiosis.

La partenogénesis y la intersexualidad también parecen estar presentes en los nematodos marinos aunque se hallan poco estudiadas.

SISTEMÁTICA

Los caracteres diagnósticos más importantes usados en la determinación taxonómica de los nematodos marinos libres son una serie de atributos morfológicos y merísticos. Entre ellos encontramos los tipos de cutícula; la configuración de las sencillas labiales y cefálicas; la estructura de la cavidad bucal; la forma del esófago; la forma y tamaño de las espículas; la forma y tamaño de la cola en macho y hembra; la existencia de

dimorfismo o no entre sexos; el tamaño del cuerpo y sus proporciones merísticas; la posición y forma del anfidio y la posición y forma de las gónadas.

Los nematodos marinos, según las clasificaciones más recientes, poseen su mayor número de especies dentro de seis órdenes ENOPLIDA, CHROMADORIDA, DESMODORIDA, MONHYSTERIDA, ARAEOLAIMIDA y PLECTIDA (De Ley y Blaxter, 2004). A continuación se dan las diagnosis de las familias más importantes presentes en Argentina, siguiendo las provistas por Abebe *et al.* (2006) y Lorenzen (1994). Dentro de cada taxón se mencionan los géneros hallados en Argentina y a modo de ejemplo se nombra e ilustra una especie frecuente.

ORDEN ENOPLIDA

Filipjev, 1929 (según Smol y Coomans (2006))

Familia ENOPLIDAE Dujardin, 1845. *Diagnosis.* **Enoploidea.** Cutícula lisa o con líneas transversales de finos puntos. Glándulas epidérmicas grandes con salidas de forma diferente. Presencia en adultos de loxometanemes tipo II en posición dorsolateral y ventrolateral y en juveniles solo dorsolaterales de tipo I con filamento caudal a veces presente. Labios bajos, sencillas labiales internas papiliformes, sencillas labiales externas y cerdas cefálicas setiformes, en un círculo. Fóvea anfidial a nivel de la cápsula cefálica o posterior a ella. Órganos cefálicos (ranuras cefálicas) parecen un cirro en posición ventrofrontal en relación a las cerdas cefálicas laterales. Manchas ocelares presentes o ausentes. Músculos faríngeos anteriores insertos en la cápsula cefálica que siempre se halla bien desarrollada. Cavidad bucal con tres mandíbulas, sin dientes. Glándulas faríngeas, una dorsal y dos ventro-sublaterales que abren en la base de la cavidad bucal. Pared externa de la faringe lisa. La glándula ventral se observa en forma consistente a la izquierda de la faringe. Sistema reproductor femenino didelfico-anfidelfico con ovarios reflejados en forma antidiómica. Machos diorcos con testículos opuestos, raramente monorcos. Con suplemento tubiforme pre-cloacal. Glándulas caudales en la cola en hembras y juveniles, mientras que en machos penetran en la región pre-caudal. Ambiente marino o salobre. Última revisión Wieser (1953). *Enoplus* Dujardin, 1845. *Enoplus benhami* Ditlevsen, 1930 (Figuras 1F; 1G).

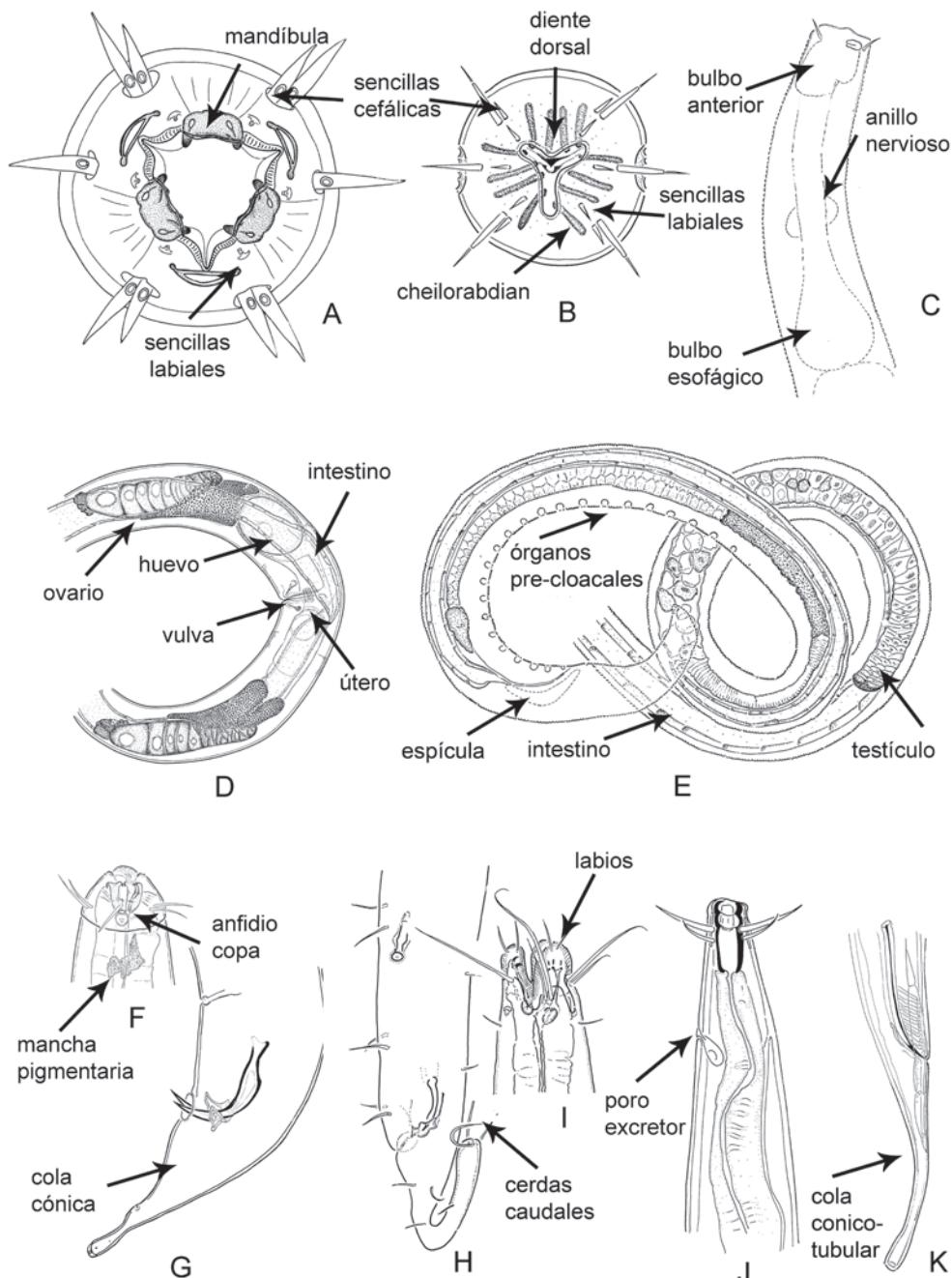


Figura 1. A. Vista apical cabeza de *Enoplus michaelsoni* Linstow, 1896; B. Vista apical de *Biarmifer madryensis*; C. Esquema extremo anterior de *Chromadorita argentinensis* Pastor de Ward, 1984; D. Aparato reproductor femenino de *Chromadorita argentinensis*; E. Aparato reproductor masculino de *Chromadorita argentinensis*; Extremos anteriores y posteriores de los nematodos marinos: F-G. *Enoplus benhami* Ditlevsen, 1930; H-I. *Epacanthion ampullatum* Lo Russo *et al.*, 2012; J-K. *Anoplostoma camus* Wieser, 1953.



Familia **THORACOSTOMOPSIDAE** Filipjev, 1927. *Diagnosis. Enoploidea.* Labios altos. Solo ortometanemes con “scapulus” robusto sin filamento caudal. Sencillas labiales internas robustas y setiformes (papiliformes solo en *Fenestrolaimus*), sencillas labiales externas y cerdas cefálicas robustas y largas. Glándulas epidérmicas con salida bien diferenciada. La capa interna de la cutícula forma una cápsula cefálica sobre la cual se sujetan los músculos faríngeos. Órganos cefálicos a menudo presentes y de forma variable, situados frontalmente a la cerda lateral. Fóvea anfidial pequeña situada posteriormente a la cápsula cefálica o ausente. Cavidad bucal espaciosa con tres mandíbulas y tres dientes (uno dorsal y dos subventrales) o con un estilete largo y eversible. Sistema reproductor de hembras didelfico-anfidelfico con ovarios reflejados antidiátrómicamente (excepto *Mesacanthion monhyphera*). Glándulas caudales penetran en la región pre-caudal. *Epacanthion* Wieser, 1953; *Mesacanthion* Filipjev, 1927; *Oxyonchus* Filipjev, 1927; *Paramesacanthion* Wieser, 1953; *Thoracostomopsis* Ditlevsen, 1918. *Epacanthion ampullatum* Lo Russo et al., 2012 (Figuras 1H; 1I).

Familia **ANOPLOSTOMATIDAE** Gerlach y Riemann, 1974. *Diagnosis. Enoploidea.* Tres labios, cada uno de ellos con sencillas labiales internas y externas. Cavidad bucal espaciosa, cilíndrica, sin dientes y recubierta por tejido faríngeo sólo en la parte posterior. La cápsula cefálica no es un punto de inserción de la musculatura faríngea. Anfidios con abertura pequeña y fóvea relativamente larga (al menos en hembras y juveniles) y siempre situada por detrás de la cápsula cefálica. Solo presentan loxometanemes dorsales, predominantemente del tipo I y algunos de tipo II; todos con filamento caudal. Tres glándulas faríngeas abren directamente en la parte posterior de la boca. Recubrimiento de la faringe liso. Del sistema excretor solo se ha observado el poro. Machos diorcos, el testículo posterior se proyecta un poco hacia adelante y luego se refleja hacia atrás. El aparato reproductor de las hembras es didelfico-anfidelfico con ovarios reflejados antidiátrómicamente. Las góndadas se ubican sobre el lado izquierdo al intestino. Tres glándulas caudales penetran en la región pre-caudal. Última revisión Belogurov y Alekseev (1977). *Anoplostoma* Bütschli, 1874 y *Chaetinema* Filipjev, 1927. *Anoplostoma camus* Wieser, 1953 (Figuras 1J; 1K).

Familia **PHANODERMATIDAE** Filipjev, 1927. *Diagnosis. Enoploidea.* Presencia de ortometanemes dorsolaterales + ventrolaterales, unos pocos loxometanemes (tipo I) y filamentos caudales ausentes. Cavidad bucal pequeña con un diente dorsal pequeño y dos ventro-sublaterales largos, los cuales sobresalen hacia adelante. Cápsula cefálica gruesa o delgada. La parte externa de la faringe posterior es crenada. Las glándulas faríngeas abren en la zona inmediatamente posterior a la cavidad bucal. Las glándulas excretoras-secretoras están usualmente presentes y están confinadas a la región faríngea. Las hembras son didelficas-anfidelficas con ovarios reflejados antidiátrómicamente. Machos diorcos con testículos opuestos, túbulos pre-cloacales presentes o ausentes. Marinos. *Phanoderma* Bastian, 1865. *Phanoderma campbelli* Allgen, 1928 (Figuras 2A; 2B).

Familia **ANTICOMIDAE** Filipjev, 1918. *Diagnosis. Enoploidea.* Metanemes de forma variable. Cavidad bucal pequeña rodeada por tejido faríngeo. Cápsula cefálica muy angosta, musculatura faríngea inserta sobre ella. Parte externa de la faringe lisa. Las glándulas faríngeas poseen su abertura inmediatamente después de la cavidad bucal. Sistema secretor-excretor en posición dorsal (*Paranticoma* según Lorenzen, 1994) o izquierda a la faringe; poro situado sobre una proyección en forma de espina (en *Paranticoma*). Sistema reproductor de las hembras didelfico-anfidelfico con ovarios reflejados. Machos diorcos o con un único testículo, la mayoría de las especies poseen órganos pre-cloacales. Glándulas caudales completamente dentro de la cola. Marinos. *Anticoma* Bastian, 1965; *Cephalanticoma* Platonova, 1976. *Anticoma campbelli* Allgen, 1932 (Figuras 2K; 2L).

Familia **ONCHOLAIMIDAE** Filipjev, 1916. *Diagnosis. Oncholaimoidea.* Labios usualmente fusionados. Cavidad bucal espaciosa, posteriormente rodeada de tejido faríngeo, usualmente con tres dientes diferentes e inmóviles. Uno de los dos dientes ventrosublaterales usualmente más alargado, algunas veces ambos de igual largo y más largo que el diente dorsal, raramente los tres dientes son del mismo largo. Faringe no inserta en la pared del cuerpo. Parte externa de la faringe lisa. Tres glándulas faríngeas que abren a través de los dientes. Anfidios generalmente en forma de bolsa. Ortometanemes dorsolaterales y ven-

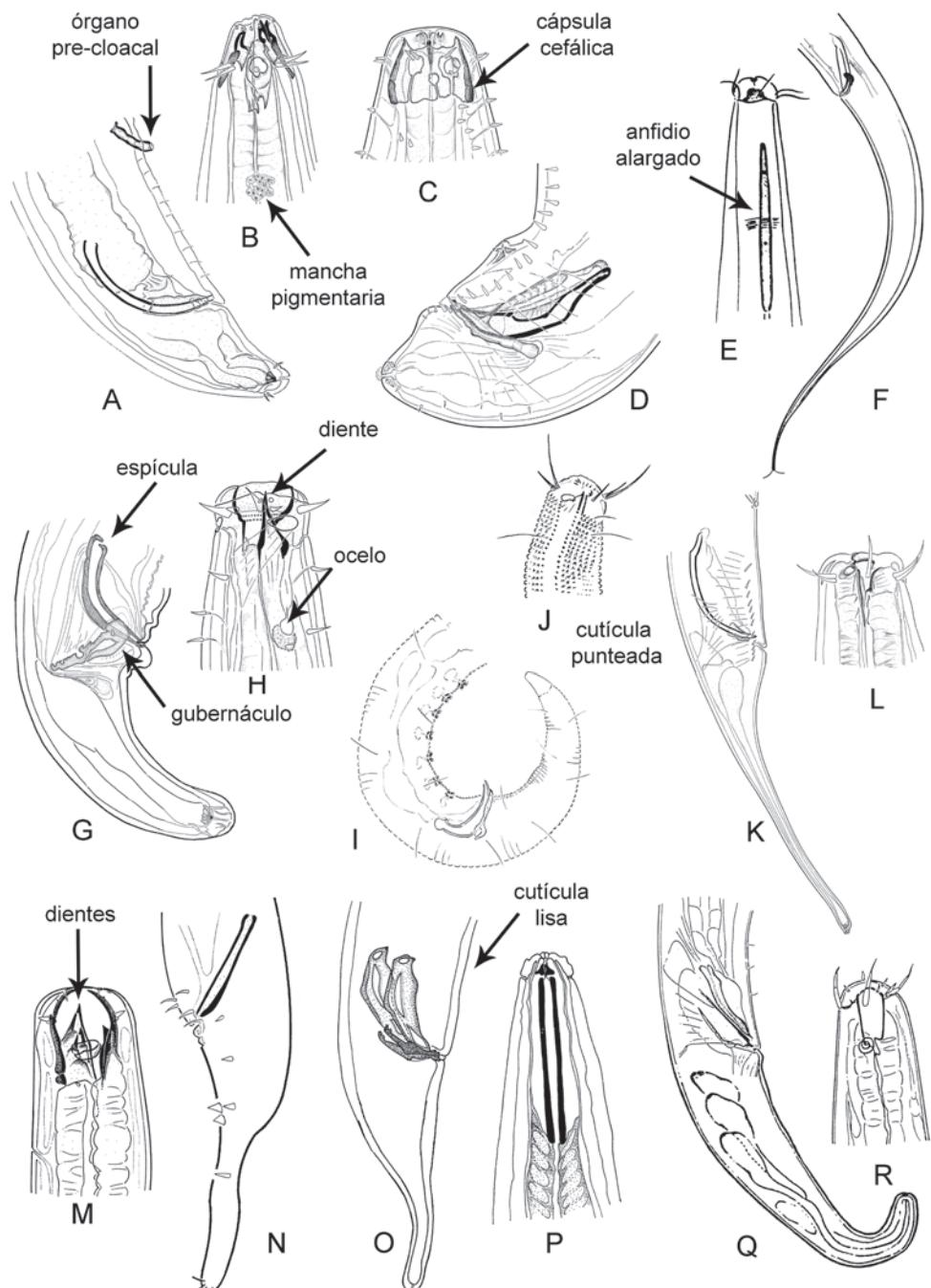


Figura 2. Extremos anteriores y posteriores de los nematodos marinos: A-B. *Phanoderma campbelli* Allgen, 1928; C-D. *Deontostoma duanei* Pastor de Ward, 1995; E-F. *Halalaimus diacros* Pastor de Ward, 1998; G-H. *Eurystomina forata* Pastor de Ward, 1994; I-J. *Neochromadora alejandroi* Lo Russo y Pastor de Ward, 2012; K-L. *Anticoma campbelli* Allgen, 1932; M-N. *Oncholaimus salobrus* Pastor de Ward, 1993; O-P. *Dolicholaimus marioni* (De Man, 1888); Q-R. *Bathylaimus australis* Cobb, 1894.



trolaterales delicados, con pronunciado filamento caudal. El sistema secretor-excretor visible con glándula excretora en el lado derecho del intestino. Sistema reproductor de las hembras variable: didélfico-anfidélfico o monodélfico-prodélfico o excepcionalmente monodélfico-opistodélfico. El sistema demaniano está ausente o presente en diferentes grados de desarrollo. Machos la mayoría diorcos con testículos opuestos. Espículas de tamaño variable. Gubernáculo presente o ausente. Gónadas siempre en el lado derecho del intestino. El número de dientes, la posición del más largo, los órganos pre y post-cloacales, la estructura del sistema reproductor de la hembra y la presencia y desarrollo del sistema demaniano son caracteres diagnósticos importantes. En este grupo son necesarios tanto machos como hembras para una correcta identificación. Última revisión Belogurov y Belogurova (1978, 1989). *Adoncholaimus* Filipjev, 1918; *Metoncholaimus* Filipjev, 1918; *Oncholaimus* Dujardin, 1845; *Oncholaimellus* De Man, 1890; *Pontonema* Leidy, 1855; *Viscosia* De Man, 1890. *Oncholaimus salobrus* Pastor de Ward, 1993 (Figuras 2M; 2N).

Familia **ENCHELIDIIDAE** Filipjev, 1918. *Diagnosis*. **Oncholaimoidea**. Cavidad bucal con tres dientes diferentes, de los cuales el dominante puede extenderse al menos en *Calyptronema*, *Polygastrophora* y *Symplocostoma*. Diente ventrosublateral derecho usualmente más largo que los otros. Dimorfismo sexual en la forma de la cavidad bucal y anfidios, en general reducidos en machos de *Calyptronema*, *Polygastrophora* y *Symplocostoma*. Anfidios en parte no espiralados y en parte dorsalmente espiralados. Faringe externa crenada. Hembras generalmente didélficas-anfidélficas. Sistema demaniano ausente. Machos con o sin suplementos pre-cloacales. *Abelbolla* Huang y Zhang, 2004; *Calyptronema* Marion, 1870; *Eurystomina* Filipjev, 1921; *Ledovitia* Filipjev, 1925; *Polygastrophora* De Man, 1922 y *Symplocostoma* Bastian, 1865. *Eurystomina forata* Pastor de Ward, 1994 (Figuras 2G; 2H).

Familia **IRONIDAE** de Man, 1876. *Diagnosis*. **Ironoidea**. Sencillas anteriores en tres círculos. Muchas combinaciones posibles; todas setiformes (*Ironella*); todas papiliformes (*Trissonchulus*, *Dolicholaimus*, *Pheronus*); solo labiales internas papiliformes (*Thalassironus*, *Conilia*, *Parironus*) o solo cerdas cefálicas setiformes (*Ironus*). Las cuan-

tro cerdas cefálicas son las usualmente más largas, solo en *Thalassironus* las sencillas labiales externas son las más largas. Cavidad bucal alargada con tres (uno dorsal y dos subventrales, todos más o menos de igual largo), cuatro o cinco dientes móviles en el extremo anterior. En juveniles los dientes para el próximo estadio aparecen en bolsillos faríngeos por detrás de los funcionales. Las glándulas faríngeas no abren a través de los dientes sino más atrás en la cavidad bucal. La faringe se inserta, al menos en algunos géneros, sobre la cutícula en la región de la boca. Hembras didélficas-anfidélficas con ovarios reflejados antidiátrómicamente, raramente monodélficas-opistodélficas. Machos diorcos con testículos opuestos o un único testículo anterior. Gubernáculo presente. Una única cerda precloacal presente en algunas especies. *Dolicholaimus* De Man, 1888; *Conilia* Gerlach, 1956; *Syringolaimus* De Man, 1888. *Dolicholaimus marioni* (De Man, 1888) (Figuras 2O; 2P).

Familia **LEPTOSOMATIDAE** Filipjev, 1916. *Diagnosis*. **Ironoidea**. Nematodos grandes (2-50 mm). Sencillas anteriores en dos círculos: seis labiales internas en general papiliformes, seis labiales externas más cuatro cerdas cefálicas setiformes. A menudo las cerdas cefálicas son muy cortas. Anfidios en forma de bolsillo. Metanemes en gran número con filamento caudal en posición dorsolateral y ventrolateral o solo dorsolateral. Ortometanemes y loxometanemes de tipo I. Muchas especies con ocelo. Cavidad bucal delgada algunas veces con espesamientos en forma de diente. La faringe se inserta en la cutícula en la región de la cavidad bucal, la cápsula cefálica es variable en forma. Tres glándulas faríngeas abren en la cavidad bucal. La faringe siempre lisa en su parte externa. Sistema secretor-excretor, si presente, restringido a la región faríngea. Hembras didélficas-anfidélficas con ovarios reflejados antidiátrómicamente. Machos con dos testículos opuestos. Papilas pre-cloacales ventrales o subventrales (nunca tubos) siempre presentes. Glándulas caudales generalmente presentes, extendiéndose en la región pre-caudal. Marinos. *Deontostoma* Filipjev, 1916; *Pseudocella* Filipjev, 1927; *Thoracostoma* Marion, 1870. *Deontostoma duanei* Pastor de Ward, 1995 (Figuras 2C; 2D).

Familia **OXYSTOMINIDAE** Chitwood, 1935. *Diagnosis*. **Ironoidea**. Cuerpo alargado y muy delgado en el extremo anterior. Sencillas cefáli-

cas en tres círculos, el segundo y el tercero claramente separados. Las sencillas labiales internas papiliformes o setiformes, las sencillas externas y las cerdas cefálicas muy delgadas. Cavidad bucal delgada, tubular o en forma de embudo y sin dientes. Entre las especies los anfidios pocas veces son polimórficos. Presencia solo de ortometanemes con filamento caudal corto. Faringe inserta sobre la cutícula del cuerpo en la región de la cavidad bucal; no obstante, la cápsula cefálica no está bien desarrollada. La sección posterior de la faringe posee su parte externa ondulada. Sistema reproductor de las hembras es didélfico-anfidélfico con ovarios antidiárticamente reflejados o monodélficos-opistodélficos. Machos diorcos con testículos opuestos o solo un testículo anterior. Posición de las glándulas caudales, variable. *Halalaimus* De Man, 1888; *Oxystomina* Filipjev, 1921; *Thalassoalaimus* De Man, 1893; *Wisieria* Gerlach, 1956. *Halalaimus deseadensis* Pastor de Ward, 1998 (Figuras 2E; 2F).

Familia **TRIPYLOOIDIDAE** Filipjev, 1928. *Diagnosis*. **Tripyloidoidea**. Metanemes, cuando presentes, son exclusivamente loxometanemes tipo II, ventrolaterales, mientras que los loxometanemes dorsolaterales aparecen raramente o están ausentes. Dos círculos de sencillas anteriores: el primer círculo con seis sencillas labiales interiores, a menudo setiformes; segundo círculo de seis sencillas labiales externas más cuatro cerdas cefálicas, las cuales aparecen juntas. La cavidad bucal consiste de una, tres o cuatro porciones, las cuales aparecen una detrás de la otra. Las proyecciones en forma de diente son comunes, el diente dorsal es el dominante. *Bathylaimus* Cobb, 1894; *Tripyloides* De Man, 1886; *Gairleanema* Warwick y Platt, 1973. *Bathylaimus australis* Cobb, 1894 (Figuras 2Q; 2R).

ORDEN CHROMADORIDA (según Decraemer y Smol (2006))

Familia **CHROMADORIDAE** Filipjev, 1917. *Diagnosis*. **Chromadoroidea**. La mayoría marinos. Fóvea anfídial simple, ranura transversal girada ventralmente, localizada entre las cerdas cefálicas o posterior a ellas. Cutícula con ornamentaciones en forma de puntos de igual o diferente tamaño, distribuidas en forma homogénea o heterogénea. Estoma con diente dorsal usualmente más largo que los ventro-sublaterales.

Dientes huecos o sólidos, dentículos a veces presentes. Machos monorcos con testículo anterior, suplementos pre-cloacales en forma de copa, presentes o ausentes. Hembras con dos ovarios reflejados antidiárticos, con la gónada anterior derecha y posterior izquierda al intestino. *Actinonema* Cobb, 1920; *Chromadora* Bastian, 1865; *Chromadorella* Filipjev, 1918; *Chromadrina* Filipjev, 1918; *Chromadorita* Filipjev, 1922; *Dichromadora* Kreis, 1929; *Euchromadora* De Man, 1886; *Graphonema* Cobb, 1898; *Neochromadora* Micoletzky, 1924; *Prochromadorella* Micoletzky, 1924; *Ptycholaimellus* Cobb, 1929; *Rhips* Cobb, 1920; *Spiliphera* Bastian, 1865; *Spilophorella* Filipjev, 1917; *Steineridora* Inglis, 1969; *Crestanema* Pastor de Ward, 1987. *Neochromadora alejandroi* Lo Russo y Pastor de Ward, 2012 (Figuras 2I; 2J).

Familia **CYATHOLAIMIDAE** Filipjev, 1918. *Diagnosis*. **Chromadoroidea**. La mayoría marinos, raramente en agua dulce. Sencillas labiales internas a veces setiformes. Seis cerdas labiales externas y cuatro cerdas cefálicas más cortas setiformes dispuestas en una corona única. Fóvea anfídial multiespiral. Estoma con diente dorsal, usualmente con dientes ventrosublaterales. Faringe sin bulbo terminal. Hembras didélficas-anfidélficas, con gónadas anterior y posterior reflejadas antidiárticas en lados opuestos del intestino. Machos con gónadas en lados opuestos del intestino. Suplementos pre-cloacales presentes o ausentes de diferentes tipos. *Biarmifer* Wieser, 1954; *Marylynnia* Hopper, 1977; *Paracanthonchus* Micoletzky, 1924; *Paracyatholaimus* Micoletzky, 1922; *Pomponema* Cobb, 1970. *Biarmifer madrynensis* Pastor de Ward, 2001 (Figuras 3I; 3J).

Familia **ETHMOLAIMIDAE** Filipjev y Schuurmans Stekhoven, 1941. *Diagnosis*. **Chromadoroidea**. Cutícula con estrías transversales, con hileras de finas puntuaciones, a veces con diferenciación lateral e hileras de poros. Sencillas dispuestas en tres coronas con la primera papiliforme y la segunda y tercera setiformes. Tres dientes bucales casi iguales. Fóvea anfídial uni o multiespiral. Machos con una hilera ventral de órganos pre-cloacales en forma de copa con reborde articulado externo. Espina ventral precloacal presente. Dos testículos opuestos y alargados, ambas gónadas en diferentes lados del intestino.

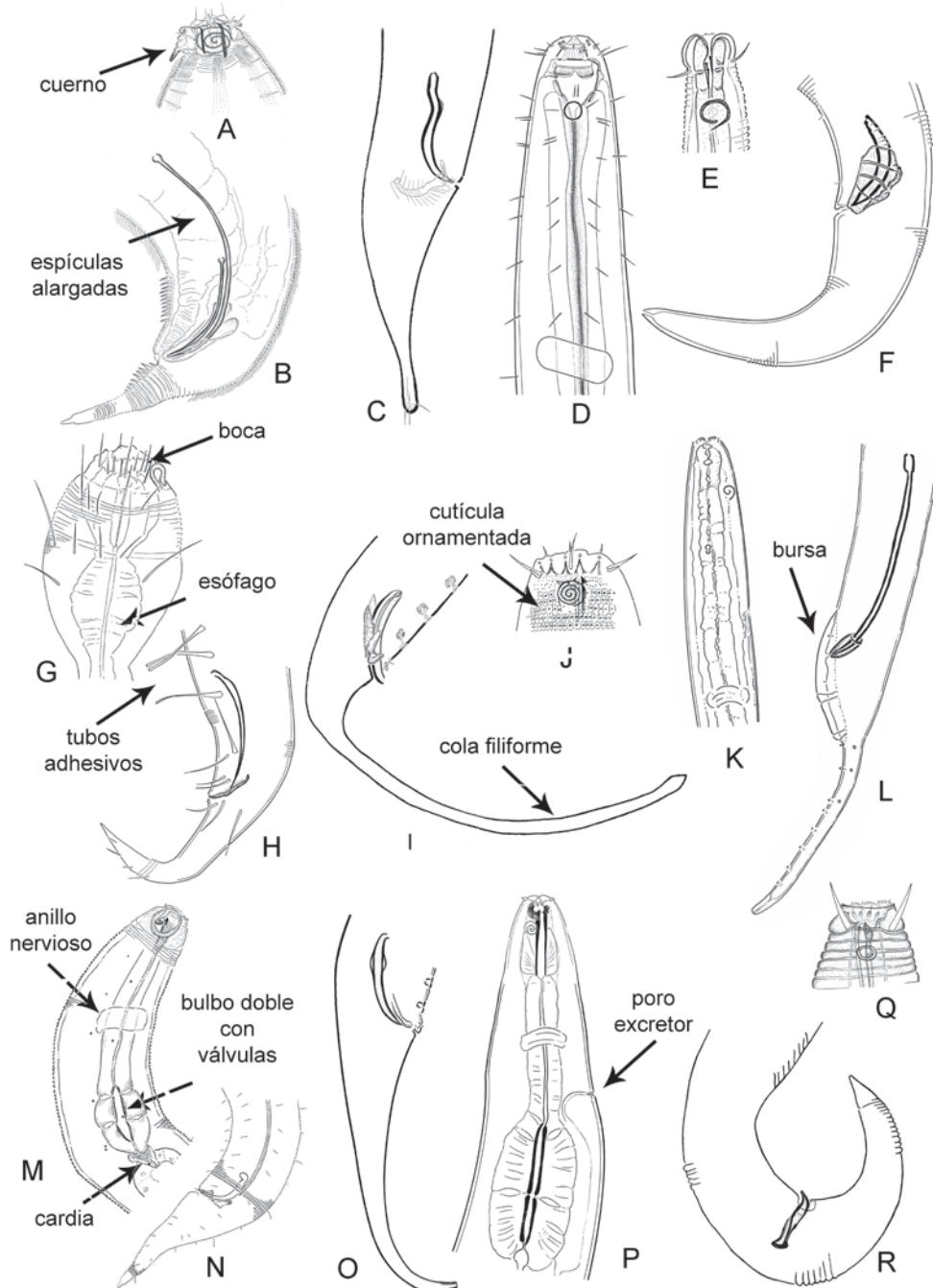


Figura 3. Extremos anteriores y posteriores de los nematodos marinos: A-B. *Richtersia bicornis* Pastor de Ward y Lo Russo, 2007; C-D. *Sphaerolaimus pentasetus* Pastor de Ward, 1984; E-F. *Microlaimus decoratus* Pastor de Ward, 1989; G-H. *Draconema antarcticum* Allen y Noffsinger, 1978; I-J. *Biarmifer madrynensis* Pastor de Ward, 2001; K-L. *Diplolaimelloides tehuelchus* Pastor de Ward y Lo Russo, 2009; M-N. *Metachromadora zaixsi* Pastor de Ward, 2004; O-P. *Paraethmolaimus dahli* (Gerlach, 1953); Q-R. *Monoposthia costata* (Bastian, 1865).

Cola usualmente cónica con extremo redondeado. Límnicos y marinos litorales. Elevada a nivel de familia por De Ley and Blaxter (2002). *Paraethmolaimus* Jensen, 1994. *Paraethmolaimus dahli* (Gerlach, 1953) (Figuras 3O; 3P).

Familia **SELACHINEMATIDAE** Cobb, 1915. *Diagnosis. Chromadoroidea*. Cutícula punteada. Sencillas anteriores dispuestas en tres coronas, una de ellas puede ser más larga que las otras dos. Las sencillas pueden estar unidas. Fovea anfídial multiespiral. Cavidad bucal espaciosa, puede o no presentar armadura bucal (mandíbulas). Faringe con bulbo terminal posterior y a veces expandido anteriormente. Machos usualmente con dos testículos, ambas gónadas en el mismo o en diferentes lados del intestino. Suplementos pre-cloacales en forma de copa, nunca tubulares. Hembras didelficas-anfidelficas con ovarios reflejados. Marinos. *Choniolaimus* Ditlevsen, 1918; *Gammanema* Cobb, 1920; *Halichoanolaimus* De Man, 1886; *Latronema* Wieser, 1954; *Richtersia* Steiner, 1916; *Synonchiella* Cobb, 1933. *Richtersia bicornis* Pastor de Ward y Lo Russo, 2007 (Figuras 3A; 3B).

ORDEN DESMODORIDA

De Coninck, 1965 (según Decraemer y Smol (2006))

Familia **DESMODORIDAE** Filipjev, 1922. *Diagnosis. Desmodoroidea*. Fovea anfídial espiral usualmente de una o dos vueltas, descripta como en forma de lazo. Faringe con bulbo muscular posterior. Cola cónica. Gubernáculo sin apófisis dorsal. *Croconema* Cobb, 1920; *Chromaspinia* Filipjev, 1918; *Desmodora* De Man, 1889; *Metachromadora* Filipjev, 1918; *Molgolaimus* Ditlevsen, 1921; *Pseudochromadora* Daday, 1889; *Onyx* Cobb, 1891; *Polysigma* Cobb, 1920; *Spirinia* Gerlach, 1963. *Metachromadora zaixsi* Pastor de Ward, 2004 (Figuras 3M; 3N).

Familia **DRACONEMATIDAE** Filipjev, 1918. *Diagnosis. Desmodoroidea*. Cuerpo en forma de "s", más o menos pronunciada. Faringe y zonas posteriores del cuerpo alargadas. Cutícula en el cuerpo con estrías transversales, con excepción de la armadura cefálica, usualmente ornamentada, raramente con espinas o diminutas vacuolas. Presencia de tubos adhesivos cefálicos en la parte dorsal de la armadura, posteriormen-

te a ella o en la región cefálica. Tubos posteriores adhesivos (TPA) dispuestos en cuatro hileras longitudinales localizadas en la tercera parte del cuerpo, con o sin punta en forma de campana. Sistema reproductivo en hembras didelfico, localizado anterior a la región de los TPA. Machos monorcos. Marinos. *Draconema* Cobb, 1913. *Draconema antarcticum* Allen y Noffsinger, 1978 (Figuras 3G; 3H).

Familia **MICROLAIMIDAE** Micoletzky, 1922. *Diagnosis. Microlaimoidea*. Cutícula con estrías transversales, ornamentada con hileras transversales de puntos o barras longitudinales, raramente lisa. Órganos sensoriales anteriores dispuestos en tres coronas, las seis labiales externas y las cuatro sencillas cefálicas generalmente setosas, con la cuarta cerda cefálica usualmente más larga que las labiales externas. Fóvea anfídial cripto-espiral con parte externa circular u oval. Cavidad bucal esclerosada, con al menos dos compartimentos posteriores armados con dientes. Cheilorhabdianes presentes. Faringe algunas veces alargada al nivel de la cavidad bucal, posteriormente hinchada formando un bulbo oval o piriforme. Poro secretor-excretor usualmente posterior al anillo nervioso. Machos diorcos o raramente monorcos. Hembras didelficas-anfidelficas, gónadas alargadas, raramente reflejadas. La mayoría marinos. *Aponema* Jensen, 1978; *Bolbolaimus* Cobb, 1920; *Calomicrolaimus* Lorenzen, 1971; *Microlaimus* De Man, 1880. *Microlaimus decoratus* Pastor de Ward, 1989 (Figuras 3E; 3F).

Familia **MONOPOSTHIIDAE** Filipjev, 1934. *Diagnosis. Microlaimoidea*. Cutícula con estrías transversales gruesas y ornamentación longitudinal. Sencillas anteriores organizadas en tres coronas. Las sencillas labiales son papilosas o en forma de papillas setosas. Las 4 cerdas cefálicas posteriores son más largas que las de la segunda corona. Fóvea anfídial circular, no espiral. Machos diorcos, testículos opuestos. Espículas presentes o ausentes, gubernáculo presente. Suplementos pre-cloacales presentes o ausentes. Hembras con un ovario anterior o dos ovarios opuestos. Ovarios siempre reflejados. Gónada anterior izquierda al intestino y posterior derecha. Marinos. *Monoposthia* De Man, 1889; *Nudora* Cobb, 1920. *Monoposthia costata* (Bastian, 1865) (Figuras 3Q; 3R).



ORDEN MONHYSTERIDA

Filipjev, 1929 (**MONHYSTERIDAE; SPHAEROLAIMIDAE y XYALIDAE**, según Coomans y Abebe (2006))

Familia **MONHYSTERIDAE** De Man, 1876. *Diagnosis. Monhysteroidea*. Nematodos muy pequeños, usualmente menores a 1,5 mm, pueden llegar excepcionalmente a 2 mm y siempre son muy delgados. Cutícula finamente estriada (estrías separadas por una micra) de apariencia lisa en microscopio óptico; usualmente con cerdas submedianas pequeñas a lo largo del cuerpo. Ocelos frecuentes. El estoma está rodeado por tejido faríngeo; con o sin dentículos. Faringe cilíndrica, bien muscularizada, algunas veces levemente dilatada en su extremo anterior. Cardia con parte cónica externa entre la faringe y el intestino, y una válvula alargada en su parte interna penetrando en el intestino. Intestino con pocas células. Recto usualmente de un diámetro del cuerpo de largo, pero puede llegar a tres veces en algunos géneros (*Geomonhystera*). Glándula ventral usualmente bien desarrollada, con su cuerpo celular ventral o subventral derecho al intestino; poro excretor-secretor anterior al anillo nervioso, en la región del cuello o en la zona de los labios. Sistema reproductor de las hembras monodelfico-prodelfico, con ovarios alargados sobre el lado derecho del intestino; saco uterino posvulvar ausente. Sistema reproductor de machos con un único testículo; espículas iguales, muy variables en tamaño según las especies; gubernáculo a menudo con apófisis dorsal (caudal). Cola cónica a cónico-elongada con glándulas caudales abriendo a través de un único poro en una espina ("spinneret") sin cerda terminal. Algunas especies amfimicticas o partenogénicas. Alimentadores de depósito no selectivo o bacterívoros. Especies marinas, salobres y terrestres. Tres especies (todas del género *Gammaarinema*) viven en cámaras branquiales de crustáceos acuáticos o terrestres. *Diplolaimella* Allgen, 1929; *Diplolaimelloides* Meyl, 1954; *Halomonhystera* Andrassy, 2006; *Thalassomonhystera* Jacobs, 1987. *Diplolaimelloides tehuelchus* Pastor de Ward y Lo Russo, 2009 (Figuras 3K; 3L).

Familia **SPHAEROLAIMIDAE** Filipjev, 1918. *Diagnosis. Monhysteroidea*. Cutícula anillada o estriada. Seis cerdas labiales externas y cuatro cerdas en un círculo, con las cerdas cefá-

licas más largas que las labiales. Ocho grupos de cerdas subcefálicas presentes. Estoma ancho, en forma de barril con costillas longitudinales; solo en su base rodeado por tejido faríngeo. Pared interior de la faringe con cutícula gruesa. Glándula ventral presente con apertura posterior al anillo nervioso. Machos usualmente con dos testículos, un testículo anterior derecho o izquierdo al intestino, y otro posterior en el lado opuesto. Hembras con un ovario (anterior) derecho o izquierdo al intestino. Marinos. *Sphaerolaimus* Bastian, 1865. *Sphaerolaimus pentasetus* Pastor de Ward, 1984 (Figuras 3C; 3D).

Familia **XYALIDAE** Chitwood, 1951. *Diagnosis. Monhysteroidea*. Cutícula anillada. Seis cerdas labiales externas y cuatro cerdas cefálicas más cortas o al menos del mismo largo de las labiales. A menudo cerdas cefálicas adicionales y ocasionalmente ocho grupos de cerdas subcefálicas presentes. Estoma usualmente en forma de embudo, rodeado completamente o solo en su base, por tejido faríngeo. Glándula ventral en general ausente (invisible en microscopio óptico). Machos usualmente con dos testículos, anterior izquierdo y posterior (puede estar ausente) derecho al intestino. Hembras con un único ovario (anterior) sobre la izquierda del intestino. Marinos y terrestres. *Amphimonhystera* Allgen, 1929; *Cobbia* De Man, 1907; *Daptonema* Cobb, 1920; *Gonionchus* Cobb, 1920; *Lynhystera* Juario, 1974; *Metadesmolaimus* Stekhoven, 1935; *Omicronema* Cobb, 1920; *Paramonhystera* Steiner, 1916; *Pseudosteineria* Wieser, 1956; *Rhynchonema* Cobb, 1920; *Theristus* Bastian, 1865. *Daptonema lopezi*, Pastor de Ward, 1985 (Figuras 4G; 4H).

Familia **SIPHONOLAIMIDAE** Filipjev, 1918 (según Lorenzen (1994)). *Diagnosis. Siphonolaimoidea*. Sencillas anteriores en dos o tres círculos, ya sea diez papilas y cuatro cerdas o seis papilas y diez cerdas. Fóvea anfídial redonda. Estoma pequeño; faringe a menudo con bulbo basal bien desarrollado. Gónada única. Espículas cortas; gubernáculo con apófisis dorsocaudal. *Siphonolaimus* De Man, 1893. *Siphonolaimus mejillinus* Pastor de Ward, 1989 (Figuras 4C; 4D).

Familia **LINHOMOEIDAE** Filipjev, 1922 (según Lorenzen (1994)). *Diagnosis. Siphonolaimoidea*. Cardia notablemente alargado y separado del intestino. Presencia de labios unidos

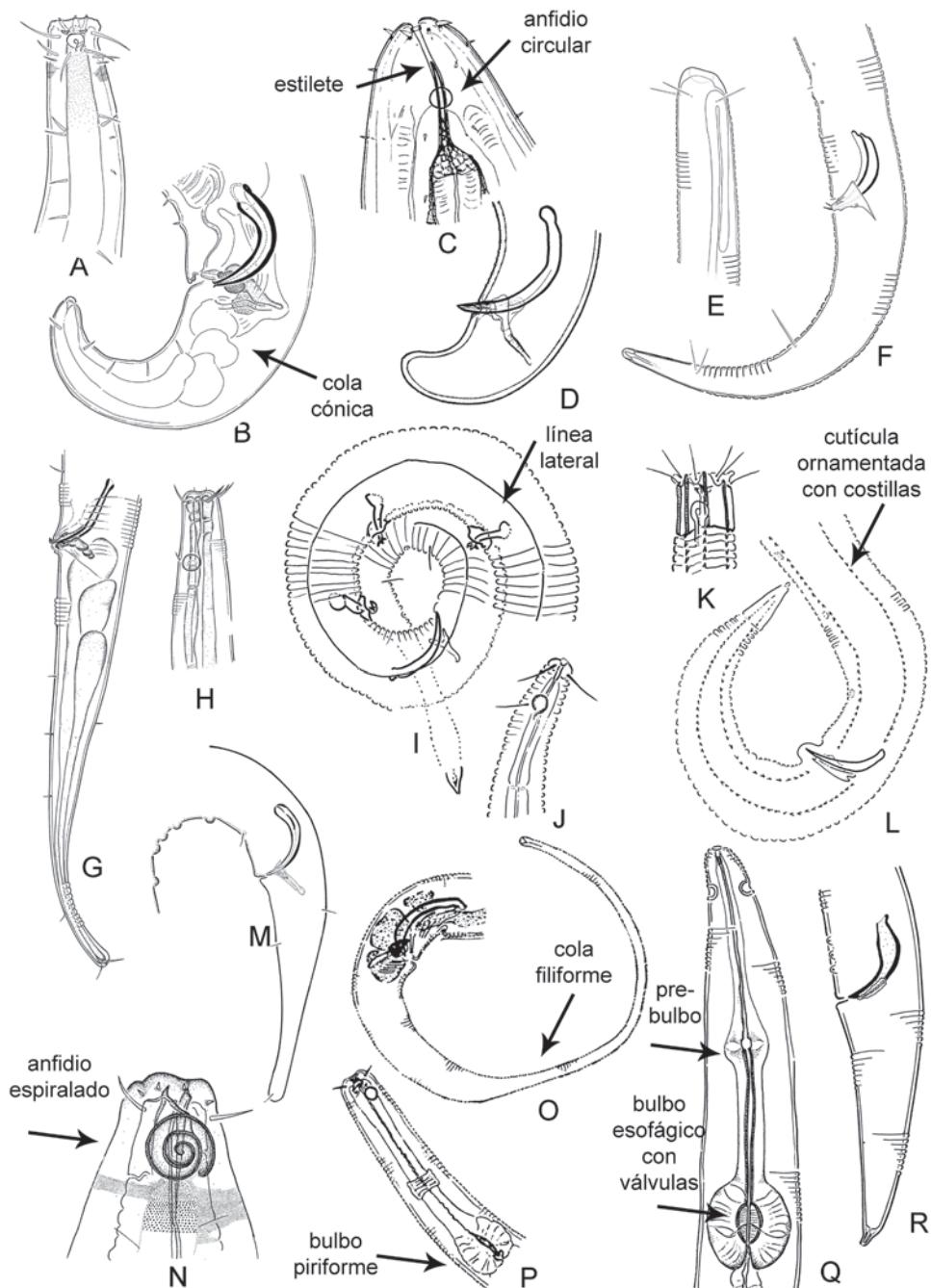


Figura 4. Extremos anteriores y posteriores de los nematodos marinos: A-B. *Odontophora spiculodentata* Pastor de Ward, 1984; C-D. *Siphonolaimus mejillinus* Pastor de Ward, 1989; E-F. *Campylolaimus patagonicus* Villares et al., 2013; G-H. *Daptonema lopezi* Pastor de Ward, 1985; I-J. *Leptolaimus gabinoi* Villares y Pastor de Ward, 2012; K-L. *Metadasynemoides cristata* Gerlach, 1957; N-M. *Hopperia americana*, Pastor de Ward, 1984; O-P. *Metalinhomoeus gloriae* Pastor de Ward, 1989; Q-R. *Haliplectus salicinus* Pastor de Ward, 1984.



formando un anillo labial. La base de la cavidad bucal presenta espesamientos en forma de dientes dorsales y subventrales. Cutícula generalmente estriada, raramente lisa. Las sencillas labiales pequeñas o no reconocibles. Las 6+4 sencillas cefálicas están dispuestas en dos círculos separados que se combinan para formar un único círculo. Las seis sencillas son más largas o más cortas que las otras cuatro. Los anfidios son redondos en la mayoría de las especies, curvados a redondos con forma de arco en *Anticyclus junctus*, *Didelta*, *Disconema*, *Halinema*, y *Sphaerocephalum*. Usualmente hay dos ovarios alargados y dos testículos en direcciones opuestas; la gónada anterior sobre la derecha o izquierda del intestino y la gónada posterior en el lado opuesto. Marinos. *Desmolaimus* De Man, 1880; *Metalinhomoeus* De Man, 1907; *Terschellingia* De Man, 1888; *Paralinhomoeus* De Man, 1907; *Didelta* Cobb, 1920; *Eleutherolaimus* Filipjev, 1922. *Metalinhomoeus gloriae* Pastor de Ward, 1989 (Figuras 4O; 4P).

ORDEN ARAEOLAIMIDA

(según Muthumbi y Vanreusel (2006))

Familia AXONOLAIMIDAE Filipjev, 1918.
Diagnosis. Axonolaimoidea. La cavidad bucal posee seis estructuras móviles en forma de diente en la parte frontal de la misma llamados odontia. No obstante, en algunos géneros del grupo éstos son insignificantes (*Axonolaimus*, *Ascolaimus* y *Apodontium*). Cavidad bucal en forma de columna o cónica. En la región faríngea y posterior a la cavidad bucal, hay tubos faríngeos, uno ventral o dos sub-ventrales. La cutícula es lisa en la mayoría de los casos, raramente estriada. Las 6+4 sencillas cefálicas están separadas en dos coronas. Las cuatro posteriores son más largas que las seis anteriores. Los anfidios son curvados en forma de rulo, semejantes a una “u” invertida o una “o”. En muchas especies el brazo ventral del anfidio es más largo que el dorsal. Poseen dos testículos, el posterior se continúa hacia adelante y luego se repliega hacia atrás. La mayoría posee dos ovarios alargados, raramente hay un único ovario posterior (*Synodontium*, *Odontophoroides*). En general las gónadas se hallan sobre un mismo lado del intestino. Cola siempre cónica y con glándulas caudales que desembocan en un poro común. Marinos. *Odontophora* Butschli, 1874; *Araeolaimus* De Man, 1888; *Synodontium* Cobb, 1920.

Odontophora spiculodentata Pastor de Ward, 1984 (Figuras 4A; 4B).

Familia COMESOMATIDAE Filipjev, 1918.
Diagnosis. Axonolaimoidea. La familia está caracterizada por los anfidios espirales que tienen al menos 2,5 vueltas con la excepción de *Kenyaneema* que posee 1,5 a 2 vueltas. Otras características son: la cutícula es siempre estriada y los anillos del cuerpo presentan puntuaciones características con la excepción de *Cervonema*, *Laimella*, *Paracomesoma* y *Sabatieria hilarula* (Lorenzen, 1994). Los machos de la mayoría de las especies tienen suplementos pre-cloacales situados subventralmente. Usualmente, la gónada anterior está a la izquierda y la posterior a la derecha del intestino. La cavidad bucal es generalmente en forma de copa y en *Dorylaimopsiinae* posee tres o seis estructuras en forma de diente similares a las descriptas para Axonolaimidae (excepto *Kenyaneema* (Muthumbi *et al.*, 1997)). Muchas especies poseen túbulos faríngeos, uno dorsal y dos subventrales sujetos a la cavidad bucal. Sencillas labiales usualmente cortas y 6+4 cefálicas que se hallan separadas en dos círculos. Las seis cerdas cefálicas anteriores son más cortas que las cuatro posteriores, con excepción de *Metacomesoma* y *Pierrickia* que son de igual largo. Dos gónadas, alargadas, una anterior y otra posterior. Cola con terminación cilíndrica. Marinos. *Comesoma* Bastian, 1865; *Sabatieria* Rouville, 1903; *Hopperia* Vitiello, 1969; *Dorylaimopsis* Ditlevsen, 1918; *Laimella* Cobb, 1920; *Metasabatieria* Timm, 1961; *Setosabatieria* Platt, 1985. *Hopperia americana*, Pastor de Ward, 1984 (Figuras 4N; 4M).

Familia DIPLOPELTIDAE Filipjev, 1918.
Diagnosis. Axonolaimoidea. La cutícula puede ser lisa o estriada. Las cuatro cerdas cefálicas posteriores son más largas que las seis anteriores, que pueden ser muy pequeñas o invisibles al igual que las seis labiales. Anfidios en forma de arco con una única vuelta. Los ocelos pueden estar presentes en **Diplopeltinae**. La cavidad bucal es angosta, en forma de tubo sin dientes. La faringe puede poseer un túbulos ventral o dos sub-ventrales. La faringe nunca posee bulbo muscular terminal. Las hembras tienen dos ovarios alargados. Usualmente hay dos testículos y solo ocasionalmente el posterior está ausente. La papila pre-cloacal puede estar presente o ausente. La cola es cónica y tiene sección cilíndrica. Las glándulas caudales abren

juntas o separadas. Marino y limno-terrestres. *Diplopeltula* Gerlach, 1950; *Campylaimus* Cobb, 1920. *Campylaimus patagonicus* Villares *et al.*, 2013 (Figuras 4E; 4F).

ORDEN PLECTIDA (LEPTOLAIMIDAE según Holovachov y De Ley (2006))

Familia **LEPTOLAIMIDAE** Orley, 1880. *Diagnosis*. **Plectoidea**. Alas laterales usualmente presentes, demarcadas por líneas rectas. Sencillas somáticas presentes en ambos sexos o solo en machos. Sencillas labiales internas nunca descriptas. Sencillas labiales externas papiliformes, localizadas sobre la superficie anterior de los labios. Sencillas cefálicas localizadas en la base de la región labial. Anfidios con una espira. Ampolla excretora que abre al exterior, presente en todos los géneros excepto en *Paraplectonema*. Estoma tubular, con estegostoma desarrollado. Faringe muscular, cilíndrica anteriormente y posteriormente con bulbo basal. La parte cilíndrica de la faringe dividida por interrupciones en un procorpus, un metacorpus algo más ancho y un itsmo delgado. Bulbo basal con lumen cuticularizado y grueso. Sistema reproductor de hembras didelfico. Ovarios en lados alternados del intestino, con ramas reflejadas antidromicamente o alargadas. Las hembras de algunas especies de *Leptolaimus* poseen alveolos o túbulos. El sistema reproductor de machos es diorco. Sencilla pre-cloacal usualmente papiliforme sobre el labio cloacal anterior (excepto en *Manunema*). En este grupo es necesario el estudio tanto de machos como de hembras. Marinos y salobres. *Alaimella* Cobb, 1920; *Antomicron* Cobb, 1920; *Camacolaimus* De Man, 1989; *Deontolaimus* De Man, 1880; *Leptolaimus* Vitiello, 1971; *Procamacolaimus* Gerlach, 1954. *Leptolaimus gabinoi* Villares y Pastor de Ward, 2012 (Figuras 4I; 4J).

Familia **CERAMONEMATIDAE** Cobb, 1933 (según Lorenzen (1994)). **Ceramonematoidea**. *Diagnosis*. Extremo anterior no anillado. Cuerpo anillado con ornamentación típica, cada anillo se solapa con el siguiente. En un género presencia de tres labios (*Dasynemella*). Sencillas labiales no visibles. En la mayoría hay 6+4 sencillas cefálicas pero a veces puede haber solo cuatro (*Pselionema*, *Pterygonema*). Las sencillas se hallan generalmente en dos coronas separadas, menos frecuente es la presencia de una única corona (*Metadasy-*

nemoides, *Metadasynerella*). Las seis sencillas anteriores son más largas, más cortas o iguales que las cuatro posteriores. Anfidio ventralmente espiralado en forma de "U" invertida. Cavidad bucal muy pequeña. En algunas especies dos testículos en direcciones opuestas en diferentes lados del intestino. Marinos. *Ceramonema* Cobb, 1920; *Pselionema* Cobb, 1933; *Dasynemoides* Chitwood, 1936; *Metadasynemoides* Haspeslagh, 1973. *Metadasynemoides cristata* Gerlach, 1957 (Figuras 4K; 4L).

Familia **HALIPLECTIDAE** Chitwood, 1951 (según Lorenzen (1994)). **Haliplectoidea**. *Diagnosis*. Faringe no muscular con dos bulbos, uno pequeño en su parte media y uno conspícuo y bien cuticularizado sin válvulas en su parte posterior. Los anfidios son circulares y el cuerpo presenta generalmente un color amarronado en preparaciones de glicerina y es de difícil tinción. La cutícula es estriada, no hay diferenciaciones en los campos laterales. Solo se distinguen las cuatro sencillas cefálicas. La boca es pequeña, angosta y tubular. Las hembras poseen dos ovarios reflejados y los machos dos testículos opuestos. La gónada anterior derecha o izquierda al intestino, la posterior opuesta. Los machos adultos poseen una papila pre-anal ventral. Marinos. *Haliplectus* Cobb, 1913. *Haliplectus salicornius* Pastor de Ward, 1984 (Figuras 4Q; 4R).

ECOLOGÍA

Los nematodos que viven libres en sedimentos costeros y en el mar profundo, parecen ser los metazoos más abundantes y diversos. En algunos ambientes, un metro cuadrado de sedimento puede llegar a contener hasta un millón de nematodos, un gramo de biomasa y entre 50-150 especies diferentes. Su estructura comunitaria es compleja, ligada estrechamente al ambiente donde viven y tiene como propiedad cambiar rápido ante disturbios naturales o antrópicos. Son pequeños, abundantes, poseen tiempos de generación rápidos y ausencia de fase planctónica. Se mueven con ondas sinusoidales usando los músculos longitudinales y el esqueleto hidrostático formado por las cavidades del cuerpo. Son capaces de migrar cortas distancias (Jensen, 1987). Estos atributos los transforma en indicadores de la calidad ecológica (Alves *et al.*, 2013).

Los nematodos marinos han conquistado to-



dos los microambientes, incluyendo sedimentos de zonas costeras desde zonas limosas a playas de arena o como epibiontes de los organismos animales o vegetales que habitan en ellas; hasta ambientes extremos como sedimentos del mar profundo, sedimentos hidrotermales y de fumarolas. Los nematodos epibiontes de algas litorales ramonean bacterias y algas unicelulares, sujetándose a la superficie algal con un cordón mucoso. Parecen variar según el tipo de sustrato de cada alga macrófita y/o plantas xerófitas y el sedimento cercano donde se hallen, presentando estructuras comunitarias diferentes sobre algas o en los sedimentos (Da Rocha *et al.*, 2006). Las probables razones de esta distribución han sido halladas en las preferencias alimenticias de algunos nematodos epibiontes, por los diferentes tipos de bacterias que colonizan los frondes de macroalgas (Trotter y Webster, 1984).

En fumarolas el espectro de tamaños de las comunidades de nematodos vira hacia tamaños grandes y su diversidad de especies disminuye desde las comunidades hidrotermales, con macrofauna hidrotermal establecida, hacia las de fumarolas, es decir que el stress de la fumarola afecta la distribución de los nematodos. La ausencia de larva plantónica en combinación con su pequeño tamaño hace muy difícil a los nematodos migrar entre zonas de fumarolas, por lo que se encuentran especies endémicas (Vanreusel *et al.*, 1997).

Desde zonas costeras hasta los márgenes continentales, como en las grandes extensiones del mar profundo, existe una gran variabilidad en las diferentes combinaciones geológicas, químicas, hidrológicas y sedimentológicas que, como consecuencia, producen heterogeneidad de ambientes, y solo recientemente se han comenzado a conocer. Por ejemplo en zonas con corales de profundidad o con alta concentración de nódulos de manganeso, la diversidad de nematodos es mucho más alta que en otras libres de ellos. Esto habla de que la heterogeneidad de ambientes es un condicionante favorable al establecimiento de asociaciones de nematodos (Vanreusel *et al.*, 2010). Esta relación también ha podido ser probada en playas de arena, con zonas de granulometrías diferentes y sistemas hidrodinámicos costeros fuertes, la heterogeneidad conduce a una mayor diversidad de nematodos (Gingold *et al.*, 2011).

Los nematodos marinos presentan tanto estrategias “k” como “r”. En grupos primitivos como ENOPLIDA encontramos ciclos de vida largos de

tres a cuatro años. En cambio, en MONHYSTERRIDA y CHROMADORIDA prevalecen los ciclos de vida cortos de dos a tres meses. Esto produce, al menos en las costas de la Patagonia Argentina, una estacionalidad típica del grupo, con gran abundancia de todas las clases en primavera, verano y otoño y presencia solo de ENOPLIDA en invierno. Esto conlleva a planificar su estudio en los meses de verano, contrariamente a lo que sucede con organismos de la macrofauna donde se recomiendan estudios estacionales.

Pueden ser bacterívoros, micófagos, alimentadores de ciliados o diatomeas, omnívoros o predadores. Si bien se los puede encontrar a profundidades mayores a 10 cm en el sedimento marino, la gran mayoría de las especies se halla en los primeros milímetros y se pueden llegar a reconocer comunidades superficiales que prefieren ambientes oxigenados y otras profundas de ambientes anóxicos o de bajas concentraciones de oxígeno.

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Uno de los roles mejor cumplidos por los nematodos marinos en relación a su beneficio al ser humano, es el de ser indicadores biológicos ante disturbios, tanto naturales como antrópicos. Los descubrimientos realizados en años recientes, tanto “in situ” como en microcosmos, son variados, a continuación citamos los hallazgos más importantes.

Contaminaciones por metales: En estudios de microcosmos durante dos meses, Mahmoudi *et al.* (2007) analizaron el efecto individual y combinado de tres niveles diferentes de plomo y zinc sobre comunidades de nematodos libres de lagunas costeras de Tunisia. Descubrieron que todas las dosis y combinaciones probadas de ambos metales causaban disminución significativa en diversidad y riqueza de especies de nematodos. Los resultados de estudios multivariados sobre la densidad de las especies revelaron además que los sedimentos contaminados con plomo o zinc en forma separada eran los más afectados. Algunas especies desaparecían al ser tratadas con Pb (*Calomicrolaimus honestus*); otras al agregado de Zn (*Hypodontolaimus colesi*) y otras incrementaban sus densidades, en concentraciones bajas y medias de estos metales (*Oncholaimus campyloceroides*). Los mismos autores (Beyrem *et al.*, 2007) en otro experimento de microcosmos

estudiaron la influencia del Cadmio solo o mezclado con Diésel (solo en una concentración de 0,54 a 1,40 mg Cd Kg-1/peso seco, con diésel en una concentración de 0,25 mg Kg-1/peso seco), o con cadmio-diésel (Cd a 1,40 mg Kg-1+ Diésel a 0,25 mg Kg-1) sobre la misma comunidad de nematodos, durante 90 días. Los sedimentos contaminados por la mezcla diésel-cadmio dieron diferencias significativas para la abundancia total de nematodos, peso medio individual, el índice de diversidad de Shannon-Weaver y la riqueza de especies. Los estudios multivariados hallaron especies sensitivas que no llegaron a desaparecer con el tratamiento pero fueron afectadas y otras resistentes, como *Enoploides* sp. y *Oncholaimus campyloceroides*. Por otro lado, Moreno *et al.* (2009), investigando “in situ” la estructura de comunidades de nematodos de dos marinas de veleros del Mar Mediterráneo, también hallaron que algunas especies de nematodos (*Paralongicyatholaimus* sp.) reaccionaban negativamente a las altas concentraciones de Cu de estos puertos deportivos.

Las perforaciones petroleras y gasíferas en cuencas marinas costeras conlleva al uso de fluidos que contienen Bario y trazas de otros metales pesados. Lira *et al.* (2011) realizaron un detallado estudio de bioensayo usando cepas del nematodo marino *Rhabditis (Pellioiditis) marina* con diferentes concentraciones de Bario similares a las concentraciones halladas “in situ”, en explotaciones de esta industria. Las concentraciones de Bario fueron de 0-10.000 ppm concentraciones nominales y las de Cadmio de 0 a 12 ppm, durante 10 días. Como resultado obtuvieron que el Bario no afectaba la población de nematodos hasta concentraciones de 300 ppm, sí producía efectos significativos a concentraciones entre 400 a 2000 ppm y la mortalidad se incrementaba a partir de 4800 ppm. Para el Cadmio los valores LOAC y EC50 para la abundancia de la población fueron de 2,9 y 8,8 ppm de Cadmio respectivamente. Y a valores bajos de 2,4 a 2,8 ppm de Cadmio, ya encontraron disminuciones en las densidades de las poblaciones de adultos. Por lo tanto concluyen que en base a este estudio, las explotaciones que usan estos metales, tienen una influencia negativa sobre las comunidades bentónicas meiofaunísticas y deberían ser monitoreadas.

Contaminaciones por petróleo y derivados: Mahmoudi *et al.* (2005), en otro trabajo de micro-

cosmos, contaminaron sedimentos con concentraciones que variaron entre 0,50 a 20 mg diésel kg-1 peso seco de sedimento. Luego de 90 días, hallaron que en las concentraciones medias y altas la diversidad y riqueza de especies de nematodos disminuyó significativamente en relación a los sedimentos sanos. Los tratados con bajas concentraciones de diésel (0,50 mg diésel kg-1 peso seco) permanecieron iguales. Las respuestas halladas en los nematodos fueron similares a otros estudios: especies que desaparecen (*Chaetonema* sp.) en todas las dosis, especies de resistencia intermedia (*Pomponema* sp. y *Oncholaimus campyloceroides*) y otras que aumentan en sedimentos contaminados (*Hypodontolaimus colesi*, *Daptonema trabeculosum* y *Daptonema fallax*). También Beyrem *et al.* (2010) realizaron estudios en microcosmos, sobre los efectos de dos tipos diferentes de aceites lubricantes usados por automotores (Mobil 20 W-50; Mobil 0 W-40), sobre nematodos de lagunas costeras de Tunisia. La abundancia total y la riqueza de especies disminuyeron en forma significativa con la adición de los lubricantes, después de cinco semanas de aplicados. Estudios multivariados detallados permitieron determinar las especies sensibles a los lubricantes (*Daptonema trabeculosum*) o resistentes (*Spirinia gerlachi* o *Terschellingia longicaudata*). Como último ejemplo citaremos el trabajo de Lv *et al.*, (2011) quienes compararon “in situ” dos playas, una afectada por un derrame de petróleo (Xiajiahezi) y otra no (Xinghai), en Dalian Xingang, China. Cuarenta días después del derrame de petróleo se descubrió que la abundancia de nematodos, riqueza de especies y diversidad disminuía en forma significativa en las zonas del derrame de hidrocarburos, con la desaparición de 15 géneros y la adaptación de un único género que aumentó (*Marylynna* sp.).

Contaminaciones orgánicas: Mirto *et al.* (2002) descubrieron un fuerte efecto de un cultivo suspendido de peces en golfo de Gaeta (Mar Mediterráneo) sobre la meiofauna bentónica. Los nematodos, estudiados “in situ”, presentaron densidades, diversidad y riqueza menores en sedimentos entre las balsas de peces que en los sedimentos testigos, alejadas de ellas. Por efluentes cloacales, Fraschetti *et al.* (2006) estudiando el efecto de un desagüe cloacal sobre sustratos duros sub-litorales, hallaron disminución en la abundancia de nematodos.



Contaminaciones mecánicas: Boyd *et al.* (2000) demostraron que algunas especies de nematodos como *Sabatieria pulchra* y *Daptonema tenuispiculum* son indicadores de sitios de depósito de diferentes dragados alrededor de las costas del Reino Unido. Y proponen el uso de estas especies para el monitoreo de este tipo de sitio.

De lo expuesto se demuestra que los nematodos marinos cumplen mejor las condiciones ideales para ser bioindicadores que la mayoría de los

organismos de la macrofauna, usualmente usados para ello. Ya que responden en forma específica a cada tipo de contaminación, son abundantes, fáciles de obtener, económicos para mantener en laboratorio y usar para bioensayos, son representativos del lugar que habitan y responden muy bien a los cambios naturales o antrópicos. Podemos concluir que las evidencias nos indican que no deberían seguir siendo ignorados en el monitoreo ambiental de rutina.

GLOSARIO

Cheilostoma: parte anterior de la boca recubierta por cutícula.

Cheilorhabdian/es: Rugosidades bucales que ayudan a regular la apertura de la boca, generalmente son doce.

Esofastoma: parte posterior de la boca recubierta por el músculo esofágico.

Estegostoma: porción del esófago que comienza en la parte posterior del esofastoma y finaliza en el cardia.

Fóvea anfidial: cavidad que forma el órgano receptor llamado anfidio que contiene las cílias receptoras.

Gubernáculo: parte del aparto espicular del macho, de formas muy variadas, que facilita la penetración de la espícula en el cuerpo de la hembra.

Loxometanemes: órgano sensorial de estrechamiento, cuya posición es en ángulo de 10-30° con respecto al eje del cuerpo. Coordinan el movimiento serpenteante.

Meromiaria: término usado cuando hay cuatro o menos hileras de células en cada banda muscular.

Metacorpus: bulbo esofágico medio.

Metaneme: órgano sensorial de estrechamiento formado por un tubo central corto (scapus) unido hacia adelante y hacia atrás por dos filamentos cuticulares más largos. El filamento posterior puede faltar en algunos taxa.

Ortometanemes: órgano sensorial de estrechamiento cuya posición es paralela al eje del cuerpo.

Polimiaria: término usado cuando hay cinco a seis hileras de células en cada banda muscular.

Procorpus: porción del esófago entre la boca y el metacorpus, solo en algunos grupos.

Scapus: parte central del órgano sensorial de estiramiento metaneme.

BIBLIOGRAFÍA

- Abebe E., Andrassy I. y Traunspurger W. 2006. Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. CABI Publishing. Wallingford. Reino Unido. pp 752.
- Alves A.S., Adão H., Ferrero T.J., Marques J.C., Costa M.J. y Patrício J. 2013. Benthic meiofauna as indicator of ecological changes in estuarine ecosystems: The use of nematodes in ecological quality assessment. *Ecological Indicators* 24: 462–475.
- Belogurov O.I. y Alekseev V.M. 1977. Morphology of *Anoplostoma cuticularia* sp. n. (Nematoda, Enopida) and status of the family Anoplostomatidae Gerlach et Riemann, 1974 in the system of nematodes. *Zoologichesky Zhurnal* 56: 188–198.
- Belogurov, O.I. y Belogurova, L.S. 1978. Systematics and evolution of Oncholaiminae (Nematoda). 3. System of Oncholaiminae. *Biologiya Morya* 2: 22–31.
- Belogurov O.I. y Belogurova L.S. 1989. Morphology and systematics of free-living Oncholaimidae (Nematoda: Enopida: Oncholaimina). *Asian Marine Biology* 6: 31–58.
- Beyrem H., Louati H., Essid N., Aïssa P. y Mahmoudi E. 2010. Effects of two lubricant oils on marine nematode assemblages in a laboratory. *Marine Environmental Research* 69: 248–253.
- Beyrem H., Mahmoudi E., Essid N., Hefdi A., Boufahja F. y Aïssa P. 2007. Individual and combined effects of cadmium and diesel on a nematode community in a laboratory microcosm experiment. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 68: 412–418.
- Bik H.M., Sung W., De Ley P., Baldwin J.G., Sharma J., Rocha-Olivares A. y Thomas W.K. 2012. Metagenetic community analysis of microbial eukaryotes illuminates biogeographic patterns in deep-sea and shallow water sediments. *Molecular Ecology* 21: 1048–1059.
- Boyd S.E., Rees H.L. y Richardson C.A. 2000. Nematodes as Sensitive Indicators of Change at Dredged Material Disposal Sites. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 805–819.
- Castellanos Z.J.A. y Lopretto E.C. 1990. Los invertebrados. Tomo II. Los agnotozoos, parazoos y metazoos no celomados. Biblioteca Mosaico. Librería Agropecuaria, Buenos Aires. Argentina. pp. 529.
- Coomans A. y Abebe E. 2006. Order Monhysterida. En: Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Abebe, Andrassy y Traunspurger (eds). CABI Publishing. Wallingford. Reino Unido. pp 574.
- Da Rocha C.M.C., Venekey V., Bezerra T.N.C. y Souza J.R.B. 2006. Phytal marine nematode assemblages and their relation with the macrophytes structural complexity in a Brazilian tropical rocky beach. *Hydrobiologia* 553:219–230.
- De Ley P. y Blaxter M.L. 2002. Systematic position and phylogeny. En: The biology of nematodes. Lee (ed).
- Harwood Academic Publishers, Reading. Londres. Reino Unido. pp 1–30.
- De Ley P. y Blaxter M.L. 2004. A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa. *Nematology Monographs & Perspectives* 2: 633–653.
- Decraemer W. y Smol A. 2006. Orders Chromadorida, Desmodorida and Desmoscolecida. En: Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Abebe, Andrassy y Traunspurger (eds). CABI Publishing. Wallingford. Reino Unido. pp 497.
- Derycke S., Backeljau T. y Moens T. 2013. Dispersal and gene flow in free-living marine nematodes. *Frontiers in Zoology* 10: 1–12.
- Fraschetti S., Gambi C., Giangrande A., Musco L., Terlizzi A. y Danovaro R. 2006. Structural and functional response of meiofauna rocky assemblages to sewage pollution. *Marine Pollution Bulletin* 52: 540–548.
- Gingold R., Ibarra-Obando S.E. y Rocha-Olivares A. 2011. Spatial aggregation patterns of free-living marine nematodes in contrasting sandy beach micro-habitats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91: 615–622.
- Grassé P.P. 1965. *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Nématophiles (Nématodes)*. Tomo IV. Fascículo II. Masson et Cie Éditeurs, París. Francia. pp 731.
- Heip C., Vincx M. y Vranken G. 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology: an annual review* 23: 399–489.
- Holovachov O. y De Ley P. 2006. Order Plectida. En: Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Abebe, Andrassy y Traunspurger (eds). CABI Publishing. Wallingford. Reino Unido. pp 611.
- Holterman M. 2008. Phylogenetic relationships within the phylum Nematoda as revealed by ribosomal DNA, and their biological implications. Tesis Doctoral. Wageningen University. Wageningen, Holanda. <http://edepot.wur.nl/121972>. pp. 208.
- Jensen P. 1987. Ecological Studies of free-living aquatic nematodes. Tesis Doctoral. University of Kiel. Kiel, República Federal de Alemania. pp 130.
- Leduc D., Rowden A.A., Bowden D.A., Nodder S.D., Probert P.K., Pilditch C.A., Duineveld G.C.A. y Witbaard R. 2012. Nematode beta diversity on the continental slope of New Zealand: spatial patterns and environmental drivers. *Marine Ecology Progress Series* 454: 37–52.
- Lira V.F., Santos G.A.P., Derycke S., Larrazabal M.E.L., Fonsêca-Genevois V.G. y Moens T. 2001. Effects of barium and cadmium on the population development of the marine nematode *Rhabditis (Pellioditis) marina*. *Marine Environmental Research* 72: 151–159.
- Lorenzen S. 1994. The Phylogenetic Systematics of Freeli-



- ving Nematodes. The Ray Society, Surrey. Reino Unido. pp 383.
- Lv Y., Zhang W., Gao Y., Ning S. y Yang B. 2011. Preliminary study on responses of marine nematode community to crude oil contamination in intertidal zone of Bathing Beach, Dalian. *Marine Pollution Bulletin* 62: 2700–2706.
- Maggenti, A. 1981. General nematology. Springer-Verlag, Nueva York. pp 372.
- Mahmoudi E., Essid N., Beyrem H., Hedfi A., Boufahja F., Vitiello P. y Aïssa P. 2005. Effects of hydrocarbon contamination on a free living marine nematode community: Results from microcosm experiments. *Marine Pollution Bulletin* 50: 1197–1204.
- Mahmoudi E., Essid N., Beyrem H., Hedfi A., Boufahja F., Vitiello P. y Aïssa P. 2007. Individual and combined effects of lead and zinc on a free-living marine nematode community: Results from microcosm experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 343: 217–226.
- Mirto S., La Rosa T., Gambi C., Danovaro R. y Mazzola A. 2002. Nematode community response to fish-farm impact in the western Mediterranean. *Environmental Pollution* 116: 203–214.
- Moreno M., Albertelli G. y Fabiano M. 2009. Nematode response to metal, PAHs and organic enrichment in tourist marinas of the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin* 58:1192–1201.
- Muthumbi A.W., Soetaert K. y Vincx M. 1997. Deep-sea nematodes from the Indian Ocean: new and known species of the family Comesomatidae. *Hydrobiologia* 346: 25–57.
- Muthumbi A.W. y A. Vanreusel. 2006. Order Araeolaimida. En: Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Abebe, Andrassy y Traunspuerger (eds). CABI Publishing. Wallingford. Reino Unido. pp 604.
- Pastor de Ward C.T. 2004. Nematodos de la costa. En: La vida entre mareas: vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina. Boschi y Rousseau (eds). INIDEP, Mar del Plata. Argentina. pp 383.
- Pastor de Ward C.T. 2007. Conferencia en Simposio “Biodiversidad y biogeografía nematológica en el ámbito neotropical” Tema: “Biodiversidad y biogeografía de nematodos libres de ambientes salinos” Reunión de ONTA. Villa Carlos Paz, Córdoba, Argentina. Libro de resúmenes (S28). pp 91.
- Pastor de Ward C.T. y Lo Russo V. 2009. Distribution of *Diplolaimella* and *Diplolaimelloides* species from Patagonian lagoons and coastal waters (Nematoda: Monhysteridae), Chubut and Santa Cruz provinces. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 711–718.
- Smol N. y Coomans A. 2006. Order Enoplida. En: Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Abebe, Andrassy y Traunspuerger (eds). CABI Publishing. Wallingford. United Kingdom. pp 225.
- Trotter D.B. y Webster J.M. 1984. Feeding preferences and seasonality of free-living marine nematodes inhabiting the kelp *Macrocystis integrifolia*. *Marine Ecology Progress Series* 14: 151–157.
- Vanreusel A., Fonseca G., Danovaro R., Da Silva M.C., Esteves A.M., Ferrero T., Gad G., Galtsova V., Gambi C., Da Fonsêca-Genevois V., Ingels J., Ingole B., Lampadariou N., Merckx B., Miljutin D., Miljutina M., Muthumbi A., Netto S., Portnova D., Radziejewska T., Raes M., Tchesunov A., Vanaverbeke J., Van Gaevert S., Venekey V., Bezerra T.N., Flint H., Copley J., Pape E., Zeppilli D., Arbizu Martinez P. y Galeron J. 2010. The contribution of deep-sea macrohabitat heterogeneity to global nematode diversity. *Marine Ecology* 31: 6–20.
- Vanreusel A., Van den Bossche I. y Thiermann F. 1997. Free-living marine nematodes from hydrothermal sediments: similarities with communities from diverse reduced habitats. *Marine Ecology Progress Series* 157: 207–219.
- Venekey V., Fonsêca-Genevois V.G. y Santos P.J.P. 2010. Biodiversity of free-living marine nematodes on the coast of Brazil: a review. *Zootaxa* 2568: 39–66.
- Wieser W. 1953. Free-living marine nematodes I. Enoploidea. *Acta Universitatis Lundensis N.F.*, 49: 1–148.
- Wilson M.J. y Kakouli-Duarte T. 2009. Nematodes as Environmental Indicators. CABI Publishing. Wallingford. Reino Unido. xiii + pp 326.

POLYPLACOPHORA

María Gabriela Liuzzi



INTRODUCCIÓN

Los poliplacóforos, también llamados quitones, constituyen una de las ocho clases del *phylum* Mollusca, representados hasta el momento por más de 900 especies actuales descritas (Schwabe, 2005). Presentan el cuerpo ovalado-alargado y dorso-ventralmente comprimido. En posición dorsal, exhiben ocho placas calcáreas articuladas dispuestas longitudinalmente (Figura 1A). Las placas son secretadas por el manto, adquiriendo el nombre de cinturón aquella porción expuesta y que rodea a las placas. El epitelio del cinturón secreta la cutícula y los corpúsculos calcáreos o quitinosos que lo caracterizan. Ventralmente, se observa el pie, la cabeza, el surco paleal (que rodea al pie) y en mayor o menor medida el cinturón, que rodea a todas las estructuras anteriores (Figura 1B). Son un grupo exclusivamente marino y bentónico. El pie es la estructura que les permite a estos animales mantenerse adheridos a los

sustratos duros sobre los que viven y también desplazarse. Habitán tanto las zonas costeras intermareales como las aguas profundas. La mayoría de las especies son herbívoras, alimentándose de algas mediante ramoneo (Glynn, 1970; Steneck y Watling, 1982; Lord, 2011). Sin embargo, se han registrado especies carnívoras que se alimentan de esponjas, hidrozoos, corales, larvas de crustáceos y de poliquetos (Kaas y Van Belle, 1985; Schiaparelli *et al.*, 2004). Tienen la capacidad de proteger sus partes blandas ventrales enrollándose y dejando expuestas solo las placas. El rango de tallas que puede encontrarse en las especies de quitones es muy variable. Una de las más pequeñas conocidas es *Leptochiton kerguelensis*, cuyos adultos alcanzan los 5 mm de longitud máxima. En el otro extremo se encuentra la especie del Pacífico *Cryptochiton stelleri* que llega a medir más de 30 cm.

Cabe aclarar que la mayoría de las especies de poliplacóforos mencionadas en este artículo co-

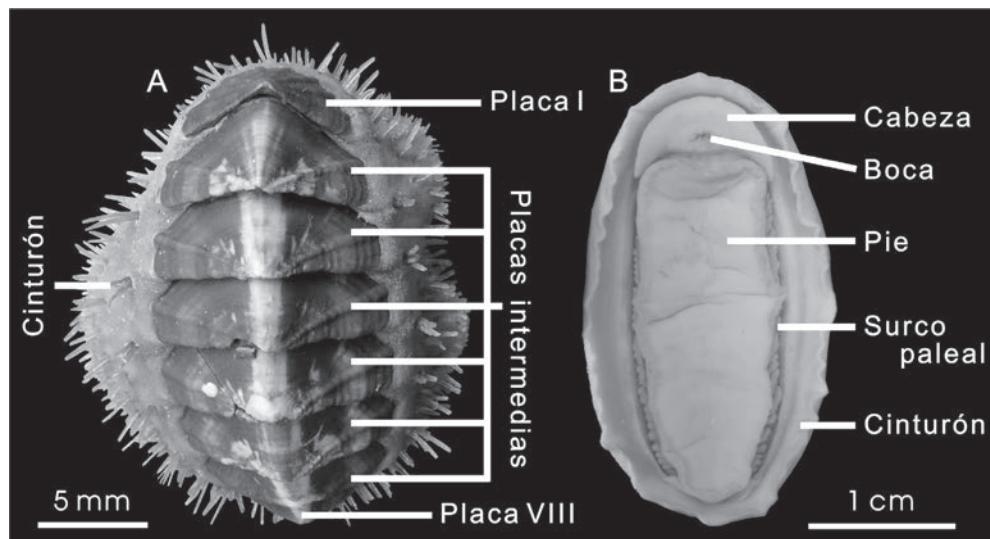


Figura 1. Poliplacóforos. A: Aspecto general en vista dorsal de *Plaxiphora aurata* (Spalowsky); B: aspecto general en vista ventral de *Tonicia* sp.

rresponden a especies del litoral argentino. Sin embargo, se citan otras especies, a modo de ejemplos, cuyas distribuciones exceden a las costas argentinas. Cuando este es el caso, se indican sus procedencias.

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA

De entre los moluscos, los poliplacóforos son fácilmente reconocidos porque presentan ocho placas dorsales: placa I o cefálica, placas II-VII intermedias y placa VIII o caudal. Las placas se encuentran generalmente imbricadas, lo que les permite enrollarse cuando son molestados o se encuentran en peligro, y rodeadas por el cinturón. Están constituidas por tres capas: una externa de material orgánico llamada periostraco, una intermedia conocida como tegmento y una capa interna denominada articulamento (Figura 2). Las dos últimas compuestas mayormente por carbonato de calcio. El tegmento es la parte de la placa que se observa en vista dorsal y su ornamentación (gránulos, costillas, oquedades, etc.) puede ser desde conspicua (apreciada a simple vista) a diminuta (observada sólo bajo microscopio estereoscópico). Las placas de todas las especies de quitones actuales presentan un complejo sistema de canales, llamados estetos, que se disponen infiltrando al tegmento. Los estetos tienen función sensorial e intervendrían también en la secreción del periostraco. Sin embargo, es plausible que tengan varios roles y que sus funciones sean diferentes en los distintos linajes (Vendrasco *et al.*, 2008 y literatura citada allí). Están constituidos por mi-

crovellosidades, células nerviosas, células secretoras y células fotorreceptoras que atraviesan el tegmento y se abren en poros sobre la superficie externa de las placas (Eernisse y Reynolds, 1994) (Figura 2). Por el otro extremo, las terminaciones nerviosas alcanzan el articulamento e inervan con ramificaciones de los cordones nerviosos laterales que atraviesan las hileras de hendiduras (ver SISTEMA NERVIOSO). En algunas especies pueden observarse puntos de pigmento negro sobre la superficie de las placas que corresponden a grandes estetos extrapigmentarios, también llamados ocelos. Éstos presentan córnea, cristalino, retina y, en el extremo próximo a la superficie externa, un material extracelular orgánico y fibroso, similar al periostraco. Los estetos intrapigmentarios están constituidos por células con pigmentación interna, que forman una copa pigmentaria rodeando a las células fotorreceptoras. El número de estetos es variable pero aproximadamente constante dentro de las especies (Omelich, 1967; Kaas y Van Belle, 1985). El arreglo en patrones definidos y las características del sistema de canales son de gran valor taxonómico y tienen un considerable potencial para los análisis filogenéticos del grupo (Vendrasco *et al.*, 2008).

Excepto en las placas I, el articulamento se proyecta hacia adelante formando dos apófisis, responsables de la articulación, generalmente separadas por el seno jugal (Figura 3). En los géneros *Callochiton*, *Nuttallochiton*, *Plaxiphora* y *Tonicia*, entre otros, existe una lámina jugal que conecta ambas apófisis (Kaas y Van Belle, 1985). El articulamento puede además proyectarse hacia

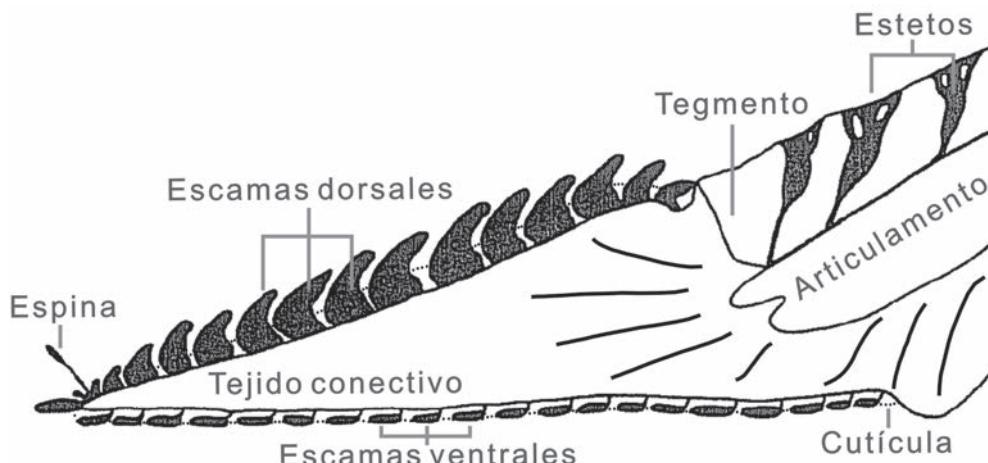


Figura 2. Esquema de un corte transversal de cinturón y placa de un poliplacóforo generalizado (modificado de Eernisse y Reynolds, 1994).

los lados, en las placas intermedias, y hacia adelante y atrás, en las placas de los extremos, conformando láminas de inserción (Figura 3). Tanto las láminas de inserción como las apófisis se hunden en la musculatura permitiendo la fijación de las placas (ver MUSCULATURA). Hileras de hendiduras aparecen sobre el lado interno del articulamento, continuando las láminas de inserción, y se relacionan con la inervación de las hileras de estetos (ver SISTEMA NERVIOSO). Las placas de los extremos (I y VIII) son aproximadamente semicirculares, mientras que las placas intermedias son casi rectangulares. Las placas I a VII presentan un umbo posterior. En la placa VIII el umbo recibe el nombre de mucro y tiene una posición subcentral, permitiendo reconocer un área antemucral y un área postmucral (Figura 3). En las placas intermedias aparecen diferenciadas un área central y dos áreas laterales, separadas entre sí por la línea diagonal. La parte media del área central forma una elevación que recibe el nombre de área jugal, mientras que los sectores cóncavos o rectos que quedan a sus lados se denominan áreas pleurales.

Las placas se encuentran rodeadas por el cintu-

rón, que a su vez está cubierto por una fina cutícula quitinosa (Figura 2). Pequeños corpúsculos, calcáreos o cárneos, se encuentran embebidos en la cutícula. En posición dorsal, los corpúsculos pueden estar representados por espículas, escamas, cerdas y pelos; mientras que, comúnmente, la superficie ventral está pavimentada de escamas planas (Figuras 2 y 4; Kaas y Van Belle, 1985). Algunas veces, estos elementos pueden ser tan pequeños que brindan al cinturón una apariencia desnuda, como ocurre en las especies del género *Tonicia*.

Ventralmente, el mayor espacio es ocupado por el pie, una estructura muscular que se encuentra sumamente desarrollada y es utilizada para adherirse al sustrato (Figuras 1B y 5). A ambos lados de éste se encuentran los surcos paleales, en los que se ubican las branquias, conformadas por numerosas laminillas que reciben el nombre de ctenidios. Las branquias pueden extenderse a lo largo de todo el surco paleal (condición holobranquial) o estar restringidas a la parte posterior (condición merobranquial; Figura 5). Si un ctenidio se ubica por detrás del nefridioporo se dice que el arreglo branquial es de tipo abanal. En cambio, si hay tres

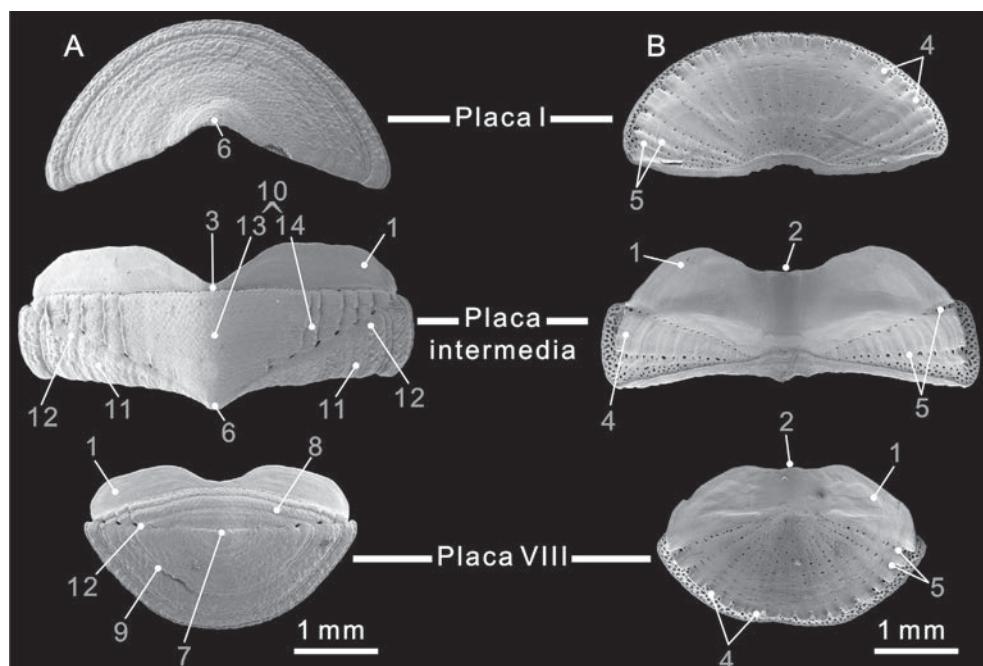


Figura 3. Fotografías obtenidas con microscopio electrónico de barrido de placas desarticuladas de *Callochiton* sp. A: Vistas dorsales; B: vistas ventrales. (1) apófisis, (2) seno jugal, (3) lámina jugal, (4) láminas de inserción, (5) hileras de hendiduras, (6) umbo, (7) mucro, (8) área antemucral, (9) área postmucral, (10) área central, (11) área lateral, (12) línea diagonal, (13) área jugal, (14) área pleural.

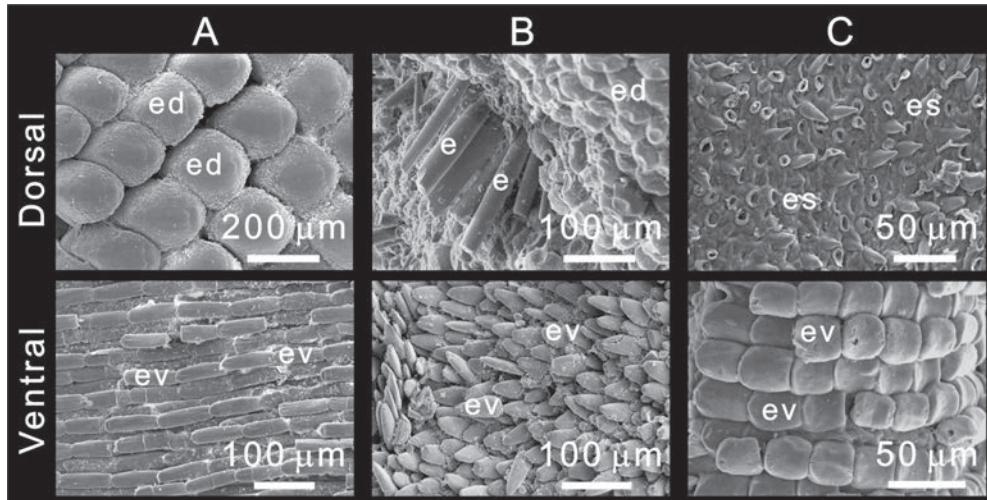


Figura 4. Detalles de cinturones en vistas dorsal y ventral obtenidos con microscopio electrónico de barrido. A: *Ischnochiton pusio* (Sowerby), B: *Nuttallochiton martialis* (Rochebrune), C: *Tonicia* sp. Escama dorsal (ed), espina (e), espícula (es), escama ventral (ev).

o más ctenidios detrás del nefridioporo es de tipo adanal. Por delante del pie se encuentra la cabeza (que carece de ojos y tentáculos) en cuyo centro se abre una boca subcentral que lleva en la base un órgano raspador llamado rádula; por detrás del pie se encuentra el ano, formando una papila (Figura 5).

La rádula es una estructura quitinosa con forma de cinta que es utilizada en la alimentación (Figura 6). Está provista de 25 a 150 hileras transversales de dientes. Cada hilera está constituida por 17 dientes. Los dientes constan de una parte basal en su extremo proximal y una cúspide en su extremo distal. En cada hilera se reconoce un

diente central y ocho pares de dientes laterales a los costados. El diente central es pequeño, alargado y provisto de un borde cortante sin dentículos. Los dientes laterales I, que flanquean al diente central, suelen ser más grandes que éste y presentar un pequeño filo en la parte distal. Entre los dientes laterales se destacan el par lateral II (también llamados dientes mayores laterales) por ser más grandes y presentar cúspides provistas de incrustaciones de hierro (en forma de magnetita) y sílice. Los laterales III y IV suelen ser pequeños y se encuentran seguidos por un par de dientes con forma de gancho o espátula (laterales V). Los últimos tres pares de dientes laterales (VI-VIII) generalmente forman placas pequeñas. Durante el ramoneo, los quitones utilizan las filas anteriores de dientes, que se van desgastando y son sustituidas por las nuevas, como si se tratara de una cinta transportadora.

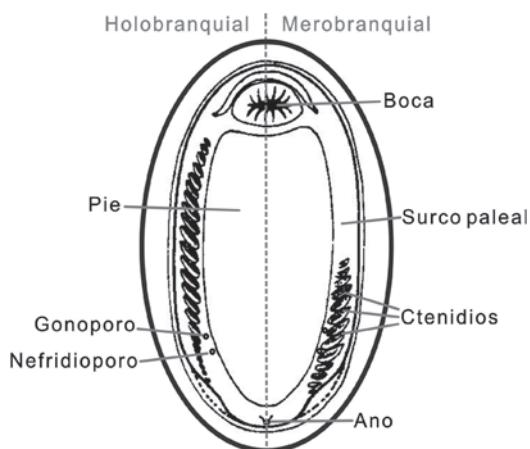


Figura 5. Esquema en vista ventral que muestra la disposición de las branquias en los quitones (modificado de Kaas y Van Belle, 1985).

MUSCULATURA

Las placas son controladas por cuatro pares de músculos (Figura 7). Los músculos rectos son dos paquetes de fibras, dispuestos en forma paralela, que se insertan en el margen anterior de las placas (en el seno jugal) y a la pared del cuerpo, en la parte posterior. Los músculos oblicuos se disponen a la derecha y a la izquierda de los músculos rectos, siguiendo la línea diagonal. Los músculos transversos consisten en fibras dorsoventrales unidas al margen posterior de una placa y las apófisis

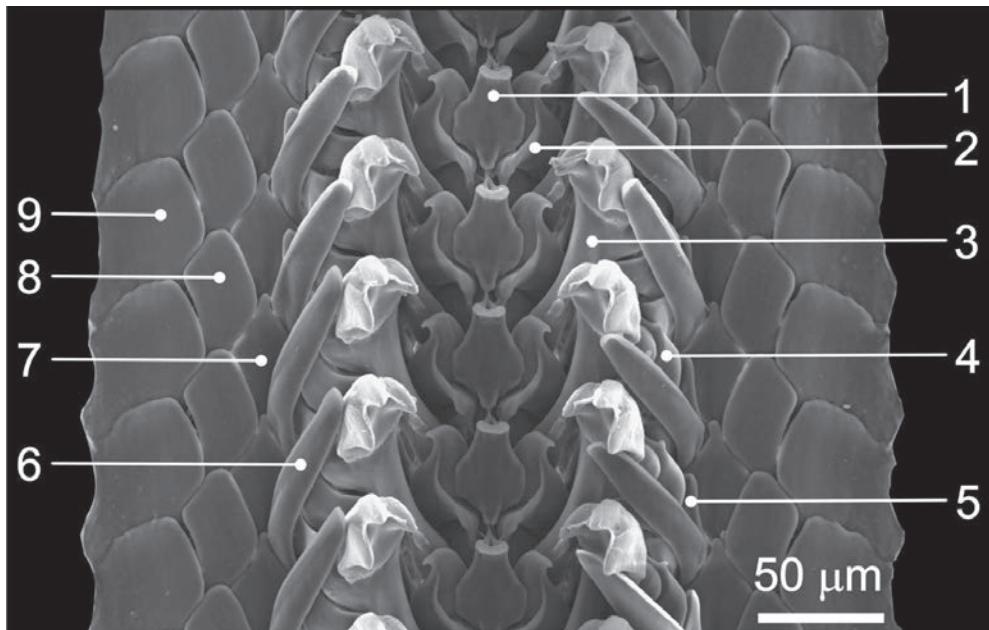


Figura 6. Fotografía de rádula de *Callochiton* sp. obtenida con microscopio electrónico de barrido. (1) diente central, (2) diente lateral I, (3) diente lateral II, (4) diente lateral III, (5) diente lateral IV, (6) diente lateral V, (7) diente lateral VI, (8) diente lateral VII, (9) diente lateral VIII.

de la siguiente. Los músculos laterales conectan las placas con el pie (Kaas y Van Belle, 1985).

SISTEMA DIGESTIVO

Durante la alimentación, los poliplacóforos extienden la parte anterior de la rádula y exponen

el órgano subradular, el que se cree es un órgano del gusto. La rádula, envuelta por el saco radular, da lugar posteriormente a la faringe, que recibe las secreciones de las glándulas salivares. A continuación, la pared del tracto digestivo se expande para formar divertículos laterales. Estas glándulas faríngeas se abren en el esófago, que recorre una corta distancia antes de separarse del estómago por un esfínter. El estómago es un saco grande y muscular, aunque flexible, y en gran medida conformado por los lóbulos de la glándula digestiva circundantes. Dos bandas ciliadas corren longitudinalmente a lo largo de la pared dorsal del estómago extendiéndose al intestino. El intestino mide de 4 a 5 veces el largo del animal y se encuentra enrollado. Una válvula divide al intestino en anterior y posterior, este último termina en el ano (Figura 8; Eernisse y Reynolds, 1994; Kaas y Van Belle, 1985).

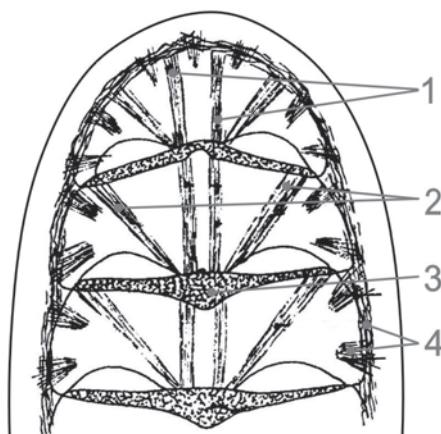


Figura 7. Esquema de la musculatura de los poliplacóforos (modificado de Kaas y Van Belle, 1985). (1) Músculos rectos, (2) músculos oblicuos, (3) músculo transverso, (4) músculos laterales.

SISTEMA CIRCULATORIO

El intercambio gaseoso se produce en las branquias, las que se encuentran ubicadas en el surco paleal (Figuras 5 y 9). Mediante movimientos sincronizados, los ctenidios forman una corriente de agua, que ingresa en la parte ante-

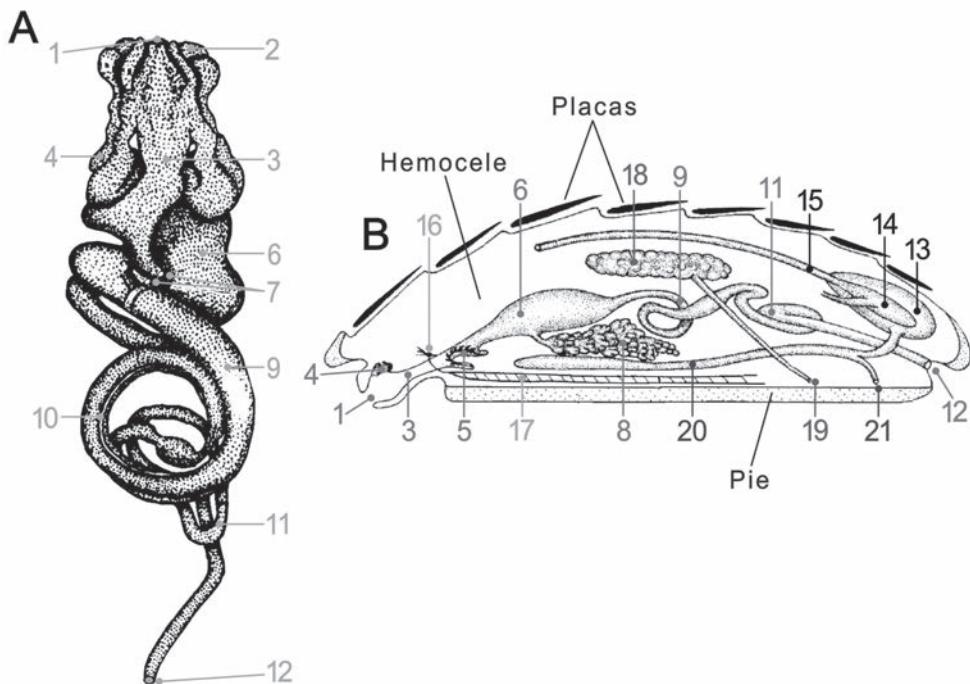


Figura 8. A: Esquema del tracto digestivo de un poliplacóforo en vista dorsal (modificado de Kaas y Van Belle, 1985). B: Esquema de la disposición de los órganos internos en vista lateral (modificado de Brusca y Brusca, 2003). (1) Boca, (2) glándula bucal, (3) esófago, (4) glándula salivar, (5) rádula, (6) estómago, (7) entradas a la glándula digestiva, (8) glándula digestiva, (9) intestino anterior, (10) banda ciliada, (11) intestino posterior, (12) ano, (13) pericardio, (14) ventrículo, (15) arteria dorsal, (16) anillo nervioso, (17) nervio pedal, (18) gónada, (19) gonoporo, (20) nefridio, (21) nefridioporo.

rior del surco paleal rica en oxígeno (corriente inhalante), fluye hacia atrás y finalmente es expelida posterior al ano empobrecida en oxígeno (corriente exhalante). El oxígeno es transportado por la hemolinfa a los tejidos, a través del sistema circulatorio, asociado a una proteína respiratoria llamada hemocianina. También presentan una pequeña proteína respiratoria llamada mioglobina asociada con las estructuras de la alimentación (Kaas y Van Belle, 1985; Eernisse y Reynolds, 1994).

El sistema circulatorio de los poliplacóforos consiste en extensos senos hemocélicos, unos pocos canales principales y el corazón. Este último, ubicado debajo de las placas VII y VIII, se encuentra envuelto en el pericardio dorso-ventralmente comprimido. Consiste en un ventrículo medio con forma tubular, una aurícula izquierda y una derecha. El ventrículo finaliza, en la parte posterior, en un ciego; anteriormente, continúa en la aorta dorsal (Figura 8B). Las aurículas, que

generalmente abren al ventrículo por uno o dos pares de ostiolas, se encuentran conectadas detrás del ventrículo. La aorta dorsal prosigue anteriormente sobre la gónada, emitiendo canales sanguíneos a la gónada y a los músculos de la válvula, y se abre en el seno cefálico luego de pasar a través del diafragma. Este último es una partición vertical de tejido conectivo que separa la cabeza del resto del cuerpo. La aorta emite varios senos longitudinales que se extienden posteriormente al pie, las vísceras y el manto. En el pie, la sangre venosa entra en varias lagunas para conectarse en el seno medio longitudinal del pie. Posteriormente, este seno envía a cada lado un seno branquial aferente que, paralelo a la parte superior del surco paleal, emite ramas en todas las branquias. Luego de la aireación, la sangre arterial es transportada a través de los senos branquiales eferentes y sale a través de poros en las aurículas y desde aquí a través de los ostiolas en el ventrículo (Kaas y Van Belle, 1985; Eernisse y Reynolds, 1994).

SISTEMA EXCRETOR

Un par de nefridios se ubica a lo largo de la cavidad visceral, en posición latero-ventral (Figura 9). Como producto de la ultrafiltración, los residuos en la hemolinfa son emitidos al pericardio. Éste presenta dos poros renopericardiales que se abren anterolateralmente en los canales renopericardiales. Estos canales continúan hacia la parte anterior en un canal nefridial principal, que consiste en un ancho tubo con numerosos divertículos

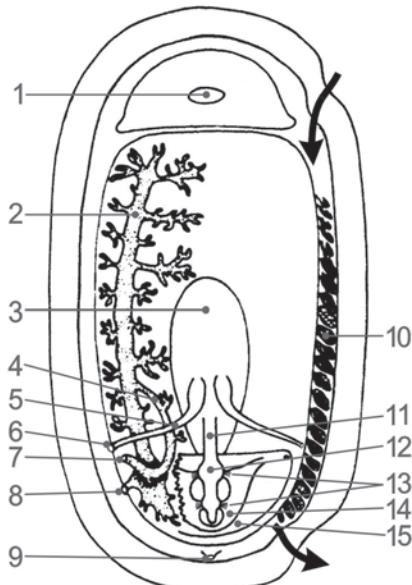


Figura 9. Esquema en vista ventral de algunos órganos internos en un poliplacóforo (modificado de Kaas y Van Belle, 1985). (1) Boca, (2) canal nefridial, (3) gónada, (4) canal renopericardial, (5) gonoducto, (6) gonoporo, (7) poro renopericardial, (8) nefridioporo, (9) ano, (10) ctenidio, (11) aorta dorsal, (12) ventrículo, (13) ostiolo, (14) aurícula, (15) pericardio.

fuertemente ramificados, que se extienden desde el extremo anterior al posterior del pie, donde se expande en un saco. Un uréter corto une este saco con el nefridioporo, que es una abertura con forma de papila ubicada en la pared interna del surco paleal entre los ctenidios posteriores, por donde se desechan los productos de la excreción (Kaas y Van Belle, 1985).

SISTEMA NERVIOSO

Consiste en un anillo nervioso buco-cerebral, del que salen los pares de cordones nerviosos lon-

itudinales laterales y pedales (también llamados ventrales; Figuras 8B y 10). Numerosas comisuras ventrales conectan entre sí a los dos cordones nerviosos pedales, que se extienden posteriormente en la parte media del pie y emiten numerosas ramificaciones que inervan la musculatura del pie y el tegumento ventral. Por encima del surco paleal se encuentran los cordones nerviosos laterales que, en algunas especies, se conectan con los cordones nerviosos pedales a través de comisuras. Las ramificaciones de los cordones nerviosos laterales inervan las paredes laterales y dorsales del cuerpo, el cinturón, los estetos, los nefridios, las branquias y la gónada. El anillo buco-cerebral también da lugar a dos comisuras bucales que se conectan al ganglio bucal e inervan con los órganos anteriores del tracto digestivo (Kaas y Van Belle, 1985).

Los órganos sensoriales que más se destacan en los quitonos son los estetos. Como se mencionó antes, estos complejos de células nerviosas inervan con los cordones laterales, cuyas ramificaciones entran al articulamento de las placas por las hileras de hendiduras (Kaas y Van Belle, 1985).

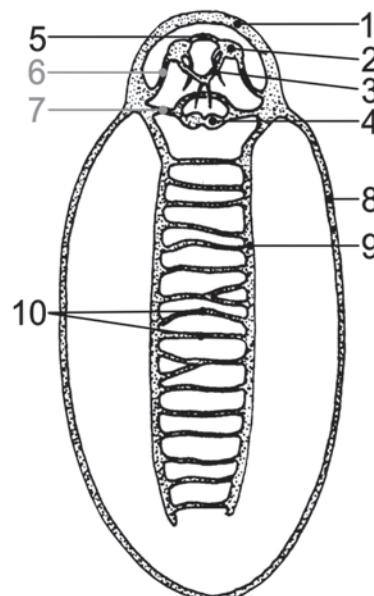


Figura 10. Esquema del sistema nervioso de un poliplacóforo (modificado de Kaas y Van Belle, 1985). (1) Anillo nervioso buco-cerebral, (2) ganglio bucal, (3) comisura bucal ventral, (4) tejido nervioso bucal, (5) comisura bucal dorsal, (6) tejido nervioso subradular, (7) tejido nervioso longitudinal lateral, (8) cordón nervioso pedal, (9) cordón nervioso longitudinal lateral, (10) comisuras ventrales

SISTEMA REPRODUCTOR

Un par de primordios gonadales se fusionan tempranamente en una única gónada en la mayoría de las especies de poliplacóforos. La gónada es una estructura lobulada ubicada en posición medio-dorsal que se extiende, aproximadamente, entre las placas III y VI (Figuras 8B y 9). La superficie externa de la gónada está revestida por tejido muscular conectivo, mientras que la parte dorsal del epitelio interno es ciliado (epitelio germinal) y la parte latero-ventral está conformada por células gametogénicas y foliculares. Un par de gonoductos se extienden lateralmente y se abren en los gonoporos, que se ubican en la parte posterior del surco paleal, por delante de los nefridioporos (Figura 5; Pearse, 1979; Strathmann y Eernisse, 1987). Se conocen sólo dos especies del género *Nuttallochiton* que presentan un par de gónadas.

Los quitones carecen de órgano copulador. En la mayoría de las especies, las gametas son emitidas al agua, donde ocurre la fecundación.

SISTEMÁTICA

La taxonomía de los poliplacóforos se basó históricamente en las características de las placas, las rádulas, los corpúsculos del cinturón, etc. En los últimos tiempos, se han incluido en los estudios filogenéticos algunos aspectos morfológicos adicionales como la ultraestructura de los oocitos y del esperma, el mecanismo de fertilización y el ordenamiento de las branquias, además de los análisis genéticos moleculares (Okusu *et al.*, 2003).

La clase Polyplacophora (*sensu* Sirenko, 2006) se divide en dos subclases: Paleoloricata y Loricata. El primero de ellos agrupa a los quitones cuyas placas carecen completamente de articulamento, e incluye únicamente especies fósiles. En los Loricata, por el contrario, el articulamento está siempre presente e incluye a especies actuales y fósiles. En la subclase Loricata se reconocen dos órdenes: Lepidopleurida (con un único suborden con representantes actuales: Lepidopleurina) y Chitonida (que incluye a los subordenes Chitonina y Acanthochitonina).

Los Lepidopleurida presentan, entre otras características, placas con caracteres primitivos (como la ausencia de hileras de hendiduras sobre el articulamento, ver más abajo), branquias adanales restringidas a la región posterior, esperma

con acrosoma conspicuo y cubierta de los oocitos sin proyecciones. Chitonida agrupa a las especies que presentan placas con hileras de hendiduras sobre el articulamento, branquias adanales o abanales, espermatozoides con acrosoma reducido y cubierta de los oocitos elaboradas. El suborden Chitonina incluye a las especies que producen oocitos con numerosas proyecciones delicadas, bases de las proyecciones (también conocidas como placas) angostas y branquias de tipo adanal, mientras que las del suborden Acanthochitonina presentan las cubiertas de los oocitos con proyecciones voluminosas (también llamadas cúpulas), bases de las proyecciones anchas y branquias de tipo abanal. Para un mayor detalle en la clasificación de los poliplacóforos se recomienda consultar Sirenko (2006).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Los poliplacóforos son un grupo exclusivamente marino y bentónico que se distribuye en todos los mares del mundo, aunque la mayor biodiversidad se encuentra en las aguas cálidas. Habitán tanto las zonas costeras intermareales como las aguas profundas (Kaas y Van Belle, 1985). Generalmente, viven adheridos a sustratos rocosos aunque también se los puede encontrar asociados a macroalgas, como coralináceas, y sobre grampones de algas pardas (clase Phaeophyceae) (Zaixso, 1974; Otaegui y Zaixso, 1974; Kelaher y Cole, 2005).

La distribución de los poliplacóforos se ve influenciada por los mecanismos de dispersión que adopta el grupo. La capacidad de dispersión durante el período larval es limitada, ya que la mayoría de las especies conocidas tienen un desarrollo que involucra atravesar un estadio de larva trocófora lecitotrófica relativamente corto (ver REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO; Yearsley y Sigwart, 2011). Algunas macroalgas laminariales, también llamadas *kelps*, constituyen uno de los medios de dispersión para los quitones, ya que son conjuntamente transportados por las corrientes oceánicas cuando se desplazan a la deriva (Thiel y Gutow, 2005; Fraser *et al.*, 2011). El hombre también ha favorecido la dispersión de especies de este grupo por transporte involuntario de larvas en aguas de lastre o en cultivos de bivalvos comerciales, o incluso adultos en los cabos y cascos de embarcaciones (Wolff, 2005; Arias y Anadón, 2013). *Chaetopleura angulata*, que tiene

una amplia distribución a lo largo del Atlántico Sudoccidental, desde el Sur de Brasil hasta la Patagonia, fue introducido por el hombre inicialmente en la Península Ibérica y posteriormente se extendió a Portugal y el norte de España (Kaas y Van Belle, 1985). En un trabajo reciente, se reportaron dos nuevas especies de quitones (*Chiton cumingsii* y *Tonicia atrata*, oriundas del extremo sur de América de Sur) introducidas en Europa (Arias y Anadón, 2013).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los poliplacóforos son generalmente dioicos, aunque se han registrado especies hermafroditas. En el primer caso, machos y hembras, en forma sincronizada, liberan sus gametas a través de los gonoporos al agua, donde ocurre la fecundación. En la mayoría de las especies los oocitos son liberados al mar de manera independiente, como sucede en *Plaxiphora aurata* y *Chaetopleura isabellei*, aunque también se conocen especies que forman agregados en masas gelatinosas adheridas al fondo.

Una vez producida la fertilización, los huevos sufren un clivaje espiral dando lugar a larvas trocóforas lecitotróficas, que luego de un corto período de vida libre nadadora comienzan la metamorfosis con un achatamiento dorso-ventral (Figura 11). En esta instancia aparecen, en posición dorsal, los primeros 7 surcos transversales y posteriormente el octavo, representando los sitios donde se formarán las placas. Una vez que

se desarrollan las placas ocurre el asentamiento, mediante el cual el juvenil comienza su existencia bentónica (Kaas y Van Belle, 1985; Strathmann y Eernisse, 1987).

De las más de 900 especies de poliplacóforos descritas hasta el momento sólo se conocen unas 36 que incuban los huevos en el surco paleal (Liuzzi y Zelaya, 2013). En algunas de ellas, la incubación implica retener en el surco paleal a los embriones hasta liberar larvas trocóforas. En otras, como en *Leptochiton kerguelensis*, *He miarthrum setulosum*, *Ischnochiton stramineus* y *Tonicia lebruni*, la incubación es más prolongada alcanzando a albergar juveniles completamente desarrollados. Se conoce una única especie (*Calloplax vivipara*, de Chile) que retiene juveniles completamente desarrollados dentro de la gónada de la hembra (Plate, 1898).

Son pocas las especies hermafroditas que se conocen hasta el momento. *Cyanoplax fernaldi* y *C. caverna*, dos especies de las costas de América del Norte, son hermafroditas simultáneos capaces de autofecundarse e incubar sus huevos en el surco paleal (Strathmann y Eernisse, 1987; Eernisse, 1988).

En los últimos tiempos, se ha hecho hincapié en la importancia de conocer los aspectos reproductivos de los poliplacóforos, como la ultraestructura de los huevos, de los espermatozoides y el modo de fertilización. Estas características, entre otras como la morfología y arreglo de las branquias, han permitido redefinir las relaciones filogenéticas del grupo (Hodgson *et al.*, 1988; Sirenko, 1993; Buckland-Nicks, 2008).

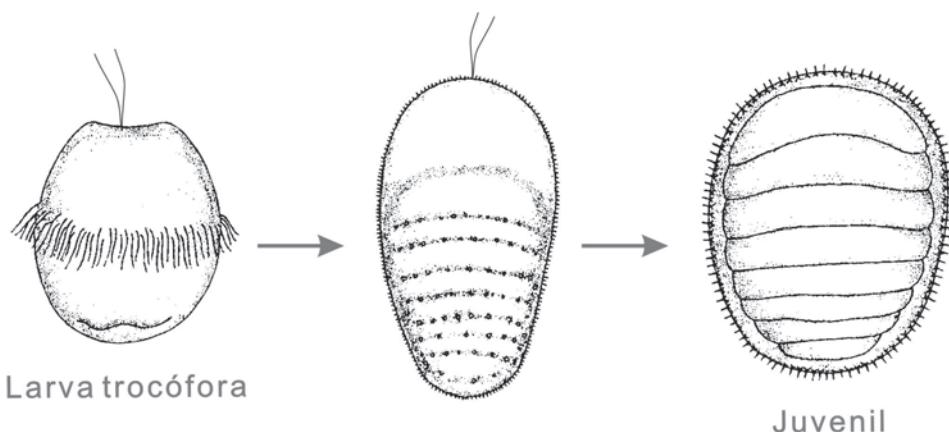


Figura 11. Esquema de la metamorfosis de un poliplacóforo desde larva trocófora hasta juvenil (modificado de Brusca y Brusca, 2003).

Los oocitos están cubiertos por la membrana vitelina y una cubierta ornamentada, cuya morfología varía en las distintas especies, y comparten patrones básicos similares cuanto mayor sea el parentesco. Tanto el propio oocito como las células foliculares que lo rodean participan en la formación de la cubierta, constituida de mucopolisacáridos y proteínas (Eernisse y Reynolds, 1994). Las cubiertas están formadas por placas (también llamadas bases) que pueden llevar, o no, proyecciones (Figura 12).

En el caso de las especies del orden Chitonida, las del suborden Chitonina se caracterizan por presentar proyecciones delicadas, elongadas, espiniformes y placas angostas, mientras que las del suborden Acanthochitonina llevan cúpulas grandes y placas anchas (Sirenko, 2006). Existen al menos dos mecanismos de fertilización en los Chitonina. En uno de ellos, las placas que forman la cubierta, o las bases de las proyecciones, presentan poros a través de los que ingresan los espermatozoides, como en *Ischnochiton stramineus* y *Chaetopleura isabellei* (Ituarte *et al.*, 2010; Liuzzi y Zelaya, 2013), mientras que en el otro, la cubierta tiene sobre la superficie una capa densa y continua que es digerida por el esperma. Dentro de los Acanthochitonina, algunas especies tienen cúpulas permanentemente abiertas por donde ingresa el esperma, mientras que en otras las cúpulas están cerradas y el esperma entra a través de los microporos ubicados entre las placas (Buckland-Nicks, 2008). En *Leptochiton asellus*, un representante europeo del orden Lepidopluri-

da, la cubierta de los oocitos es desnuda y gruesa. Al comparar la forma de las proyecciones entre especies estrechamente relacionadas (por ejemplo del mismo género) con estrategias reproductivas diferentes (incubadoras *vs.* no incubadoras) se observa que las primeras presentan proyecciones reducidas o distalmente curvadas (Figura 12B), fenómeno que podría interpretarse como una adaptación para retener un mayor número de huevos en el surco paleal (Eernisse, 1988; Liuzzi y Zelaya, 2013). Los espermatozoides de cada especie también tienen una morfología única, pudiendo reconocerse similitudes entre especies del mismo suborden o la misma familia (Hodgson *et al.*, 1988).

ECOLOGÍA

Los poliplacóforos habitan en los más diversos ambientes marinos, desde las zonas costeras intermareales hasta las llanuras abisales. También se han registrado representantes de este grupo restringidos a ambientes extremos, como fuentes hidrotermales y afloramientos de metano (Saito *et al.*, 2008; Schwabe y Sellanes, 2010) o viviendo sobre madera sumergida o huesos de ballenas y alimentándose de ellos (Sirenko, 2004; Schwabe y Sellanes, 2004).

Las especies litorales viven sobre sustratos rocosos, se alimentan principalmente de algas y sus períodos de alimentación están condicionados a las pleamaras (Brandani *et al.*, 1974; Kaas y Van Belle, 1985). Dethier y Duggins (1984) recono-

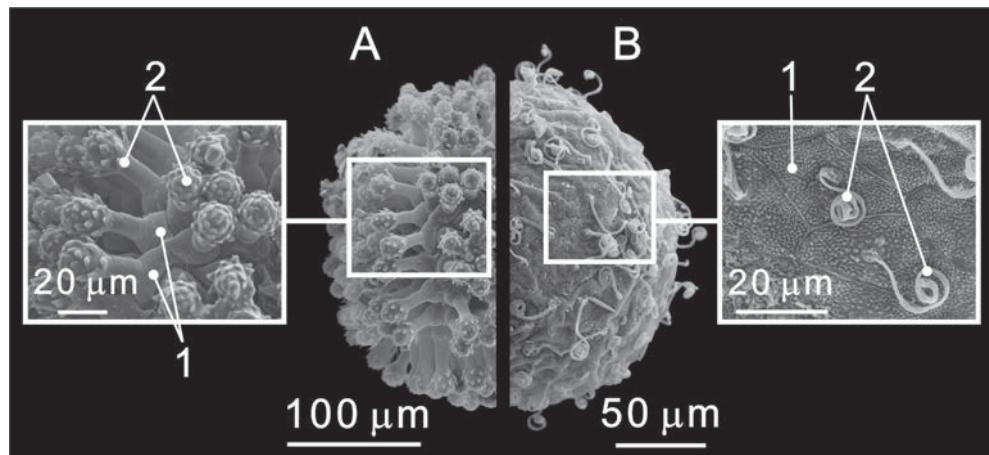


Figura 12. Fotografías obtenidas con microscopio electrónico de barrido. A: Oocito emitido al agua de *Chaetopleura isabellei*; B: huevo del quitón incubador *Ischnochiton stramineus*. (1) placas de la cubierta, (2) proyecciones.

cieron al quitón *Katharina tunicata* como el herbívoro dominante del intermareal rocoso de la isla San Juan (Washington) y el mayor determinante de la estructura comunitaria. Aunque este poliplacóforo, de gran talla, prefiere alimentarse de una macroalga específica (del género *Hedophyllum*) su dieta también incluye otras algas (diatomeas y coralináceas articuladas) e invertebrados como poríferos, lapas, poliquetos y briozoos. Los estudios de contenidos estomacales de las especies del litoral argentino también reflejan este tipo de hábito alimentario, donde el mayor componente de la dieta es algal aunque se hallan con frecuencia espículas de esponjas y restos de briozoos (Brandani *et al.*, 1974). Las especies de aguas profundas pueden alimentarse de poríferos, hidrozoos o corales aunque la mayoría de las especies del género *Leptochiton* se alimentan de pequeños organismos como diatomeas, radiolarios, foraminíferos, larvas de crustáceos y de poliquetos, y partículas orgánicas depositadas en los sedimentos del fondo (Kaas y Van Belle, 1985).

Los poliplacóforos son un importante eslabón en las cadenas tróficas por ser consumidores primarios y el alimento de numerosas especies de peces (Randall, 1967; Chelazzi *et al.*, 1983).

Es sabido que los poliplacóforos presentan fototaxis negativo y durante los períodos de luz se refugian en lugares relativamente sombríos (Omelich, 1967). No obstante, algunas especies pueden tolerar la luz y desarrollar ciclos de actividad diurna. Brandani y colaboradores (1974) hallaron que era común encontrar a *Plaxiphora aurata* en ambientes rocosos expuestos al oleaje y al sol, aunque había cierta preferencia por los lugares protegidos como grietas y oquedades. Sin embargo, *Chaetopleura isabellei* no fue hallada en las superficies

expuestas al sol o al embate de las olas.

En algunas especies costeras se ha encontrado que los individuos de las tallas más pequeñas se disponen en lugares específicos del ambiente, generalmente de menor estrés, mientras que los de tallas mayores se ubican en las zonas más expuestas. Esta disposición de los individuos se conoce como segregación espacial por tamaños (Brandani *et al.*, 1974; Otaíza y Santelices, 1985).

Es habitual que los poliplacóforos lleven organismos viviendo sobre sus placas, e incluso sobre el cinturón (epibiontes). En un estudio llevado a cabo en el litoral de Mar del Plata, se reconoció sobre el quitón *C. isabellei* cianobacterias, diatomeas y protozoos mientras que sobre *P. aurata* se observaron varias especies de macroalgas e invertebrados (Brandani *et al.*, 1974).

Algunas especies son conocidas por presentar comportamiento de regreso al refugio (*homing behaviour*), retornando a la depresión que ocupan en la roca al finalizar sus actividades de alimentación (Glynn, 1970). La especie indo-pacífica *Acanthopleura gemmata*, además de regresar al refugio, lo defiende agresivamente de otros quitones que pretendan invadirlo (Chelazzi *et al.*, 1983).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Poblaciones humanas nativas de las Antillas, Bermudas, República Dominicana y Panamá se alimentan de algunas especies de poliplacóforos como *Acanthopleura granulata* y *Katharina tunicata* (Glynn, 1970; Kaas y Van Belle, 1985). Por otro lado, una fuente de alimento común y tradicional de las poblaciones nativas de las costas de Alaska es el quitón *Cryptochiton stelleri*, que llega a medir 33 cm y alcanza a pesar 800 g.



BIBLIOGRAFÍA

- Arias A. y Anadón N. 2013. *Tonicia atrata* and *Chiton cumbungi* (Polyplacophora: Chitonidae): First records in European waters. *Zootaxa* 3626: 593-596.
- Brandani A., Faedo J.C. y Penchaszadeh P.E. 1974. Aspectos de la ecología de los quitones del litoral de Mar del Plata (Mollusca, Poliplacophora) con especial referencia a sus epibiosis. *Ecología* 2: 19-33.
- Brusca R.C. y G.J. Brusca. 2003. *Invertebrates* (2da ed.). Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. pp 936.
- Buckland-Nicks J. 2008. Fertilization biology and the evolution of chitons. *American Malacological Bulletin* 25: 97-111.
- Chelazzi G., Focardi S., Deneubourg J.L. y Innocenti R. 1983. Competition for the home and aggressive behavior in the chiton *Acanthopleura gemmata* (Blainville) (Mollusca: Polyplacophora). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 15-20.
- Dethier M.N. y Duggins D.O. 1984. An “indirect commensalism” between marine herbivores and the importance of competitive hierarchies. *The American Naturalist* 124: 205-219.
- Eernisse D.J. 1988. Reproductive patterns in six species of *Lepidochitona* (Mollusca: Polyplacophora) from the Pacific coast of North America. *Biological Bulletin* 174: 287-302.
- Eernisse D.J. y P.D. Reynolds. 1994. Polyplacophora. En: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, Volume 5, Mollusca I. Harrison y Kohn (eds). Wiley-Liss, Inc., New York, pp 55-110.
- Fraser C.I., Nikula R. y Waters J.M. 2011. Oceanic rafting by a coastal community. *Proceedings of the Royal Society* 278: 649-655.
- Glynn P. W. 1970. On the ecology of the Caribbean chitons *Acanthopleura granulata* Gmelin and *Chiton tuberculatus* Linné: Density, mortality, feeding, reproduction, and growth. *Smithsonian Contributions to Zoology* 66: 1-21.
- Hodgson A.N., Baxter J.M., Sturrock M.G. y Bernard R.T.F. 1988. Comparative spermatology of 11 species of Polyplacophora (Mollusca) from the suborders Lepidopleurina, Chitonina and Acanthochitonina. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series* 235: 161-177.
- Ituarte C., Liuzzi M.G. y Centurión R. 2010. Egg hull morphology in two chitons (Polyplacophora) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Malacologia* 53: 167-174.
- Kaas P. y R.A. Van Belle. 1985. Monograph of living chitons (Mollusca: Polyplacophora). Volume 1, Order Neoliricata: Lepidopleurina. E.J. Brill, Leiden. pp 240.
- Kelaher B.P. y Cole V.J. 2005. Variation in abundance and size-structure of populations of the small chiton, *Acanthochitona retrolecta*. *Journal of Molluscan Studies* 71: 145-151.
- Liuzzi M.G. y Zelaya D.G. 2013. Egg-hull ultrastructure of *Ischnochiton stramineus* (Sowerby, 1832), a South American brooding chiton (Chitonida: Ischnochitonidae). *Journal of Molluscan Studies* doi:10.1093/mollus/eyt029.
- Lord J. P. 2011. Larval development, metamorphosis and early growth of the gumbboot chiton *Cryptochiton stelleri* (Middendorff, 1847) (Polyplacophora: Mopaliidae) on the Oregon Coast. *Journal of Molluscan Studies* 77: 182-188.
- Okusu A., Schwabe E., Eernisse D.J. y Giribet G. 2003. Towards a phylogeny of chitons (Mollusca, Polyplacophora) based on combined analysis of five molecular loci. *Organisms Diversity & Evolution* 4: 281-302.
- Omelich P. 1967. The behavioural role and the structure of the aesthetes of chitons. *The Veliger* 10: 77-82.
- Otaegui A.V. y Zaixso H.E. 1974. Distribución vertical de los moluscos marinos del litoral rocoso de la ría de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Physis* 33: 321-334.
- Otaíza R.D. y Santelices B. 1985. Vertical distribution of chitons (Mollusca: Polyplacophora) in the rocky intertidal zone of Central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 86: 229-240.
- Pearse J. S. 1979. Polyplacophora. En: *Reproduction of marine invertebrates*, Volume 5: Pelecypods and lesser classes. Giese y Pearse (eds). Academic Press. New York. pp 27-85.
- Plate L.H. 1898. Die Anatomie und Phylogenie der Chitoniden. *Zoologische Jahrbücher. Fauna Chilensis* 2, Supplement 5. pp 15-216.
- Randall J.E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* 5: 665-847.
- Saito H., Fujikura K. y Tsuchida S. 2008. Chitons (Mollusca: Polyplacophora) associated with hydrothermal vents and methane seeps around Japan, with descriptions of three new species. *American Malacological Bulletin* 25: 113-124.
- Schiaparelli S., Dell'Angelo B., Sabelli B., Gualandi B. y Taviani M. 2004. New data on the feeding of deep Sea Mediterranean Chitons. *Bollettino Malacologico*, Roma, Supplemento 5: 117-119.
- Schwabe E. 2005. A catalogue of Recent and fossil chitons (Mollusca: Polyplacophora) Addenda. *Novapex* 6: 89-105.
- Schwabe E. y Sellanes J. 2004. A new species of *Lepidochitona* (Mollusca: Polyplacophora: Ischnochitonidae), found on whale bones off the coast of Chile. *Iberus* 22: 147-153.
- Schwabe E. y Sellanes J. 2010. Revision of Chilean bathyal chitons (Mollusca: Polyplacophora) associated with cold-seeps, including description of a new species of *Leptochiton* (Leptochitonidae). *Organisms, Diversity & Evolution* 10: 31-55.

- Sirenko B.I. 1993. Revision of the system of the order Chitonida (Mollusca: Polyplacophora) on the basis of correlation between the type of gills arrangement and the shape of the chorion processes. *Ruthenica* 3: 93-117.
- Sirenko B.I. 2004. The ancient origin and persistence of chitons (Mollusca, Polyplacophora) that live and feed on deep submerged land plant matter (xylophages). *Boletino Malacologico*, Supplemento 5: 111-116.
- Sirenko B.I. 2006. New outlook on the system of chitons (Mollusca: Polyplacophora). *Venus* 65: 27-49.
- Steneck R.S. y Watling L. 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: A functional group approach. *Marine Biology* 68: 299-319.
- Strathmann M.S. y Eernisse D.J. 1987. Phylum Mollusca, Class Polyplacophora. En: *The Friday Harbor Labs Handbook of Marine Invertebrate Embryology*. University of Washington Press, Seattle, pp 205-219.
- Thiel M. y Gutow L. 2005. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43: 279-418.
- Vendrasco M.J., Fernandez C.Z., Eernisse D.J. y Runnegar B. 2008. Aesthete canal morphology in the Mopaliidae (Polyplacophora). *American Malacological Bulletin* 25: 51-69.
- Wolff W.J. 2005. Non-indigenous marine and estuarine species in The Netherlands. *Zoologische Mededelingen* 79: 1-116.
- Yearsley J.M. y Sigwart J.D. 2011. Larval transport modeling of deep-sea invertebrates can aid the search for undiscovered populations. *PLoS ONE* 6: e23063. doi:10.1371/journal.pone.0023063.
- Zaixso H.E. 1974. Poliplacóforos de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Contribución Científica del Centro de Investigación en Biología Marina* 109: 1-8.

GASTROPODA

Juliana Giménez
y María E. Torroglosa



INTRODUCCIÓN

La clase Gastropoda es la más numerosa de las clases de moluscos, con más de 100 mil especies existentes, siendo así el grupo más exitoso y diverso dentro de los moluscos.

Esta clase, se caracteriza generalmente por tener una conchilla simple, a menudo en espiral, en algunos se ha reducido o inclusive se ha perdido.

El estudio de los gasterópodos ha llevado al desarrollo de investigaciones relacionadas con distintas ramas de la biología, ecología, embriología, sistemática, evolución, genética, fisiología, así como también otros aspectos aplicados como la acuicultura y las pesquerías.

La biología reproductiva de los gasterópodos proporciona valiosa información para las mencionadas ramas de la biología, y por sobre todo para las áreas relacionadas con la pesca. Desde el punto de vista ecológico, es también importante la información que aporta el conocimiento de los ciclos de vida, la energía invertida en reproducción, la biología larvaria y la capacidad de dispersión, así como también los factores que afectan al rellutamiento.

Los moluscos y más específicamente los gasterópodos, presentan la más amplia gama de variedades y de estrategias reproductivas dentro del Reino Animal. La enorme diversificación que sufrió el grupo de los moluscos y la conquista de nuevos hábitat y modos de vida se vio posibilitada por el desarrollo de nuevos modos y estrategias reproductivas, como la adquisición de la fecundación interna, el hermafroditismo, el desarrollo de nuevos tipos de cubiertas de protección para los embriones, la adición de nutrientes intra o extraembrionarios, o la aparición de diversos tipos de cuidado parental.

En los gasterópodos la concha, cuando está presente, siempre es de una sola pieza y puede ser enrollada o desenrollada. Los gasterópodos marinos tienen una amplia variedad de tamaños, desde

tallas microscópicas a gigantescas como *Adelomelon beckii*, un volutido del Mar Argentino, de hasta 40 cm de longitud de concha (Arrighetti *et al.*, 2011). En el mar, los gasterópodos son comunes tanto en las zonas del litoral y en las grandes profundidades, incluso hay formas pelágicas.

MORFOLOGÍA

La descripción morfológica de los gasterópodos, abarca estructuras rígidas, como la conchilla y la rádula, que constituyen caracteres de importancia taxonómica, y partes blandas de la masa visceral.

La conchilla es secretada por la epidermis, esta constituida por carbonato de calcio. Protege la masa visceral, y partes blandas como el pie y la cabeza. En algunos casos, esta conchilla puede estar recubierta por un pliegue de la epidermis, adquiriendo una posición interna. La conchilla puede tener forma cónica, o enroscada en forma de espiral. El enroscamiento de la conchilla, para generar el espiral, es independiente de la torsión que sufre la masa visceral. La parte más antigua de la conchilla, se produce durante el desarrollo larval y se denomina protoconcha. Cada una de las vueltas recibe el nombre de anfroto (Figura 1). La última vuelta contiene a la abertura por la que asoma el pie. La conchilla puede presentar formaciones (cordones, láminas, espinas) que sobresalen de manera más o menos regular, denominadas ornamentaciones. La conchilla está recubierta por una capa proteica, llamada periostraco. Esta capa presenta grosor, consistencia y color variable en los distintos grupos.

La rádula, es una estructura rígida, que asemeja una cinta con numerosos dientes. Interviene en la alimentación. El desarrollo de técnicas de microscopía electrónica, ha dado lugar a una herramienta fundamental en el estudio de la morfología de la rádula. El número y la morfología de los dientes son caracteres de importancia taxonómica a nivel



Gastropoda

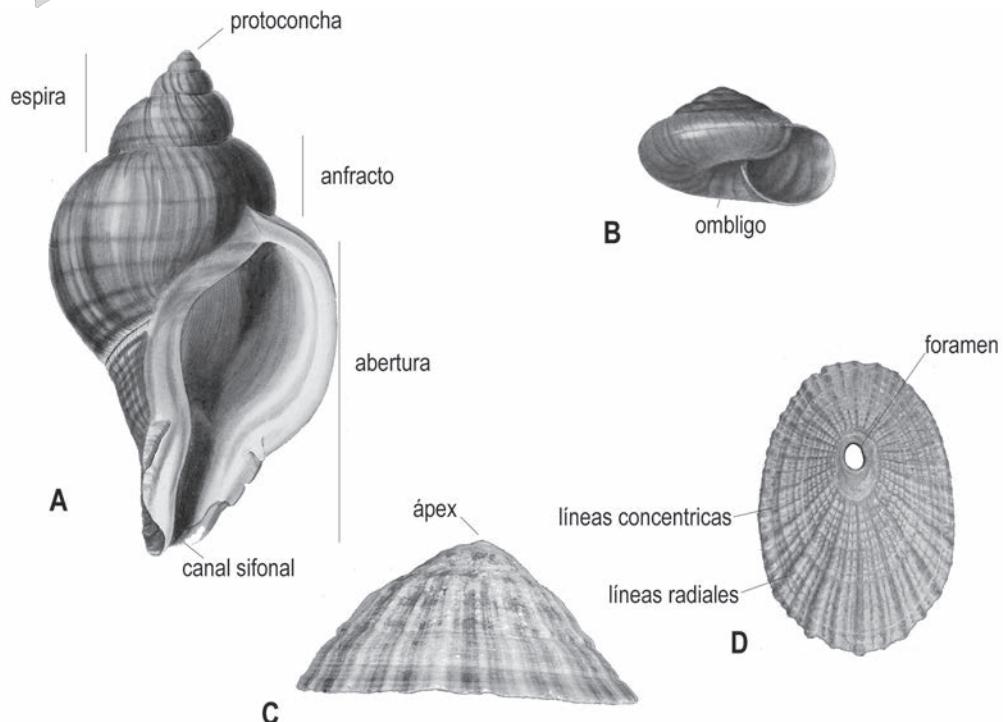


Figura 1: Conchillas: A: Conchilla fusiforme, características morfológicas. B: conchilla globosa. C: conchilla triangular, vista lateral. D: conchilla triangular, vista dorsal.

específico y a niveles superiores, la diversidad es amplia e inclusive algunos no poseen rádula en el estado adulto.

La morfología de la rádula está asociada a los hábitos alimenticios. Las especies carnívoras presentan rádulas con pocos dientes, que suelen ser diferentes entre si, y en los herbívoros, las rádulas tienen numerosos dientes similares entre si (Meirelles y Matthews-Cascon, 2003). Las rádulas que presentan siete tipos de dientes (dos marginales y un lateral a cada lado y un diente central reciben el nombre de tenioglosas. La diversidad en la morfología y número de dientes, a partir de este modelo, da lugar a diferentes tipos radulares. En particular, en las especies carnívoras, es posible encontrar una amplia variedad de rádulas. La rádula raquíglosa, presenta un diente central o raquídeo que puede tener una o más císpides, pueden tener dientes laterales y alcanzar un total de tres dientes (Figura 2). Este tipo radular es característico de los Neogastropoda. La denominada rádula de tipo toxoglosa, presenta un diente alargado similar a un arpón que permite inyectar veneno en las presas y es característica del gene-

ro *Conus*. La rádula nematoglosa es propia de la familia Cancelarioidea que incluye especies que parasitan peces. Consiste en una rádula constituida por un solo diente, que actúa como una aguja, permitiendo el pasaje de sangre y otros fluidos al interior de la cavidad bucal. La rádula docoglosa, característica de los herbívoros, tiene tres pares de dientes laterales y un par de dientes marginales (Brusca y Brusca, 2003). El tamaño de la rádula, también está relacionado con la dieta, los carnívoros presentan rádulas mas cortas que los herbívoros (Meirelles y Matthews-Cascon, 2003).

ANATOMÍA

En lo que respecta a la caracterización general de la anatomía de las partes blandas. Los gasterópodos generalmente tienen en la posición ventral, un pie simple que les permite desplazarse, es una de las principales características y da origen al nombre del grupo. Sobre el pie, se encuentra la masa visceral. Durante en desarrollo embrionario, la masa visceral de los gasterópodos sufre una torsión. Como consecuencia de

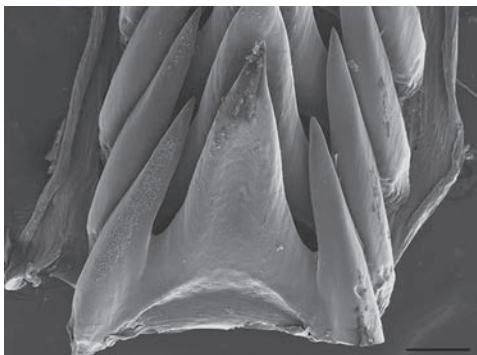


Figura. 2. Fotografía de la rádula de tipo raquíglosa de *Adelomelon beckii*, con un diente central con tres cúspides. Escala 200 micrones. Tomado de Arrighetti, 2009.

la torsión, la boca y el ano de estos organismos están ubicados en la porción anterior. En algunos grupos como los opistobranquios existe un proceso de detorsión secundario. En la porción anterior, la cabeza suele presentar tentáculos con órganos sensoriales, un sifón inhalante y una probóscide. La epidermis suele presentar un pliegue denominado manto, que secreta la conchilla y a su vez constituye el sifón inhalante. El sifón inhalante permite incorporar agua, generando una entrada para la corriente de agua. En el extremo anterior de la probóscide está la cavidad oral y dentro se encuentra la rádula. La rádula descansa sobre un cartílago de nominado odontóforo. La contracción de los músculos del odontóforo permite que la misma se desplace de adelante hacia atrás y viceversa. En la porción posterior de la boca, desembocan glándulas salivales, están son las encargadas de producir secreciones que lubrican la rádula y envuelven a las partículas de alimento. En algunos especies de caracoles puede haber glándulas de Leiblein, que producen neurotoxinas y les permiten capturar presas (Modica y Holford, 2010). El alimento es conducido por el esófago hacia el estomago. El estomago presenta diferentes regiones, divertículos y ciegos. Y esta comunicado con la glándula digestiva. La digestión extracelular e intracelular puede ocurrir en el estomago y/o en la glándula digestiva, eso varia en los diferentes grupos. El intestino, participa principalmente de la formación de las heces y termina en el ano. Este último suele desembocar en una cavidad presente entre el manto y la masa visceral, denominada cavidad del manto o cavidad paleal. En la cavidad paleal, se encuentran las branquias y allí ocurre el intercambio gaseoso.

La corriente exhalante de agua se lleva los desechos.

La circulación es abierta, el corazón consta de un ventrículo y una aurícula y está en la porción anterior como consecuencia de la torsión la masa visceral. Del ventrículo sala una aorta posterior que irriga la masa visceral y una aorta anterior que irriga cabeza y pie. La sangre que recorre senos sanguíneos es reunida en una vena, que atraviesa el riñón y posteriormente ingresa al circuito braquial. Los órganos excretores o riñones son estructuras tubulares, puede haber uno o dos. Son sacos ciegos, y los poros excretores, por los que se eliminan los desechos se encuentran en la cavidad del manto. En cuanto a la reproducción, los sexos suelen ser reparados, aunque hay especies hermafroditas. La gónada suele encontrarse en el extremo de la espira (extremo posterior del animal), en contacto con la glándula digestiva. La fecundación es interna y hay una serie de estructuras que permiten la transferencia y recepción de gametas. En los machos el testículo desemboca en un conducto deferente que termina en un pene. En las hembras suele haber una serie de glándulas y asociadas al oviducto, como la glándula del alimento y de la capsula y otras modificaciones del oviducto, como la *bursa copulatrix*, que es un ensanchamiento del oviducto en la porción terminal. Esta descripción general se puede ver modificada a diferentes niveles taxonómicos (Figura 3).

SISTEMÁTICA

Hace más de doscientos años Cuvier (1798) realizó la primera descripción de la clase Gastropoda. Actualmente la clasificación de los gasterópodos más moderna es la propuesta por, Ponder y Lindberg (1997), sobre la base de la comparación de la información de 117 caracteres morfológicos para establecer con certeza la relación entre los diferentes grupos. De esta manera pudieron reconstruir un árbol filogenético, que reúne a todos los grupos de gasterópodos conocidos. Sumado a los caracteres que tradicionalmente se consideran en estudios taxonómicos (rádula, concha, pie, sistema nervioso entre otros), en ese relevamiento se incluyeron estudios sobre la musculatura de la masa bucal y la probóscide, el estomago, el desarrollo de la rádula y el estudio ultraestructural de los espermatozoides. Este último es considerado por los autores como uno de los caracteres más robustos del análisis.



Gastropoda

Los gasterópodos se pueden clasificar en Caenogastropoda, Vetigastropoda, Neritimorpha y Heterobranchia.

El grupo más diverso es el de los caenogastropodos. Este grupo esta representado en el Atlántico Sur por numerosas familias y especies. Presentan morfologías diversas, se distribuyen a diferentes profundidades en toda la plataforma continental y algunos inclusive, son objetivos de pesquerías artesanales.

Dentro de los caenogastropodos del Atlántico Sur, podemos citar especies de la familia Calyptraide Lamarck, 1809, como *Trochita pileolus*, *Trochita pileus* y *Crepidula argentina*, especies de tamaño pequeño, conchilla cónica, hermafroditas e incubadores. Dentro de los caenogastropodos se encuentra el grupo neogastropoda. Los Neogastropodos están representados en el Atlántico Sur por numerosas familias. Dentro de la

familia Volutidae Rafinesque, 1815: *Adelomelon ancilla* y *Zidona dufresnei* son especies de gran tamaño, con conchilla fusiforme, ornamentadas con líneas de crecimiento y carecen de opérculo. La familia Muricide Rafinesque, 1815, incluye a la especie *Trophon geversianus* (presenta una distribución muy amplia, una gran diversidad en cuanto a la morfología de su conchilla espiralada, con diferentes ornamentaciones y con opérculo (Pastorino, 2005). La familia Nassariidae Iredale, 1916, incluye especies que habitan el submareal (5 - 15 metros de profundidad), miden entre 5 y 10 centímetros de largo. Su conchilla es espiralada, globosa, con opérculo y pueden presentar ornamentaciones. Especies como *Buccinanops globulosus* *Buccinanops monilifer* que presenta espinas en los dos últimos anfractos y *Buccinanops cochlidium* se distribuyen en la costa bonaerense y norte de la Patagonia. La familia Buccinulidae incluye organismos con conchilla fusiforme, espiralada, puede presentar ornamentaciones y con opérculo, como *Pareuthria powelli* entre otras.

Los Vetigastropoda comprenden a los fisurílidos, trochídos y caliostomas entre otros. Los fisurílidos o fisurelas, son organismos con conchillas cónicas reducida con una perforación superior, o foramen. Otras especies del grupo, carecen de foramen, son animales pequeños con una conchilla helicoidal con forma de trompo, abertura globosa, opérculo corneo y pueden presentar cordones en la conchilla como ornamentación como es el caso de *Calliostoma coppingeri* de la familia Calliostomatidae Thiele, 1924. Otras familias representadas en el Atlántico Sur, incluyen a *Tegula patagonica*, de la familia Trochidae Rafinesque, 1815 y dentro de las fisurelas, la familia Fissurellidae Flemming, 1822, representada por *Fissurella patagonica*.

Dentro de los Neritimorpha, se encuentran especies marinas tropicales y subtropicales, especies terrestres y dulceacuícolas. Están representados por un número reducido de familias. Presentan conchilla de formas variadas, esta pueden ser cónica e inclusive puede estar ausente. De la familia Neritidae, la especie *Nerita peloronta* ha sido citada para el mar Caribe y *Nerita chilensis* citada para el Pacífico Sur. Presentan conchilla con forma de espiral de dimensiones pequeñas y cordones a modo de ornamentaciones.

Finalmente dentro de los heterobranquios, se encuentran gasterópodos de morfologías diversas. Desde organismos pequeños que habitan el

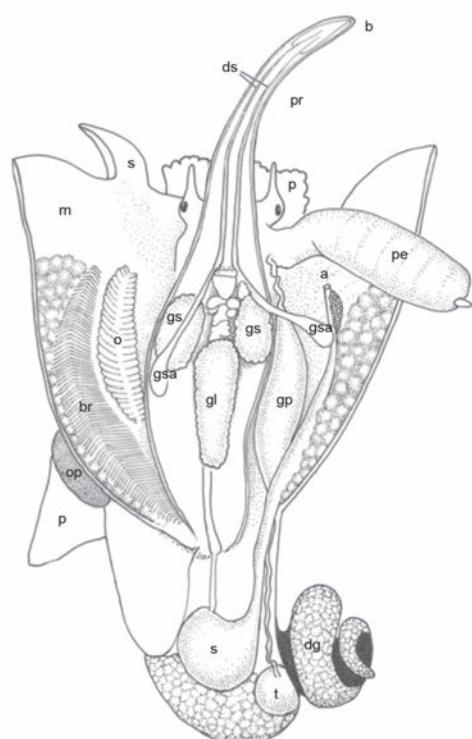


Figura 3: Esquema de la anatomía general de un Caenogastropoda macho. a: ano; b: boca; br: branquia; dg: glándula digestiva; ds: ductos salivales; gl: glándula de Lieblein; gp: glándula prostática; gs: glándulas salivales; gsa: glándulas salivales accesorias; m: manto; o: osfradio; op: opérculo; p: pie; pr: probóscide; s: sifón; t: testículo (modificado de Ponder, 1998)



intermareal, hasta los opistobranquios o babosas de mar. El heterobranquio, más conocido en la costa del Atlántico Sur es *Siphonaria lessoni* de la familia Siphonariidae, gasterópodo pulmonado con concha de forma cónica, que carece de foramen y es herbívoro (Adami, 2008). Los opistobranquios, son gasterópodos que tienen su concha reducida, cubierta por el manto, o ausente. Pueden presentar opérculo. En el estado adulto, no presentan la torsión típica de los gasterópodos, sufren detorsión secundaria, lo que les confiere una simetría bilateral secundaria. Son hermafroditas y en su mayoría bentónicos. En la porción anterior suelen presentar un par de tentáculos y rinóforos que son quimiorreceptores. En el Atlántico Sur, habitan diferentes especies, tanto en el intermareal como en profundidad (Figura 4).

Los gasterópodos son un grupo muy diversificada

tanto mundialmente así como en el Atlántico Sudoccidental. Asociados a diferentes sustratos, y profundidades es posible encontrar representantes de los principales grupos a lo largo de toda la costa. Las diferentes condiciones físicas, geográficas y climáticas sobre la plataforma, permiten reconocer dos regiones biogeográficas denominadas provincia Argentina y provincia Magallánica. La provincia Argentina abarca latitudinalmente, desde los 30-32° S hasta los 41-44° S, y desde la costa hasta los 90 metros de profundidad. La provincia Magallánica, se extiende desde Península Valdés, en la provincia de Chubut, hasta Tierra del Fuego y hacia el norte, rodea externamente a la provincia Argentina. La provincia Argentina se caracteriza por tener fondos arenosos y aguas templadas, mientras que en la provincia Magallánica, los fondos son de piedra y la temperatura del aguas

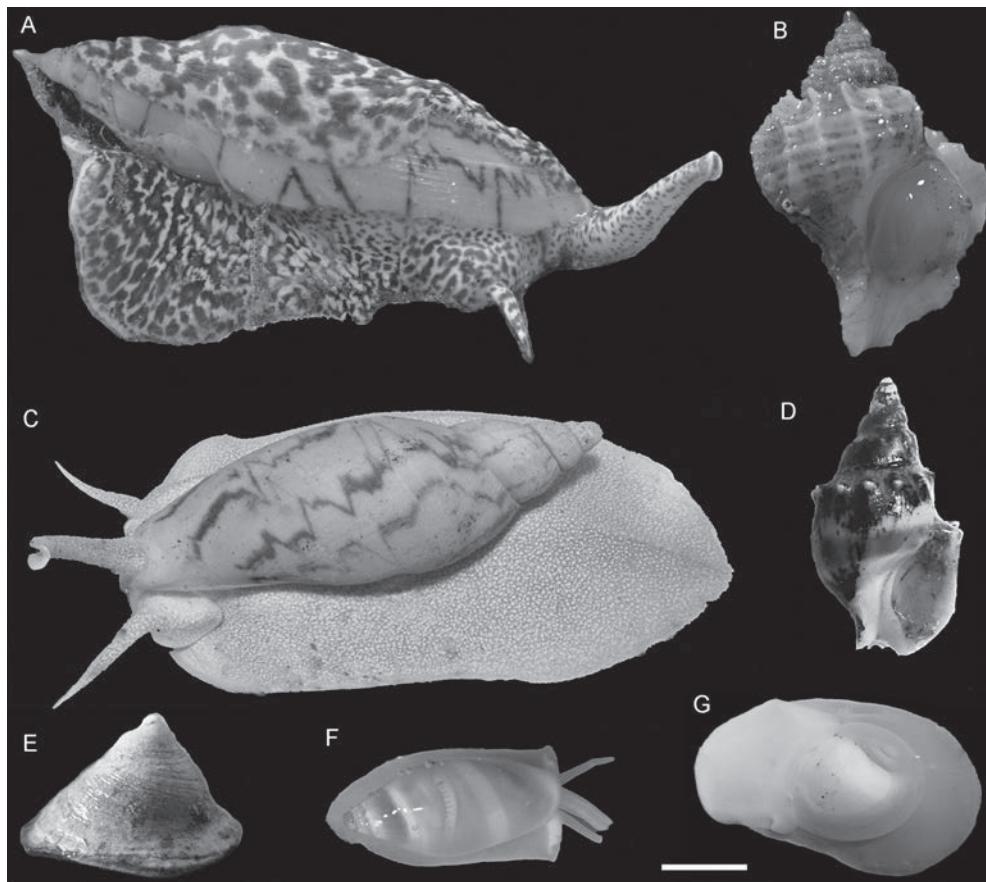


Figura 4: Gasterópodos del mar Argentino. Representantes de los principales grupos de caenogasterópodos. A. *Zidona dufresnei* B. *Trophon geversianus* C. *Adelomelon ancilla* D. *Buccinanops monilifer* E. *Trochita pileus* F. *Marginella warrenii*. G *Natica* sp. Barra de escala: A y C= 30 mm; B= 20 mm; D-G = 10 mm.



es menor. La distribución de la fauna bentónica es característica para cada región biogeográfica, aunque es posible encontrar especies presentes en ambas provincias en la zona de transición (Balech y Ehrlich, 2008). Dentro de los caenogastrópodos, para el Mar Argentino, podemos citar especies de la familia Calyptaeidae, como *Trochita pileolus*, *Trochita pileus* y *Crepidula argentina* entre otras. Estas especies están a lo largo de toda la costa, asociadas a sustratos duros, suelen formar parte de la fauna de los bancos de vieiras entre los 20 y 100 metros de profundidad (Linse, 1999).

Los neogastropodos más representativos pertenecen a la familia Volutidae: comprendida entre otros por las siguientes especies: *Adelomelon ancilla* y *Zidona dufresnei*. *A. ancilla*, se encuentra a la altura de la provincia de Buenos Aires, y a una profundidad de 100 metros, y la misma especie puede encontrarse de 5 a 10 metros en aguas patagónicas hasta el canal del Beagle. Se distribuye en ambas provincias biogeográficas, pero a diferentes profundidades. Esto es consecuencia de las características propias de cada región. La familia Muricidae, incluye a la especie *Trophon geversianus* entre otras. Esta especie presenta una distribución muy amplia, en aguas someras y hasta los 100 metros de profundidad (Pastorino, 2005). El género *Ximenopsis* está representado por numerosas especies, de tamaño pequeño cuya distribución se acota a la provincia Magallánica (Pastorino, 2000). La familia Nassariidae incluye especies que habitan el submareal. *Buccinanops globulosus* presenta una amplia distribución, desde la costa de Uruguay hasta la provincia de Santa Cruz, de aguas costeras hasta los 10 metros de profundidad, generalmente en fondos arenosos (Narvarte, 2006). *Buccinanops monilifer* se distribuye desde Río de Janeiro, Brasil, hasta Golfo San Matías, Argentina (Pastorino, 1993). Es una especie muy común entre los 5 y 15 metros de profundidad en fondos arenosos. La distribución de *Buccinanops cochlidium* abarca desde Río de Janeiro, Brasil, hasta la provincia de Chubut, en aguas poco profundas entre 5 y 55 metros en fondos arenosos o fangosos (Penchaszadeh, 1971; Rios, 1994; Averbuj *et al.*, 2012).

Los Vetigastropoda, incluyen a familias de caracoles con un rango de distribución amplia. *Tegula patagonica*, de la familia Trochidae Rafinesque, 1815 con distribución en la provincia Magallánica. Fisurelas, de la familia Fissurellidae, representada por *Fissurella radiososa* también citada para la

provincia Magallánica (Lince, 1999). Dentro de los heterobranquios, el representante más conocido en la costa del Atlántico Sur es *Siphonaria lessoni* de la familia Siphonariidae. Su distribución abarca la costa de la provincia de Buenos Aires, donde se la encuentra en el intermareal rocoso superior y medio (Adami, 2008).

Los opistobranquios están representados por numerosas familias, su distribución abarca principalmente la provincia Magallánica. Dentro de la familia Chromodorididae Bergh, 1891. La especie *Tyrinna nobilis* presenta una distribución acotada a la provincia Magallánica al igual que *Diaulula punctuolata* de la familia Discodoriidae (Muniain *et al.* 1996; Valdés y Muniain, 2002). Y de la familia Dorididae Rafinesque, 1815, la especie *Doris fontainei* que se encuentra en ambas regiones biogeográficas (Valdés y Muniain, 2002).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

La reproducción es el fenómeno por el cual una especie se perpetúa en el tiempo, y la población de la misma puede aumentar en un momento determinado. En la mayoría de los casos la actividad sexual reproductiva es un evento cíclico dentro de un individuo (Giese y Pearse, 1974). Los ciclos reproductivos incluyen la sucesión de una serie de eventos en los organismos de una determinada población. En individuos que han completado el estadio juvenil, tales eventos incluyen; la proliferación de células gonales (activación de la gametogénesis), la diferenciación y crecimiento de las gametas, y el desarrollo de los comportamientos reproductivos asociados a la cópula o la liberación de gametas.

En el proceso reproductivo pueden identificarse componentes endógenos, inherentes al sistema y exógenos representados por distintos factores ambientales que funcionan como agentes moduladores de los componentes endógenos. Las características reproductivas particulares de una especie o de una población son el resultado de una interacción particular entre los factores endógenos y exógenos. Entre los factores moduladores más estudiados se encuentra la temperatura. Estos factores pueden determinar tanto la periodicidad o la extensión del periodo reproductivo de la especie. La modulación del evento reproductivo a través de los factores exógenos trae aparejado la optimización de la supervivencia de la progenie (Giese

y Pearse, 1974). El conocimiento de los ciclos reproductivos es un componente básico para cualquier análisis de la dinámica poblacional de los gasterópodos (Underwood, 1979; Branch, 1981). Estos tienen generalmente en cuenta el estudio histológico de la góndala, la frecuencia y momento de la puesta, así como la edad reproductiva.

Los Gasterópodos presentan en su mayoría reproducción sexual (Webber, 1977). Probablemente los moluscos más primitivos eran marinos, gonocóricos y expulsaban sus gametos al agua, donde tenía lugar la fecundación (Jong-Brink *et al.*, 1983). Este modo primitivo de reproducción todavía se encuentra en algunos grupos de moluscos. Casi todos aquellos que muestran este tipo de reproducción suelen tener una góndala grande y producen un elevado número de oocitos de pequeño tamaño. En el ovario, los oocitos son rodeados por un material albuminoso y todo ello es envuelto por una fina membrana transparente. El conjunto de oocitos puede ser englobado a su vez por una sustancia mucilaginosa. Esta serie de envolturas puede ser atravesada por los espermatozoides poco después de haber sido liberados, produciéndose la fecundación. Al momento de eclosión generalmente se encuentra en el estadio de larva trocófora o velígera, de vida libre. La eficiencia de este tipo primitivo de reproducción es, por lo general, muy baja, ya que muy pocos son los embriones que llegan a eclosionar, y, el porcentaje de larvas que alcanza la metamorfosis y logra asentarse, es bajo.

Los Neogastropoda reúnen a los gasterópodos más avanzados, y todos sus miembros poseen fecundación interna (Hyman, 1967; Fretter y Graham, 1962). La fecundación ocurre antes del agregado de materiales nutritivos suplementarios y de la construcción de la ovicápsula alrededor de los huevos. Los espermatozoides deben ser transferidos o depositados en la región del oviducto precediendo a las áreas secretoras. Sin embargo, los espermatozoides son generalmente depositados y acumulados en la parte terminal de la *bursa copulatrix*, en la región terminal del ducto femenino (Fretter, 1941; Houston, 1976). La organización del sistema genital femenino en los neogastropodos es bastante uniforme a lo largo de todo el grupo, con algunas diferencias en la localización del receptáculo seminal, la *bursa copulatrix* o la presencia o ausencia de alguna de esas estructuras. El sistema genital femenino generalmente consiste en un simple tubo que se extiende desde

el ovario a lo largo de la masa visceral. En los gasterópodos más primitivos el ovario está conectado con el nefridio derecho y las gametas son evacuadas al agua por vía del nefridioporo derecho. En los neogastrópodos el ovario se abre dentro de la cavidad paleal, a través de un ducto. Generalmente depositan uno o varios huevos dentro estructuras que engloban además el fluido intracapsular. Estas estructuras denominadas cápsulas, pueden presentar algún tipo de escultura más o menos compleja, muy características de cada especie y son producidas en la parte distal del oviducto paleal y son modeladas o manipuladas con el pie. Estas estructuras son resistentes, y permiten la supresión de una fase larvaria de vida libre y los juveniles eclosionan en forma reptante como adultos en miniatura. La mayor parte de los gasterópodos son gonocóricos. En algunos, como las lapas, la fecundación puede ser externa.

Se conocen los ciclos reproductivos de varias especies de caracoles marinos, la mayoría pertenecen al grupo de los arqueogastrópodos y dentro de estos la familia Haliotidae, que muestra patrones reproductivos diferentes entre las diferentes especies y aun dentro de una misma especie. (Boolootian *et al.*, 1962; Newman, 1967; Poore, 1973; Shepherd y Laws, 1974; Hayashi, 1980; Sainsbury, 1982) Entre los neogastrópodos, existen numerosos trabajos que han examinado varios aspectos reproductivos, y la familia Buccinidae, es una de las más estudiadas, en cuanto al comportamiento y el ciclo reproductivo de varias poblaciones de mares del hemisferio norte (Pearse y Thorson 1967; Martel *et al.*, (1986) Kideys *et al.*, (1993) (Valentinsson, 2002). La familia Nassariidae, comprende entre otros a el genero Buccinanops, nombrado así, por d'Orbigny en su viaje por la Patagonia argentina en 1827. d'Orbigny da el nombre de Buccinanops al genero caracterizado por la falta de ojos, y dada la similitud con el género europeo Buccinum, que literalmente significa "Buccino sin ojos".

En el mar Argentino, los volútidos representan un grupo ampliamente estudiado. Giménez y Penchaszadeh (2002) describen el ciclo reproductivo de *Zidona dufresnei*, una especie de aguas templadas, con un desove que comienza en la primavera continuado hasta fines del verano. El periodo reproductivo en la especie muestreada en el área de Mar del Plata, se extiende desde octubre hasta marzo. Durante el verano, el estado avanzado de desarrollo gonadal y desove predomina en la po-



blación adulta. En otoño las gónadas se encontraron bajo el estado atrésico pasando por un periodo de recuperación durante el invierno, llegando a la primavera con una nueva evacuación de las gametas. En machos el índice gonadosomático y en las hembras la proporción de oocitos vitelogénicos muestra un marcado decrecimiento entre octubre y marzo, indicando una evacuación de gametas. En los volutidos de aguas norpatagonicas, Bigatti *et al.* (2008) describen el ciclo reproductivo de *Odontocymbiola magellanica* y Penchaszadeh *et al.* (2009), describen el ciclo reproductivo y puesta en *Adelomelon ancilla*, en ambas especies las etapas de desarrollo de las gametas ocurren entre julio y noviembre, y se alcanzan a un máximo del fotoperíodo. La oviposición se observa en el mes de marzo, cuando la temperatura del agua llega a un máximo de 18 °C. Averbuj y Penchaszadeh (2010) describen el ciclo reproductivo en el nassrido *Buccinanops cochlidium* en aguas norpatagonicas y para el olvido *Olivancillaria deshayesiana* se estudiaron los periodos de desove a lo largo de casi todo el año (Teso *et al.*, 2012), se resumen los principales eventos reproductivos en volutidos, olvidos y nassridos (Figura 5).

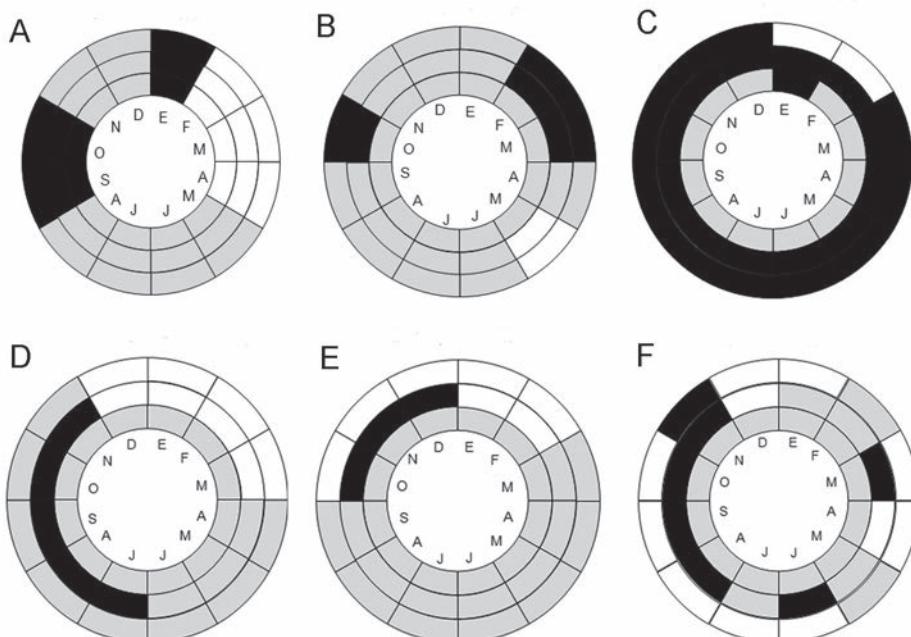


Figura 5. Estadios reproductivos de gasterópodos del mar argentino a lo largo del año. A. *Adelomelon brasiliiana*, B. *Zidona dufresnei*, C. *Olivancillaria deshayesiana*, D. *Odontocymbiola magellanica*, E. *Buccinanops cochlidium*, F. *Adelomelon ancilla*. Referencias: Gris, crecimiento; Negro, desove; Blanco, reabsorción.

ECOLOGÍA

ALIMENTACIÓN

Los hábitos alimentarios de los gasterópodos son tan variados como sus formas y hábitats, pero todos incluyen asociaciones anatómicas, modificaciones de la rádula y adaptaciones fisiológicas (e.g. Taylor *et al.*, 1980, Taylor y Miller, 1989, Taylor 1996, Kohn *et al.*, 1997, Morton y Chan, 1997, Morton y Britton, 2002, Dietl *et al.*, 2004). La mayoría de los neogastrópodos son carnívoros y carroñeros. Utilizan la rádula y la musculatura pedal (Taylor *et al.*, 1980, Barco *et al.*, 2010) para capturar sus presas.

La depredación de los gasterópodos comprende una serie de comportamientos complejos, incluyendo la búsqueda, captura, inmovilización, la penetración de la presa y, finalmente la ingestión (Taylor *et al.*, 1980).

Averbuj *et al.* (2012) estudiaron el comportamiento alimentario del nassrido *Buccinanops cochlidium* en aguas patagónicas, un caracol carnívoro que se alimenta principalmente de bivalvos además de un carroñero oportunista. Los juveniles de esta especie son principalmente carroñeros.

B. cochlidium se alimenta en grupos, siendo la captura realizada por un individuo y seguida por la aproximación de los demás. Para la captura y manipulación utilizan el pie.

En los golfos norpatagónicos, los hábitos alimentarios de los volútidos *Odontoncymbiola magellanica* y *Adelomelon ancilla*, fueron estudiados por Bigatti (2005) reportando el comportamiento de ambas especies, estas especies envuelven con su pie muscular a la presa, creando una cámara donde inmovilizan a la presa después de inyectar una solución narcotizante proveniente de sus glándulas salivales (Bigatti *et al.*, 2009).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Los gasterópodos marinos representan cerca del 2% de la captura mundial de moluscos (FAO, 1998). Esta realidad se traslada a las pesquerías de moluscos marinos, cobrando importancia relación al tonelaje capturado y el valor económico, que representan de esta forma la más trascendente pesquería de invertebrados (FAO, 2013). En los últimos las capturas de los gasterópodos marinos fueron incrementándose levemente desde 75.000 toneladas en 1979 hasta 103.000 toneladas en 1996. Durante el mismo período la cantidad de países involucrados en la pesquería de gasterópodos pasó de 23 a 47 (FAO, 1998). Esta situación ha sido promovida a través de un comportamiento pesquero basado en los sucesivos ciclo de explotación, y de reemplazos de “stock” explotados por otros nuevos recursos o nuevas áreas de pesca. Dentro de estos “nuevos” recursos los gasterópodos marinos forman parte de esta novedosa pesquería. Por otra parte, su alto valor económico y una excesiva captura han originado serios problemas de sobreexplotación (Tegner *et al.* 1989; Ponce-Díaz *et al.*, 1998; Castilla, 1999; Hobday *et al.*, 2001). En varios casos, las poblaciones involucradas han estado cerca del colapso. Las consecuencias económicas y sociales de estos eventos pesqueros han promovido el desarrollo de nuevas propuestas de manejo sustentables basados en aspectos biológicos y económicos (Prince *et al.*, 1988; Castilla, 1999, 2000).

Muchas especies de gasterópodos como *Haliothis* spp., *Strombus gigas*, *Busycon* spp. y *Concholepas concholepas*, tienen un alto valor económico en los mercados internacionales y juegan un importante papel a pequeña escala en las pesquerías artesanales. Sin embargo solamente un

pequeño número de países dominan este tipo de pesquería. Durante las últimas dos décadas entre el 76% y el 88% de la pesca mundial de gasterópodos marinos estaba concentrada en la actividad de 11 países, en América: Chile, México, Perú y Estados Unidos; en Asia y Oceanía: Japón, Australia y República de Corea y en Europa y África: Francia, Reino Unido, Irlanda y Senegal. Siendo las poblaciones explotadas pertenecientes a 11 taxa, endémicas con una dispersión restringida. Mayoritariamente la captura es dominada por la extracción del muricido, *Concholepas concholepas*, en mares de Chile y Perú; *Strombus gigas* en el Caribe, y el abalón, varias especies de *Haliothis* en California y en la costa oeste de la península de Baja California. En Asia y Oceanía, dominada por la pesquería del abalón (*Haliothis sp*), mayoritariamente en Australia y Nueva Zelanda, y *Turbo truncatus*, en Japón y Corea. En África y Europa, las especies extraídas dominantes son *Haliothis midae*, fuertemente capturada en el Sur de África, *Littorina littorea* y *Buccinum undatum*, que son explotados en Europa (Leiva y Castilla, 2002). La pesquería artesanal, de pequeña escala de invertebrados marinos tiene una crítica connotación socioeconómica en países de América Latina. Esta está basada en especies de alto valor y representan una fuente de alimento y de empleo generando fundamentalmente ingreso para la comunidad de pescadores y en algunos casos ganancias por exportación. (Leiva y Castilla, 2002). En Argentina la pesca costera se inicia con la llegada al país de inmigrantes europeos a fines del siglo XIX. Siendo la pesquería artesanal, la principal actividad económica de gran parte de la población de varias ciudades costeras, principalmente Mar del Plata y Necochea. Aunque el objetivo de la pesca fue variando, desde hace más de 30 años a la actualidad el caracol *Z. dufresnei*, es hoy uno de los principales objetivos de la pesca costera en lo que respecta a los gasterópodos.

Desde el año 1988 la pesquería de *Z. dufresnei* presenta un desembarque en diferentes puertos siendo Mar del Plata el de mayor volumen (90%) de desembarque, Necochea entre 5% y 10% y por último San Antonio Oeste hasta un 5%. En la Argentina el desembarque de caracoles oscila entre 500 y 1300 toneladas anuales.

De los volútidos del atlántico sur, que incluyen alrededor de 12 especies, solo *Z. dufresnei* se explota recurrentemente y soporta desde hace 30 años. El surgimiento de la pesca de *Zidona*, fue



desplazando a otros volútidos que antiguamente eran comercializados como el caso de *Adelomelon brasiliiana*. Además el rendimiento de *Zidona dufresnei*, es mayor ya que *A. brasiliiana* generalmente tiene anémonas adheridas a su concha, que aumentan su peso y no poseen valor económico. En Argentina, otros volútidos, como *A. beckii*, componen hasta el 10 % de la pesca, ya que son apreciados como ornamentación, pero sin existir un mercado que los consuma como alimento, hasta el momento. Otra causa de la preferencia de *Z. dufresnei* sobre *A. beckii*, reside en que este último no es tan frecuente como *Z. dufresnei*. Otros volútidos como *A. ancilla* y *Odontocymbiola magellanica*, que se encuentran en las misma latitudes, pero en profundidades que oscilan alrededor de los 100 metros, habitan lugares poco accesibles para el tipo de pesca artesanal que los captura, además no son tan frecuentes y son parte de la comunidad de la vieira *Zygochlamys patagonica*. La captura de esta especie no justificaría el desarrollo de una pesca de tipo comercial, en las mencionadas latitudes, ya que, la accesibilidad al recurso es muy baja para los barcos que operan en este tipo de pesca. Por lo que el esfuerzo de pesca sería mucho mayor que el necesario para la explotación de *Z. dufresnei*.

No existen aun estudios sobre selectividad de pesca de gasterópodos en el océano Atlántico suroccidental. Por ende, otra de las preguntas sobre producción individual en función del espectro de captura, no tiene respuesta, hasta el momento. Solo en Uruguay se han establecido medidas cautelares que buscan la preservación del recurso, fijando tallas y pesos mínimos de caracol entero y peso del pie (resolución nº 188/98 del Instituto Nacional de Pesca) aún sin haber realizado estudios previos de biología reproductiva (Fabiano *et al.*, 2002).

Una de las observaciones puntuales que podría

indicar evidencia de sobreexplotación, en *Z. dufresnei* es la observación directa de las tallas capturadas. La frecuencia las tallas grandes capturadas se redujo, mientras que se observó un incremento en la frecuencia de las tallas intermedias. Estudios recientes muestran un cambio en la talla de primera madurez sexual (Torroglosa y Giménez, 2010). Si se compara la talla a la que alcanzan la madurez sexual en función del rango de las tallas capturadas, se puede observar que más de la mitad de la población explotada comercialmente se encuentra actualmente por debajo de la talla de primera madurez sexual (Giménez y Penchaszadeh, 2003; Torroglosa y Giménez, 2010). Además del factor talla, la estacionalidad de la captura influye negativamente, ya que se intensifica la pesca en los meses de verano, siendo éste un periodo importante para la reproducción (Giménez y Penchaszadeh, 2002). El crecimiento lento (Giménez, *et al.*, 2004), y la avanzada edad en que alcanzan la madurez sexual, conlleva a una lenta recuperación de la población. En Giménez *et al.* (2005) se estudiaron los parámetros de esta pesquería y se indican los principales pasos que deberían seguirse para el manejo sustentable de las pesquerías de gasterópodos. Principalmente se debe analizar el tema desde un punto de vista biológico. Una de las medidas que suele tomarse para las pesquerías que se desarrollan a pequeña escala, es la rotación de las zonas explotadas. Por otro lado se considera que la pesca debe contemplar tallas de ejemplares mayores a la talla de primera madurez sexual y además, temporadas de que implementen vedas durante los eventos reproductivos. Factores como la escasa dispersión, el bajo número de embriones por ovicápsula (Penchaszadeh y De Mahieu, 1976) y el crecimiento lento, hacen que esta población sea vulnerable. Por lo que se deben establecer pautas de manejo responsable y regulación de este tipo particular de pesquería.

GLOSARIO

Hermafrodita: organismo que presenta sistema reproductor femenino y masculino

Torsión: giro de 90 o de 180 grados en sentido contrario a las agujas del reloj que realiza la masa visceral con respecto a la cabeza y el pie.

Rádula: cinta membranosa con filas transversales de dientes.

Velígera: estadio larval de los gasterópodos en el que aparecen, la conchilla, el pie y el velo entre otras estructuras.

Velo: estructura ciliada que permite la alimentación de la larva velígera.



BIBLIOGRAFÍA

- Adami M. 2008. Efectos de la herbivoría de la lapa *Shi-ponaria lessoni* Blainville, 1824 (Gastropoda) sobre la comunidad asociada a *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 10: 309-317.
- Arrighetti, F. 2009. Reproducción, ultraestructura y crecimiento del caracol gigante *Adelomelon beckii* (Broderip, 1836) aguas afuera de Mar del Plata, Argentina. Tesis de doctorado UBA.
- Arrighetti F., Brey T., Mackensen A. y Penchaszadeh P.E. 2011. Age, growth and mortality in the giant snail *Adelomelon beckii* (Broderip 1836) on the Argentinean shelf. Journal of Sea Research 65: 219-223.
- Averbuj A., Palomo G., Brogger M.I. y Penchaszadeh P.E. 2012. Diet and feeding of the nassariid *Buccinanops cochlidium* from northern Patagonia, Argentina. Aquatic Biology 17: 261-268.
- Averbuj A. y Penchaszadeh P.E. 2010. Reproductive seasonality, oviposition and development of the nassariid whelk *Buccinanops cochlidium* (Dillwyn, 1817) in Patagonia, Argentina. Journal of Molluscan Studies 76: 25-32.
- Balech, E. y Ehrlich M. 2008. Esquema biogeográfico del mar Argentino. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero 19: 45-75.
- Barco A., Claremont M., Reid D.G., Houart R., Bouchet P., Williams S.T., Cruaud C., Couloux A. y Oliverio M. 2010. A molecular phylogenetic framework for the Muricidae, a diverse family of carnivorous gastropods. Molecular Phylogenetics and Evolution. 56: 1025-1039.
- Bigatti G. 2005. Anatomía, ecología y reproducción del caracol rojo *Odontocymbiola magellanica* (Gastropoda: Volutidae) en golfo norpatagónicos . Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. pp 178.
- Bigatti G., Marzinelli E.M. y Penchaszadeh P.E. 2008. Seasonal reproduction and sexual maturity in *Odontocymbiola magellanica* (Neogastropoda, Volutidae). Invertebrate Biology. 127: 314-326.
- Bigatti G., Sánchez Antelo C.J.M., Miloslavich P. y Penchaszadeh P.E. 2009. Feeding behavior of *Adelomelon ancilla*: a predator neogastropod in Patagonian benthic communities. The Nautilus 123: 159-165.
- Boolootian R.A., Farmanfarmaian A. y Giese A.C. 1962. On the reproductive cycle and breeding habits of two western species of *Haliotis*. Biological Bulletin 122: 183-193.
- Branch G.M. 1981. The biology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 19: 235-380.
- Brusca R. y Brusca G. 2003. Phylum mollusca. En: Invertebrates 2 Ed pp: 701-761.
- Castilla J.C. 1999. Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. Trends Ecology and Evolution 14: 280-283.
- Castilla J.C. 2000. Roles of experimental marine ecology in coastal management and conservation. Journal Experimental Marine Biology and Ecology. 250: 3-21.
- Dietl G.P., Herbert G.S. y Vermeij G.J. 2004. Reduced competition and altered feeding behavior among marine snails after a mass extinction. Science 306: 2229-2231.
- Fabiano G., Riestra G., Santana O., Delfino E. y Foti R. 2002. Consideraciones sobre la pesquería del caracol fino *Zidona dufresnei* (Mollusca, Gastropoda) en el Uruguay: período 1996- 1998. Recursos pesqueros no tradicionales: moluscos bentónicos marinos. Proyecto URU/92/003. Ed. Miguel Rey. PNUD.
- FAO. 1998. The State of World Fisheries and Aquaculture 1996, Rome. Italy pp 125.
- FAO. 2013. FAOSTAT Fishery Data. FAO Statistical Databases. (<http://apps.fao.org>).
- Fretter V. 1941. The genital ducts of some British Stenoglossan Prosobranch. Journal of Marine Biological Association of United Kingdom 25: 173-211.
- Fretter V. y Graham A. 1962. British Prosobranch Molluscs: Their functional anatomy and ecology. The Ray Society, London.
- Giese A.C. y Pearse J.S. 1974. Introduction: General Principles. In: Reproduction of Marine Invertebrates. Edited by A.C. Giese and J.S. Pearse. Academic Press: New York 1: 1-49
- Giménez J., Brey T., Mackensen A. y Penchaszadeh P.E. 2004. Age, growth, and mortality of the prosobranch *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) in the Mar del Plata area, south-western Atlantic Ocean. Marine Biology. 145: 707-712.
- Giménez J., Lasta C., Bigatti G. y Penchaszadeh P. 2005. Exploitation of the volute *Zidona dufresnei* in argentine waters, Southwestern Atlantic Ocean. Journal of Shellfish Research 24: 1135-1140.
- Giménez J. y Penchaszadeh P.E. 2002. Reproductive cycle of *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Caenogastropoda, Volutidae) from the southwestern Atlantic Ocean. Marine Biology 140: 755-761.
- Giménez J. y Penchaszadeh P.E. 2003. Size at first maturity in *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda, Volutidae) of the Southwestern Atlantic Ocean (Mar del Plata, Argentina) Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 83: 293-296.
- Hobday A.J., Tegner M.J. y Haaker P.L. 2001. Over exploitation of a broadcast spawning marine invertebrate: decline of the white abalone. Reviews in Fish Biology and Fisheries 10: 493-514.
- Houston R.S. 1976. The structure and function of Neogastropod Reproductive Systems: with Special Reference to *Columbella fuscata* Sowerby, 1832. The Veliger 19, 27-46.



Gastropoda

- Hayashi I. 1980. The reproductive biology of the ormer *Haliotis tuberculata*. Journal of Marine Association of The United Kingdom. 60:415–430.
- Hyman L.H. 1967. The invertebrates. Mollusca. Vol 6. McGraw-Hill, New York pp 792.
- Jong-Brink M., Boer H. H. y Josse J. 1983. Mollusca. En: Reproductive Biology of Invertebrates, 1: Oogenesis, Oviposition and Oosorption (K.G. Adiyodi y R.G. Adiyodi, eds.). John Wiley & Sons, New York. Pp. 297-355.
- Kideys A.E., Nash R.D.M. y Hartnoll R.G. 1993. Reproductive cycle and energetic cost of reproduction of the neogastropods *Buccinum undatum* in the Irish Sea. Journal of Marine Association of The United Kingdom 73:391–403.
- Kohn A., Taylor J.D. y Wai J.M. 1997. Diets of predatory gastropods of the families Mitridae and Buccinidae in the Houtman Abrolhos Islands, Western Australia. En: Wells FE (ed) The marine flora and fauna of the Houtman Abrolhos Islands, Western Australia. Western Australian Museum, Perth: 133–139.
- Leiva G.E. y Castilla J. C. 2002. A review of the world marine gastropod fishery: evolution of catches, management and the Chilean experience. Reviews in Fish Biology and Fisheries 11: 283-300.
- Linse K. 1999. Mollusca of the Magellan Region. A checklist of the species and their distribution. Scientia Marina 63: 399-407.
- Martel A., Larrivee D.H. y Himmelman J.H. 1986. Reproductive cycle and seasonal feeding activity of the neogastropod *Buccinum undatum*. Marine Biology 92: 211-221.
- Meirelles C.A.O. y Matthews-Cascon H. 2003. Relation between shell size and radula size in marine prosobranchs (Mollusca: Gastropoda). Thalassas 19 (2): 45-53.
- Modica M.V. y Holford M. 2010. The Neogastropoda: Evolutionary Innovations of Predatory Marine Snails with Remarkable Pharmacological Potential. En: Evolutionary Biology – Concepts, Molecular and Morphological Evolution. P. Pontarotti (ed.). Berlin Heidelberg 249-270.
- Morton B. y Britton J.C. 2002. Holothurian feeding by *Nassarius dorsatus* on a beach in Western Australia. Journal of Molluscan Studies 68: 187–189.
- Morton B. y Chan K. 1997. First report of shell boring predation by a member of the Nassariidae (Gastropoda). Journal of Molluscan Studies 63: 476–478.
- Muniain C., Valdés A. y Ortega J. 1996. Redescription of *Tyrina nobilis* Bergh, 1898 (Opistobranchia: Chromodorididae) from Patagonia, Argentina. Journal of Molluscan Studies 62: 265-273
- Narvarte M.A. 2006. Biology and fishery of the whelk *Buccinanops globulosum* (Kiener, 1834) in northern coastal waters of the San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). Fisheries Research 77: 131-137.
- Newman G.G. 1967. Reproduction of the South African abalone (*Haliotis midae*). Division of Sea Fisheries Investigational Report (South Africa) (64) pp 24
- Pastorino G. 1993. The taxonomic status of *Buccinanops* d'Orbigny, 1841 (Gastropoda: Nassariidae). The Veliger 36:160-165.
- Pastorino G. 2000. A revision of the Patagonian genera *Ximenopsis* Powell, 1951 (Gastropoda: Muricidae). The Nautilus 114(2):38-58.
- Pastorino G. 2005. A revision of the genera *Trophon* Montfort, 1810 (Gastropoda: Muricidae) from southern South America. The Nautilus 119(2): 55-82.
- Pastorino G., Penchaszadeh P.E., Scheiter L. y Bremec C. 2000. "Rapana venosa" (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae) A new gastropod in South Atlantic waters. Journal of Shellfish Research 19: 897-899.
- Pearse J.B., y Thorson G. 1967. The feeding and reproductive biology of the whelk, *Neptunea antiqua* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia) Ophelia 4: 277-314.
- Penchaszadeh P.E. 1971. Aspectos de la embriogénesis de algunos gasterópodos del género *Buccinanops* d'Orbigny, 1841 (Gastropoda, Prosobranchiata, Buccinidae). Physis 81:475-483.
- Penchaszadeh P.E. y De Mahieu G.C. 1976. Reproducción de gasterópodos prosobranquios del Atlántico Suroccidental. Volutidae. Physis A, 35: 145-153.
- Penchaszadeh P.E., Zabala S. y Bigatti G. 2009. Reproduction and imposex in the edible snail *Adelomelon ancilla* from northern Patagonia, Argentina. Marine Biology 156: 1929-1939.
- Ponce-Díaz G., Vega-Velásquez A., Ramade-Villanueva M., León- Carvallo G. y Franco-Santiago R. 1998. Socioeconomic characteristics of the abalone fishery along the west coast of the Baja California península, Mexico. Journal of Shellfish Research. 17: 853–857.
- Ponder W.F. 1998. Infraorder Neogastropoda. In: Beesley PL, Ross JGB, Wells A (eds) Mollusca: the Southern synthesis. Fauna of Australia, vol 5 part B. CSIRO Publishing, Melbourne pp 819.
- Ponder W.F., Colgan D.J., Healy J., Nützel A., Simone L.R.L. y Strong E.E. 2008. "Caenogastropoda". En Ponder, W. F. and Lindberg, D. L. Phylogeny and Evolution of the Mollusca. Berkeley: U. California Press pp. 331-383.
- Ponder W.F. y Lindberg D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropods mollusc: an analysis using morphological characters. Zoological Journal of the Linnean Society 119: 83-265.
- Prince J.D., Sellers T.L., Ford W.B. y Talbot S.R. 1988. Recruitment, growth. Mortality and population structure in a southern Australian population of *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda). Marine Biology 100: 75-82.
- Poore G.C.B. 1973. Ecology of the New Zealand abalones, *Haliotis* species (Mollusca: Gastropoda).4. Reproduction. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 7: 67-84.
- Rios E.C. 1994. Seashells of Brazil. Rio Grande, Editora da Fundação Universidade do Rio Grande pp. 1-368.
- Sainsbury K.J. 1982. Populations dynamics and fisheries



- management of the paua *Haliotis iris*. Population structure, growth, reproduction, and mortality. New Zealand. Journal of Marine and Freshwater Research 16: 147-161.
- Shepherd S.A. y Laws H.M. 1974. Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*) II. Reproduction of five species. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 25: 49-62.
- Taylor J.D. 1996. Origin and evolutionary radiation of the mollusca. Oxford University Press, London pp 392.
- Taylor J.D. y Miller J.A. 1989. The morphology of the osphradium in relation to feeding habits in meso and neogastropods. Journal of Molluscan Studies 55: 227-237.
- Taylor J.D. Morris N.J. y Taylor C.N. 1980. Food specialization and the evolution of predatory prosobranch gastropods. Palaeontology 23: 375-409.
- Tegner M.J., Breen P.A. y Lennert C.E. 1989. Population biology of red abalones, *Haliotis rufescens*, in southern California and management of the red and pink, *H. Crassicornis*, abalone fisheries. Fishery Bulletin 87: 313-339.
- Teso S.V., Arrighetti F. y Penchaszadeh P. E. 2012. Reproductive cycle in an imposex-affected population of *Olivancillaria deshayesiana* (Gastropoda: Olividae) from Mar del Plata, Argentina. Aquatic Biology 15: 111-119.
- Torroglosa M.E. y Giménez J. 2010. Temporal variation in the size at maturity of the snail *Zidona dufresnei* from the Southwestern Atlantic Ocean after ten years of fishery exploitation. Aquatic Biology. Aquatic Biology 11:163-167.
- Underwood A.J. 1979. The ecology of intertidal gastropods. Advances in Marine Biology 16: 111-210.
- Valentinsson D. 2002. Reproductive cycle and maternal effects on offspring size and number in the neogastropod *Buccinum undatum* (L.) Marine Biology 140:1139-1147.
- Valdes A. y Muniaín C. 2002. Revision and taxonomic reassessment of magellanic species assigned to *Anisidoris* Bergh, 1898 (Nudibranchia: Doridoidea) Journal of Molluscan Studies 68: 345-351.
- Webber H.H. 1977. Gastropoda: Prosobranchia. En: Reproduction of Marine Invertebrates, Vol. IV (A. C. Gieses y J.S. Pearse, eds.). Academic Press, New York pp 97.
- West D.L. 1978. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) I. Male genital system. The Veliger 20: 266-273.
- West D.L. 1979. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) III. Female genital system. The Veliger 21: 432-438.

BIVALVIA

Diego G. Zelaya
y Marina Güller



INTRODUCCIÓN

Los bivalvos comprenden un grupo de moluscos cuyos integrantes poseen el cuerpo comprimido y rodeado por dos estructuras duras denominadas “valvas”, que recubren y protegen las partes blandas del animal. Las valvas se encuentran articuladas entre sí, de modo que se pueden abrir y cerrar. Cuando están abiertas, parte del cuerpo de los animales (por ejemplo el pie y los sifones) puede ser externalizado de manera temporal, permitiendo así la locomoción, la alimentación, el intercambio gaseoso, la liberación de las gametas y la eliminación de productos de desecho. Cuando están cerradas, en cambio, las valvas representan un mecanismo de protección contra la depredación y la deshidratación.

Con unas 9.000 especies actuales conocidas a nivel mundial, los bivalvos representan el segundo grupo de moluscos más diversificado, luego de los gasterópodos (Appeltans *et al.*, 2012). Las especies vivientes presentan tamaños corporales que oscilan entre 0,5 mm y 1,30 m de largo (¡aunque existen fósiles de hasta 3 m de largo!), y pueden ser hallados en los más diversos ambientes marinos, estuarinos y las aguas continentales (Maynard y Burke, 1971; Moore, 1977; Spalding *et al.*, 2001).

MORFOLOGÍA DE LAS VALVAS

En términos generales, la morfología de las valvas puede ser relacionada con el modo de vida de los bivalvos (Stanley, 1970): en aquellos organismos que viven enterrados o semienterados, como por ejemplo el berberecho (*Donax hanleyanus*) (Figura 1E), el mejillón paleta (*Atrina seminudata*) (Figura 1F) o la almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*) (Figura 3D), las valvas suelen ser fusiformes e inequilaterales, con la parte anterior -la primera en ingresar al sustrato- más estrecha que la posterior. En cambio, en los bivalvos que vi-

ven apoyados sobre el sustrato, como por ejemplo las vieiras (*Aequipecten tehuelchus*, *Zygochlamys patagonica*) o las ostras (*Ostrea* spp.), las partes anterior y posterior de las valvas suelen encontrarse escasamente diferenciadas (“equilaterales”: Figura 1A, B). A su vez, las dos valvas pueden ser similares entre sí (“equivalvas”) o bien presentar ciertas diferencias en su forma u ornamentación (“inequivalvas”); esta última condición suele ser más frecuente en los bivalvos epifaunales, donde la valva que queda orientada hacia arriba, suele ser diferente de la que queda en contacto con el sustrato.

Los márgenes anterior, posterior y ventral de las dos valvas pueden estar en contacto entre sí

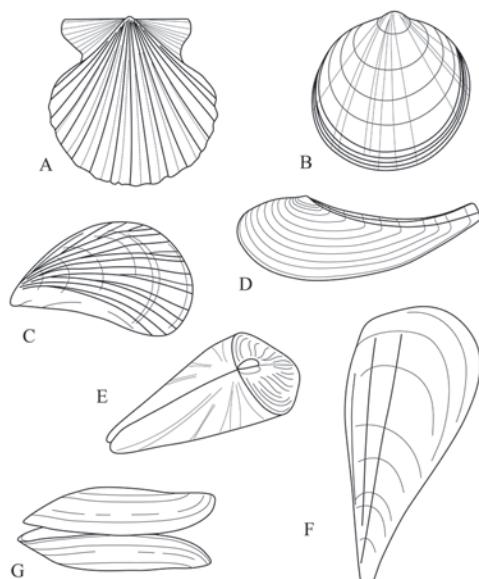


Figura 1. Morfología de las valvas. A, B: Valvas equilaterales. C-F: Valvas inequilaterales. G: Hiances entre las valvas (vista ventral). A: *Aequipecten tehuelchus*; B: *Glycymeris longior*; C: *Perumytilus purpuratus*; D: *Propeleda longicaudata*; E: *Donax hanleyanus* (vista dorsal); F: *Atrina seminuda*; G: *Panopea abbreviata*.



Bivalvia

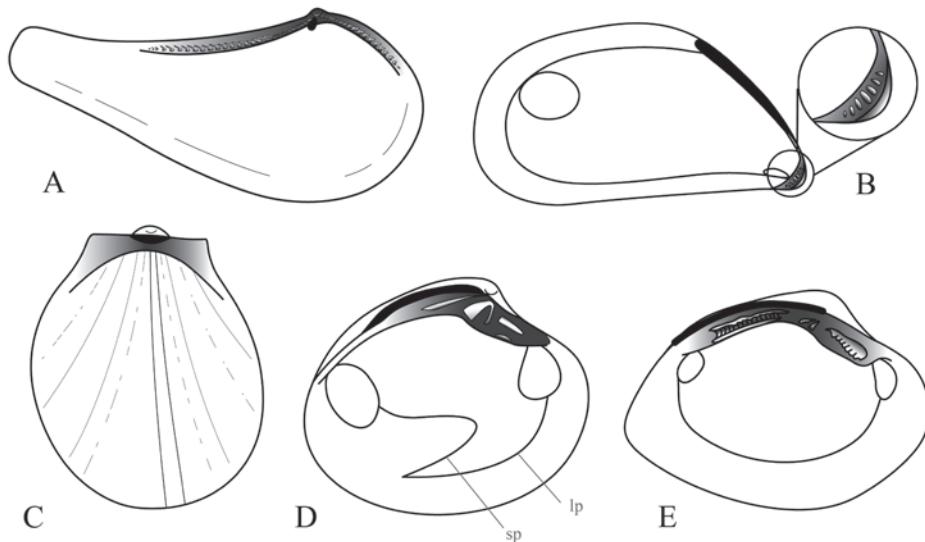


Figura 2. Vista interna de las valvas: charnelas, ligamentos e improntas musculares. A: Charnela taxodonta (*Propilea longicaudata*). B: Charnela disodonta (*Perumytilus purpuratus*). C: Charnela adonta (*Lima pygmaea*). D: Charnela heterodonta (*Amiantis purpura*). E: Charnela esquizodonta (*Castalia* sp.). lp: línea paleal; sp: seno paleal. El ligamento se indica en negro.

a lo largo de toda su extensión, o bien pueden originar una o una serie de aberturas (“hincias”) que permiten acomodar o movilizar los sifones y el pie (Figura 1G). El margen dorsal de las dos valvas origina la charnela, la zona responsable de la articulación y el alineamiento de las dos valvas durante los procesos de apertura y cierre (Coen, 1985). Esta zona generalmente suele presentar una serie de saliencias (“dientes”) y cavidades que, ubicados en las valvas opuestas, articulan entre sí (Figura 2). Estos dientes pueden tener morfologías muy variadas en distintos grupos de bivalvos (Carter *et al.*, 2012): desde numerosos elementos similares ordenados en una serie (charnela taxodonta) (Figura 2A), hasta unos pocos elementos, grandes o pequeños, con morfologías similares o distintas entre sí, paralelos o divergentes, lisos o con crenulaciones (charnelas heterodonta, esquizodonta, disodonta) (Figura 2B, D, E). Incluso, en algunos grupos de bivalvos estos dientes pueden faltar por completo (charnela adonta) (Figura 2C). En estos casos la función de articulación y alineamiento es realizada directamente por los márgenes de las valvas o el periostraco. Asociado a la charnela suele encontrarse también el ligamento (Figura 2), un elemento de naturaleza proteica, que puede estar parcial o totalmente calcificado, y que participa en la apertura de las valvas, actuando

de manera antagónica a los músculos aductores (Carter *et al.*, 2012).

Las valvas empiezan a formarse desde una instancia temprana del desarrollo de los bivalvos (en el estadio larval), y su incremento de tamaño ocurre de manera simultánea con el crecimiento del cuerpo del animal (Kniprath, 1981; Weiss *et al.*, 2002). El incremento paulatino en el tamaño de la valva se evidencia externamente por la presencia de una serie de líneas o marcas de crecimiento, orientadas de manera paralela al margen de la valva (Figura 1B, G). Independientemente de esas líneas, la superficie externa de las valvas puede presentar cordones, lamelas, nódulos, espinas, o distintas combinaciones de estos elementos que, en su conjunto, conforman la ornamentación (Figura 1A, C). Además de la ornamentación, la superficie de las valvas puede presentar distintas coloraciones o patrones de coloración, que muchas veces son especie-específicos aunque, en algunos casos, pueden existir variaciones dentro de una misma especie (policromismos) (Smith, 1975).

Las valvas se encuentran conformadas por componentes inorgánicos y orgánicos. La fracción inorgánica, que generalmente representa el componente mayoritario, está constituida por cristales de carbonato de calcio que pueden presentar formas y ordenamientos muy variados: desde una simple

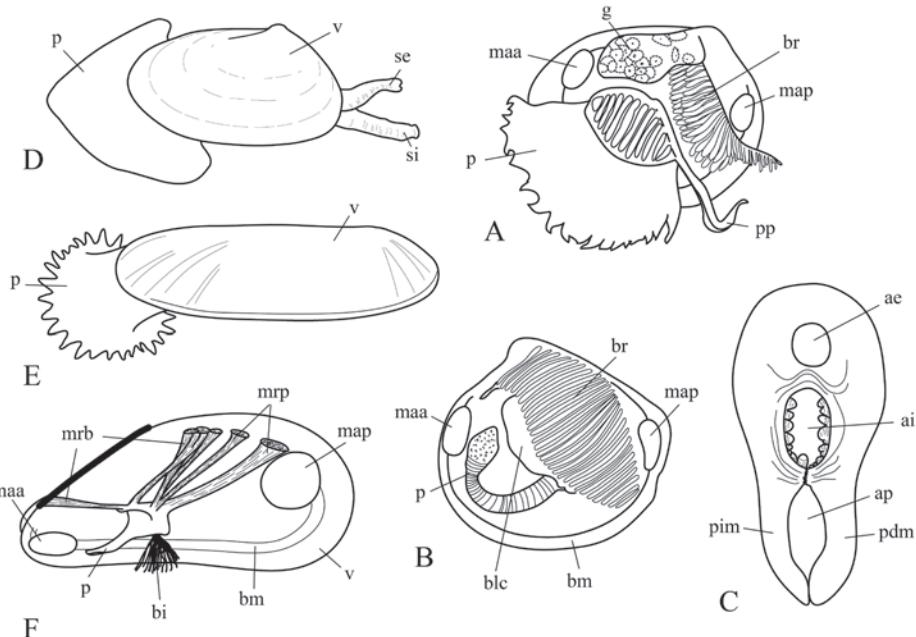


Figura 3. Características anatómicas. A, B: Vista lateral de dos ejemplares a los que se le retiró la valva izquierda y el pliegue izquierdo del manto (A: *Nucula pisum*, B: *Axinulus antarcticus*). C: Vista posterior de un ejemplar descalcificado (*Neolepton* sp.). D: Detalle del pie y sifones (*Mesodesma mactroides*). E: Detalle del pie (*Solemya* sp.). F: Pie y musculatura asociada (*Mytilus* sp.). ai: abertura inhalante; ae: abertura exhalante; ap: abertura pedal; bi: filamentos del biso; blc: bolsillo lateral del cuerpo; bm: borde del manto; br: branquia; g: góndola; maa: músculo aductor anterior; map: músculo aductor posterior; mrb: músculos retractores del biso; mrp: músculos retractores pedales; p: pie; pdm: pliegue derecho del manto; pim: pliegue izquierdo del manto; pp: palpo proboscídeo; se: sifón exhalante; si: sifón inhalante; v: valva.

estructura amorfa hasta complejas estructuras laminares, con cristales orientados en una única o en varias direcciones (Taylor, 1973; Kobayashi, 2008; Carter *et al.*, 2012). Generalmente, las valvas de los bivalvos se encuentran conformadas por una serie de capas sucesivas, cada una de las cuales presenta cristales de distintas formas y ordenamientos espaciales (Taylor, 1973; Shimamoto, 1991). En algunos bivalvos, la capa más interna se encuentra conformada por nácar, el cual puede reconocerse por su naturaleza brillosa e iridiscente (Rousseau *et al.*, 2009). El componente orgánico de las valvas está constituido por una matriz proteica, que moldea la forma de los cristales (en el momento de su formación) y que agrega y ordena espacialmente los mismos, una vez que éstos se encuentran totalmente conformados (Addadi *et al.*, 2006; Nudelman *et al.*, 2007). Además, el componente orgánico forma una capa adicional que recubre la superficie externa de la valva: el periostraco (Checa, 2000). En distintos grupos de bivalvos, el periostraco puede presentar

diferentes morfologías: desde una delgada capa translúcida, completamente adherida a la valva, hasta una gruesa capa colorida, que puede incluso plegarse o proyectarse en estructuras pilosas o laminares (Harper, 1997; Salas *et al.*, 2012). En algunos casos, el periostraco puede incluir también componentes inorgánicos, que le brindan una mayor rigidez (Carter y Aller, 1975; Glover y Taylor, 2010). El periostraco tiene un rol fundamental en la protección de las valvas contra la abrasión y la descalcificación, representa una estructura de protección adicional contra la depredación y contra los organismos epibiontes y endolíticos y, en algunos casos particulares, contribuye también al alineamiento de las valvas (Saleuddin, 1974; Harper y Skelton, 1993; Harper, 1997; Checa, 2000).

Además de representar un mecanismo de protección, las valvas son estructuras que cumplen un rol fundamental en la fijación de los de músculos responsables del cerrado de las valvas (los músculos aductores), de músculos que fijan el manto a las valvas (musculatura radial del manto)



Bivalvia

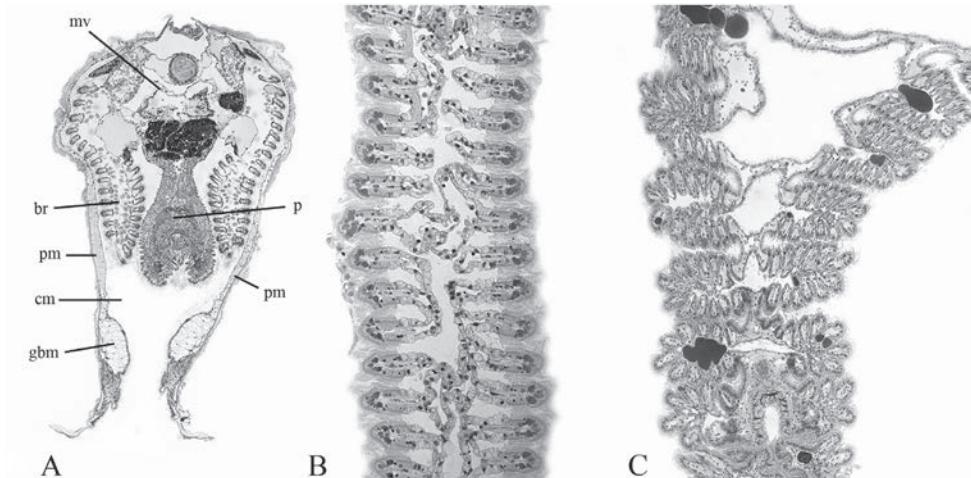


Figura 4. Detalles anatómicos. A: Corte transversal de un bivalvo (*Carditopsis flabellum*). B, C: Detalle de las branquias: B: Láminas branquiales no plegadas (*Phlyctiderma semiaspera*); C: Láminas branquiales plegadas (*Lyonsia* sp.). br: branquia; cm: cavidad del manto; gbm: glándulas del borde del manto; mv: masa visceral; p: pie; pm: pliegue del manto.

y de una serie de músculos adicionales que permiten la movilidad de diferentes partes del cuerpo del animal, como ser los músculos que permiten retraer el pie o los sifones (Figura 3A, B, F).

ANATOMÍA

1. EL MANTO

Por debajo de las valvas, y en íntimo contacto con ellas, se encuentra el manto, delimitando un espacio interno, la cavidad paleal o cavidad del manto, que rodea a la masa visceral y el pie (Figura 4A). El manto es responsable de la secreción de las valvas, como así también de su regeneración, en caso de ruptura (Waller, 1980). Los bivalvos poseen el manto dividido en dos pliegues laterales, cada uno de los cuales secreta una valva (Figuras 3C, 4A). La función secretora del manto incluye también la presencia de distintos tipos de glándulas defensivas y mucosas, como así también puede presentar glándulas que resultan de gran importancia en la formación de membranas protectoras de los huevos y embriones en el momento de la reproducción (Ockelmann, 1964; Oldfield, 1964; Sartori *et al.*, 2006) (Figura 4A). En general, el manto queda completamente protegido entre las dos valvas aunque, en algunos bivalvos, los pliegues del manto pueden extenderse más allá del margen de la valvas, y replegarse, cubriendo de manera parcial o total las valvas que, en consecuencia, pasan a ser estructuras parcial

o totalmente internas (Lützen *et al.*, 2011; Zelaya e Ituarte, 2013). El borde del manto presenta también función sensorial: en algunos bivalvos puede originar estructuras fotoreceptoras (“ojos paleales”) y en otros, estructuras quimio / mecanoreceptoras, como por ejemplo tentáculos (Waller, 1980; Morton, 1987a, 2000, 2008).

El borde del manto cumple también un rol fundamental en la canalización de la corriente de agua que ingresa a y egresa de la cavidad paleal. En algunos bivalvos, los dos bordes del manto se encuentran completamente libres; esta condición puede ser hallada, por ejemplo, en las vieiras y las ostras. En otros bivalvos, en cambio, existen uniones (“fusiones”) de los dos pliegues (Yonge, 1957). El tipo más común de fusión es aquel que determina la existencia de una abertura por donde ingresa el agua a la cavidad paleal (abertura inhalante) y una abertura por la cual sale el agua de la cavidad paleal (abertura exhalante). Además, puede existir otra abertura a través de la cual se proyecta el pie (abertura pedal) (Figura 3C). En algunos casos, como ocurre por ejemplo en los mejillones (*Mytilus* spp.), el borde del manto sólo posee dos aberturas: una pequeña abertura exhalante y una gran abertura a través de la cual ingresa el agua y se moviliza el pie (*i.e.* una abertura “inhalante-pedal”). Las aberturas inhalante y exhalante pueden estar representadas por un simple orificio, equivalente a un ojal, localizado en el borde del manto, o bien

el borde del manto alrededor de esos orificios puede proyectarse, formando una o dos estructuras tubulares, que reciben el nombre de sifones (inhalante y exhalante, según ingrese o egrese el agua, respectivamente) (Figura 3D). Estos sifones pueden hallarse completamente separados o bien parcial o totalmente unidos entre sí (Fishelson, 2000).

Los sifones son estructuras que generalmente pueden ser extendidas y retraídas más allá de los márgenes de las valvas. La extensión de los sifones está determinada por la presión hidrostática producida por el fluido corporal (hemolinfa). Su retracción, en cambio, está mediada por la contracción de grandes paquetes musculares (los “músculos de los sifones”), que se proyectan desde la base de estas estructuras y se insertan en las valvas, donde forman el “seno paleal” (Figura 2D). En algunos bivalvos, los sifones son tan largos que su retracción no llega a ser completa dentro de las valvas (Szymik, 2008).

En la mayoría de los bivalvos el agua entra y sale de la cavidad paleal por el extremo posterior del animal, aunque la ubicación de las corrientes inhalante y exhalante puede variar en distintos grupos de bivalvos. En algunos, por ejemplo, el agua ingresa por el extremo anterior del animal y sale por el extremo posterior (Oldfield, 1961; Judd, 1971; Reid *et al.*, 1992, Dias Passos y Domanechi, 2006).

2. LAS BRANQUIAS

Dentro de la cavidad paleal, entre los pliegues del manto y la masa visceral, se encuentran ubicadas las branquias (o ctenidios) (Figura 3A, B y Figura 4A). El tamaño, la morfología y la función de estas estructuras varían considerablemente en los distintos grupos de bivalvos (Galtsoff, 1964). Generalmente, las branquias son estructuras muy grandes y complejas, conformadas por numerosos filamentos branquiales alineados en sentido antero-posterior, que se unen entre sí mediante cílios o uniones tisulares, formando una lámina simple o plegada a cada lado de la masa visceral (Figura 3B y Figura 4B, C). Estas láminas, poseen espacios entre los filamentos branquiales (cuando las uniones son ciliares) o bien una serie de poros (cuando hay uniones tisulares), a través de los cuales el agua puede pasar desde un lado de la branquia hacia el otro (Morton, 1983).

La corriente de agua que ingresó a través de la abertura o el sifón inhalante, llega a la cavi-

dad paleal con altos niveles de oxígeno y con “partículas” de alimento. Aquí, la branquia actúa como una superficie favorable para el intercambio gaseoso y el proceso de alimentación. La preponderancia del rol respiratorio o alimenticio de la branquia es variable en distintos grupos de bivalvos: en los grupos más basales (los Protobranchia), las branquias son generalmente estructuras pequeñas, cuya función principal está asociada con el intercambio gaseoso (Morton, 1983). En los Heterobranchia, en cambio, prevalece la función de alimentación. En un grupo muy derivado de bivalvos (los “Septibranchia”) las branquias aparecen como estructuras sumamente modificadas, formando un septo muscular, que se dispone de manera horizontal en el cuerpo del animal (*i.e.* perpendicular a los pliegues del manto) (Yonge, 1928; Galtsoff, 1964). Este septo divide la cavidad paleal en una cámara dorsal (“supraseptal”) y una cámara ventral (“infraseptal”), comunicadas entre sí por una serie de poros (“ostíolos”).

En varios grupos de bivalvos, particularmente entre aquellos que incluyen especies de pequeño tamaño corporal (“microbivalvos”), las branquias además de representar una superficie favorable para que ocurra el intercambio gaseoso y participar de manera directa en la captación del alimento, intervienen también en la reproducción, actuando como el ámbito físico donde se desarrollan los huevos y/o embriones (Chaparro *et al.*, 1993; Gallardo, 1993; Ituarte, 2009; Zelaya e Ituarte, 2009, 2013).

La superficie de las láminas branquiales se encuentra tapizada por cílios (Owen, 1978). Estas cílios pueden variar su densidad y morfología en distintas zonas de los filamentos branquiales. Típicamente, es posible reconocer un conjunto de “cílios frontales” que son aquellas que se encuentran ubicadas del lado de la branquia que primero entra en contacto con la corriente de agua; un conjunto de “cílios adfrontales”, aquellas que se encuentran ubicadas en el extremo opuesto a las frontales; y un conjunto de “cílios laterales” que se encuentran entre las láminas branquiales contiguas (Galtsoff, 1964). Las cílios frontales son responsables de la limpieza de la branquia y la movilización del alimento hacia la boca. Las cílios laterales, en cambio, son responsables de la generación de la corriente de agua que ingresa a la cavidad paleal. En el caso de los “Septibranchia”, el ingreso / egreso de la corriente de agua está



determinado por el desplazamiento hacia arriba o hacia abajo del septo muscular.

2. LA CABEZA

En los bivalvos la cabeza no aparece como una estructura claramente diferenciada del resto de la masa visceral. Su reconocimiento externo, está básicamente dado por la presencia de una serie de apéndices en forma de pétalos (típicamente dos pares) ubicadas alrededor de la boca: los palpos labiales. Estas estructuras reciben el alimento proveniente de las branquias (o el palpo proboscídeo) y, a través de una serie de surcos que aparecen sobre su superficie, ejercen un proceso de selección de las partículas que finalmente serán ingeridas (Stasek, 1963; Kiørboe y Møhlenberg, 1981). En el caso de las especies carnívoras (ver luego) la morfología de los palpos labiales suele estar modificada, tanto en lo que hace a su forma, como en lo que hace a su conformación donde, por ejemplo, desaparecen los surcos de selección del alimento anteriormente mencionados.

La cavidad bucal aparece simplificada en los bivalvos, donde están completamente ausentes la rádula y el aparato radular asociado (odontóforo, saco de la rádula, musculatura, etc.), que suelen estar bien desarrollados en las otras Clases de moluscos.

3. EL PIE

La función del pie está generalmente asociada con la locomoción: el enterramiento, en el caso de especies infaunales o la “reptación”, en el caso de algunas especies epifaunales y especies epibiontes (Figura 3D, E). El pie puede también intervenir en la sujeción (“anclaje”) de los individuos a un determinado sustrato. Esto ocurre a partir de la formación de estructuras filamentosas, generalmente de naturaleza proteica, que presentan sustancias adhesivas en su extremo distal: los filamentos del biso (Banu *et al.*, 1980) (Figura 3F). Estos filamentos son secretados por glándulas que se encuentran en la porción basal del pie (Price, 1983). Estas glándulas pueden ser funcionales a lo largo de toda la vida de un individuo, o bien estar presentes sólo en el estadio larval y desaparecer luego de la metamorfosis. En el segundo caso, los filamentos del biso cumplen un rol fundamental en el proceso de asentamiento de las larvas (Carriker, 1990). En algunos bivalvos el pie puede también intervenir en el proceso de alimentación (Reid *et al.*, 1992).

El tamaño y la forma del pie son características muy variables entre los bivalvos, que generalmente se encuentran relacionadas con el modo de vida de los individuos. En las especies infaunales, el pie suele ser una estructura muy grande (como ocurre en muchas almejas), mientras que en las especies epifaunales es frecuente que esté reducido en tamaño (*e.g.* en el mejillón) e incluso puede desaparecer por completo (*e.g.* ostras adultas). Su forma puede ser triangular (“en forma de hacha”) a tubular; homogéneo en toda su extensión, o diferenciado en una parte proximal y una parte distal, esta última pudiendo contener un ensanchamiento bulboso u ovalado, con achatamiento en la base (“suela reptante”) (Figura 3B, D-F).

El movimiento del pie está determinado por la acción conjunta de un direccionamiento diferencial del líquido corporal (hemolinfa) y musculatura específica. La hemolinfa que ingresa a las cavidades del pie (senos hemolinfáticos) genera un incremento en el tamaño de esta estructura, que conlleva a su estiramiento; la retracción, en cambio, está mediada por una serie de músculos (los músculos retractores pedales o elevadores pedales), que se extienden desde la base del pie y se fijan en las valvas (Figura 3F).

ALIMENTACIÓN

Los bivalvos son animales típicamente filtradores, capaces de retener organismos microscópicos y pequeñas partículas de materia orgánica presentes / disueltos en el agua (Jørgensen, 1996). En este sentido, la branquia cumple un rol fundamental en el proceso de alimentación, no sólo por presentar las células ciliadas responsables de la generación de la corriente de agua que atraviesa la branquia, sino también por ser la estructura que retiene, concentra, selecciona y moviliza el alimento (Galtsoff, 1964; Ward *et al.*, 1993; Morton, 1983). Las branquias poseen elementos glandulares que secretan las sustancias mucosas responsables de adherir el alimento, y poseen también cílios responsables de movilizar ese alimento hacia la boca (Atkins, 1937; Foster-Smith, 1975). Estas cílios pueden estar distribuidas a lo largo de toda la superficie de la branquia, o bien encontrarse restringidas a ciertas áreas específicas, como ocurre en el caso de los canales ciliares (o “canales alimentarios”) presentes en el extremo distal de la branquia de



algunos grupos. En otros grupos de bivalvos el alimento retenido por la branquia no es movilizado hacia la boca, sino que los propios filamentos branquiales son capaces de realizar su absorción; este peculiar modo de alimentación resulta fundamental en aquellos bivalvos en los que existe una reducción (parcial o total) del sistema digestivo, tal como ocurre en los miembros del género *Solemya* (Reid y Bernard, 1980; Conway *et al.*, 1992).

Aunque la filtración es un mecanismo de alimentación ampliamente distribuido entre los bivalvos, existen también otras alternativas de alimentación dentro del grupo. Por ejemplo, algunos bivalvos son sedimentívoros ó detritívoros (Reid, 1971; Pohlo, 1982). En este caso, la acción de obtención, manipulación y movilización del alimento hacia la boca no es realizada por la branquia, sino por un apéndice del cuerpo, como es el caso del palpo proboscídeo presente en el género *Nucula* (Figura 3A). El alimento de estas especies proviene de las partículas de materia orgánica y las bacterias que se encuentran adheridas al sedimento. Otros bivalvos presentan hábitos carnívoros. Aunque poco frecuente en el grupo, esta condición ha sido mencionada para las familias Propeamussiidae, Cuspidariidae, Lyonsiellidae, Poromyidae, Verticordiidae y Paralimyidae, que se alimentan de pequeños crustáceos y anélidos (Allen y Morgan, 1981; Dreyer *et al.*, 2003; Leal, 2008; Témkin y Strong, 2013); en estos casos los sifones y palpos labiales presentan especializaciones asociadas con la captura y manipulación de las presas (Reid y Reid, 1974; Morton, 1987b). Otros bivalvos, en cambio, obtienen su alimento de asociaciones simbióticas con organismos unicelulares: bacterias asociadas a la branquia (como ocurre en algunos representantes de las familias Lucinidae, Solemyidae, Thyasiridae, Vesicomyidae y Mytilidae (Reid y Brand, 1987; Fisher, 1990; Reid, 1990; Taylor y Glover, 2006; Brissac *et al.*, 2010; Williams *et al.*, 2004) o bien protistas asociados al manto (*e.g.* dinoflagelados, en el caso de los bivalvos del género *Tridacna* (Yonge, 1953; Fitt y Trench, 1981) o algas verdes (Vázquez *et al.*, 2010)). Estos simbiontes pueden encontrarse dentro de células específicas, que pueden ser movilizadas y consumidas por el bivalvo, y pueden representar una fuente complementaria de alimento (Yonge, 1953; Distel y Felbeck, 1987; Ishikura *et al.*, 1999).

MODO DE VIDA

Los bivalvos son organismos bentónicos, que viven típicamente asociados al fondo, ya sea sobre alguna superficie (epibentónicos) o bien dentro del sustrato (infaunales).

Las especies epibentónicas pueden encontrarse “libres”, *i.e.* apoyadas sobre el fondo marino, o bien estar adheridas mediante los filamentos del biso, o incluso cementadas a diversos sustratos duros (Yonge, 1979; Harper, 1991). Algunos bivalvos son epibiontes de otros invertebrados marinos (como ser, esponjas, hidrozoos, sipuncúlidos, equíúridos, crustáceos, pepinos de mar, erizos de mar) o algas (Boss, 1965; Goto *et al.*, 2012).

Los bivalvos infaunales pueden ser encontrados desde las capas más superficiales hasta inmersos profundamente dentro del sedimento. En términos generales, el modo de vida infaunal suele estar asociado con la presencia de sifones, los cuales son extendidos hasta la superficie del sedimento, permitiendo así la generación de las corrientes inhalante y exhalante. En estos casos, la longitud de los sifones suele resultar un elemento determinante o condicionante de la profundidad máxima a la cual un bivalvo puede adentrarse en el sedimento. Sin embargo, algunos bivalvos infaunales poseen sifones relativamente cortos o bien carecen por completo de estas estructuras. En estos casos, el movimiento de las corrientes inhalante y exhalante ocurre a través de “tubos” que se extienden hasta la superficie. Estos “tubos” pueden ser estructuras de naturaleza muy variada, y abarcan desde la mera agregación de partículas de sedimento con mucus, hasta la secreción de complejas estructuras calcáreas. Los bivalvos infaunales son capaces de penetrar distintos sustratos: desde fondos blandos (arena o fango), hasta fondos duros y consolidados, maderas, rocas, corales, o incluso la valva de otros bivalvos o gasterópodos (Hodgkin, 1962; Valentich-Scott y Dinesen, 2004; Zibrowius y Arnaud, 1995). La penetración de los distintos sustratos está generalmente determinada por la acción mecánica del pie, a la que generalmente se suma la ornamentación de las valvas (Morton y Scott, 1980). En algunos bivalvos, el borde del manto participa también en el proceso de enterramiento; en otros, la capacidad de penetrar sustratos duros está mediada por sustancias químicas secretadas por glándulas del manto (Morton y Scott, 1988; Kleemann, 1990).



Aunque los bivalvos suelen generalmente asociarse con los ambientes bentónicos, algunas especies pueden distanciarse de manera temporal o permanente del fondo del mar. *Gaimardia trapezina*, por ejemplo, desarrolla todo su ciclo de vida asociada a las frondes de las macroalgas, particularmente el cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*); otro ejemplo son las especies del género *Bankia*, capaces de perforar las maderas y formar galerías en el casco de las embarcaciones, donde viven de manera permanente (Voight, 2009). Los bivalvos que presentan un estadio larval de vida libre pueden ser hallados en la columna de agua durante un período de su ciclo de vida. Sus larvas pueden ser halladas en la capa más superficial o bien en los distintos estratos verticales de la columna de agua. Esa larva, como parte de su desarrollo, luego sufrirá un proceso de metamorfosis, que le permitirá adquirir el modo de vida bentónico, típico de los adultos.

En general, los bivalvos resultan organismos con poca movilidad, pero algunas especies tienen la capacidad de “nadar”. Este fenómeno ocurre en algunos representantes de las familias Limidae y Pectinidae, en el primer caso, por movimientos de los tentáculos del borde del manto, mientras que en el segundo caso por un proceso de apertura y cerrado rápido de las valvas, que origina un sistema de retropropulsión (Morton, 1980; Donovan *et al.*, 2004). Pese a la concepción general de los bivalvos como organismos de movimientos lentos, algunas especies de vieiras tienen la capacidad de “nadar” por cortas distancias, a velocidades que alcanzan los 1,6 m/seg (Joll, 1989).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

En el ambiente marino, los bivalvos pueden ser hallados desde el intermareal hasta las grandes profundidades abisales y hadales; y desde la zona ecuatorial hasta las altas latitudes del Hemisferio Norte y el Hemisferio Sur. Esto ha permitido reconocer una serie de unidades biogeográficas (“regiones”, “provincias”, “subprovincias” y/o “ecoregiones”), que varían en número y extensión de acuerdo al criterio de distintos autores (Ekman, 1953; Briggs, 1974; Briggs y Bowen, 2012).

En América del Sur se han reconocido 6 grandes unidades biogeográficas (Figura 5). El Mar Argentino comprende dos de estas áreas: una abarcando el “sector costero norte” (la Provincia Argentina o Patagónica) y otra abarcando el



Figura 5. Áreas biogeográficas de América del Sur.

“sector costero sur” (la Provincia Magallánica) (Balech y Ehrlich, 2008). Generalmente se acepta que el límite entre estas dos áreas -sobre la costa- se ubica en proximidades de Península Valdés (Scarabino, 1977), aunque algunos autores han mencionado que dicho límite se ubicaría más hacia el sur (*e.g.* Woodward, 1880: Puerto Melo [45°S], Chubut). Cada una de estas áreas se encuentra asociada con una masa de agua de distinto origen y, en consecuencia, con distintas propiedades físicas y químicas: la Provincia Magallánica se encuentra incidida por las aguas frías provenientes de las corrientes de Drake y Malvinas (ambas derivadas de la Corriente Circumpolar Antártica), que dan origen a aguas subantárticas de plataforma; mientras que la Provincia Argentina está influenciada por la Deriva Cálida Costera e intromisiones ocasionales de la corriente cálida de Brasil (Piola y Rivas, 1997; Okolodkov, 2010). Más allá de Península Valdés la Corriente de Malvinas continúa su circulación hacia el norte por el margen externo de la plataforma continental (entre 80 y 100 m de profundidad). Esto determina que varias especies propias de la Provincia Magallánica puedan también ser encontradas en aguas profundas



frente a la provincia de Buenos Aires, Uruguay y sur de Brasil (Carcelles, 1944). La Provincia Magallánica se continúa también por la costa del Pacífico Sudoriental hasta aproximadamente 42° S (Dall, 1909; Dell, 1971; Marincovich, 1973), aunque la similitud de las asociaciones de bivalvos de los sectores atlántico y pacífico de la Provincia Magallánica resulta extremadamente baja (Carcelles y Williamson, 1951; Soot-Ryen, 1959; Bernard *et al.*, 1991; obs. pers.). Esto ha dado lugar a que algunos autores reconozcan la existencia de subdivisiones internas dentro de la Provincia Magallánica (Briggs y Bowen, 2012).

SISTEMÁTICA

La Clase Bivalvia se encuentra dividida en cuatro grandes grupos (Bieler y Mikkelsen, 2006):

1) Protobranchia: caracterizado por la presencia de un tipo particular de branquias, conformadas por filamentos anchos y no replegados, donde los filamentos contiguos no se encuentran unidos entre sí, hechos que claramente contrastan con los filamentos delgados y replegados (en forma de “V” ó “W”) que aparecen en los otros grupos de bivalvos, donde además los filamentos contiguos se encuentran unidos, formando una “lámina”. Estas características determinan que la branquia resulte una estructura fundamentalmente asociada al intercambio gaseoso (Zardus, 2002). Los Protobranchia son organismos infaunales, en sedimentos blandos. Muchos representantes de este grupo son detritívoros y obtienen su alimento mediante el uso del palpo proboscídeo; otros presentan relaciones simbóticas con bacterias (Zardus, 2002). Desde el punto de vista morfológico, un elemento frecuente (aunque no exclusivo) de este grupo es la presencia de una charnela de tipo taxodonta; sin embargo, algunos representantes carecen por completo de dientes en la charnela (Reid, 1998). El grupo resulta particularmente abundante en las aguas frías y a grandes profundidades. En el Mar Argentino se encuentran representados por las familias Nuculidae, Malletiidae, Nuculanidae, Yoldiidae, Solemyidae y Siliculidae. La monofilia del grupo ha sido cuestionada por Giribet (2008), aunque Sharma *et al.* (2012) brindaron nueva y reciente evidencia en su favor.

2) Pteriomorphia: la branquia en este grupo se encuentra bien desarrollada, e interviene tanto en la respiración como en la alimentación. La mayoría de los integrantes se alimentan de partículas en suspensión; una familia (Propeamussiidae) incluye especies de hábitos carnívoros. El borde del manto puede encontrarse completamente libre, o bien presentar fusiones que originan una abertura inhalante y otra exhalante, que raramente se proyectan formando sifones (en caso de haberlos, sólo existe el exhalante) (Wilson, 1998). El pie se encuentra generalmente reducido o ausente, y esto se asocia con el modo de vida epifunal. Muchos representantes de este grupo son bisados; algunos son de vida libre, y otros viven cementados al sustrato (Wilson, 1998). La charnela puede ser de tipo taxodonta, disodonta o adonta; en la familia Plicatulidae, aparecen dos dientes fuertes en cada valva. Representantes de tres familias de este grupo son explotadas comercialmente en Argentina: Mytilidae (“mejillones”), Ostreidae (“ostras”) y Pectinidae (“vieiras”). Otras familias presentes en el Mar Argentino son: Limopsidae, Glycymerididae, Philobryidae, Pinnidae, Limidae, Plicatulidae, Propeamussiidae y Anomiidae.

3) Palaeoheterodonta: comprende organismos marinos (Orden Trigonioida) y dulceacuícolas (Orden Unionoida). Uno de los elementos distintivos de este grupo es la presencia de una charnela de tipo esquizodonta, aunque en algunos Unionoida la charnela carece por completo de dientes (Prezant, 1998a). Los Trigonioida comprenden 8 familias, de las cuales sólo una (Trigoniidae) tiene representantes vivientes. Esta familia no se encuentra presente en el Mar Argentino.

4) Heterodonta: se trata del grupo más numeroso y heterogéneo de bivalvos, tanto a escala mundial, como local (Figura 6), con una gran variedad de formas, adaptaciones y modos de vida. Incluye organismos infaunales y epifaunales, de vida libre, perforadores y epibiontes, que se distribuyen desde la zona intermareal hasta las grandes profundidades, y donde incluso varios linajes, de manera independiente, han colonizado las aguas continentales (Prezant, 1998b). Un elemento distintivo (y del cual deriva el nombre del grupo), es la presencia de una charnela

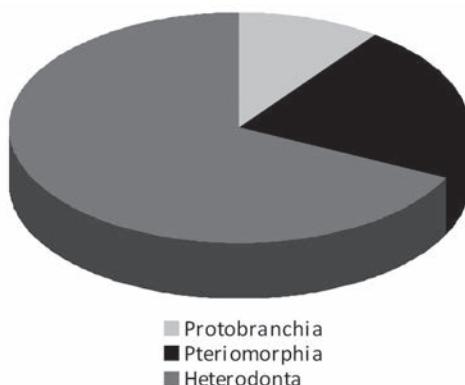


Figura 6. Proporción de bivalvos Protobranchia, Pteriomorpha y Heterodonta en el Mar Argentino.

de tipo heterodonta, aunque en distintas familias, y de manera independiente, han ocurrido reducciones en el número y tamaño de los dientes de la charnela, resultando en que en algunos casos las charnelas sólo presenten “tubérculos” y en otros directamente sean adontas. El borde del manto frecuentemente posee fusiones, que en muchos casos se proyectan formando sifones (Prezant, 1998b). La mayoría de los Heterodonta son suspensívoros, siendo las branquias un elemento fundamental en el proceso de obtención y manipulación del alimento. Dos familias poseen asociaciones simbióticas con bacterias (Thyasiridae y Lucinidae), una subfamilia asociaciones simbióticas con dinoflagelados (Tridacninae), y otras familias son de hábitos predáticos (e.g. Cuspidariidae). En el Mar Argentino las familias actualmente ubicadas dentro de este grupo son: Thyasiridae, Lucinidae, Ungulinidae, Carditidae, Condylocardiidae, Crassatelliidae, Astartidae, Cardiidae, Galeommatidae, Lasaeidae, Cyamiidae, Mactridae, Mesodesmatidae, Tellinidae, Donacidae, Psammobiidae, Semelidae, Solecurtidae, Solenidae, Pharidae, Veneridae, Neoleptonidae, Petricolidae, Myidae, Corbulidae, Gastrochaenidae, Pholadidae, Teredinidae, Hiatellidae, Pandoridae, Lyonsiidae, Thraciidae, Periplomatidae y Cuspidariidae. En los últimos años, varios estudios moleculares han abordado el estudio de las relaciones filogenéticas de las familias de Heterodonta, y su relación con las otras subclases de bivalvos (Harper *et al.*, 2006; Taylor *et*

al., 2007; Giribet, 2008). Estos estudios han permitido incluir a las familias Pandoridae, Lyonsiidae, Thraciidae, Periplomatidae y Cuspidariidae dentro de Heterodonta (Dreyer *et al.*, 2003; Taylor *et al.*, 2007); previamente, y sobre la base de caracteres morfológicos y el registro fósil, estas familias habían sido consideradas una subclase independiente: Anomalodesmata (Morton, 1981; Prezant, 1998c). Un estudio molecular reciente sugiere que las familias Crassatelliidae y Astartidae podrían estar filogenéticamente relacionadas con los Paleoheterodonta (Sharma *et al.*, 2012), aunque estos resultados requieren ser confirmados a partir de la incorporación de más taxones; en el estudio anteriormente mencionado ambas familias sólo estuvieron representadas por una única especie.

Una propuesta de clasificación de estos grupos fue recientemente sugerida por Carter *et al.* (2011). Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre estos cuatro grupos, y dentro de estos grupos son aún motivo de debate, como consecuencia de la existencia de discrepancias entre los resultados proveniente de estudios morfológicos, anatómicos y moleculares.

ALGUNAS CURIOSIDADES DE LOS BIVALVOS

La almeja gigante (*Tridacna gigas*), la especie viviente más grande entre los bivalvos, llega a tener hasta 300 Kg de peso. Pese a ello, su alimentación se basa en pequeños organismos y partículas que filtra a través de las branquias, y dinoflagelados que crecen simbiontes en el borde del manto (Maynard y Burke, 1971; Spalding *et al.*, 2001).

Los bivalvos poseen típicamente dos valvas. Sin embargo, algunos bivalvos poseen placas (“valvas”) accesorias que cubren las hincias que se forman entre las valvas. De esta manera, un bivalvo puede llegar a tener el cuerpo rodeado por varias placas calcáreas. Esta condición está presente en las familias Pholadidae y Teredinidae (Turner, 2002).

El mero hecho de presentar dos valvas no determina que un organismo sea un bivalvo: esta condición aparece también en algunos grupos de pequeños crustáceos (ostrácodos y conchostracos), en los braquíópodos, e incluso en una familia de gasterópodos (Juliidae) (Le Renard *et al.*, 1996).

Los bivalvos son organismos filtradores, ca-



paces de movilizar grandes volúmenes de agua: una ostra adulta llega a filtrar hasta 30-40 l/h (Pechenik, 2000). En este proceso, las cílias laterales (responsables de movilizar el agua a través de la branquia) llegan a utilizar hasta un 47% del oxígeno captado durante el intercambio gaseoso.

En el Mar Argentino se han registrado unas 180 especies de bivalvos. Sin embargo, la mayoría de ellas son escasamente conocidas, debido fundamentalmente a su pequeño tamaño: un 50% de las especies son menores de 10 mm en su estado adulto.

AGRADECIMIENTO

Los autores expresan su agradecimiento al Dr. Cristián Ituarte por haber facilitado y permitido ilustrar los cortes histológicos de la Figura 4.

BIBLIOGRAFÍA

- Addadi L., Joester D., Nudelman F. y Weiner S. 2006. Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chemistry European Journal* 12: 980-987.
- Allen J.A. y Morgan R.E. 1981. The functional morphology of the Atlantic deep-water species of the families Cuspidariidae and Poromyidae (Bivalvia): an analysis of the evolution of the septibranch condition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences* 294: 413-546.
- Appeltans W., Ahyong S.T., Anderson G., Angel M.V., Artois T., Bailly N., Bamber R., Barber A., Bartsch I., Berta A., Blazewicz-Paszkowycz M., Bock P., Boxshall G., Boyko C.B., Nunes Brandão S., Bray R.A., Bruce N.L., Cairns S.D., Chan T.-Y., Cheng L., Collins A.G., Cribb T., Curini-Galletti M., Dahdouh-Guebas F., Davie P.J.F., Dawson M.N., De Clerck O., Decock W., De Grave S., de Voogd N.J., Domning D.P., Emig C.C., Er-séus C., Eschmeyer W., Fauchald K., Fautin D.G., Feist S.W., Fransen C.H.J.M., Furuya H., Garcia-Alvarez O., Gerken S., Gibson D., Gittenberger A., Gofas S., Gómez-Daglio L., Gordon D.P., Guiry M.D., Hernandez F., Hoeksema B.W., Hopcroft R.R., Jaume D., Kirk P., Koedam N., Koenemann S., Kolb J.B., Kristensen R.M., Kroh A., Lambert G., Lazarus D.B., Lemaitre R., Longshaw M., Lowry J., Macpherson E., Madin L.P., Mah C., Mapstone G., McLaughlin P.A., Mees J., Meland K., Messing C.G., Mills C.E., Molodtsova T.N., Mooi R., Neuhaus B., Ng P.K.L., Nielsen C., Norenburg J., Opresko D.M., Osawa M., Paulay G., Perrin W., Pilger J.F., Poore G.C.B., Pugh P., Read G.B., Reimer J.D., Rius M., Rocha R.M., Saiz-Salinas J.I., Scarabino V., Schierwater B., Schmidt-Rhaesa A., Schnabel K.E., Schotte M., Schuchert P., Schwabe E., Segers H., Self-Sullivan C., Shenkar N., Siegel V., Sterrer W., Stöhr S., Swalla B., Tasker M.L., Thuesen E.V., Timm T., Todaro M.A., Turon X., Tyler S., Uetz P., van der Land J., Vanhoorne B., van Ofwegen L.P., van Soest R.W.M., Vanaverbeke J., Walker-Smith G.T., Walter C., Warren A., Williams G.C., Wilson S.P. y Costello M.J. 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology* 22: 1-14.
- Atkins D.A. 1937. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part III: Types of lamellibranch gills and their food currents. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 79: 375-421.
- Balech E. y Ehrlich M.D. 2008. Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 19: 45-75.
- Banu A., Shyamasundari K. y Hanumantha Rao K. 1980. The organization and chemistry of the byssus of some bivalves of the Waltair Coast, India. *The Veliger* 23: 77-82.
- Bernard F.R., McKinnell S.M. y Jamieson G.S. 1991. Distribution and zoogeography of the Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences* 112: 1-60.
- Bieler R. y Mikkelsen P. 2006. Bivalvia - a look at the branches. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 223-235.
- Boss K. J. 1965. Symbiotic erycinacean bivalves. *Malacologia* 3: 183-195.
- Briggs J.C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill Co. New York. 475 pp.
- Briggs J.C. y Bowen B.W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39: 12-30.
- Brissac T., Rodrigues C.F., Gros O. y Duperron S. 2010. Characterization of bacterial symbioses in *Myrtea* sp. (Bivalvia: Lucinidae) and *Thyasira* sp. (Bivalvia: Thyasiridae) from a cold seep in the Eastern Mediterranean. *Marine Ecology* 2010: 1-13.
- Carcelles A. 1944. Nota sobre algunos moluscos magallánicos obtenidos frente al Río de la Plata. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 1: 1-11, lám. 1.
- Carcelles A. y Williamson S. 1951. Catálogo de los moluscos marinos de la Provincia Magallánica. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, zoología 2: 225-383.
- Carriker M.R. 1990. Functional significance of the pediveligera.



- ger in bivalve development. En: The Bivalvia - Proceedings of a memorial symposium in honour of Sir Charles Maurice Yonge. Morton B. (ed). Edinburgh 1986. pp 267-282.
- Carter I.G. y Aller R.C. 1975. Calcification in the bivalve periostracum. *Lethaia* 8: 315-320.
- Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C., Araujo R., Biakov A.S., Bogan A.E., Campbell D.C., Campbell M., Chen J., Cope J.C.W., Delvene G., Dijkstra H.H., Fang Z., Gardner R.N., Gavrilova V.A., Goncharova I.A., Harries P.J., Hartman J.H., Hautmann M., Hoeh W.R., Hylleberg J., Jiang B., Johnston P., Kirkendale L., Kleemann K., Koppka J., Kríž J., Machado D., Malchus N., Márquez-Aliaga A., Masse J-P., McRoberts C.A., Middelfart P.U., Mitchell S., Nevesskaja L.A., Özer S., Pojeta J.J., Polubotko I.V., Pons J.M., Popov S., Sánchez T., Sartori A.F., Scott R.W., Sey I.I., Signorelli J.H., Silantiev V.V., Skelton P.W., Steuber T., Waterhouse J.B., Wingard G.L. y Yancey T. 2011. A synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca). *Paleontological contributions* 4: 1-47.
- Carter J.G., Harries P.J., Malchus N., Sartori A.F., Anderson L.C., Bieler R., Bogan A.E., Coan E.V., Cope J.C.W., Cragg S., Kleemann K., Kríž J., McRoberts C., Mikkelsen P.M., Pojeta J.J., Témkin I., Yancey T. y Zieritz A. 2012. Part N, Revised, Volume 1, Chapter 31: Illustrated glossary of the Bivalvia. *Treatise Online* 48: 1-209, 327 figs.
- Chaparro O.R., Thompson R.J. y Ward J.E. 1993. *In vivo* observations of larval brooding in the Chilean Oyster, *Ostrea chilensis* Philippi, 1845. *Biological Bulletin* 185: 365-372.
- Checa A. 2000. A new model for periostracum and shell formation in Unionidae (Bivalvia, Mollusca). *Tissue & Cell* 32: 405-416.
- Coen L.D. 1985. Shear resistance in two bivalve molluscs: role of hinges and interdigitating margins. *Journal of the Zoological Society of London (A)* 205: 479-487.
- Conway N.M., Howes B.L., Capuzzo J.E.M., Turner R.D. y Cavanaugh C.M. 1992. Characterization and site description of *Solemya borealis* (Bivalvia, Solemyidae), another bivalve-bacteria symbiosis. *Marine Biology* 112: 601-613.
- Dall W.H. 1909. Report on a collection of shells from Peru, with a summary of the marine Mollusca of the Peruvian zoological province. *Proceedings of the United States National Museum* 37:147-294, láms. 20-28.
- Dell R.K. 1971. The marine Mollusca of the Royal Society Expedition to Southern Chile, 1958-1959. *Records of the Dominion Museum* 7: 155-233.
- Dias Passos, F. y Domanech O. 2006. A new species of *Mysella* Angas, 1877 (Bivalvia: Galeommatoidea) from Admiralty Bay, King George Island, South Shetlands, Antarctica, with data on its biology and functional anatomy. *Polar Biology* 29: 389-398.
- Distel D.L. y Felbeck H. 1987. Endosymbiosis in the lucinid clams *Lucinoma aequizonata*, *Lucinoma annulata* and *Lucina floridana*: a reexamination of the functional morphology of the gills as bacteria-bearing organs. *Marine Biology* 96: 79-86.
- Donovan D.A., Elias J.P. y Baldwin J. 2004. Swimming behavior and morphometry of the file shell *Limaria fragilis*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 37: 7-16.
- Dreyer H., Steiner G. y Harper E.M. 2003. Molecular phylogeny of Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia) inferred from 18S rRNA sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139: 229-246.
- Ekman S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick & Jackson, London. pp 417.
- Fishelson L. 2000. Comparative morphology and cytology of siphons and siphonal sensory organs in selected bivalve molluscs. *Marine Biology* 137: 497-509.
- Fisher C.R. 1990. Chemoautotrophic and methanotrophic symbioses in marine invertebrates. *Reviews in Aquatic Science* 2: 399-436.
- Fitt W.K. y Trench R.K. 1981. Spawning, development, and acquisition of zooxanthellae by *Tridacna squamosa* (Mollusca, Bivalvia). *Biological Bulletin* 161: 213-235.
- Foster-Smith R.L. 1975. The role of mucus in the mechanism of feeding in three filter-feeding bivalves. *Proceedings of the Malacological Society of London* 41: 571-588.
- Gallardo C.S. 1993. Reproductive habits and life cycle of the small clam *Kingiella chilensis* (Bivalvia: Cyamidae) in an estuarine sand flat from South of Chile. *Marine Biology* 115: 595-603.
- Galtsoff P.S. 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin, chapter VII: The Gills. *Fishery Bulletin* 64: 121-151.
- Giribet G. 2008. Bivalvia. En: *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. Ponder W.F. y Lindberg D.R. (eds). University of California Press. Berkeley. EEUU. pp. 105-141.
- Glover E.A. y Taylor J.D. 2010. Needles and pins: acicular crystalline periostracal calcification in venerid bivalves (Bivalvia: Veneridae). *Journal of Molluscan Studies* 76: 157-179.
- Goto R., Kawakita A., Ishikawa H., Hamamura Y. y Kato M. 2012. Molecular phylogeny of the bivalve superfamily Galeommatoidea (Heterodontia, Veneroida) reveals dynamic evolution of symbiotic lifestyle and interphylum host switching. *Evolutionary Biology* 12: 172-184.
- Harper E.M. 1991. Post-larval cementation in the Ostreidae and its implications for other cementing Bivalvia. *Journal of Molluscan Studies* 58: 37-47.
- Harper E.M. 1997. The molluscan periostracum: an important constraint in bivalve evolution. *Paleontology* 40: 71-97.
- Harper E.M. y Skelton P.W. 1993. The Mesozoic marine revolution and epifaunal bivalves. *Scripta Geologica Special Issue* 2: 127-153, 5 figs.
- Harper, E.M., Dreyer H. y Steiner G. 2006. Reconstructing the Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia): morphology



- and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 395-420.
- Hodgkin, N.M. 1962. Limestone boring by the mytilid *Lithophaga*. *The Veliger* 4: 123-129.
- Ituarte C. 2009. Unusual modes of oogenesis and brooding in bivalves: the case of *Gaimardia trapesina* (Mollusca: Gaimardiidae). *Invertebrate Biology* 128: 243-251.
- Ishikura M., Adachi K. y Maruyama T. 1999. Zooxanthellae release glucose in the tissue of giant clam, *Tridacna crocea*. *Marine Biology* 133: 665-673.
- Joll L.M. 1989. Swimming behaviour of the saucer scallop *Amusium balloti* (Mollusca: Pectinidae). *Marine Biology* 102: 299-305.
- Jørgensen B.C. 1996. Bivalve filter feeding revisited. *Marine Ecology Progress Series* 142: 287-302.
- Judd W. 1971. The structure and habits of *Divariscintilla maoria* Powell (Bivalvia: Galeommatidae). *Proceedings of the Malacological Society of London* 39: 343-354.
- Kjørboe T. y Möhlenberg F. 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 5: 291-296.
- Kleemann K. 1990. Evolution of chemically-boring Mytilidae (Bivalvia). En: *The Bivalvia - Proceedings of a memorial symposium in honour of Sir Charles Maurice Yonge*. Edinburgh 1996. pp 111-124.
- Kniprath E. 1981. Ontogeny of the molluscan shell field: a review. *Zoologica Scripta* 10: 61-79.
- Kobayashi I. 2008. Scanning electron microscopic structure of the prismatic layer in the Bivalvia. *Frontiers of Materials Science in China* 2: 246-252.
- Le Renard J., Sabelli B. y Taviani M. 1996. On *Candinia* (Sacoglossa: Juliidae), a new fossil genus of bivalved gastropods. *Journal of Paleontology* 70: 230-235.
- Leal J.H. 2008. A remarkable new genus of carnivorous, sessile bivalves (Mollusca: Anomalodesmata: Poromyidae) with descriptions of two new species. *Zootaxa* 1764: 1-18.
- Lützen J., Berland B. y Bristow G.A. 2011. Morphology of an endosymbiotic bivalve, *Entovalva nhatrangensis* (Bristow, Berland, Schander & Vo, 2010). *Molluscan Research* 31: 114-124.
- Marincovich L. 1973. Intertidal mollusks of Iquique, Chile. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Bulletin* 16: 1-49.
- Maynard D.M. y Burke W. 1971. Maximum tension developed by the posterior adductor muscle of the giant clam, *Tridacna gigas* (Linné). *Comparative Biochemistry and Physiology* 38A: 339-350.
- Moore D.R. 1977. Small species of Nuculidae (Bivalvia) from the tropical Western Atlantic. *The Nautilus* 91: 119-128.
- Morton B. 1980. Swimming in *Amusium pleuronectes* (Bivalvia: Pectinidae). *Journal of Zoology, London* 190: 375-404.
- Morton B. 1981. The Anomalodesmata. *Malacología* 21: 35-60.
- Morton B. 1983. Feeding and digestion in Bivalvia. En: *The Mollusca, Vol. 5 (Physiology, Part 2)*. Saleuddin A.S.M. y Wilbur K.M. (eds). Academic Press. New York, EEUU. pp 65-147.
- Morton B. 1987a. The pallial photophores of *Barbatia vivescens* (Bivalvia: Arcacea). *Journal of Molluscan Studies* 53: 241-243.
- Morton B. 1987b. Siphon structure and prey capture as a guide to affinities in the abyssal septibranch Anomalodesmata (Bivalvia). *Sarsia* 72: 49-69.
- Morton B. 2000. The pallial eyes of *Ctenoides floridanus* (Bivalvia: Limoidea). *Journal of Molluscan Studies* 66: 449-455.
- Morton B. 2008. The evolution of eyes in the Bivalvia: new insights. *American Malacological Bulletin* 26: 35-45.
- Morton B. y Scott P.J.B. 1980. Morphological and functional specializations of the shell, musculature and pallial glands in the Lithophaginae (Mollusca: Bivalvia). *Journal of Zoology, London* 192: 179-203.
- Morton B. y Scott P.J.B. 1988. Evidence for chemical boring in *Petricola lapicida* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Petricolidae). *Journal of Molluscan Studies* 54: 231-237.
- Nudelman F., Chen H.H., Goldberg H.A., Weiner S. y Addadi L. 2007. Spiers Memorial Lecture. Lessons from biomineralization: comparing the growth strategies of mollusc shell prismatic and nacreous layers in *Atrina rigida*. *Faraday Discussions* 136: 9-25.
- Ockelmann K.W. 1964. *Turtonia minuta* (Fabricius), a neotenous veneracean bivalve. *Ophelia* 1: 121-146.
- Okolodkov Y.B. 2010. *Biogeografía marina*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. 217 pp.
- Oldfield E. 1961. The functional morphology of *Kellia subborbicularis* (Montagu), *Montacuta ferruginosa* (Montagu) and *M. substriata* (Montagu) (Mollusca, Lamellibranchiata). *Proceedings of the Malacological Society of London* 34: 255-295.
- Oldfield E. 1964. The reproduction and development of some members of the Erycidae and Montacutidae (Mollusca, Eulamellibranchiata). *Journal of Molluscan Studies* 36: 79-120.
- Owen G. 1978. Classification and the bivalve gill. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 284: 377-385.
- Pechenik J.A. 2000. *Biology of the invertebrates*. 4ta ed. McGraw-Hill Higher Education. EEUU. 578 pp.
- Piola A.R. y Rivas A.L. 1997. Corrientes en la plataforma continental. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros I*: 119-132.
- Pohlo R. 1982. Evolution of the Tellinacea (Bivalvia). *Journal of Molluscan Studies* 48: 245-256.
- Prezant R.S. 1998a. Palaeoheterodontia Introduction. En: *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Vol. 5. Part B. Beesley P.L., Ross G.J.B. y Wells



- A. (eds). CSIRO Publishing. Melbourne. pp 289-294.
- Prezant R.S. 1998b. Heterodonta Introduction. En: *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 5. Part B*. Beesley P.L., Ross G.J.B. y Wells A. (eds). CSIRO Publishing. Melbourne. pp 301-307.
- Prezant R.S. 1998c. Anomalodesmata Introduction. En: *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 5. Part B*. Beesley P.L., Ross G.J.B. y Wells A. (eds). CSIRO Publishing. Melbourne. pp 397-405.
- Price H.A. 1983. Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia). *Journal of Molluscan Studies* 49: 9-17.
- Reid R.G.B. 1971. Criteria for categorizing feeding types in bivalves. *The Veliger* 13: 358-359.
- Reid R.G.B. 1990. Evolutionary implications of sulphide-oxidizing symbioses in bivalves. En: *The Bivalvia - Proceedings of a Memorial Symposium in honour of Sir Charles Maurice Yonge*, Edinburgh. Morton (ed). Hong Kong University Press. Hong Kong. 127-140.
- Reid R.G.B. 1998. Protobranchia. En: *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 5. Part B*. Beesley P.L., Ross G.J.B. y Wells A. (eds). CSIRO Publishing. Melbourne. pp 235-248.
- Reid R. y Bernard F.R. 1980. Gutless bivalves. *Science* 208: 609-610.
- Reid R.G.B. y Brand D.G. 1987. Observations on Australian Solemyidae. *Journal of the Malacological Society of Australia* 8: 41-50.
- Reid R.G.B., McMahon R.F., O'Foighil D. y Finnigan, R. 1992. Anterior inhalant currents and pedal feeding in bivalves. *The Veliger* 35: 93-104.
- Reid R.G.B. y Reid A.M. 1974. The carnivorous habitat of members of the septibranch genus *Cuspidaria* (Mollusca: Bivalvia). *Sarsia* 56: 47-56, 1 lám.
- Rousseau M., Meibo A., Gèze M., Bourrat X., Angellier M. y Lopez E. 2009. Dynamics of sheet nacre formation in bivalves. *Journal of Structural Biology* 165: 190-195.
- Salas C., Marina P., Checa A.G. y Rueda J.L. 2012. The periostracum of *Digitaria digitaria* (Bivalvia: Astartidae): formation and structure. *Journal of Molluscan Studies* 78: 34-43.
- Saleuddin A.S.M. 1974. An electron microscopic study of the formation and structure of the periostracum in *Asstarte* (Bivalvia). *Canadian Journal of Zoology* 52: 1463-1471.
- Sartori A.F., Passos F.D. y Domaneschi O. 2006. Arenophagic mantle glands in the Laternulidae (Bivalvia: Anomalodesmata) and their evolutionary significance. *Acta Zoologica* 87: 265-272.
- Scarabino V. 1977. Moluscos del Golfo San Matías (provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 4: 177-285.
- Sharma P.P., González V.L., Kawauchi G.Y., Andrade S.C.S., Guzmán A., Collins T.M., Glover E.A., Harper E.M., Healy J.M., Mikkelsen P.M., Taylor J.D., Bieler R. y Giribet G. 2012. Phylogenetic analysis of four nuclear protein-encoding genes largely corroborates the traditional classification of Bivalvia (Mollusca). *Molecular Biology and Evolution* 65: 64-74.
- Shimamoto M. 1991. Coexistence of different shell microstructure types in a single shell layer of the Veneridae (Bivalvia, Mollusca). En: *Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems*. Suga (ed). Springer-Verlag. Tokyo. pp 421-425.
- Smith D.A.S. 1975. Polymorphism and selective predation in *Donax faba* Gmelin (Bivalvia: Tellinacea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 17: 205-219.
- Soot-Ryen T. 1959. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 35. Pelecypoda. *Acta Universitatis Lundensis Avd. 2 Bd. 55, 6*: 1-85, 4 láms.
- Spalding M.D., Ravilious C. y Green E.P. 2001. *World Atlas of coral reefs*. University of California Press, Berkeley. EEUU. 242 pp.
- Stanley S.M. 1970. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Memories of the Geological Society of America* 125: pp 296.
- Stasek C.R. 1963. Synopsis and discussion of the association of ctenidia and labial palps in the bivalved Mollusca. *The Veliger* 6: 91-97.
- Szymik B. G. 2008. Kinematic and neuromuscular changes associated with change in locomotory speed in the pteropod mollusk, *Clione limacina*. Tesis Doctoral. Arizona State University. Arizona, EEUU. VIII + pp 113.
- Taylor J.D. 1973. The structure and evolution of the bivalve shell. *Paleontology* 16: 519-534, pl. 560.
- Taylor J.D. y Glover E.A. 2006. Lucinidae (Bivalvia) – the most diverse group of chemosymbiotic molluscs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 421-438.
- Taylor, J.D., Williams S.T., Glover E.A. y Dyal P. 2007. A molecular phylogeny of heterodont bivalves (Mollusca:Bivalvia: Heterodonta): new analyses of 18S and 28S rRNA genes. *Zoologica Scripta* 36: 587-606.
- Témkin I. y Strong E.E. 2013. New insights on stomach anatomy of carnivorous bivalves. *Journal of Molluscan Studies* 79: 332-339.
- Turner R.D. 2002. On the subfamily Xylophagainae (family Pholadidae, Bivalvia, Mollusca). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 157: 223-308.
- Valentich-Scott P. y Dinesen G.E. 2004. Rock and coral boring Bivalvia (Mollusca) of the middle Florida Key, U.S.A. *Malacologia* 46: 339-354.
- Vázquez N., Rodríguez F., Ituarte C., Klaich J y Cremonte F. 2010. Host-parasite relationship of the geoduck *Panopea abbreviata* and the green alga *Coccomyxa parasitica* in the Argentinean Patagonian coast. *Journal of Invertebrate Pathology* 105: 254-60.
- Voight J.R. 2009. Diversity and reproduction of nearshore vs offshore wood-boring bivalves (Pholadidae: Xylophagainae) of the deep eastern Pacific Ocean, with



- three new species. *Journal of Molluscan Studies* 75: 167-174.
- Waller T.R. 1980. Scanning electron microscopy of shell and mantle in the Order Arcoidea (Mollusca: Bivalvia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 313: 1-58.
- Ward J.E., MacDonald B.A., Thompson R.J. y Beninger P.G. 1993. Mechanisms of suspension feeding in bivalves: Resolution of current controversies by means of endoscopy. *Limnology and Oceanography* 38: 265-272.
- Weiss I.M., Tuross N., Addadi L. y Weiner S. 2002. Mollusc larval shell formation: amorphous calcium carbonate is a precursor phase for aragonite. *Journal of Experimental Zoology* 293: 478-491.
- Williams S.T., Taylor J.D. y Glover E.A. 2004. Molecular phylogeny of the Lucinoidea (Bivalvia): non-monophyly and separate acquisition of bacterial chemosymbiosis. *Journal of Molluscan Studies* 70: 187-202.
- Wilson B. 1998. Pteriomorphia Introduction. En: *Mollusca: The Southern Synthesis*. Fauna of Australia. Vol. 5. Part B. Beesley P.L., Ross G.J.B. y Wells A. (eds). CSIRO Publishing. Melbourne. pp 249-250.
- Woodward, S.P. 1880. A manual of the Mollusca, being a treatise on Recent and fossil shells. 4ta ed. Crosby Lockwood and Co. London. xiv + pp 81.
- Yonge C.M. 1928. Structure and function of the organs of feeding and digestion in the Septibranchs, *Cuspidaria* and *Poromya*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 216: 221-261.
- Yonge C.M. 1953. Mantle chambers and water circulation in the Tridacnidae (Mollusca). *Proceedings of the Zoological Society of London* 123: 551-562.
- Yonge C.M. 1957. Mantle fusion in the Lamellibranchia. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Naples* 29: 151-171.
- Yonge C.M. 1979. Cementation in bivalves. En: *Pathways in Malacology*. van der Spoel S., van Bruggen A.C. y Lever J. (eds). Bohn, Scheltema & Holkema. Utrecht. pp 1-295.
- Zardus J.D. 2002. Protobranch bivalves. *Advances in Marine Biology* 42: 1-65.
- Zelaya D.G. e Ituarte C. 2009. A redefinition of *Pseudokilya* Pelseneer, 1903 (Bivalvia: Cyamiidae) and the description of a new species from the Southern Ocean. *The Nautilus* 123: 1-8.
- Zelaya D.G. e Ituarte C.F. 2013. Two new species of *Waldo* Nicol, 1966 from sub-Antarctic waters (Bivalvia: Galeommatoidea). *Marine Biology Research* 9: 776-784.
- Zibrowius H. y Arnaud P.M. 1995. New records of molluscs (*Leptoconchus*, *Litophaga*, *Fungiacava*) that bore Indo-Pacific reef corals and their interactions with their hosts. *Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturelle* 4^o ser, 16: 231-244.

BIVALVIA:

ECOLOGÍA

Héctor E. Zaixso



La composición en especies de las comunidades acuáticas depende de factores físicos y biológicos. En principio la temperatura y la salinidad son los principales determinantes del conjunto de especies posibles en un área por los límites impuestos por su fisiología. En segundo lugar intervienen otros factores físicos como el tipo de sustrato, su inclinación y la agitación del agua y los disturbios en general. Finalmente tercian los factores de índole biológica como la competencia, depredación, facilitación e inhibición.

En las costas de Argentina se encuentran varias comunidades o asociaciones ecológicas que tienen a los bivalvos como sus componentes más importantes. Éstas pueden ser clasificadas según su distribución geográfica, el tipo de sustrato (*e.g.* arenas, roca) y también por su altura en la costa, considerándose del intermareal cuando se desarrollan entre las mareas más altas y más bajas de una localidad o del submareal si se encuentran por debajo de las mareas más bajas. Las comunidades intermareales en la parte alta de la costa se hayan controladas principalmente por la resistencia de sus especies al estrés por desecación, la exposición a temperaturas extremas y a la anaerobiosis. En la parte inferior del intermareal dominan en cambio factores biológicos como la depredación, que también prevalece en las comunidades submareales. En la zona media del intermareal predominan los fenómenos de competencia (*e.g.* por el espacio o la comida) tanto entre los individuos de una misma especie como de especies diferentes (*e.g.* entre mejillines y mejillones), siendo la competencia más acentuada entre individuos con formas y necesidades semejantes.

Una de las asociaciones o comunidades más comunes a lo largo de la costa es el mejillinar que se desarrolla en el intermareal de sustratos rocosos, caracterizados por la dominancia en la misma de los mejillines (Familia *Mytilidae*). En la provincia de Buenos Aires, Río Negro y norte de Chubut el representante de este grupo es la especie

Brachidontes rodiguezii (mejillín del norte), mientras que en el centro-sur de Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego se encuentra *Perumytilus purpuratus* (mejillín del sur). Las dos especies coexisten en los golfos San Matías, San José y Nuevo. Los mejillines que pueden llegar a ocupar el 100% de la superficie disponible, son bivalvos epibisados porque se adhieren a las rocas y entre ellos mediante un conjunto de filamentos denominados biso, disponiéndose en agregados de una a varias capas. En ocasiones esta comunidad puede establecerse en sustratos fango-arenosos con presencia de elementos de soporte tales como conchas o grava (Zaixso y Pastor, 1977). En ocasiones, en sitios protegidos del oleaje, con sustrato fangoso o fango-arenoso también con elementos de soporte, el mejillinar es reemplazado por una asociación con dominancia de mejillones (*Mytilus edulis platensis*) que es otro organismo epibisado.

En sitios protegidos de la provincia de Buenos Aires (San Blas), se desarrolla una comunidad dominada por la ostra introducida *Crassostrea gigas*. Las ostras son bivalvos cementantes, porque fijan una de sus valvas ya sea a los sustratos duros del intermareal inferior, o entre ellos o a las plantas de marisma (plantas terrestres adaptadas al agua salada) que crecen en la parte alta de la costa (Escapa *et al.*, 2004).

Las especies que son capaces de cambiar la distribución de materiales y de energía en los sistemas naturales a través de interacciones no-tróficas (no alimentarias) con su ambiente abiótico se denominan especies ingenieros ecosistémicos o bioingenieros (Jones *et al.*, 1994; 1997). Tanto los mejillines como las ostras pueden ser consideradas como bioingenieros. Las costas de sedimentos y rocosas de la Argentina por ejemplo, se hallan fuertemente modificadas por especies de mitílidos que dan forma a paisajes, controlan el flujo de materia particulada y disuelta, y por sobre todo ejercen efectos inhibitorios y facilitadores en la fauna y flora, afectando en consecuencia a la



biodiversidad. La mayoría de las especies de la familia Mytilidae son gregarias y forman asociaciones en sustratos que van desde costas rocosas en sitios expuestos hasta playas de fango en zonas protegidas. Estas asociaciones son el hábitat de numerosas otras especies que encuentran refugio de los factores de estrés y depredadores y conforman junto con los mitílidos comunidades más o menos complejas cuya diversidad (en el sentido de número de especies presentes) aumenta hacia los niveles inferiores del intermareal (Zaixso y Pastor, 1977) y también con la edad y el tamaño de los agregados (Zaixso, 2004). En general los bioingenieros ecosistémicos tienden a ser más importantes en ambientes estresantes como el intermareal.

Los bancos de cholga (*Aulacomya atra atra*), otra especie epibizada de la costa argentina, se distribuyen entre el golfo San Matías y Tierra del Fuego y constituyen una fisonomía corriente en los fondos rocosos o de granulometría muy gruesa del intermareal inferior y submareal (Figura 1) (Zaixso, 1997, 1999, 2004). Si bien la mayor parte de los bancos estudiados se ubican entre 0 y 30 m de profundidad, preferentemente sobre fondos rocosos; eventualmente bajo condiciones ambientales apropiadas, los bancos de *Aulacomya* pueden ser encontrados también a profundidades mayores (Zaixso, 1999).

Los bancos de mejillones *Mytilus edulis plattenensis* del submareal superior han sido descritos para el golfo San José por Zaixso (2004). Se desarrollan entre 0 y 15 metros de profundidad, sobre sustratos blandos con dominancia de arenas finas y baja cantidad de rodados y limos-arcillas. Estos bancos por su poca profundidad, son susceptibles de ser removidos por tormentas u oleaje fuerte y arrojados a la costa; de ahí la ocurrencia más o menos frecuente de “arribazones” de mejillones y de sus especies acompañantes, las que han sido reportadas en diferentes oportunidades, (Zaixso, 2004).

Los bancos profundos de mejillones (30 a 60 m) han sido descritos para la provincia de Buenos Aires por Penchaszadeh (1979), donde son objeto de explotación comercial. También se conoce la existencia de otros ubicados en la Patagonia: uno frente a la península Valdés en Chubut (Penchaszadeh, 1979) y otro frente a las costas de cabo Blanco en Santa Cruz (Zaixso, datos inéditos).

La vieira tehuelche *Aequipecten tehuelchus* (Pectinidae) forma bancos submareales que pue-

den ser encontrados desde el golfo San Matías hasta el norte del golfo San Jorge y fueron estudiados principalmente en el golfo San José por Ciocco (1988). Las vieiras son simultáneamente bivalvos epibisados, apoyados (porque pueden estar sueltos sin fijarse sobre el sustrato) y nadadores intermitentes (ya que usan la natación para escapar de sus depredadores).

Los bancos de la vieira patagónica *Zygochlamys patagónica*, especie también epibizada, apoyada y nadadora intermitente, se hallan presentes a lo largo de las costas bonaerenses y patagónicas a profundidades que van desde los 50 a 200 metros. Han sido estudiados por Walosek (1984), Bremec *et al.* (1998) y Zaixso (1996, 2004).

Las vieiras, mejillones y cholgas de bancos submareales y profundos también pueden considerarse bioingenieros facilitadores, si bien no al estilo de los mitílidos y ostras de bancos intermareales. Las especies dominantes de estos bancos profundos se caracterizan principalmente por crear nuevo sustrato disponible al permitir que especies propias de sustratos duros se puedan fijar directamente sobre sus conchas.

Cuando el intermareal se halla formado por playas arenosas dominan en cambio las asociaciones de bivalvos excavadores que se entierran en el sustrato. En la provincia de Buenos Aires se encuentran asociaciones de *Mesodesma macrotroides* (almeja amarilla) y *Donax hanleyanus* (berberecho) en las partes alta y baja de la playa respectivamente (Escofet *et al.*, 1979). Desde el golfo San Matías hasta las costas de Tierra del Fuego se encuentra una asociación con dominancia del bivalvo *Darina solenoides* que se ubica en la parte alta y media del intermareal; en los golfos del norte de Patagonia la asociación de *Darina* limita hacia abajo con una asociación del bivalvo excavador *Tellina petitiana*, ubicada en el intermareal inferior y submareal superior (Escofet *et al.*, 1979; Lizarralde, 2004).

Todos los Mytilidae, Ostreidae y Pectinidae son suspensívoros, como la mayor parte de los bivalvos, es decir se alimentan filtrando partículas (vivas, muertas o detritos) presentes en el agua. Algunas familias de bivalvos que habitan fondos blandos son depositívoros, ya que se alimentan de la materia orgánica contenida en los sedimentos o en su superficie de la materia orgánica particulada que se asienta sobre el sustrato en ambientes tranquilos. (e.g. Nuculidae y Tellinidae). Finalmente unos pocos grupos de bivalvos son carnívoros

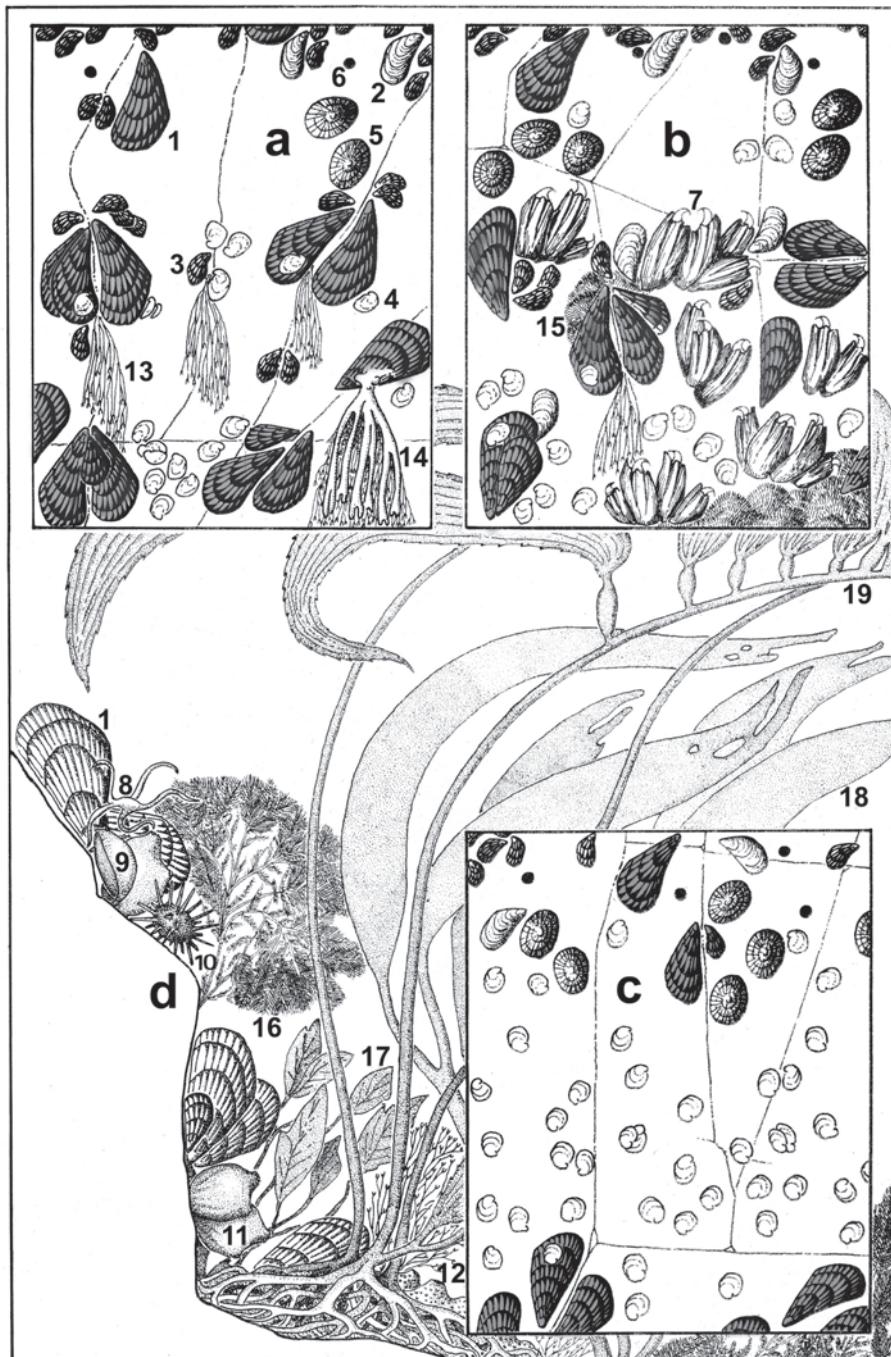


Figura 1: Diferentes aspectos de comunidades de cholga del intermareal inferior (a, b, c) y submareal (d) en la ría Deseado. 1, *Aulacomya atra atra*; 2, *Mytilus edulis platensis*; 3, *Perumytilus purpuratus*; 4, *Crepidatella dilatata*; 5, *Nacella magellanica*; 6, *Siphonaria lessoni*; 7, *Austromegabalanus pssittacus*; 8, *Ophiomyxa vivípara*; 9, *Magellania venosa*; 10, *Astrocidaris canaliculata*; 11, *Paramolgula gregaria*; 12, Porífero; 13, *Ceramium rubrum*; 14, *Codium fragile*; 15, *Corallina officinalis*; 16, *Ballia callitricha*; 17, *Pseudophycodis quercifolia*; 18, *Lessonia flavicans*; 19, *Macrocystis pyrifera* (Modificado de Zaixso y Pastor, 1977).



(e.g. *Poromyidae*).

Las asociaciones de aguas profundas con bivalvos excavadores depositívoros-detritívoros se han descripto para plataforma y las cuencas centrales de los golfos San Matías, San José, Nuevo y San Jorge (Carriquiriborde *et al.*, 1983; Bastida *et al.*, 1992; Roux *et al.*, 1995, Zaixso, 1997). Están asociadas a sedimentos muy finos que se depositan en ambientes calmos y caracterizadas por *Malletia cumingii*, *Ennucula puelcha*, *Nuculana sulculata* o *Macoma uruguayensis*, todas ellas especies depositívoras, a las cuales se pueden asociar unas pocas especies de bivalvos suspensívoros. Las asociaciones de *Malletia* pueden presentarse también en aguas someras de sitios protegidos, donde se permite el depósito de sedimentos muy finos como en la bahía Uruguay de la ría Deseado (Zaixso, datos inéditos).

A diferencia de mitílidos y ostras que son considerados bioingenieros facilitadores, los bivalvos excavadores se caracterizan más bien por ser inhibidores, al menos de la epifauna, ya que en sus actividades dentro del sustrato, lo perturban y desestabilizan, previniendo la fijación de especies que viven sobre éste.

Los depredadores cumplen un papel esencial en la estructuración de comunidades, particularmente cuando manifiestan preferencia por las especies dominantes, ya que al liberar espacio, permiten el ingreso de competidores menos eficientes que de otra forma serían excluidos de la comunidad. Numerosos son los grupos de depredadores, desde turbelarios hasta mamíferos, que se alimentan de bivalvos. Algunos caracoles de la familia Muricidae como *Trophon geversianus*, son depredadores típicos de sustratos rocosos y buscan y atacan a presas de la epifauna (e.g. mitílidos). Otros, como los integrantes de la familia Naticidae como *Natica limbata*, son de sustratos blandos y usualmente atacan a las presas dentro de éste (e.g. almejas). Ambas familias depredan sobre los bivalvos practicando agujeros en las valvas y extrayendo la carne a través de ellos. La perforación involucra tanto la acción mecánica de la rádula (estructura con denticulos que los gasterópodos tienen en la boca) como secreciones químicas del órgano perforador accesorio, ubicado en el pie (murícidios) o en la probóscide

(natícidios) y que pueden incluir ácido clorhídrico, enzimas y agentes quelantes (Carriker y Gruber, 1999). El proceso de perforación dura entre algunas horas y días, dependiendo de la temperatura y del grosor de la valva de la presa.

Las estrellas de mar son también depredadores de los bivalvos. Una especie típica de fondos blandos es *Astropecten brasiliensis*, de la costa norte de Argentina; esta especie ingiere a sus presas enteras si tienen el tamaño adecuado, las digiere en el estómago y elimina las valvas vacías por la boca. Otras estrellas en cambio, como *Allostichaster capensis*, *Anasterias minuta* y *Cosmasterias lurida*, especies típicas de las costas patagónicas rocosas, usan un mecanismo diferente; estos animales fijan sus pies ambulacrales a las valvas de sus presas (principalmente mitílidos) y ejercen tracción sobre ellas hasta obtener una pequeña separación entre las valvas. A continuación sacan su estómago fuera del cuerpo, lo introducen en la abertura creada y digieren al bivalvo desde su interior (Carter, 1967).

En la zona del golfo San José se concentran durante los meses de febrero a abril miles de ejemplares del chorlito *Calidris canutus*, ave migradora conocida como playero rojizo. Durante esos meses los individuos se alimentan principalmente tanto de *Darina solenoides* como de mejillines, dependiendo de la disponibilidad de presas. En 1994 por ejemplo, *Darina* constituyó la principal fuente de alimento del playero rojizo mientras que en 1995 la disponibilidad de *Darina* fue baja y las aves se alimentaron principalmente de mitílidos en roca, o de *Tellina petitiana* cuando las bajamaras les permitieron acceder al infralitoral (G. Pagnoni, com. pers.).

Entre los bivalvos suspensívoros, es frecuente la interacción con microalgas planctónicas del género *Alexandrium*. Estas microalgas producen varias clases de toxinas y en circunstancias especiales pueden proliferar en el plancton (mareas rojas) y al ser filtradas por los bivalvos, permiten que esas toxinas se acumulen en su carne sin producir efectos nocivos en el bivalvo. Estas toxinas, a concentraciones superiores a los 80 µg por cada 100 g de tejido de bivalvo, pueden producir la muerte de las personas que ingieren tanto crudos como cocidos los bivalvos contaminados.



BIBLIOGRAFÍA

- Bastida R., Roux A.M. y Martínez D.E. 1992. Benthic communities of the Argentine continental shelf. *Oceanologica Acta* 15: 687-698.
- Bremec C.S., Lasta M.L., Lucifora L. y Valero J. 1998. Análisis de la captura incidental asociada a la pesquería de vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica* King & Broderip, 1832). Informe Técnico 22, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, 18 pp.
- Carriker M.R. y Gruber G.L. 1999. Uniqueness of the gastropod accessory boring organ (ABO): comparative biology, an update. *Journal of Shellfish Research* 18: 579-595.
- Carriquiriborde L., Borzone C., Lizarralde, Z., Pombo A., Manriquez R. e Ichazo M. 1983. Aspectos biocenológicos del golfo Nuevo (Chubut, Argentina). Informe Interno, Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, 12 pp.
- Carter R.M. 1967. On the biology and palaeontology on some predators of bivalved Mollusca. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 4: 29-65.
- Ciocco N. 1988. Observaciones sobre la ecología del molusco bivalvo *Chlamys tehuelchus* (d'Orb.) en el golfo San José (Chubut, Argentina). I. Análisis biocénótico. *Neotropica* 34: 3-22.
- Escapa M., Isacch J.P., Daleo P., Alberti J., Iribarne O., Borges M., Dos Santos E.P., Gagliardini D.A., y Lasta M. 2004. The distribution and ecological effects of the introduced pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in northern Patagonia. *Journal of Shellfish Research* 23: 765-772.
- Escofet A.M., Gianuca N., Maytía S. y Scarabino V. 1979. Playas arenosas del Atlántico sudoccidental entre los 29° y 43° LS.: Consideraciones generales y esquema biocénótico. En: *Memorias del Seminario sobre ecología bentónica y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur*. UNESCO, Montevideo: 245-258.
- Jones C.G., Lawton J.H. y Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Lizarralde Z.I. 2004. Distribución y abundancia de *Tellina petitiiana* (Bivalvia, Tellinidae) en Cerro Avanzado, Chubut, Argentina. *Physis (Buenos Aires)*, Sección A, 60: 7-14.
- Penchaszadeh P.E. 1979. Estructura de la comunidad y procesos que la determinan en bancos circalitorales de mejillón *Mytilus platensis*. *Memorias del Seminario sobre ecología bentónica y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur*. UNESCO, Montevideo: 131-147.
- Roux A.M., Fernández M. y Bremec C. 1995. Estudio preliminar de las comunidades bentónicas de los fondos de pesca del langostino patagónico del golfo San Jorge (Argentina). *Ciencias Marinas* 21 (3): 295-310.
- Walosek D. 1984. Variabilität, Taxonomie und Verbreitung von *Chlamys patagonica* (King & Broderip 1832) und Anmerkungen zu weiteren *Chlamys*-Arten von der Südspitze Süd-Amerikas (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae). *Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Hamburg N.F.* 27: 207-276.
- Zaixso H.E. 1996. Distribución de *Chlamys tehuelcha* y *Chlamys patagonica* (Bivalvia, Pectinidae) en el golfo San José (Chubut, Argentina) en función de la profundidad y del sustrato. *Physis (Buenos Aires)*, Sección A, 51: 1-11.
- Zaixso H.E. 1997. Asociaciones de moluscos bentónicos submareales del golfo San José y sur del golfo San Matías (Chubut, Argentina). *Physis (Buenos Aires)*, Sección A, 54: 1-21.
- Zaixso H.E. 1999. Distribución submareal del mitílido *Aulacomya atra atra* (Molina) en el golfo San José (Argentina) en relación a la profundidad, características del fondo y condiciones hidrográficas. *Physis (Buenos Aires)*, Sección A, 57 (132-133): 1-10.
- Zaixso H.E. 2004. Bancos de cholga *Aulacomya atra atra* (Molina) (Bivalvia: Mytilidae) del golfo San José (Chubut, Argentina): Diversidad y relaciones con facies afines. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 39 (2): 61-78.
- Zaixso H.E. y Pastor C.T. 1977. Observaciones sobre la ecología de los mitílidos de la ría Deseado. I. Distribución y análisis biocénótico. *Ecosur* 4: 1-46.

BIVALVIA: IMPORTANCIA ECONÓMICA

Héctor E. Zaixso



Los bivalvos son utilizados por los humanos desde la prehistoria. Sus usos, que dependen de las especies, son principalmente la alimentación y en menor medida los usos suntuarios y ornamentales.

Los bivalvos han sido y son objeto de las preferencias alimentarias de numerosos pueblos, debido a que su captura es previsible y sencilla, son sabrosos y tienen un alto valor nutritivo. Por ejemplo la carne cruda de los mejillones (varias especies) contiene del 9 al 22% de proteínas; grasas poco abundantes (1,2 a 2,5 por ciento), las que son especialmente interesantes al incluir ácidos grasos esenciales poliinsaturados (e.g. Omega-3: 0,4 por ciento) y bajo contenido en colesterol. Los hidratos de carbono oscilan entre 0,6 y 4,3 por ciento y el valor calórico por cada 100 gramos de carne se halla entre las 107 y las 131 kilocalorías. En adición, su contenido en oligoelementos esenciales (e.g. cinc: 0,0013%, cobre: 0,0010%, hierro: 0,0015%, selenio: 0,0005%) y vitaminas (A, complejo B, C y D) es relativamente alto. Los niveles de proteínas, lípidos e hidratos de carbono están correlacionados con el ciclo sexual de los mejillones y los cambios que ocurren en las góndas como consecuencia del crecimiento, maduración y freza de los gametos.

Los bivalvos destacan entre los moluscos con interés pesquero y algunas de sus familias son particularmente importantes. Por ejemplo los Veneridae, enterrados en la arena y valvas aproximadamente circulares y gruesas, a los que pertenecen las especies *Ameghinomya antiqua* (almeja rayada) y *Amiantis purpurata* (almeja rosada). Los Pectinidae (vieiras o conchas abanico), de aguas más profundas, presentan en Argentina las especies comerciales *Aequipecten tehuelchus* (vieira tehuelche) y *Zygochlamys patagonica* (vieira patagónica). Otros bivalvos de interés son los de la familia Mytilidae llamados comúnmente mejillones, que tienen sus conchas alargadas con el umbo anterior y se fijan a los sustratos duros

del intermareal o submareal, mediante un paquete de filamentos denominado biso; las especies de importancia comercial en Argentina son *Mytilus edulis platensis* (mejillón) y *Aulacomya atra atra* (cholga). A la familia Ostreidae, de concha de superficie irregular y cementados por una de sus valvas a sustratos duros, pertenecen las especies comestibles: *Ostrea puelchana* (ostra nativa) y *Crassostrea gigas* (ostra del Pacífico), que es una especie introducida. Todas estas especies no sólo son recolectadas en nuestras costas, sino que con algunas de ellas se practica el cultivo comercial a mayor o menor escala. Las navajas (*Ensis macha*) y las panopeas (*Panopea abbreviata*) corresponden respectivamente a las familias Solenidae y Hiatelidae y soportan pesquerías incipientes en la zona patagónica norte (Lasta *et al.*, 1998).

Los bivalvos son capturados de diversas maneras. Una de las más simples es la que se denomina marisqueo desde costa y es practicada por pequeños grupos, muchas veces familiares, que con métodos manuales pescan bivalvos para su consumo, venta y elaboración primaria (e.g. escabeches). Ejemplos de especies objeto de estos marisqueros son los mejillones, cholgas y almejas (de varias especies).

Para las especies de aguas profundas como la vieira patagónica o los bancos profundos de mejillón, se utilizan rastras comerciales o raños tirados desde barcos y arrastrados por el fondo. Este método y sus variantes producen por lo general daños importantes a las comunidades de fondo y eventualmente puede poner en peligro la conservación de las poblaciones explotadas.

La pesca con buzos se practica a profundidades donde esta actividad es posible y en nuestro país ha sido utilizada exitosamente en las provincias de Río Negro, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego; las especies objeto son la vieira tehuelche, mejillones, cholgas, navajas, panopeas y almejas rayadas y rosadas. Este método de pesca resulta eficiente y ambientalmente sustentable, ya que los

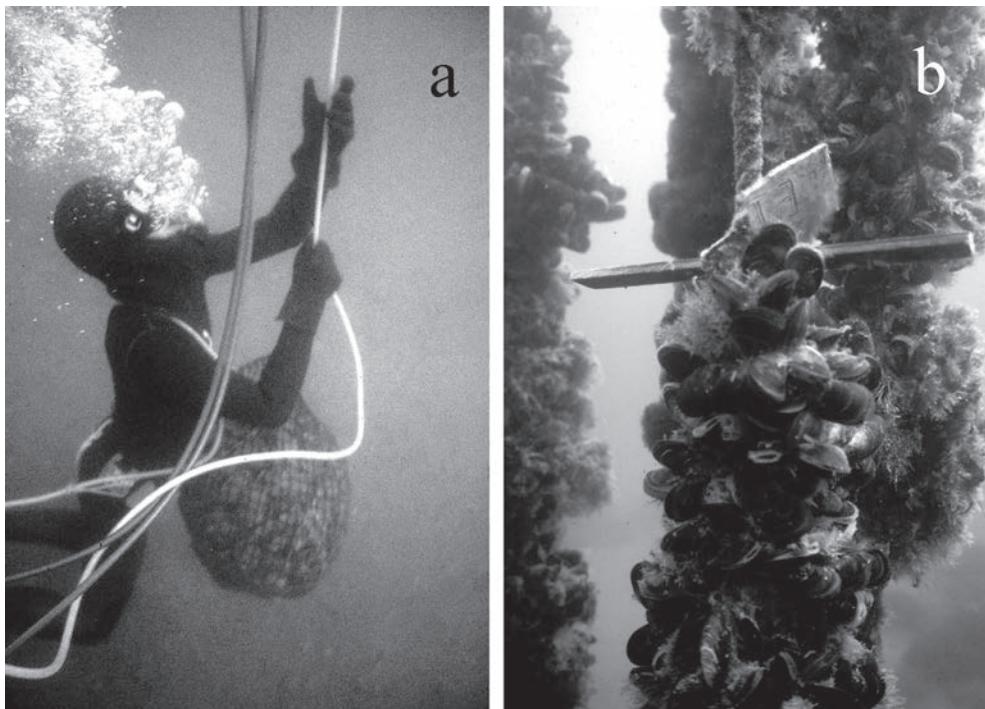


Figura 1: Métodos de explotación. a, Buzo marisquero con narguile extrayendo vieiras tehuuelches de un banco del golfo San José (Chubut). b, Cuerdas de cultivo de mejillones en el golfo Nuevo (Chubut).

buzos para optimizar sus capturas, sólo la llevan a cabo en sitios donde las densidades de bivalvos a pescar son importantes y en general (dependiendo de la especie) no extraen juveniles ni otras especies presentes en los bancos (Figura 1 a).

La maricultura de los bivalvos es una actividad corriente para aquellas especies que sirven tanto como alimento de subsistencia o de lujo. En nuestro país se cultivan comercialmente el mejillón y la ostra del Pacífico. El cultivo de mejillones o mitilicultura se practica en varias localidades de la Patagonia y consiste principalmente en la captación sobre colectores artificiales de semilla (juveniles) y su sembrado en sistemas de líneas de cuerdas ancladas al fondo del mar y que flotan con la ayuda de boyas; de estas líneas flotantes cuelgan a su vez cuerdas verticales a las que se fijan los mejillones con sus bisos (Figura 1 b) (Zaixso y Lizarralde, 2001). El cultivo de ostra del Pacífico (ostricultura) se lleva a cabo en la bahía de San Blas en la costa sur de la provincia de Buenos Aires; el cultivo consiste en la obtención de semilla de bancos naturales o de criadero y su colocación en bolsas de red, las que a su vez son colocadas

sobre unas “mesas” de hierro cuyas patas cortas se entierran en el sedimento; las mesas a su vez son dispuestas en la costa de forma tal que queden sumergidas por el mar la mayor parte del tiempo (Pascual y Castaños, 2000).

El cultivo de perlas es un ejemplo de cultivo de bivalvos no destinado a producir alimentos. Se practica con algunas especies del género *Pinctada*, de distribución tropical y subtropical y que se caracterizan por producir perlas en forma natural. Es una forma compleja de maricultura que implica, además de la cría de los bivalvos, el trasplante de tejidos entre un individuo donador y varios receptores.

Respecto de los usos suntuarios (en sentido amplio), éstos fueron más comunes en el pasado y consistían en la confección a partir de piezas de nácar, de adornos, collares, botones, la incrustación de orfebrería y la manufactura de collares de perlas o el uso de éstas en joyería. Actualmente las perlas cultivadas o naturales son el principal uso suntuario que ha persistido y moviliza una considerable cantidad de dinero.

Los usos ornamentales se relacionan principal-



mente con la incrustación de muebles, la manufactura de objetos artesanales e indirectamente relacionados con éstos se puede indicar los asociados a la venta de bivalvos (y otros moluscos) a coleccionistas, donde las piezas ofrecidas alcanzan en ocasiones valores considerables.

Otros usos actuales o pasados de los bivalvos consisten en el agregado de conchas molidas a productos cosméticos, a suelos ácidos para mejorar su fertilidad y a la suplementación de alimentos balanceados para animales de cría como camarones y pollos.

No todas las especies de bivalvos son beneficiosas al hombre. Entre las que son francamente

dañinas se pueden contar las bromas o teredos, como por ejemplo *Bankia martensi* en aguas argentinas. Estas especies viven practicando galerías en las maderas sumergidas en el mar y debilitándolas en forma extrema. Actualmente con la pérdida de vigencia de la madera como material de construcción de muelles o embarcaciones, la importancia de los teredos como peste es muy relativa. Los mejillones comunes, además de sus beneficios, pueden causar daño incrustando el interior de cañerías de tomas de agua de mar para refrigeración en centrales eléctricas y otras industrias, con reducción de su sección útil y bloqueo de filtros.

BIBLIOGRAFÍA

- Lasta M.L., Ciocco N.F., Bremec C.S. y Roux A.M. 1998. Moluscos bivalvos y gasterópodos. En: El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, 2. Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Boschi (ed.) Publicaciones Especiales, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (Mar del Plata): 115-142.
- Pascual M. y Castaños C. 2000. Cultivo de ostras cóncavas en Argentina: desde el criadero hasta la cosecha en el mar. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación (SAGPyA), Buenos Aires. 45 pp.
- Zaixso H.E. y Lizarralde Z.I. 2001. Efectos del desdoble sobre la biomasa cosechable de *Mytilus platensis* d'Orb. en cultivo. Revista de Investigación y desarrollo pesquero, N° 14: 109-123.

CEPHALOPODA

Nicolás Ortiz
y María Edith Ré



INTRODUCCIÓN

Los cepalópodos constituyen un antiguo y exitoso grupo del Phylum Mollusca y han estado presentes entre los grandes predadores dominantes en el océano durante un amplio período de la historia geológica. Representan uno de los registros fósiles más importantes de las eras Paleozoica y Mesozoica, reconociéndose más de 10.000 formas fósiles (Agirre-Urreta y Cichowolski, 2013). En la actualidad se encuentran representados por aproximadamente 800 especies.

Los cepalópodos son los más activos de los moluscos y algunos calamares compiten con los peces en su velocidad de natación. Ocupan una gran variedad de hábitats en todos los océanos, desde las zonas costeras hasta las grandes profundidades, y algunas especies son frecuentemente muy abundantes y resultan ser el mayor objetivo en pesquerías marinas. Los primeros registros fósiles de estos moluscos se remontan al período Cámbrico Superior, durante la Era Paleozoica, alrededor de 500 millones de años atrás. Parecen haber evolucionado de un grupo de Monoplacóforos con la conchilla tabicada y probablemente planctónicos, que derivó de las formas bentónicas mediante el mantenimiento de la condición planctónica de los estadios larvales (Dzik, 1981; Teicher, 1988). Durante este proceso, el cuerpo de los cepalópodos se alargó notablemente en dirección del eje dorsoventral, que se transformó en el eje anteroposterior funcional, lo que les permitió adoptar la forma hidrodinámica que presenta la mayoría de las especies en la actualidad.

Los grupos actuales se incluyen en dos subclases: Nautiloidea y Coleoidea. Si bien aún se presentan considerables dudas, los dos linajes podrían haberse separado hace 470 millones de años o antes. La larga separación de los mismos ha resultado en linajes de cepalópodos con muy diferente estructura.

La subclase Nautiloidea presenta un registro fósil continuo desde el período Ordovícico (500 a 440 millones de años atrás) de la Era Paleozoica, está representada por unas pocas especies e incluye a los únicos representantes de cepalópodos con conchilla externa. La Subclase Coleoidea incluye el mayor número de especies y comprende a los calamares, sepias, argonautas, pulpos y calamares vampiro. Las formas actuales surgieron entre los períodos Triásico Superior y Jurásico Inferior (hace 195 millones de años) de la Era Cenozoica y carecen de conchilla externa.

El nombre “cepalópodos” hace referencia a su cabeza, bien diferenciada, asociada a una serie de apéndices, brazos y tentáculos que la rodean, y al hipónomo o sifón, estructura muscular con forma de embudo ubicada debajo de la cabeza, que cumple las funciones del pie pues a través de la misma se expulsa el agua que facilita el desplazamiento del animal en la natación rápida (propulsión a chorro).

Las características más destacables de esta Clase de Moluscos se resumen en: 1) la presencia de un sifón derivado del pie o región del cuello de los moluscos; 2) la presencia de brazos circunorales derivados de la cabeza o el pie de los moluscos; 3) la presencia de mandíbulas quitinosas; 4) la presencia de conchilla externa con fragmácono y sifúnculo en Nautiloidea, e interna reducida o ausente en Coleoidea; 5) ojos formadores de imágenes (Young *et al.*, 2012).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La clase Cephalopoda se distribuye desde el Océano Ártico hasta aguas antárticas, y desde el piso intermareal hasta las profundidades ultra abisales.

Estos moluscos pueden exhibir un modo de vida planctónico, nectónico, bentopelágico (planctónico cercano al fondo), nectobentónico (nadador con alguna fase asociada al fondo) o bentónico.



MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA

La clase Cephalopoda está constituida por moluscos de simetría bilateral, celoma bien desarrollado, con conchilla externa camerada (*Nautilus*); conchilla interna calcárea o sepión, formada por cámaras separadas por láminas delgadas (sepias verdaderas); conchilla interna espiralada que ocupa la parte posterior del cuerpo (*Spirula spirula*); una lámina interna córnea similar a una pluma, el gladio (calamares). En algunas sepias y pulpos la conchilla está reducida (estilete) o completamente ausente y en los “nautilos de papel” (octópodos argonautas), si bien carecen de conchilla interna, las hembras elaboran una fina conchilla secundaria externa de carbonato de calcio a partir del primer par de brazos glandulares, unicamerada, en la que residen e incuban los huevos (Nesis, 1982). (Figura 1).

El cuerpo está cubierto por un saco muscular, el manto, que es el principal órgano de locomoción en la natación rápida. Éste encierra todas las vísceras. El manto puede presentar paredes musculares gruesas en especies nectónicas, reducidas en especies planctónicas o semiplanctónicas, y en el caso de especies que viven a mucha profundidad, llegar a ser casi transparente. La gruesa pared muscular de algunos calamares oceánicos, entre ellos el calamar gigante *Architeuthis*, contiene vacuolas con una solución de cloruro de amonio, que es menos denso que el agua y confiere al animal una flotabilidad neutra (Nesis, 1982).

La gran cabeza de los cefalópodos se encuentra usualmente bien separada del cuerpo por un cuello o constricción nucal, excepto en algunos pulpos y calamares vampiros. En algunas especies el manto dorsal se fusiona a la cabeza mediante una ban-

da nucal cutánea, en otras no se fusiona a la misma y en algunos calamares y sepias la conexión se lleva a cabo mediante un cartílago nucal. La cabeza porta ojos altamente desarrollados (excepto en *Nautilus* y *Cirrothauma*). Por otro lado, la cabeza también porta una corona de apéndices que rodean a la boca, y el sifón. Los nautiloideos presentan numerosos apéndices desprovistos de ventosas dispuestos en dos círculos, el externo con 38 brazos prensiles y el interno con 24 (en machos) y 48-52 (en hembras). Los coloideos (=dibranquiodos) presentan sólo 8 ó 10 apéndices. En calamares y sepias siempre hay 10 (al menos en estadio de paralarvas), 8 brazos y 2 tentáculos, bien diferenciados. Los vampiromorfos están equipados con 8 brazos y 2 filamentos delgados que pueden guardar en bolsillos ubicados entre los brazos dorsales y dorsolaterales, mientras que los pulpos están provistos de 8 brazos. Los apéndices de los dibranquiodos están provistos de ventosas. En calamares y sepias las ventosas son comúnmente pedunculadas y se encuentran armadas con anillos cónicos provistos de dientes y, en algunos calamares oceánicos, están modificadas en ganchos. Los brazos además pueden presentar quillas o membranas natatorias y membranas protectoras en la superficie interna que posee las ventosas. En pulpos y calamares vampiros las ventosas no presentan pedúnculo. Los vampiromorfos y algunos pulpos de profundidad, a ambos lados de las ventosas de cada brazo, presentan una hilera de cirros que en algunas especies actúan como órganos táctiles que colaboran para detectar pequeñas presas como los copépodos (Nesis, 1982).

En la parte ventral de la cabeza se encuentra situado el sifón, un tubo cónico anteriormente más delgado, paralelo al eje longitudinal del cuerpo.

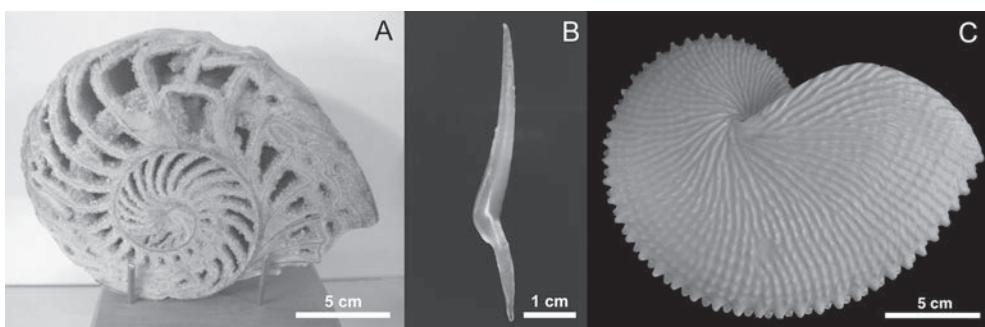


Figura 1: Conchilla camerada de *Nautilus* (A), conchilla relictual de *Enteroctopus megalocyathus* (estilete) (B) y conchilla secundaria de *Argonauta nodosa* (C). Fotografías del estilete y de *Argonauta*, cortesía de los Dres. F. Márquez (Márquez y Ré, 2009) y G. Pastorino (Pastorino y Tamini, 2002).

A través del mismo el agua es eyectada desde el manto durante la respiración y la natación rápida, así como también se expulsan la tinta, la orina, los excrementos, los huevos y las sustancias utilizadas para elaborar la cápsula de los huevos. En los calamares los bordes laterales del sifón funcionan como un botón de cierre rápido. Estos cartílagos están localizados sobre los lados derecho e izquierdo del sifón y sobre el lado interno del manto hacia la línea media del borde anterior (cartílagos manto-sifonales y nucal, respectivamente) (Figura 2). La forma de los cartílagos manto-sifonales es de gran importancia taxonómica. En sepías, vampiromorfos y la mayoría de los calamares, el

sifón presenta una válvula cuya función es fortalecer la pared del sifón en la natación rápida y además intervenir en la forma que adquiere la tinta al ser eyectada. Por otro lado, todos los dibramquiados presentan una estructura glandular sobre el lado dorsal interno del sifón, de importancia taxonómica en algunos grupos, cuya función podría ser la de secretar mucus para colaborar en la limpieza del sifón junto con una activa salida de agua (Nesis, 1982).

La boca, localizada entre los brazos y tentáculos, está provista de sólidas mandíbulas córneas semejantes a picos de loro, una superior y una inferior (Figura 3). La forma difiere entre los ce-

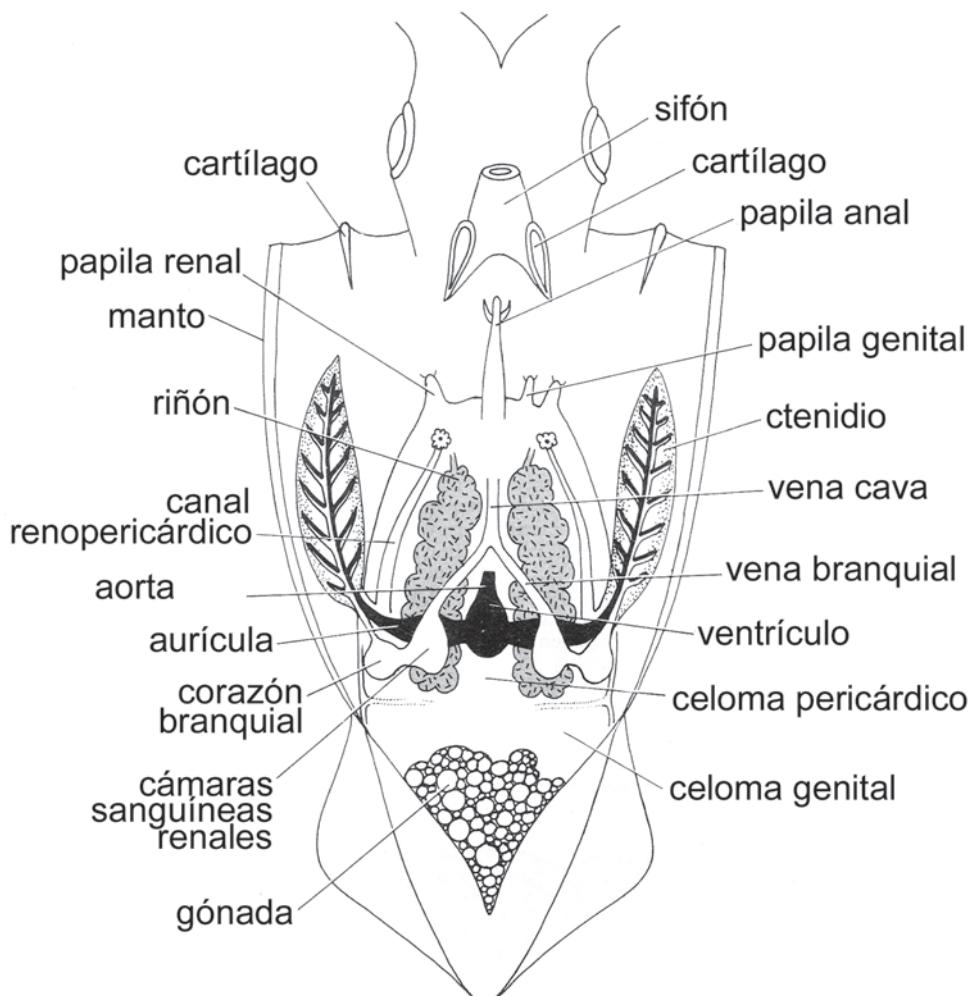


Figura 2: Disección ventral de un calamar (simplificada).

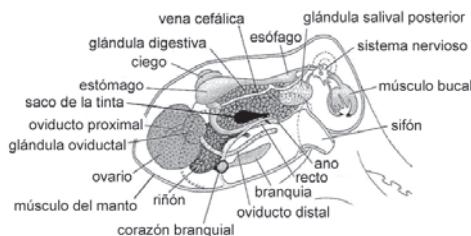


Figura 3: Esquema simplificado de los órganos internos de un pulpo.

falópodos y pueden ser características a nivel de familia, de género y algunas veces de especie y sexo (Figura 4).

En la boca se localiza una rádula, ausente en *Spirula* y octópodos con aletas. Consiste en una banda de dientes apoyada sobre una estructura carnosa, el odontóforo.

Un par de aletas musculares, la principal estructura de propulsión en la natación lenta, se encuentra localizado en el extremo posterior, medio, o a lo largo de los márgenes bordeando el manto. Este último tipo es característico de las verdaderas sepias y algunos calamares, los cuales nadan horizontalmente y son bastante lentos pero ágiles. Las aletas romboidales son típicas de los calamares más veloces, nectónicos o nectobentónicos. Los calamares sepiólidos cavan en la arena con el sifón formando un hoyo y luego cubren el manto usando sus aletas y brazos.

La piel puede ser completamente lisa o áspera, con verrugas y papilas. La piel presenta chromatóforos (órganos pigmentados), con forma de estrella. Consisten en un saco central lleno con pigmento, células musculares y células nerviosas.

Pueden ser de diversos tipos. Los melanóforos marrones o negros, y los más claros rojos, amarillentos o amarillos. La piel también presenta iridocitos, células que contienen cristales laminares que reflejan la luz incidente. Debido a las múltiples combinaciones de cromatóforos e iridocitos, y a la velocidad del control nervioso, los cefalópodos pueden cambiar muy rápidamente su coloración y camuflarse. En adición, muchos calamares oceánicos y algunos pulpos están equipados con órganos luminosos, los fotóforos. En los cefalópodos se distinguen dos tipos de luminiscencia: simbiótica (bacterial) e intrínseca (intracelular). En la simbiótica, la luz es emitida por bacterias que viven en las glándulas localizadas en el saco de la tinta. Las bacterias pueden brillar dentro de la glándula o el mucus con bacterias puede ser eyectado al agua a través del sifón y producir una nube clara. La luminiscencia intrínseca se produce por oxidación de luciferina, producida en la glándula digestiva, la sustancia lumínica no sale de la célula y se encuentra principalmente en calamares pelágicos y también en vampiromorfos y pulpos (Nesis, 1982; Messenger, 2001).

El celoma, la cavidad secundaria del cuerpo, está dividida en dos secciones: la pericárdica y la visceral o celoma genital. En nautilos, calamares, sepías y vampiromorfos ambas secciones están comunicadas. En los nautilos la sección genital forma una verdadera cavidad corporal y contiene la góndara, el estómago, una parte del intestino y penetra en el sifúnculo. La sección pericárdica envuelve solamente el corazón y abre a la cavidad del manto. En calamares y sepías esta sección es espaciosa y contiene el corazón, los corazones branquiales, las glándulas pericárdicas y está co-



Figura 4: Pico inferior (izquierdo) y superior (derecho) del calamar *Moroteuthis ingens*.



nectada con los sacos renales. La sección genital también es amplia y envuelve a la gonada y al estómago. La parte inicial de los gonoductos pertenece al celoma pero las partes terminales presentan un origen diferente. Están formados por el ectodermo y no por el mesodermo, como todas las partes del celoma. En los pulpos el celoma está reducido. La sección pericárdica consiste solamente en los bolsillos de los corazones branquiales, que están ausentes, y ductos que conectan la cavidad gonadal con los sacos renales. La sección genital del celoma rodea sólo a la cavidad gonadal. Las principales funciones del celoma en los dibranquiodos consisten en la protección del corazón, excreción y metabolismo salino, y la remoción de los productos gonadales. En el curso de la evolución la función excretora del celoma se fue incrementando mientras que la función de protección del corazón se fue perdiendo gradualmente (Nesis, 1982).

El aparato circulatorio está constituido por un corazón, un par de corazones branquiales, glándulas branquiales y vasos sanguíneos. Los nautiloideos y los pulpos carecen de corazones branquiales. En los calamares y sepías es prácticamente cerrado mientras que en los pulpos existen senos vasculares por donde la sangre circula entre los órganos. La sangre es ligeramente azulada y el principal pigmento respiratorio es la hemocianina. El corazón presenta un ventrículo y dos aurículas (cuatro en nautiloideos). Del ventrículo parten dos aortas, una anterior y otra posterior. La sangre venosa es colectada por venas que confluyen en dos venas cavas y, a través de venas branquiales llega a los corazones branquiales. Estos corazones son bolsas con paredes musculares gruesas ubicadas en la base de las branquias, y la sangre es impulsada hacia las branquias para oxigenarse y retornar a las aurículas. Los capilares sanguíneos están especialmente desarrollados en los brazos, tentáculos y parte posterior del manto. Las glándulas branquiales se extienden a lo largo de las branquias, y es donde se sintetiza la hemocianina que posteriormente se encuentra disuelta en el plasma sanguíneo. Las células sanguíneas son solamente leucocitos-amebocitos que se sintetizan en una glándula o "cuerpo blanco", localizada en la cabeza. Los fagocitos del sistema retículoendotelial están concentrados en los cuerpos blancos, en las glándulas salivares y branquiales y en las branquias (Nesis, 1982).

Los órganos respiratorios están representados

por branquias (ctenidios), dos pares en los nautiloideos y un par en el resto de los demás cefalópodos vivientes. Se localizan a ambos lados de la masa visceral. Su estructura es similar a los ctenidios de otros moluscos, son bipinnadas y consisten en un eje y filamentos con repliegues que incrementan su superficie y entre los cuales circula el agua. En los calamares y sepías el número de filamentos es mayor que en los pulpos bentónicos. En los pulpos de profundidad las branquias son pequeñas y el número muy reducido. Todos los cefalópodos, especialmente los calamares y pulpos pelágicos, son muy sensibles al contenido de oxígeno en el agua. Cuando es bajo, rápidamente pierden su fuerza, se vuelven fláccidos y mueren (Nesis, 1982).

Los órganos excretores en los cefalópodos se encuentran estrechamente vinculados con los órganos de los aparatos circulatorio y respiratorio. Incluyen un par de sacos renales, los apéndices de los corazones branquiales, ducto renopericárdico, apéndices renales de la vena cava y apéndices del tubo digestivo o apéndices pancreáticos. El proceso excretor también se lleva a cabo en las branquias (una parte de la excreción de los iones de amonio) (Nesis, 1982).

El aparato digestivo incluye el complejo bucal, con las mandíbulas y la rádula. Las 3 glándulas salivares son: la glándula submandibular o sublingual, las glándulas salivares anteriores (pares) y las posteriores (1 ó 2, ausentes en *Spirula* y nautiloideos), el esófago, un buche (presente en algunos octópodos y vampiromorfos), un estómago, un ciego, una glándula digestiva comúnmente conocida como "hígado", un ducto digestivo con apéndices ("glándula pancreática"), un intestino y el ano. La función de las glándulas salivares posteriores es, además de producir enzimas digestivas, especialmente proteolíticas, elaborar veneno paralizante de sus presas. El cefalópodo más venenoso es el pequeño pulpo de Australia *Hapalochlaena maculosa*, especialmente las hembras cuando incuban sus huevos y el veneno puede ser letal para el hombre (Tranter y Augustine, 1973). En el estómago se realiza la primera digestión pues recibe el alimento y los jugos digestivos del bulbo bucal, del "hígado" y del "páncreas", y el alimento semidigerido pasa al ciego, donde se completa la digestión y absorción de grasas y aminoácidos, y comienza la de los hidratos de carbono. El contenido pasa al "hígado" y "páncreas" donde es absorbido y el alimento re-



manente al intestino. La glándula digestiva es el principal órgano de absorción. El “páncreas” no es un órgano secretor, participa en la excreción, osmoregulación, formación de orina y absorción de carbohidratos y aminoácidos. La absorción en intestino es mínima y en éste se produce el mucus que envuelve los desechos digestivos (Nesis, 1982; Garri y Ré, 2002).

El saco de la tinta es característico de los cefalópodos. Está presente en casi todos los calamares y sepías y en la mayoría de los pulpos incirrados, y se encuentra ausente en especies que viven sólo o principalmente a grandes profundidades. Comprende una glándula de la tinta ubicada dentro del interior del saco en el cual se acumula la tinta, y un largo conducto que se conecta al intestino aunque funcionalmente no forma parte del aparato digestivo. La tinta consiste en gránulos de melanina suspendidos en un líquido incoloro y su principal función es desoriar a los posibles enemigos. La tinta además es rica en tirosinasa, una sustancia que irrita los ojos y es probable que temporalmente paralice los órganos olfatorios (Nesis, 1982).

Los cefalópodos son animales bisexuales. Los órganos primarios de reproducción consisten en una gónada no pareada (ovario o testículo). En las hembras, existe un oviducto no pareado o pareado, con glándulas adicionales, oviductales, nidamentales y nidamentales accesoria (no presentes en todos los cefalópodos). Los machos, como regla general, presentan un vaso deferente no pareado con un sistema complicado de glán-

dulas accesorias dentro de las cuales se forman los espermatóforos, estructuras especiales para preservar y transferir el esperma, y un saco espermatoftórico (saco de Needham), en el cual se almacenan (Figura 5). Para transferir el esperma a las hembras, uno o varios brazos del macho se encuentran modificados en su extremo o en toda su longitud. Este brazo modificado o parte del mismo se conoce como hectocotilus o hectocótilo (Figura 6).

El sistema nervioso de los cefalópodos está muy desarrollado. La cabeza alberga un “cerebro” grande, el más desarrollado dentro de los moluscos, y está envuelto por una cápsula cartilaginosa. El tamaño relativo del cerebro (sistema nervioso central) se encuentra relacionado directamente con la velocidad de desplazamiento y es mayor en los calamares nectónicos epipelágicos. En los cefalópodos dibranquiatos está formado por 4 secciones: supraesofagial, subesofagial, lóbulos ópticos y ganglios y glándulas asociados, y los ganglios bucal y braquial. El bucal inerva la masa bucal, mandíbulas, rádula y glándulas salivares, mientras que el braquial inerva los brazos y tentáculos. Los lóbulos ópticos, que procesan la información obtenida por los ojos, forman la mayor parte del cerebro. En los cefalópodos pelágicos, en los cuales la visión juega el rol más importante, están más desarrollados que en los pulpos bentónicos. Los lóbulos ópticos también actúan sobre el tono muscular. En la sección subesofagial, además de otros componentes, se ubica el lóbulo magnocelular que

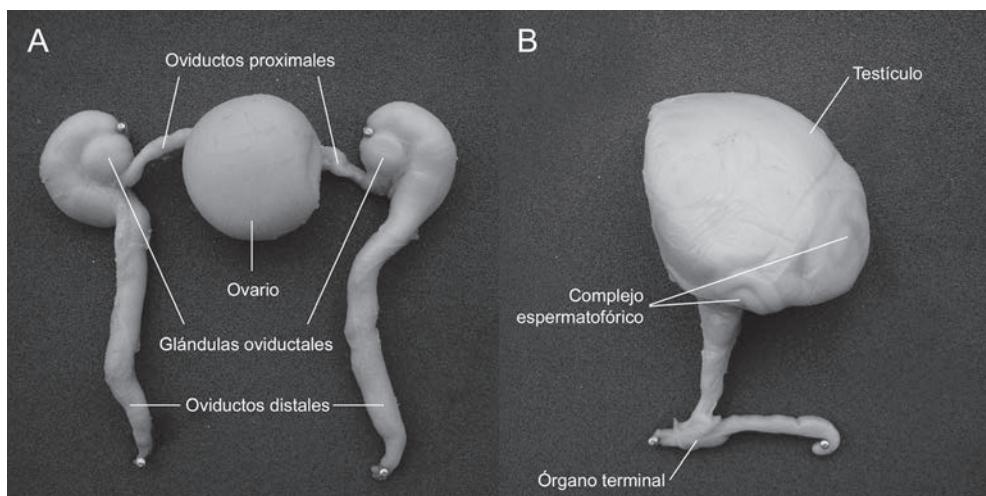


Figura 5: Aparato reproductor de hembra (A) y macho (B) de pulpos.



Figura 6: Brazo hectocotilizado del pulpo colorado patagónico, *Enteroctopus megalocyathus*.

controla la natación rápida y el funcionamiento del ganglio estelar. En este lóbulo se localiza, en calamares, sepías y vampiromorfos, un par de grandes células nerviosas que originan axones nerviosos gigantes. Todos los órganos de los cefalópodos están ricamente inervados y funcionan bajo el control del sistema nervioso central. El sistema de fibras nerviosas gigantes presentes en los cefalópodos, descubierto por el Dr. J.Z. Young en la década de 1930, jugó un rol notable en el desarrollo de la neurofisiología. El axón gigante de los calamares se volvió un elemento ideal para estudiar los mecanismos básicos de la excitación nerviosa, conducción del impulso nervioso, estructura de membranas, sinapsis, etc. (Nesis, 1982; Young, 1971).

Las glándulas ópticas (ausentes en nautilos), localizadas entre los pedúnculos ópticos y el sistema nervioso central, son los órganos endocrinos más importantes que regulan la maduración gonadal y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios. Son órganos de secreción interna. La o las hormonas que secretan presentan propiedades gonadotróficas: estimulan la división de las célu-

las germinales, inician la síntesis de vitelo en las células foliculares del ovario, controlan los estadios finales del desarrollo de los ovocitos y células foliculares, controlan la actividad de secreción de las glándulas niadamentales accesorias, controlan el crecimiento y desarrollo de los oviductos, glándulas oviductales, del complejo espermatofórico y del órgano terminal o pene, gobiernan la formación de espermatóforos y controlan el proceso de apareamiento. En las hembras, además determinarían la reducción de la alimentación postpuesta que llevará a la muerte de las mismas luego de la incubación de los huevos (Nesis, 1982; Wells y Wells, 1977).

Los órganos sensoriales de los cefalópodos dibranquiodos son: los ojos, los fotoreceptores extraoculares (las vesículas sensitivas a la luz, paraolfatoria y cuerpos epitelares), los estatocistos, las olfatorias (fotetas), quimio y mecano receptores de ventosas, labios, etc. Los ojos son muy grandes, su estructura es tan perfecta como la de los vertebrados, y poseen córnea, iris con pupila capaz de dilatarse y contraerse, cristalino y retina. En los calamares oegópsidos y vampi-



romorfos la córnea es abierta de tal forma que la cámara frontal del ojo se comunica libremente con el agua de mar. En los miópsidos, la córnea es siempre cerrada, así como en sepías y pulpos. La retina no es invertida como en los vertebrados. La visión en la mayoría de los cefalópodos es monocular y el campo de la visión de ambos ojos puede alcanzar los 360 grados. No diferencian colores. Las especies con ojos grandes están adaptadas para la visión en capas superiores del agua mientras que las de ojos pequeños, para la visión en profundidad. En los náutiloideos los ojos carecen de lentes y la pequeña pupila comunica la cámara interna del ojo con el ambiente. Como son animales estrictamente nocturnos, se orientan principalmente, no a través de la visión sino de los sentidos del tacto y el olfato (Nesis, 1982; Young, 1971).

Los fotoreceptores extraoculares o cuerpos epiteliales están conectados con el sistema nervioso, resultando ser como "ojos en el cerebro". Están presentes en todos los cefalópodos salvo los náutiloideos. Estos cuerpos son pequeñas vesículas fotosensibles dispuestas individualmente. Las vesículas de calamares, sepías y *Spirula* se denominan vesículas paraolfatorias. Sus funciones son diversas y probablemente difieren entre especies, pero es muy probable que su principal función sea brindar al animal una idea del nivel general de iluminación en el agua y los cambios a largo plazo, por ejemplo los estacionales. Esta información puede iniciar el proceso de maduración

sexual frente a cambios del fotoperíodo o inicio de la migración estacional de especies nectónicas y nectobentónicas (Nesis, 1982).

Los estatocistos, un par en la mayoría de las especies, se sitúan en la parte occipital de la cápsula cartilaginosa de la cabeza. Son órganos de balance y de percepción de las aceleraciones lineal y angular, de estructura compleja. En el pared interna de los estatocistos existen células receptoras ciliadas y un estatolito calcáreo (aragonita) en los pulpos, mientras que los calamares y sepías presentan tres estatolitos, uno de ellos de mayor tamaño. La estructura de los estatocistos reflejan, de alguna manera, el modo de vida de los cefalópodos. Los estatolitos incrementan su tamaño a medida que el animal crece y presentan líneas de crecimiento que, de acuerdo con la especie, se identificaron como diarias o mensuales (Nesis, 1982).

Con respecto al tamaño de los cefalópodos, la medida básica es la longitud dorsal del manto (LM). El mayor cefalópodo conocido, que resulta ser el mayor de todos los invertebrados actuales, es el calamar gigante *Architeuthis dux* (Fig. 7). Su longitud total, incluyendo los tentáculos, es de hasta 20 m, la LM de hasta 5 m y el peso de hasta 20 toneladas, mientras que las dimensiones promedio de estos calamares son: longitud total de 6 a 7 m, longitud dorsal del manto entre 1 y 2,5 m, y el peso de 50 a 300 kg. Los ejemplares de *Architeuthis* analizados, provenientes del Mar Argentino, presentaron una LM entre 1,30 y 2,28 m y hasta un peso total de 220 kg (Brunetti *et al.*,



Figura 7: *Architeuthis dux* hallado varado en Bahía Bustamante, Argentina. Fotografía extraída de Ré *et al.* (2009).



1998, 2002; Ré *et al.*, 1998, 2009). Entre los cefalópodos más pequeños, siempre considerando los ejemplares adultos, se pueden citar a calamares de la familia Idiosepiidae (LM de 6 a 8 mm), *Sepia robsoni* (LM de hasta 17 mm), *Rondeletiola minor* (LM hasta 15 mm) y *Octopus joubini* (LM de 20 a 25 mm), entre otros.

SISTEMÁTICA

La clase Cephalopoda incluye dos subclases y 7 órdenes cuyas características más importantes se brindan a continuación (Figura 8).

SUBCLASE NAUTILOIDEA (= TETRABRANCHIATA)

Nautilos nacarados. Con conchilla externa, enrollada helicoidalmente en un plano. Con numerosos tentáculos cefálicos (80-90) sin ventosas. Cuatro brazos modificados en los machos. Cabeza protegida dorsalmente por una caperuza carnosa. Rádula con 13 dientes en cada fila. Mandíbulas de quitina y carbonato de calcio. Sifón con dos pliegues separados. Con dos pares de branquias (ctenidios) y dos pares de nefridios. Ojos sin córnea ni cristalino. Sistema nervioso algo difuso. Con un único estatocisto simple y primitivo. Sin cromatóforos y sin bolsa de la tinta. Registro fósil muy rico pero actualmente representado por una sola familia, Nautilidae, 2 géneros (*Nautilus* y *Allonautilus*), con 5-6 especies (Young, 2010).

SUBCLASE COLEOIDEA (= DIBRANCHIA-TA)

Pulpos, calamares, sepias, calamar vampiro. Con conchilla interna reducida o ausente. Cabeza y pie unidos formando una estructura anterior común. Con 8 ó 10 apéndices prensiles (brazos y tentáculos), con ventosas. Un par de brazos modificados en los machos. Rádula con 7 dientes en cada fila. Mandíbulas quitinosas. Sifón como un tubo único. Con un par de branquias (ctenidios) y un par de nefridios. Ojos complejos, con córnea y cristalino. Sistema nervioso bien desarrollado y concentrado. Con un par de estatocistos complejos. Con cromatóforos y bolsa de la tinta.

SUPERORDEN OCTOPODIFORMES ORDEN VAMPYROMORPHA

Calamar vampiro. Cuerpo rechoncho. Con un par de aletas. Conchilla reducida a un vestigio en forma de hoja delgada, transparente y no calcificada. Con 8 brazos de tamaño similar. Con una sola hilera de ventosas distales por brazo, no pendiculadas. Brazos unidos por una membrana de piel amplia (membrana interbraquial). El quinto par de apéndices está reducido a unos filamentos retráctiles. Sin brazo hectocotilizado en los machos. Rádula bien desarrollada. Con bolsa de la tinta degenerada. Viven principalmente en aguas profundas. Con sólo una familia, Vampyroteuthidae, y una especie actual: *Vampyroteuthis infernalis* (Young, 2012).

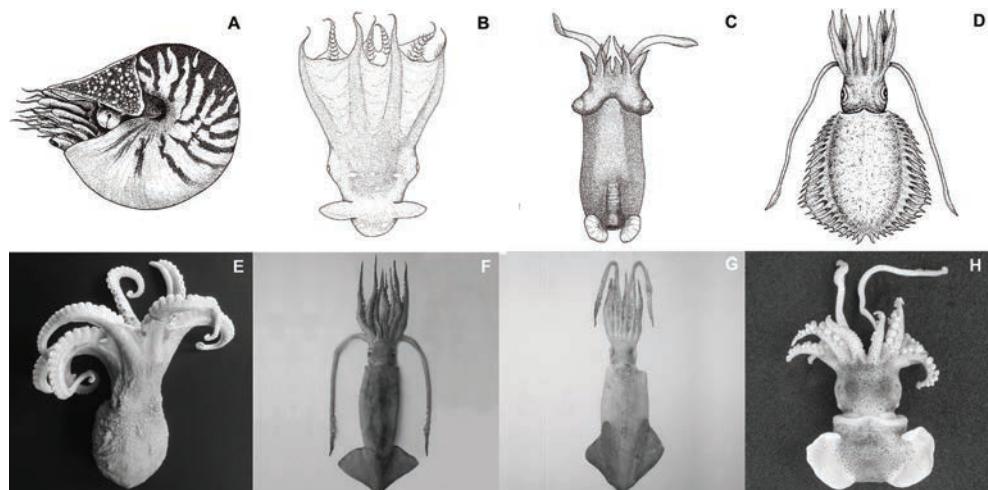


Figura 8: Esquemas de *Nautilus* (A), *Vampyroteuthis infernalis* (B), *Spirula spirula* (C), *Ctenopteryx* sp. (D) y fotografías de *Eledone massyae* (E), *Illex argentinus* (F), *Doryteuthis sanpaulensis* (G) y *Semirossia tenera* (H). Esquemas extraídos de Boyle y Rodhouse (2005), fotografías extraídas de Ré (2008).



ORDEN OCTOPODA

Pulpos. Con cuerpo corto, redondeado. Generalmente sin aletas. Con conchilla interna vestigial o sin conchilla. Con 8 brazos similares unidos por una membrana interbraquial. Muchas especies son bentónicas y reptan sobre el fondo del océano con la boca dirigida hacia el sustrato. Otras alternan entre el hábitat bentónico y el pelágico, y algunas pocas especies son exclusivamente pelágicas. Con 2 subórdenes muy diferentes en apariencia, los Cirrata, con cirros en los brazos y grandes aletas, habitantes de aguas profundas, y los Incirrata, sin cirros y sin aletas, los pulpos comunes bentónicos de aguas someras, muchas especies bentónicas de aguas profundas y especies pelágicas. Estos 2 subórdenes incluyen 3 y 8 familias respectivamente, y alrededor de 200 especies. Ejemplos: *Argonauta*, *Eledone*, *Enteroctopus*, *Octopus*, *Opisthoteuthis*, *Stauroteuthis* (Mangold *et al.*, 2010).

SUPERORDEN DECAPODIFORMES ORDEN OEGOPSIDA

Calamares de aleta corta. Cuerpo alargado, tubular. Con aletas laterales usualmente unidas posteriormente y usualmente sin lóbulos posteriores. Conchilla interna, reducida a una lámina con forma de pluma (gladio). Con 8 brazos y 2 tentáculos largos no retráctiles. El extremo de los tentáculos (club) con aparato de cierre proximal. Las ventosas pueden tener ganchos. Sin córnea cubriendo los ojos. Oviductos pareados. Hembras sin glándulas nidamentales accesoriales. Huevos puestos en masas gelatinosas. Entre los cefalópodos, los calamares Oegopsida dominan el ambiente oceánico pelágico. Algunas especies, aunque son pelágicas, se asocian con el fondo oceánico. Con 24 familias y 69 géneros. Ejemplos: *Architeuthis*, *Illex*, *Ommastrephes* (Young y Vecchione, 2004).

ORDEN MYOPSIDA

Calamares de aleta larga, calamaretas. Cuerpo alargado, tubular. Con aletas, sin lóbulos posteriores (salvo una especie). Conchilla interna, bien desarrollada, con forma de pluma (gladio), que se extiende a lo largo de todo el manto. Con 8 brazos y 2 tentáculos. Con bolsillos en la cabeza para retraer los tentáculos. Con córnea cubriendo los ojos. Oviducto derecho ausente. Hembras con glándulas nidamentales accesoriales. Huevos adheridos al sustrato. Estos calamares son neríticos, a menudo de aguas muy someras o especies demer-

sales de las capas superiores del talud. Muchas especies son fuertes nadadoras, se encuentran en grandes cardúmenes y se pescan comercialmente.

Con 2 familias y 12 géneros. Ejemplos: *Doryteuthis*, *Lolliguncula* (Vecchione y Young, 2008a).

ORDEN SEPIOIDEA

Sepias, jibias. Con cuerpo corto, aplanado dorsoventralmente. Con aletas laterales separadas una de la otra, algunas especies con lóbulos posteriores. La conchilla puede ser interna calcárea, recta o helicoidal, que suele estar dividida en cámaras (fragmacono), un gladio o estar ausente. Con 8 brazos cortos y 2 tentáculos largos retráctiles, con ventosas sólo en las extremidades, con forma de cuchara. Club tentacular sin aparato de cierre proximal. Las ventosas no presentan ganchos. Cabeza con bolsillos para los tentáculos. Con córnea cubriendo los ojos. Oviducto derecho ausente. Hembras con glándulas nidamentarias accesoriales. Los huevos, cuando se conocen, están adheridos a un sustrato de a uno o en grupos desorganizados. Con dos Subórdenes, Sepiida, con 1 familia y más de 100 especies bentónicas que viven principalmente en aguas costeras pero pueden hallarse hasta alrededor de 500 m de profundidad, y Sepiolida, con 2 familias y aproximadamente 60 especies, algunas bentónicas y otras pelágicas. Ejemplos: *Sepia*, *Rossia*, *Semirossia* (Vecchione y Young, 2008b).

ORDEN SPIRULIDA

Calamares. Cuerpo pequeño, muscular. Con conchilla interna calcárea (fragmacono), con forma de cuerno espiralado en un único plano, sin que las vueltas se toquen una con otra (planoespiral abierta), utilizada como un dispositivo de flotabilidad. Con sifúnculo ventral. Aletas separadas, terminales, con orientación casi transversal al eje del cuerpo, con lóbulos posteriores. Con corona de apéndices estrecha, brazos con ventosas en 4 series, ambos brazos del par 4 hectocotilizados. Con tentáculos sin aparato de cierre proximal en el club, con 16 series de ventosas. Sifón sin músculos aductores laterales. Cabeza con bolsillos para retraer los tentáculos. Sin rádula. Saco de la tinta reducido. Ojos sobresalientes, sin córneas. Se encuentran en aguas oceánicas tropicales y subtropicales mesopelágicas. Con 1 familia, Spirulidae, y 1 especie viviente, *Spirula spirula* (Young 1996, 2012).

ORDEN INCIERTO

Incluye 3 familias de calamares, Bathytethidae (1 género y 3 especies), Chionopterygidae (1 género y 3 especies) e Idiosepiidae (1 género y alrededor de 8 especies). Son calamares pequeños, que ocupan, dependiendo de la Familia, desde zonas poco profundas hasta zonas mesopelágicas y batipelágicas (Young y Vecchione, 2010; Mangold y Young, 1996; Roper, 2012).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los cefalópodos, con excepción de los nautíloideos, son organismos semelparos. En tal sentido, no se han observado especies que exhiban regeneración cíclica de las células germinales y crecimiento de la góndola después del desove, ni períodos de desove extendidos por más de una única estación reproductiva (Boyle y Daly, 2000).

Los sexos son separados (dioicos) y no existe reproducción asexual. El proceso de maduración en las hembras consiste, principalmente, en un aumento sustancial del tamaño de los ovocitos por acumulación de vitelo acompañado por cambios en la forma y arreglo de las células foliculares que rodean al ovocito durante la ovogénesis y por el desarrollo de los órganos reproductivos anexos. Una vez maduros, los ovocitos son liberados desde el ovario y acumulados en el/los oviductos proximales. La maduración sexual en los machos, se manifiesta por el aumento en el tamaño del testículo, que ocurre en paralelo con la espermatogénesis y con el desarrollo del complejo espermatofórico (Figura 5). Los espermatozoides maduros descienden desde el testículo, son empaquetados en espermatóforos y en su mayoría almacenados en el saco de Needham hasta el momento de la cópula (Wells y Wells 1977; Mangold, 1987).

En general, los machos se encuentran maduros antes que las hembras. Durante la cópula, el macho transfiere los espermatóforos por medio del o los brazos hectocotilizados, los cuales son introducidos en la cavidad del manto de la hembra. La cópula de un macho con distintas hembras es común dentro de la Clase (Boyle y Rodhouse 2005). En los pulpos, los espermatóforos son insertados en los oviductos distales de las hembras. En algunos calamares, son depositados en el receptáculo seminal mientras que en otros, son hallados en sitios cercanos a las branquias, en donde desembocan los oviductos distales y en algunos casos en

la membrana bucal. La fecundación es interna. En los pulpos se produce en las glándulas oviductales (que a su vez tienen la capacidad de almacenar espermatozoides) o en el ovario (géneros *Octopus* y *Eledone* respectivamente) mientras que en los calamares, presumiblemente, recién cuando los huevos están por ser liberados (Alvarez Perez *et al.*, 1990; Boyle y Rodhouse 2005).

La reproducción en los cefalópodos es generalmente un proceso estacional, energéticamente costoso y de tasas metabólicas elevadas (Van Hukelem, 1976, Pollero e Iribarne, 1988). En el caso de algunos calamares, se ha reportado que la alimentación y el crecimiento continúan luego del desove mientras que en la gran mayoría de los pulpos las hembras incubantes dejan progresivamente de alimentarse, desencadenando una pérdida sustancial de tejido somático y luego mueren. El período de senescencia que se inicia en las hembras luego del desove y en los machos luego de múltiples cópulas, es un proceso que estaría desencadenado hormonalmente (Wells y Wells, 1977; Anderson *et al.*, 2002). La muerte de esos ejemplares, sumado a los patrones migratorios reportados para varias especies en el período reproductivo y al comportamiento críptico exhibido por las hembras incubantes de muchos pulpos, traen como consecuencia la escasa o nula representación en la población de los individuos en estadios postdesove durante ese período (Boyle y Rodhouse, 2005).

Comparados con otros moluscos, los cefalópodos poseen huevos de gran tamaño y con gran cantidad de vitelo, existiendo una relación inversa entre el tamaño del huevo y la fecundidad, la cual es variable dentro de la Clase (Boletzky, 2003). A modo de ejemplo, el pulpo *Octopus tehuelchus* posee huevos de 9-12 x 3-4mm y su fecundidad máxima de 220 huevos, mientras que *O. vulgaris* posee huevos de 1x2 mm y una fecundidad de 100.000 a 500.000 huevos (Ré, 1998; Hochberg *et al.*, 1992). El modo de desove puede diferir entre las especies, presentando un rango continuo y que se extiende desde ejemplares en los cuales el desove se desarrolla de manera continua o de a pulsos pero durante un período prolongado, hasta aquellos que producen desoves masivos y simultáneos hacia el final de su ciclo de vida (Rocha *et al.*, 2001).

Las masas de huevos pueden ser encapsuladas en una matriz gelatinosa secretada por las glándulas nidamentales, como en el caso de calamares



loliginidos, o ser evacuados sin otra protección más que el corion como en muchas especies de pulpos incirrados. Las masas de huevos de las sepias, la mayoría de los pulpos y algunas especies de calamares son adheridas por medio de secreciones producidas por las glándulas oviductales o nidamentales a distintos sustratos del fondo marino, de origen antrópico o natural, individualmente o conformando racimos (Figura 9).

Los calamares omastréfidos, liberan masas gelatinosas de huevos de flotabilidad neutra a la columna de agua. En los octópodos incirrados, las hembras realizan cuidado parental, limpiando y ventilando las puestas mientras se completa el desarrollo embrionario (Boletzky, 1998, 2003). Este patrón, no obstante, también ha sido observado en calamares de profundidad (Seibel *et al.*, 2000).

La segmentación del huevo es discoidal meroblastica y el desarrollo es directo, es decir, no existe una verdadera fase larvaria ni metamorfosis. Los ejemplares recién nacidos poseen una morfología similar a la de los adultos, aunque el tamaño relativo de las estructuras corporales puede ser distinto (Hochberg *et al.*, 1992; Ortiz *et al.*, 2006). En este último caso, adicionalmente, el modo de vida que los recién nacidos adquieren al eclosionar puede ser diferente al de los adultos. Tal es el caso de muchas especies de pulpo bentónicas, cuyos ejemplares recién nacidos trascurren un período de duración variable en el plancton y durante el cual son activos predadores planctónicos, o especies de calamares, cuyos ejemplares recién nacidos se ubican en aguas cercanas a la superficie, mientras que los adultos son habitualmente hallados en aguas próximas al fondo marino. Los individuos recién nacidos que presentan un modo de vida similar al de los adultos son refe-

ridos como juveniles o juveniles tempranos, y los que exhiben un modo de vida ecológicamente distinto al de los adultos son denominados paralarvas (Young y Hartman, 1988; Barón, 2003; Ortiz y Ré, 2011) (Figura 10).

ECOLOGÍA

Todos los cefalópodos pueden hacer uso de la columna de agua. Las especies costeras, están típicamente asociadas con el fondo marino, tanto para la búsqueda de refugio como de alimento y sitio de desove. Pueden incluirse en este grupo a la mayoría de las sepias, pulpos y calamaretes. Por otra parte, las especies de distribución oceánica, con un ciclo de vida enteramente pelágico, tales como los calamares de la familia Ommastrephidae explotan las zonas oceánicas de alta productividad realizando en algunos casos grandes migraciones a lo largo del talud y de las plataformas continentales.

Los cefalópodos coleoideos poseen como característica general un ciclo de vida corto, estacional y semelparo, lo que resulta en una baja superposición de generaciones sucesivas. Son organismos, cuyo desarrollo se encuentra altamente influenciado por las condiciones ambientales. En tal sentido, la temperatura tiene un efecto decisivo en su ciclo de vida. Su efecto se manifiesta fuertemente sobre los tiempos de desarrollo embrionario y tasas de supervivencia así como en las tasas de crecimiento de los estadios paralarvarios y juveniles, los cuales pueden ocupar una proporción sustancial del tiempo de vida de estos organismos (Klaich *et al.*, 2006; Ré *et al.*, 1993; Semmens *et al.*, 2004).

Los cefalópodos son importantes componentes

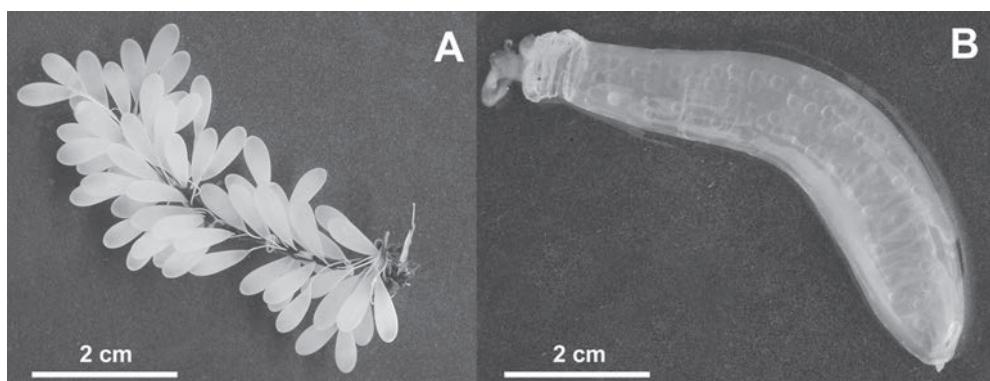


Figura 9: Fracción de las masas de huevos de *Enteroctopus megalocyathus* (A) y de *Doryteuthis gahi* (B).



Figura 10: Paralarva de *Robsonella fontaniana*. Fotografía extraída de Ortiz y Ré (2011).

de las cadenas tróficas. Son organismos carnívoros y oportunistas, altamente versátiles como predadores, que se alimentan mayoritariamente de presas vivas. Los brazos prensiles y/o tentáculos junto con un sistema sensorial altamente evolucionado le permiten ocupar un nicho trófico amplio. Así mismo, las frecuentes migraciones que ocurren en las poblaciones de cefalópodos, les confiere la posibilidad de que exploten distintos sistemas y poblaciones presas. Los Nautoidea son parcialmente carroñeros, pero como regla general, la mayoría de los cefalópodos se alimentan de crustáceos y cambian su dieta a peces durante la ontogenia. No obstante, el rango de presas es mucho más amplio. A modo de ejemplo, en la dieta de *E. megalocyathus* en la costa patagónica se han identificado al menos 47 especies entre crustáceos, peces, anélidos y otros moluscos, incluido un alto porcentaje de canibalismo (Ré *et al.*, 2009). Adicionalmente, los cefalópodos tanto costeros como oceánicos, son presa de una gran variedad de organismos. Se estima que un 95% de la dieta de los cachalotes, está constituido por calamares y son componentes centrales en la dieta de lobos y elefantes marinos. Adicionalmente cumplen un rol muy importante en la dieta de una gran variedad de aves marinas (petreles, albatros

y pingüinos entre otros), peces óseos, rayas y tiburones.

Los mesozoos dicyemidos son los más comunes y característicos parásitos de los órganos excretores de los cefalópodos. Se conoce poco sobre este pequeño e inusual grupo de organismos. Los diminutos parásitos vermiciformes se adhieren a los apéndices renales o a los apéndices de los corazones branquiales donde viven y se reproducen, aparentemente sin producir daños en el hospedador (Penchaszadeh, 1968, 1969; Penchaszadeh y Christiansen, 1970). Otros parásitos frecuentes son los coccidios del género *Aggregata*, presentes en el aparato digestivo de numerosas especies de cefalópodos, y en algunos crustáceos que actuarían como hospedadores intermediarios (Sardella y Ré, 1990; Sardella *et al.*, 2000; Ibáñez *et al.*, 2005).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

En las últimas décadas se ha producido un continuo y rápido crecimiento del interés sobre los cefalópodos debido a varias razones. Para los neurofisiólogos los calamares son sumamente importantes para estudiar la conductividad de los impulsos nerviosos. Los fisiólogos y etólogos se muestran interesados en los cefalópodos como invertebrados con un comportamiento ampliamente “inteligente”. Por otro lado, pocos animales marinos pueden competir con los cefalópodos como fuente de importantes y promisorias sustancias biológicamente activas (drogas antishock, anestésicas, y antiparasíticas, toxinas y citostáticos poderosos, entre otras). Para los paleontólogos, el estudio de cefalópodos recientes, particularmente los nautilos camarados, es la clave para comprender el modo de vida y especialmente el proceso de fosilización y enterramiento (o muerte) de nautoideos, ammonites y belemnites. Debido a su esbelta conchilla, los nautilos, son también altamente apreciados por los coleccionistas (Nesis, 1982; Aguirre-Urreta y Cichowolski, 2013).

Adicionalmente, los cefalópodos son considerados como una alternativa importante a los recursos pesqueros tradicionales y sus capturas a nivel mundial han aumentado considerablemente desde la década de 1970. Los mayores volúmenes de pesca corresponden a los calamares (3,5 millones de toneladas anuales) (FAO, 2010) para los cuales existen pesquerías industriales que involucran el



uso de artes y métodos de pesca en algunos casos mecanizados. Entre las pesquerías industriales de calamares más importantes, se encuentran la del *Illex argentinus* y, en menor magnitud, las de *Doryteuthis gahi* y *D. sanpaulensis*. No obstante, alrededor del mundo, una cantidad significante de cefalópodos, particularmente de pulpos, provienen de pesquerías artesanales. Tal es el caso del pulpo colorado patagónico *Enteroctopus megalocyathus* en el extremo sur de Sudamérica o del pulpito *Octopus tehuelchus* en la costa norte de la Patagonia argentina (Ré y Ortiz, 2008; Storero

et al., 2010; Ortiz *et al.*, 2011). Estas pesquerías artesanales, como las de otros cefalópodos localizadas en zonas costeras alrededor del mundo, realizan una contribución sustancial, primariamente al consumo local o regional (Boyle y Rodhouse, 2005). Adicionalmente, las calidades nutricionales, el ciclo de vida corto, y un crecimiento extremadamente rápido hacen de ellos animales altamente promisorios para la maricultura. Experiencias comerciales de cultivo de pulpo se comienzan a registrar en el Mar Mediterráneo y en el Mar Caribe.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Centro Nacional Patagónico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo brindado durante la realización de este trabajo. A los Dres. Gilbert L. Voss, Katharina M. Mangold y Kirk Nesis, nuestro reconocimiento por las valiosas enseñanzas dejadas.

GLOSARIO

- Abisal:** fondo constituido por grandes planos de pendiente muy suave, localizado desde el borde del talud continental, aproximadamente entre 3000 y 6000-7000 metros de profundidad.
- Aletas** (= nadaderas): lengüetas musculares ubicadas a lo largo de las superficies laterales o dorsolaterales del manto de los calamares, utilizadas para la locomoción, dirección y estabilización.
- Anterior:** parte localizada hacia el extremo de la cabeza o el extremo de los brazos de los cefalópodos.
- Apéndices circunorales:** ver brazos.
- Bentónico:** organismo que vive relacionado con el fondo y que encuentra en el sustrato su hábitat preferido.
- Brazos:** apéndices circunorales de los adultos de los cefalópodos que surgen de la cabeza y rodean la boca. Entre los brazos III y IV de los calamares y sepias se encuentra un par de apéndices modificados (tentáculos).
- Cartílago del manto** (= cartílago de cierre del manto): cresta cartilaginosa o saliente sobre cada lado ventrolateral de la superficie interna del manto cerca de su extremo anterior, que cierra la abertura del manto con el correspondiente cartílago del sifón durante la locomoción.
- Cartílago nucal:** cartílago de cierre del manto ubicado en la parte dorsal occipital de la cabeza. No se encuentra presente en todos los calamares.
- Cartílago sifonal** (= cartílago de cierre del sifón): almohadilla cartilaginosa con surcos, bolsillos o depresiones de diferentes formas, ubicada a cada lado ventral de la parte posterior del sifón y que se une con el componente del manto para mantener juntos el sifón y el manto durante la locomoción.
- Cirros:** papillas carnosas alargadas, presentes en los bordes laterales o la superficie oral de los pulpos círrados.
- Club tentacular** (= maza tentacular): ver tentáculos.
- Conchilla interna:** restos de la conchilla originariamente externa de los cefalópodos que a través de la evolución se redujo y se ubicó internamente. En los calamares se denomina pluma o gladio. En los pulpos que aún la conservan, son dos pequeñas varillas quitinosas denominadas estiletes.
- Conchilla secundaria:** conchilla externa secretada por los brazos dorsales de las hembras de algunos pulpos, utilizada para proteger e incubar los huevos. Ej.: *Argonauta nodosa*.
- Córnea:** membrana muy delgada, transparente, que cubre los ojos de algunos calamares.
- Cromatóforos:** órganos consistentes en un saco con pigmento y con músculos y nervios asociados, que proveen gran parte del color básico, patrones de color y cambios de color a los cefalópodos.
- Demersal:** cercano al fondo.
- Distal:** parte ubicada lejos del cuerpo o punto de origen, hacia las partes periféricas (opuesto a proximal).
- Dorsal:** superficie superior de un cefalópodo (opuesta a la superficie ventral, en la que se encuentra el sifón).
- Epipelágico:** estrato correspondiente a la zona marina bien iluminada, tanto nerítica como oceánica, entre la superficie y la profundidad de compensación en la cual la producción de oxígeno es igual al consumo por parte de los organismos. Según las regiones, se encuentra entre 20 y 120 m de profundidad.
- Espermatóforo:** estructura alargada elaborada por los machos para empaquetar y transferir los espermatozoides a las hembras.
- Fotóforo** (= órgano luminoso): órgano de mayor o menor complejidad que produce y distribuye bioluminiscencia, a través de reacciones bioquímicas o a través de bacterias luminiscentes.
- Fragmacono:** Parte tabicada de la concha de los ammonites (Ammonoidea), cefalópodos extintos y de los Nautiloidea actuales, donde se almacenan los gases que controlan la flotación del animal.
- Ganchos** (= garfios): estructuras quitinosas con forma de garra derivadas de las ventosas y ubicadas sobre los brazos y/o mazas tentaculares de algunos calamares.
- Gladio** (= pluma): estructura de soporte quitinosa, con forma de pluma, ubicada internamente en la línea media dorsal de algunos calamares. Es homóloga a la conchilla externa de los cefalópodos ancestrales.
- Hectocotilo:** brazo/s modificado/s en los machos, adaptados para transferir los espermatóforos a las hembras. La modificación puede presentarse en las ventosas, pedúnculos de las ventosas, membranas protectoras, trabéculas y forma del brazo. No todas las especies presentan hectocotilo.
- Intermareal:** zona comprendida entre las más altas y las más bajas mareas. Durante estas últimas, queda descubierta luego de retirarse el mar. Puede presentar pozos con agua (pozas de marea) dependiendo de la composición del piso intermareal.
- Iridocitos o Iridóforos:** células de la piel, localizadas debajo de la epidermis, que producen reflexiones iridiscentes al incidir la luz. Son ricas en guanina (sustancia refringente).
- Longitud del manto:** en calamares, medida dorsalmente desde el punto medio más anterior del manto hasta el extremo posterior del manto o hasta el extremo de las aletas fusionadas, lo que sea mayor. En pulpos, medida dorsalmente desde el punto medio entre los ojos hasta el extremo posterior del manto.
- Manto:** cuerpo de los cefalópodos, carnoso o muscular, con forma de tubo en calamares o de bolsa en pulpos, que contiene las vísceras.
- Medio, medial:** perteneciente a una estructura ubicada hacia, sobre o a lo largo de la línea media.



Cephalopoda

Membrana bucal: tejido delgado que rodea a la boca, reforzado por 6 a 8 soportes o conectivos bucales.

Membrana interbraquial: delgado repliegue muscular de piel que se extiende entre los brazos de muchos pulpos y pocos calamares, dando una apariencia de paraguas cuando los brazos están extendidos.

Membrana natatoria (= quilla): extensión alargada, muscular, ubicada a lo largo de la superficie aboral de algunos brazos. Ayuda a la hidrodinamia y soporta los brazos durante la natación.

Membrana protectora: repliegue delgado de tegumento a lo largo de los ángulos laterales de la superficie oral de los brazos y mazas tentaculares, lateral a las ventosas, usualmente soportado por varillas musculares denominadas trabéculas.

Mesopelágico: estrato que corresponde a las capas de agua que se hallan por debajo del estrato epipelágico hasta la isoterma de 10°C (aproximadamente entre 100 y 300 m de profundidad. Ver epipelágico.

Nectobentónicos: organismos nectónicos (nadadores activos) que se relacionan con el fondo al menos en algún momento de su ciclo de vida. Por ejemplo, durante la búsqueda de un sustrato para fijar los huevos.

Nectónicos: organismos pelágicos que se desplazan activamente, con absoluta independencia de las aguas en movimiento.

Nerítica: área que se extiende desde la línea de costa hasta los 200 m de profundidad, sobre la plataforma continental.

Oceánica: área que abarca todo el resto del océano que no comprende el área nerítica. Ver nerítica.

Odontóforo: Base cartilaginosa a donde se unen músculos que movilizan la rádula.

Ontogenia: desarrollo del individuo a lo largo de su vida.

Paralarvas: cephalópodos en los primeros estadios de crecimiento luego de su nacimiento y que difieren claramente en su modo de vida de los individuos de mayor edad de su misma especie. Por ejemplo: paralarvas planctónicas y adultos bentónicos. Pueden diferir no sólo en cuanto a su modo de vida (criterio ecológico) sino también presentar diferencias morfológicas.

Pelágico: organismo asociado a las masas de agua.

Planctónico: organismo que se halla en suspensión en el agua y que, debido a su escaso poder de locomoción, es arrastrado por las corrientes.

Plataforma continental: continuación del continente hasta los 200 metros de profundidad.

Pluma: ver gladio.

Posterior: hacia el extremo del manto de los cephalópodos.

Proximal: hacia el cuerpo, cerca del punto de origen o unión (opuesto a distal).

Quilla: extensión muscular aplanaada ubicada a lo largo de la superficie aboral de algunos brazos o de la maza tentacular que brindan mayor hidrodinamia. Ver membrana natatoria.

Quitina: sustancia constituida por mucopolisacáridos que forma los anillos de las ventosas, ganchos, mandíbulas, gladios o plumas en calamares y los estiletes en pulpos.

Rádula: banda quitinosa con forma de cinta ubicada en la boca de los cephalópodos que contiene numerosas hileras transversales de dientes. Ausente en algunos cephalópodos (Ej.: pulpos de profundidad).

Receptáculo seminal (= espermateca): tejido carnoso, usualmente ubicado en la cavidad del manto o en la región bucal de algunas hembras de cephalópodos, en el cual las vesículas de esperma se adhieren luego del apareamiento hasta que se produce la fertilización de los ovocitos. En las hembras de algunas especies de pulpos se encuentran en las glándulas de los oviductos.

Saco de la tinta: órgano que elabora y almacena la tinta de los cephalópodos; generalmente se ubica ventralmente a lo largo del intestino y algunas veces está embebido en la glándula digestiva. Se vacía en el recto a través de un conducto.

Sifón (= hipónomo): tubo algo cónico ubicado sobre el lado ventral de la cabeza, a través del cual el agua es expulsada de la cavidad del manto durante la locomoción y respiración. Los productos reproductivos, de desecho y la tinta pasan a través del sifón.

Sifúnculo: Cordón visceral que atraviesa los tabiques de la concha de los Nautilídeos, produciendo un gas que queda retenido en cada una de las cámaras que forman la concha y otorgándole flotabilidad positiva al ejemplar.

Talud: continuación de la plataforma continental más allá de los 200 metros de profundidad.

Tentáculos: apéndices circunorales alargados de los calamares y sepias utilizados para capturar presas.

Ventosas: estructuras musculares con forma de copa, ubicadas sobre los brazos y tentáculos (raramente sobre la membrana bucal) de los cephalópodos. Algunas son pedunculadas (con pedicelos o pedúnculos) en calamares y sepias, algunas son sésiles (sin pedúnculos) en pulpos, ubicadas sobre el lado oral de los brazos. Usualmente se cuantifican tanto en hileras longitudinales como transversales.

Ventral: superficie inferior de los cephalópodos en la que se localiza el sifón (opuesta a la superficie dorsal).

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Urreta B. y Cichowolski M. 2013. Cephalopoda. En: Los invertebrados fósiles. Camacho H. H. y M. I. Longobucco (eds.). Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, pp. 439- 476.
- Alvarez Perez J.A., Haimovici M. y Brahm Cousin J.C. 1990. Sperm storage mechanisms and fertilization in females of two south american Eledonids (Cephalopoda: Octopoda). *Malacologia* 32 (1): 147-154.
- Anderson R.C., Wood J.B y Byrne R.A. 2002. *Octopus* Senescence: The beginning of the end. *Journal of Applied Animal Welfare Science* 5 (4): 275-283.
- Barón P.J. 2003. The paralarvae of two South American sympatric squid: *Loligo gahi* and *Loligo sanpaulensis*. *Journal of Plankton Research* 25 (2): 1347-1358.
- Boletzky S.v. 1998. Cephalopod Eggs and Egg Masses. Ansell, A. D., Gibson, R. N., Barnes, M., (eds.). Oceanography and Marine Biology Annual Review 36: 341-371.
- Boletzky S.v. 2003. Biology of early life stages in Cephalopod Molluscs. Advanced in Marine Biology 44: 143-203.
- Boyle P.R. y Daly H.I. 2000. Fecundity and spawning in a deep water cirromorph octopus. *Marine Biology* 131: 317-324.
- Boyle P.R. y Rodhouse P. 2005. Cephalopods. Ecology and Fisheries. Blackwell Science Ltd., Oxford, Reino Unido 452 pp.
- Brunetti N.E., Elena B., Rossi G.R., Sakai M. Pineda S.E. e Ivanovic M.L. 1998. Description of an *Architeuthis* from Argentine waters. En: Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution. Payne A.I.L., Lipinski M.R., Clarke M.R. y M.A.C. Roelveld (eds.). South African Journal of Marine Science 20: 355-361.
- Brunetti N.E., Ivanovic M.L., Sakai M. y Pascual L.N. 2002. Two new records of giant squid (*Architeuthis* sp.) from the Patagonian region. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 15: 95-110.
- Dzik J. 1981. Origin of the Cephalopoda. *Acta Paleontologica Polonica* 26 (2): 161-191.
- FAO (2010) FAO Fisheries Department, Fishery information, Data and Statistics Unit. Fishstat Plus: Universal software for fisheries statistical time series.
- Garri R. y Ré M.E. 2002. Morfología del aparato digestivo de *Enteroctopus megalocyathus* y *Loligo sanpaulensis* (Mollusca, Cephalopoda). *Iheringia, Serie Zoologica* 92 (2): 81-91.
- Hochberg F.G., Nixon M. y Toll R.B. 1992. Octopoda. En: "Larval" and juvenile Cephalopods: A manual for their identification. Sweeney M.J., Roper C.F.E., Mangold K.M., Clarke M.R. y S.v. Boletzky (eds.). Smithsonian Contribution to Zoology 513: 213-280.
- IBáñez C.M., Pardo-Gandarillas M.C. y George-Nascimeto M. 2005. Uso del microhabitat por el protozoo parásito *Aggregata patagonica* Sardella, Ré & Timmi, 2000 (Apicomplexa: Aggregatidae) en su hospedador definitivo, el pulpo *Enteroctopus megalocyathus* (Gould, 1852) (Cephalopoda: Octopodidae) en el sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 78 (3): 441-450.
- Klaich M.J., Ré M.E. y Pedraza S.N. 2006. Effect of temperature, sexual maturity and sex on growth, food intake and gross growth efficiency in the "pulpito" *Octopus tehuelchus* (d' Orbigny, 1834). *Journal of Shellfish Research* 25: 279-986.
- Mangold K. 1987. Reproduction. En: Cephalopods Life Cycles. Boyle, P.R., (ed.). Vol. 2. Academic Press, London pp. 157-200.
- Mangold K.M. (1922-2003) y Young R.E.. 1996. Idiosepiidae Appelhof, 1898. Pygmy squids. Version 01 January 1996. <http://tolweb.org/Idiosepiidae/1995/1996.01.01>. En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Mangold K.M. (1922-2003), Young R.E. y Vecchione M. 2010. Octopoda Leach, 1818. Octopods or devilfishes. Version 03 May 2010. <http://tolweb.org/Octopoda/20083/2010.05.03>. En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Márquez F. y Ré M.E. 2009. Morphological and chemical description of the stylets of the red octopus, *Enteroctopus megalocyathus* (Mollusca: Cephalopoda). *Molluscan Research* 29 (1): 27-32.
- Messenger J.B. 2001. Cephalopod chromatophores: neurobiology and natural history. *Biology Review* 76: 473-528.
- Nesis K.N. 1982. A bridged key to the cephalopod mollusks of the world's ocean. 385+ii pp. Light and Food Industry Publishing House, Moscow (en ruso). Traducido al inglés por B. S. Levitov; Burgess L.A. (ed.), 1987. Cephalopods of the world. T. F. H. Publications, Neptune City, New Jork pp 351.
- Ortiz N. y Ré, M.E. (2011). The eggs and hatchlings of the octopus *Robsonella fontaniana* (Cephalopoda: Octopodidae). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 91 (3): 705-713.
- Ortiz N, Ré M.E. y Márquez F. 2006. First description of eggs, hatchlings and hatchling behaviour of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae). *Journal of Plankton Research* 28 (10): 881-890.
- Ortiz N, Ré M.E. y Márquez F. 2011. The reproductive cycle of the red octopus *Enteroctopus megalocyathus* in fishing areas of Northern Patagonian coast. *Fisheries Research* 110: 217-223.
- Pastorino G. y Tamini, L. 2002. *Argonauta nodosa* Solander, 1786 (Cephalopoda, Argonautidae) in Argentine waters. *Journal of Conchology* 37: 477-482.
- Penchaszadeh P.E. 1968. Diciemidos (Mesozoa) en cefalopodos de Argentina. *Dicyema australis* sp. nov. parásito del pulpo *Octopus tehuelchus* D'Orb. *Neotropica*, 14 (45): 127-131.
- Penchaszadeh P.E. 1969. Una nueva especie de *Dicyemi-*



- dae (Mesozoa) parásito del pulpo *Octopus tehuelchus* D'Orb. *Dicyema platycephalum* sp. nov. *Neotropica* 15 (46): 1-6.
- Penchaszadeh P.E. y Christiansen H.R. 1970. *Conocyema marplatensis* sp. nov. (Mesozoa, Dicyemida) parásito del pulpo *Octopus tehuelchus* D'Orb. *Neotropica*, 16 (51): 119-123.
- Pollero R.J. y Iribarne O. 1988. Biochemical changes during the reproductive cycle of the small patagonian octopus, *Octopus tehuelchus*, D'Orb. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 90: 317-320.
- Ré, M.E. 1998. Pulplos Octopódidos (Cephalopoda: Octopodidae). En: El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Tomo 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Boschi E.E. (ed.). Publicaciones especiales INIDEP, Mar del Plata, Argentina pp. 69-98.
- Ré M.E. 2008. Moluscos céfalópodos. Atlas de sensibilidad ambiental de la costa y el Mar Argentino. En: Boltovskoy D. (ed.). <http://atlas.ambiente.gov.ar>
- Ré M.E., Barón P.J., Berón J.C., Gosztonyi A.E., Kuba L., Monsalve M.A. y Sardella N.H. 1998. A giant squid *Architeuthis* sp. (Mollusca, Cephalopoda) stranded on the Patagonian shore of Argentina. En: Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution. Payne A.I.L., Lipinski M.R., Clarke M.R. y M.A.C. Roeleveld (eds.). *South African Journal of Marine Science* 20: 109-122.
- Ré M.E., Kuba L. y Berón J.C. 1993. Velocidad de digestión de *Octopus tehuelchus* d'Orbigny. *Actas de las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar '91* pp.59-66.
- Ré M.E., Kuba L., Ortiz N., Márquez F., Gosztonyi A. y Nilsson M. 2009. Ecología trófica de *Enteroctopus megalocyathus* en costas de la Patagonia norte y central, Argentina. VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar y XIV Coloquio de Oceanografía, Argentina. Libro de resúmenes.
- Ré M.E. y Ortiz N. 2008. Pesquerías de Cephalopoda. En: Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino. Boltovskoy D. (ed.). <http://atlas.ambiente.gov.ar>
- Ré M.E., Ortiz N., Dionisi H., Lozada M., Nilsson M., Crespi Abril A.C., Kuba, L. 2009. Identificación morfológica y molecular de un calamar gigante (Cephalopoda: Architeuthidae) varado en la costa patagónica, Atlántico Sudoccidental. VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar y XIV Coloquio de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina. Libro de resúmenes.
- Rocha F., Guerra A. y González A. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biology Review* 76: 291-304.
- Roper C.F.E. 2012. Bathytethidae Pfeffer 1900. *Bathyteuthis* Hoyle 1885. Version 10 November 2012. <http://tolweb.org/Bathyteuthis/19429/2012.11.10> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Sardella N.H. y Ré M.E. 1990. Parasitosis por coccidios del género *Aggregata* en pulpos costeros patagónicos. I. *Aggregata* sp. en *Octopus tehuelchus* d'Orbigny. *Physis* 46 (111): 51-60.
- Sardella N.H., Ré M.E. y Timi J.T. 2000. Two new *Aggregata* species (Apicomplexa: Aggregatidae) infecting *Octopus tehuelchus* and *Enteroctopus megalocyathus* (Mollusca: Octopodidae) in Argentine Patagonia. *Journal of Parasitology* 86 (5): 1107-1113.
- Seibel B.A., Hochberg F.G. Carlini, D.B. 2000. Life history of *Gonatus onyx* (Cephalopoda: Teuthidae): deep-sea spawning and post-spawning egg care. *Marine Biology* 137: 519-526.
- Semmens J.M., Pecl G.T., Villanueva R., Jouffre D., Sobrino I., Wood J.B. y Rigby P.R. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research* 55: 367-377.
- Storero L., Ocampo-Reinaldo M., González R. y Narvarte M. 2010. Growth and life span of the small octopus *Octopus tehuelchus* in San Matías Gulf (Patagonia): three decades of study. *Marine Biology* 157 (3): 555-564.
- Teicher C. 1988. Main features of Cephalopoda. En: Paleontology and neontology of Cephalopoda, The Mollusca, Vol. 12. Clarke M.R. y E.R. Trueman (eds.). Academic Press Inc. San Diego, California: 11-79.
- Tranter, D. J. y Augustine O. 1973. Observations on the life history of the blue-ringed octopus *Hapalochlaena maculosa*. *Marine Biology* 18: 115-128.
- Van Heukelem W.F. 1976. Growth, bioenergetics and life-span of *Octopus cyanea* and *Octopus maya*. Tesis Doctoral, University of Hawaii 224 pp.
- Vecchione M. y Young R.E. 2008a. Myopsida Naef, 1916. Version 21 April 2008. <http://tolweb.org/Myopsida/52670/2008.04.21> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Vecchione M. y Young R.E. 2008b. Sepioidea Naef, 1916. Version 21 April 2008 (under construction). <http://tolweb.org/Sepioidea/23870/2008.04.21> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Wells M.J. y Wells J. 1977. Cephalopoda: Octopoda. En: Reproduction of Marine Invertebrates. Vol IV Molluscs: Gasteropods and Cephalopods. Giese A.C. y J.S. Pearse (eds.). Academic Press, New York: 291-330.
- Young J.Z. 1971. The Anatomy of the Nervous System of *Octopus vulgaris*. Clarendon Press, Oxford. 690 pp.
- Young R.E. 1996. Spirulida Haeckel, 1896. Spirulidae Owen, 1836. Spirula spirula Linnaeus, 1758. Version 01 January 1996. http://tolweb.org/Spirula_spirula/19989/1996.01.01 En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young, R.E. 2010. Nautiloidea. Nautilidae Blainville 1825. Pearly nautiluses. Version 15 August 2010 (under construction). <http://tolweb.org/Nautilidae/19397/2010.08.15> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E. 2012. Spirulida Haeckel, 1896. Spirulida Linnaeus, 1758. Version 04 July 2012. <http://tolweb.org/Spirulida/19989/2012.07.04> En: The Tree of Life Web

- Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E. y Hartman R.F. 1988. 'Larva', 'paralarva' and 'subadult' in cephalopod terminology. *Malacologia* 29: 201-207.
- Young, R.E. y Vecchione M. 2004. Oegopsida Orbigny, 1845. Version 18 August 2004 (under construction). <http://tolweb.org/Oegopsida/19407/2004.08.18> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E. y Vecchione M. 2010. *Chtenopterygidae* Grimpe 1922. *Chtenopteryx* Appelof 1890. Combfins squid. Version 15 August 2010. <http://tolweb.org/Chtenopteryx/19430/2010.08.15> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E., Vecchione M. y Mangold K.M. (1922-2003). 2012. Cephalopoda Cuvier 1797. Octopods, squids, nautiluses, etc. Version 10 November 2012. <http://tolweb.org/Cephalopoda/19386/2012.711.10> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>

LOS MOLUSCOS

COMO BIOINDICADORES

Sebastián E. Sabatini y Javier A. Calcagno



El creciente deterioro de los ecosistemas acuáticos debido al incremento de los niveles de contaminantes como consecuencia de diversas actividades humanas es un problema crítico de nuestros tiempos. Los estuarios y las zonas costeras son las más afectadas, debido principalmente al transporte fluvial y a la lixiviación de los contaminantes. Una de las principales preocupaciones de la presencia de desechos industriales, urbanos, agrícolas, y otros productos químicos en el medio ambiente acuático se refiere a las consecuencias ambientales que potencialmente pueden causar estos sobre la biota (Davis *et al.*, 2001; Khangarot y Rathore, 2003). La exposición de los organismos acuáticos a xenobióticos puede inducir no sólo cambios fisiológicos, bioquímicos y/o morfológicos a nivel individual (Rainbow, 1990; Ansari *et al.*, 2004), sino que también pueden influenciar la abundancia de especies (Preston, 2002). Parámetros como la riqueza (cantidad de especies presentes en una comunidad), la diversidad (tiene en cuenta la riqueza y el carácter de común o raro) y la equitatividad (regularidad con que los individuos están distribuidos entre las especies presentes en la comunidad), entre otros, proveen herramientas fundamentales para comparar comunidades (Begon *et al.*, 1986). Todas estas características están influenciadas por la etapa sucesional en que se encuentra la comunidad y, eventualmente, por la ocurrencia de disturbios, entre ellos los originados por la presencia de xenobióticos (Calcagno *et al.*, 1997, 1998).

En nuestro país, numerosas investigaciones señalan el uso de moluscos en estudios de biomonitorio ambiental para caracterizar y cuantificar las concentraciones de contaminantes acuáticos. Especies de gasterópodos como *Trophon brevispira* y *Nacella (P) magellanica* son utilizadas en el monitoreo de los niveles de metales en la Antártida y en Tierra del Fuego (de Moreno *et al.*, 1997; Conti *et al.*, 2012). En particular los bivalvos son elegidos como bioindicadores con el objeto de de-

tectar perturbaciones relacionadas con la presencia de contaminantes debido a su amplia distribución geográfica y abundancia, rasgos sedentarios, resistencia y capacidad de bioacumular xenobióticos de la columna de agua y de los sedimentos, alimentación por filtración y longevidad (Elder y Collins 1991; Goldberg y Bertine, 2000; Andral *et al.*, 2004; Viarengo *et al.*, 2007). Existen antecedentes del uso de bivalvos, tanto dulceacuícolas como marinos en el monitoreo de metales, como por ejemplo *Neocorbicula limosa* y *Corbicula fluminea* en el Río de La Plata, *Diplodon chilensis* en lagos Andino Patagónicos (Verrenchia Guererro y Kesten, 1993; Bilos *et al.*, 1998; Guevara *et al.*, 2004), y la almeja *Mesodesmas mactroides* en las costas Bonaerenses (Thompson y Sánchez de Bock, 2007). Otros estudios abordan el monitoreo de los niveles de hidrocarburos en agua, en los sedimentos y bioacumulados en tejidos de diversas especies marinas, como los mejillones *Brachiodontes* sp., *Tagelus* sp., *Mytilus edulis chilensis*, y la cholga *Aulacomya atra atra* en el estuario de Bahía Blanca, en Tierra del Fuego, y en Bahía Nueva en la Provincia de Chubut respectivamente (Arias *et al.*, 2009; Amin *et al.*, 2011; Massara Paletto *et al.*, 2009).

Por su parte, el enfoque ecotoxicológico en el monitoreo ambiental se basa en el uso de biomarcadores, los cuales son respuestas metabólicas, bioquímicas y fisiológicas específicas en los organismos, relacionadas con la toxicidad inducida por la exposición a xenobióticos (Boelsterli, 2003; Lam y Gray, 2003). Una característica fundamental de los biomarcadores en la evaluación del impacto de los contaminantes es su capacidad para detectar la aparición temprana de estrés y predecir disturbios en varios niveles de organización, debido a que cambios a nivel de los organismos conducen a cambios en las poblaciones y las comunidades (Walker *et al.*, 2006).

Otros estudios han evidenciado respuestas de los moluscos ante la presencia de contaminantes.

Machado-Schiaffino *et al.*, 2009 determinaron en Puerto Madryn, que la exposición a desechos industriales puede provocar alteraciones citogenéticas (por ejemplo el incremento anormal de micronúcleos) en el mejillón *Mytilus edulis*. Por otra parte se ha comprobado en experimentos de laboratorio la aparición de modificaciones en la oviposición y la supervivencia embriológica del caracol *Biomphalaria glabrata*, como respuesta a la exposición a distintos tipos de metales (Ansaldi *et al.*, 2008).

Recientemente se ha comprobado que concentraciones ambientalmente tolerables de Tributilestaño (componente de pinturas anti incrustantes) en las costas Argentinas involucran como respuesta la ocurrencia de impossex (neoformación de un pene en hembras) en poblaciones dioicas de gasterópodos marinos (Bigatti y Carranza, 2007; Bigatti *et al.*, 2009).

Las determinaciones de parámetros de estrés oxidativo se han propuesto como biomarcadores de contaminación ambiental ya que una gran variedad de productos químicos y de contaminantes tienen el potencial de causar daños en los organismos acuáticos (Winston y Di Giulio 1991; Livingstone, 2001; van der Oost *et al.*, 2003; Sabatini *et al.*, 2009). La producción controlada de especies reactivas de oxígeno (EROs) en las células aeróbicas tienen un papel esencial en diversos procesos biológicos (Ames *et al.*, 1993), no obstante, dada su toxicidad, los organismos requieren de numerosos mecanismos antioxidantes para protegerse de reacciones oxidativas no deseadas a distintos componentes celulares (proteínas, lípidos y ADN) (Livingston *et al.*, 1992). En circunstancias normales existe un equilibrio entre la producción de EROS y los procesos antioxidantes. El

desequilibrio entre la generación y la neutralización de especies reactivas del oxígeno, ya sea por un déficit de las defensas o por un incremento en la producción de EROS es lo que se denomina estrés oxidativo (Ames *et al.*, 1993; Davies, 1995). La literatura da cuenta de una gran cantidad de trabajos tanto en investigaciones desarrolladas a campo como en bioensayos de laboratorio, en los que se estudian las respuestas a nivel de estrés oxidativo (alteración de las defensas antioxidantes y aumento del daño celular a componentes celulares) tanto en organismos dulceacuícolas como marinos tras la exposición a metales, (Duarte *et al.*, 2011; Sabatini *et al.*, 2011a), a hidrocarburos (Ansaldi *et al.*, 2005) y a aguas residuales domiciliarias (Sabatini *et al.*, 2011b).

El uso de biomarcadores de toxicidad en moluscos ha aumentado considerablemente en los últimos años, en estudios toxicológicos con el objeto de predecir el impacto biológico causado por la presencia de contaminantes, tanto a escala geográfica como temporal. Sin embargo, debido a que los biomarcadores, además de ser afectados por la presencia de xenobióticos también pueden serlo por factores ambientales (por ejemplo la temperatura) (Verlecar *et al.*, 2007; Bocchetti *et al.*, 2008; Lushchak, 2011) o fisiológicos y metabólicos (reproducción, envejecimiento) (Abele *et al.*, 2009) es necesaria la realización de futuras investigaciones que permitan lograr una correcta interpretación de las respuestas obtenidas con el objeto de ser utilizadas para evaluar en forma más eficiente el impacto producido por la presencia de contaminantes, y en la toma de decisiones y la implementación de políticas ambientales por parte de las Instituciones responsables de la regulación y el manejo de los recursos acuáticos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Sebastián Sabatini agradece al IQUIBICEN-Dpto Química Biológica, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Javier Calcagno agradece al CEBBAD-Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas - Instituto Superior de Investigaciones (ISI) y a la Universidad Maimónides por el apoyo brindado durante la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

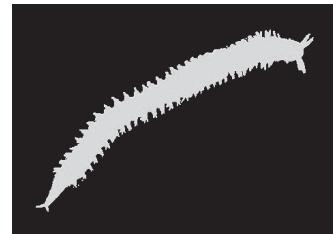
- Abele D., Brey T. y Phillip E. 2009. Bivalve models of aging and the determination of molluscan lifespans. *Experimental Gerontology* 44:307-315.
- Ames B.N., Shinenaga M.K. y Hagen T.M. 1993. Oxidants, antioxidants and the degenerative diseases of aging. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 90:7915-7922.
- Amin O.A., Comoglio L.I. y Sericano J.L. 2011. Polynuclear aromatic and chlorinated hydrocarbons in mussels from the coastal zone of Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina. *Environ. Toxicol. Chem* 30 (3):521-529.
- Andral B., Stanisiere J.Y., Sauzade D., Damier E., Thebault H., Galgani F. y Boissery P. 2004. Monitoring chemical contamination levels in the Mediterranean based on the use of mussel caging. *Marine Pollution Bulletin* 49:704-712.
- Ansaldi M., Najle R. y Luquet C.M. 2005. Oxidative stress generated by diesel seawater contamination in the digestive gland of the Antarctic limpet *Nacella concinna*. *Marine Environmental Research* 59(4):381-390.
- Ansaldi M., Nahabedian D.E., Di Fonzo C. y Wider E.A. 2008. Effect of cadmium, lead and arsenic on the oviposition, hatching and embryonic survival of *Biomphalaria glabrata*. *Science of the Total Environment* 407(6):1923-1928.
- Ansari T.M., Marr I.L. y Tariq N. 2004. Heavy metals in marine pollution perspective: A mini review. *Journal of Applied Sciences* 4:1-20.
- Arias A.H., Spetter C.V., Freije R.H. y Marcovecchio J.E. 2009. Polycyclic aromatic hydrocarbons in water, mussels (*Brachidontes* sp., *Tagelus* sp.) and fish (*Odonostethes* sp.) from Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85 (1):67-81.
- Begon M., Harper J.L. y Townsend C.R. 1986. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford pp 876.
- Bigatti G. y Carranza A. 2007. Phenotypic variability associated with the occurrence of imposex in *Odontocymbiola magellanica* from Golfo Nuevo, Patagonia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:755-759.
- Bigatti G., Primost M.A., Cledón M., Averbuj A., Theobald N., Gerwinski W., Arntz W., Morroni E. y Penchaszadeh P.E. 2009. Biomonitoring of TBT contamination and imposex incidence along 4700 km of Argentinean shoreline (SW Atlantic: From 38S to 54S). *Marine Pollution Bulletin* 58 (5):695-701.
- Bilos C., Colombo J.C., Rodriguez Presa M.J. 1998. Trace metals in suspended particles, sediments and Asiatic clams (*Corbicula fluminea*) of the Río de la Plata Estuary, Argentina. *Environmental Pollution* 99 (1):1-11.
- Bocchetti R., Lamberti C.V., Pisanelli B., Razzetti E.M., Maggi C., Catalano B., Sesta G., Martuccio G., Gabellini M. y Regoli F. 2008. Seasonal variations of exposure biomarkers, oxidative stress responses and cell damage in the clams *Tapes philippinarum*, and mussels, *Mytilus galloprovincialis*, from Adriatic Sea. *Marine Environmental Research*. 66:24-26.
- Boelsterli U.A. 2003. *Mechanistic toxicology*. Taylor and Francis, Londres y Nueva York. 187-211.
- Calcagno J.A., López Gappa J. y Tablado A. 1997. Growth and production of the barnacle *Balanus amphitrite* Darwin in an intertidal area affected by sewage pollution. *Journal of Crustacean Biology* 17(3): 417-423.
- Calcagno J.A., López Gappa J. y Tablado A. 1998. Population dynamics of the barnacle *Balanus amphitrite* Darwin in an intertidal area affected by sewage pollution. *Journal of Crustacean Biology*, 18(1): 128-137.
- Conti M.E., Stripeikis J., Finoia M.G. y Tudino M.B. 2012. Baseline trace metals in gastropod mollusks from the Beagle Channel, Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina). *Ecotoxicology* 21(4):1112-1125.
- de Moreno J.E.A., Gerpe M.S., Moreno V.J. y Vodopivez C. 1997. Heavy metals in Antarctic organisms. *Polar Biology* 17 (2):131-140.
- Davies K.J.A. 1995. Oxidative stress: the paradox of aerobic life. *Biochemical Society Symposia*. 61: 1-31.
- Davis A.P., Shokouhian M. y Ni S.B. 2001. Loading estimates of lead, copper, cadmium, and zinc in urban runoff from specific sources. *Chemosphere* 44:997-1009.
- Duarte C.A., Giarratano E., Amin O.A. y Comoglio L.I. 2011. Heavy metal concentrations and biomarkers of oxidative stress in native mussels (*Mytilus edulis chilensis*) from Beagle Channel coast (Tierra del Fuego, Argentina). *Marine Pollution Bulletin* 62(8):1895-1904.
- Elder J.F. y Collins J.J. 1991. Freshwater molluscs as indicators of bioavailability and toxicity of metals in surface-water systems. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* 192:37-79.
- Goldberg E.D. y Bertine K.K. 2000. Beyond the mussel watch - new directions for monitoring marine pollution. *Science of the Total Environment*. 247:165-174.
- Guevara S.R., Bubach D., Vigliano P., Lippolt G. y Arribére M. 2004. Heavy metal and other trace elements in native mussel *Diploodon chilensis* from Northern Patagonia Lakes, Argentina. *Biological Trace Element Research* 102(1-3):245-263.
- Khangarot B.S. y Rathore, R.S. 2003. Effects of copper on respiration, reproduction, and some biochemical parameters of water flea *Daphnia magna Startus*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 70:112-117.
- Lam P.K.S. y Gray J.S. 2003. The use of biomarkers in environmental monitoring programmes. *Marine Pollution Bulletin* 46:182-186.
- Livingstone D.R. 2001. Contaminant-stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in

Los moluscos como bioindicadores

- aquatic organisms. . Marine Pollution Bulletin 42:656-666.
- Livingston D.P., Lips F., Martine P.G. y Pipe R.K. 1992. Antioxidant enzymes in the digestive gland of the common mussel *Mytilus edulis*. Marine Biology 112:265-276.
- Lushchak V.I. 2011. Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals. Aquatic Toxicology 101:13-30.
- Machado-Schiaffino G., Bala L.O. y Garcia-Vazquez E. 2009. Recovery of normal cytogenetic records in mussels after cessation of pollutant effluents in Puerto Madryn (Patagonia, Argentina). Estuaries and Coasts 32:813-818.
- Massara Paletto V., Commendatore M.G. y Esteves J.L. 2009. Hydrocarbon levels in sediments and bivalve mollusks from Bahía Nueva (Patagonia, Argentina): an assessment of probable origin and bioaccumulation factors. Marine Pollution Bulletin 56 (12):2100-2105.
- Preston B.J. 2002. Indirect effects in aquatic ecotoxicology: Implications for ecological risk assessment. Environmental Management 29:311-323.
- Rainbow P.S. 1990. Heavy metal levels in marine invertebrates. En su: Furness, R.W., Rainbow, P.S. (Eds.). Heavy Metals in the Marine Environment. CRC Press, Boca Raton, Florida pp. 67-79.
- Sabatini S.E., Chaufan G., Juárez A.B., Coalova I., Bianchi L., Eppis M.R. y Ríos de Molina M.C. 2009. Dietary copper effects in the estuarine crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*, maintained at two different salinities. Comparative Biochemistry and Physiology C 150:521-527.
- Sabatini S.E., Rocchetta I., Nahabedian D.E., Luquet C.M., Eppis M.R., Bianchi L. y Ríos de Molina M.C. 2011a. Oxidative stress and histological alterations produced by dietary copper in the fresh water bivalve *Diploodon chilensis*. Comparative Biochemistry and Physiology C 154:391-398.
- Sabatini S.E., Rocchetta I., Luquet C.M., Guido M.I. y Ríos de Molina M.C. 2011b. Effects of sewage pollution and bacterial load on growth and oxidative balance in the freshwater mussel *Diploodon chilensis*. Limnologica 41:356-362.
- Thompson G.A. y Sánchez de Bock M.F. 2007. Massive mortality of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mactacea) in Partido de La Costa, Buenos Aires, Argentina in September 2004. Atlántica, Rio Grande, 29(2):115-119.
- van der Oost R., Beyer J. y Vermeulen N.P.E. 2003. Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment: a review. Environmental Toxicology and Pharmacology 13:57-149.
- Verlecar X.N., Jena K.B. y Chainy G.B. 2007. Biochemical markers of oxidative stress in *Perna viridis* exposed to mercury and temperature. Chemico-Biological Interactions 167:219-226.
- Verrengia Guerrero N.R. y Kesten E.M. 1993. Levels of heavy metals in biota from the la plata river. Environmental Toxicology and Water Quality. 335-344.
- Viarengo A., Lowe D., Bolognesi C., Fabbri E. y Koehler A. 2007. The use of biomarkers in biomonitoring: A 2-tier approach assessing the level of pollutant-induced stress syndrome in sentinel organisms. Comparative Biochemistry and Physiology C 146:281-300.
- Walker C.H., Hopkin S.P., Sibly R.M. y Peakall D.B. 2006. Principles of Ecotoxicology, CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton. 315 pp.
- Winston G.W. y Di Giulio R.T. 1991. Prooxidant and antioxidant mechanisms in aquatic organisms. Aquatic Toxicology 19:137-161.

POLYCHAETA

Rodolfo Elías
y Lobo Orensanz



INTRODUCCIÓN

Los “Polychaeta” (chaeta= seta o queta, poly= muchas) son el grupo más diversificado entre los anélidos. De hecho, estudios filogenéticos basados en información molecular muestran que el resto de los anélidos están “anidados” dentro del clado de los poliquetos. En otras palabras, los “Polychaeta” (al menos conforme a su definición tradicional) no son un grupo monofilético. Los anélidos (o bien los poliquetos en sentido amplio) incluyen también a los Sipuncula, Echiurida y Pogonophora (tradicionalmente considerados como phyla separados), los Clitellata (sanguijuelas y lombrices de tierra), y los Myzostomida y Archiannelida (tradicionalmente considerados como clases dentro del Phylum Annelida). En lo que sigue nos referimos únicamente a los “Polychaeta” en el sentido tradicional, entendiendo que, en rigor, esta es una categoría artificial (de allí el encimillado), o “de conveniencia”.

Entre los poliquetos hay una extraordinaria diversidad de tamaños, formas y colores. Algunos son diminutos (microscópicos), y viven en los intersticios que se forman entre los granos de arena o grava (hábitat “intersticial”). Otros, excepcionalmente grandes, alcanzan varios metros de longitud (por ejemplo *Riftia*, un poliqueto de aguas profundas), pero la mayoría tiene un largo en el orden de milímetros o centímetros. Existen formas coloreadas, a veces iridiscentes, otras con colores de advertencia (el así llamado “gusano de fuego”, por ejemplo). Las especies que se mueven en la superficie del sustrato (“epibénticas”) presentan usualmente coloración mimética, confundiéndose con el entorno como protección frente a depredadores visuales (principalmente peces). Algunos han protagonizado éxitos de Hollywood, como un enorme e imaginario Spiróbido dorado que en *Avatar*, al retraerse en forma espiral dentro de la tierra, deja al protagonista expuesto a los grandes seres de Pandora (más allá de la ficción,

los poliquetos de la familia Spirorbidae son pequeños y se adhieren a una variedad de substratos. Sus tubos calcáreos son en forma espiral, por los que reciben su nombre).

SISTEMÁTICA

La sistemática de los poliquetos fue muy influenciada por la visión de Quatrefages (1866), quien los dividió en *Errantia* y *Sedentaria*. Desde entonces muchos autores propusieron clasificaciones alternativas basadas en diversos criterios, desde funcionales hasta resultados de análisis cladísticos. No obstante, la separación en Errantes y Sedentarios ha sido rehabilitada como la más robusta (Struck *et al.*, 2011), con algunas variantes: los Clitellata son parte de los Sedentaria, y algunas familias de posición basal dentro de los Annelida (por ejemplo los Chaetopteridae) quedan excluidas de los “Poliquetos” en sentido amplio, un conjunto para el cual se ha propuesto el nombre “Pleistoannelida” (Struck, 2011). En términos generales hay un consenso razonable acerca de la división de los “poliquetos” en familias y acerca de la validez de algunas agrupaciones supra-familiares (por ejemplo los Aphroditida o los Sabellida supra-familiares), pero aún no hay consenso definitivo acerca de la partición de los Errantia o los Sedentaria en “órdenes”.

ESTUDIO DE LOS POLIQUETOS EN ARGENTINA

El estudio de los poliquetos de Sudamérica austral se vió favorecido por las expediciones científicas a la Antártida, particularmente durante el siglo XIX y comienzos del siglo XX. Sin embargo, en aquella época las descripciones eran muchas veces superficiales e incompletas, y muchas especies australes fueron asimiladas a especies europeas en base a aparentes semejanzas. Esto contribuyó a sustentar el concepto de especies



cosmopolitas, en base a distribuciones geográficas muy amplias, abarcando desde Europa hasta la Antártida.

En Argentina, los estudios sobre la fauna marina se iniciaron en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN), fundado en 1812. Don Enrique Rioja, ilustre zoólogo español emigrado a México durante la dictadura Franquista, fue el primero en estudiar colecciones de poliquetos hechas por científicos argentinos y conservadas en dicho Museo (Rioja, 1943 y 1946).

Las investigaciones ecológicas sobre las comunidades del litoral argentino comenzaron durante la década de los 1960s en el Instituto de Biología Marina de Mar del Plata, fundado por las Universidades Nacionales de Buenos Aires, La Plata y Bahía Blanca, y en el Centro de Investigaciones de Biología Marina (CIBIMA) de Puerto Deseado, dependiente del Instituto Nacional de Tecnología Industrial (INTI) (Bastida *et al.*, 2007). Fue entonces que se inició el estudio de los poliquetos por parte de investigadores locales.

La paulatina revisión de la taxonomía de los poliquetos de los extensos y poco explorados mares del Hemisferio Sur muestra, repetidamente, que muchas de las especies de las regiones australes son endémicas y en muchos casos nuevas para la ciencia. Una base de datos regional (Orensanz, com. pers.) registra no menos de 622 especies para el mar argentino y sus adyacencias, repartidas en aproximadamente 66 familias.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

El Atlántico sudoccidental y sus adyacencias están bajo la influencia de dos grandes corrientes marinas, la cálida del Brasil y la fría de Malvinas, un desprendimiento de la deriva de los vientos occidentales que corre de sur a norte a lo largo del talud continental. Ambas corrientes confluyen muy lejos del continente, y no tienen influencia directa sobre la composición de la fauna litoral. En la zona litoral y la plataforma continental del mar Argentino se distinguen usualmente dos dominios biogeográficos, templado-frío y templado-cálido, correspondientes respectivamente a las provincias biogeográficas Magallánica y Argentina. A lo largo de la zona costera la transición entre ambos dominios se ubica en los golfos nor-Patagónico (41° - 43° S). La fauna de la provincia Magallánica, incluidos los poliquetos, está relacionada con la de otras regiones subantárticas. La fauna del

talud continental (200-2000 m de profundidad) y de la llanura abisal Argentina (más de 2000 m de profundidad) está aún muy poco conocida, pero en principio no se ajusta a esa partición biogeográfica.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN ECOLÓGICA

Los poliquetos prosperan en una variedad de hábitats, desde la zona intermareal hasta las profundidades de las fosas oceánicas. La mayor parte son bentónicos (*benthos*= del griego, fondo del mar), aunque también existen muchas formas planctónicas (que viven en la columna de agua) y algunos son parásitos de otros animales. Los poliquetos son habitantes muy comunes en todos los ambientes costeros marinos, pero también han sido registrados en los arrozales de Indochina y son muy abundantes en estuarios y otros cuerpos de aguas salobres. Son comunes en los arrecifes coralinos, viviendo dentro o entre los corales, pero también se desarrollan en los manglares (bosques tropicales que se forman en desembocadura de los ríos), marismas, praderas de pastos marinos, fondos de mares polares cubiertos por el hielo y planicies abisales. La mayoría de los poliquetos son “crípticos”, viviendo dentro del sedimento como parte de la “infauna”, debajo de rocas, en los intersticios de camas de bivalvos o entre las algas. Algunos excavan galerías en rocas blandas, en arrecifes coralinos y hasta en las valvas de moluscos, mientras que otros viven en tubos mucosos que ellos mismos secretan o que construyen agregando partes del medio a la matriz orgánica que secretan. Bajo condiciones ambientales extremas (por ejemplo en sitios contaminados) pueden prosperar y alcanzar grandes abundancias (cientos de miles por metros cuadrado). Los hay que construyen tubos calcáreos y forman estructuras tridimensionales, a veces de gran tamaño. Tal es el caso de los arrecifes calcáreos (“bochones”) que forma *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulidae) en la laguna de Mar Chiquita (Schwindt *et al.*, 2004). Los poliquetos “tubicolos” son sésiles o tienen una movilidad muy reducida, y proyectan fuera de su tubo sólo los apéndices o estructuras alimentarias y/o respiratorias. La retracción dentro del tubo o galería es una forma de protegerse de depredadores. El hábitat dentro del tubo también es una protección de ambientes extremos o muy contaminados.



Un descubrimiento relativamente reciente (durante los 1970s) los detectó viviendo alrededor de chimeneas o fumarolas calientes a 3.000 m de profundidad. Estos ambientes, con condiciones ambientales aparentemente “inapropiadas” para la vida, albergan ricas comunidades bentónicas desarrolladas alrededor de escapes de gases sulfurosos (normalmente tóxicos) a más de 300° C de temperatura, conocidos como “vents hidrotermales” o respiraderos calientes. Los organismos dominantes, que habitan tubos calcáreos y alcanzan los 3 m de longitud, son poliquetos de la familia Siboglinidae.

Los poliquetos son utilizados frecuentemente como indicadores de calidad ambiental. Entre sus integrantes se han identificados especies o grupos de organismos *sensibles* a la contaminación (los cuales desaparecen o disminuyen significativamente en los ambientes impactados, como por ejemplo Polynoidae, Lumbrineridae o Maldanidae), y organismos *tolerantes* (muchos Spionidae, Cirratulidae, Capitellidae, o el género *Ophryotrocha* de los Dorvilleidae). Entre los tolerantes también hay poliquetos que incluso pueden prosperar

y alcanzar grandes poblaciones en sitios contaminados, y son los denominados *oportunistas* (Sánchez *et al.*, 2013). En el área de Mar del Plata se da un caso único, el de *Boccardia proboscidea*, un Spionidae originario del Pacífico que en Australia alcanza densidades de hasta 160.000 individuos por metro cuadrado en ambientes contaminados por descargas cloacales. En la salida cloacal de Mar del Plata esta especie es considerada invasora, formando arrecifes. Éstos son estructuras sobresalientes del sustrato de hasta 30 cm de alto (Figura 1) formadas por los tubos, habiéndose registrado densidades de más de 1.600.000 individuos por metro cuadrado (Jaubet *et al.*, 2013).

MORFOLOGÍA EXTERNA

Los poliquetos presentan metamería, es decir, la repetición de segmentos (metámeros) a lo largo del cuerpo (de allí se deriva el nombre “Annelida”). Cada segmento está por lo general separado del siguiente por un septo. Usualmente hay mesenterios que separan los compartimientos



Figura 1. Arrecifes del poliqueto invasor, *Boccardia proboscidea* (Spionidae) desarrolladas sobre plataformas de abrasión en las cercanías del efluente cloacal de Mar del Plata.

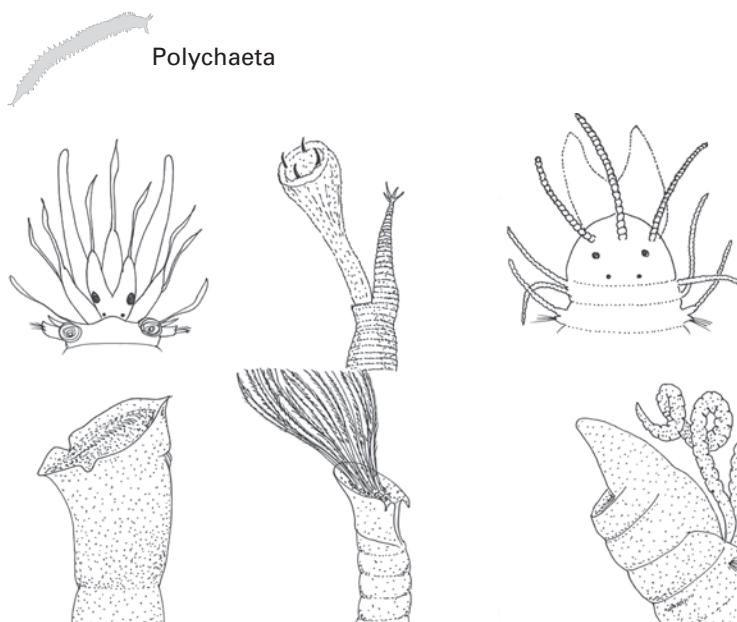


Figura 2. Prostomios y regiones anteriores en Poliquetos. a: Polynoidae; b: Glyceridae (con proboscide evertida con 4 mandíbulas); c: Syllidae (con antenas y cirros moniliformes); d: Maldanidae (con placa céfala); e: Sabellidae (con penacho branquial); f: Cirratulidae (con palpos prensiles).

del celoma (la cavidad general del cuerpo), pero todos los segmentos están unidos por el sistema digestivo (cuando existe), el sistema vascular y el nervioso. Los segmentos pueden ocurrir en número fijo, o su número puede ser “indeterminado”, aumentando a lo largo de la vida. El último segmento del cuerpo es el pigidio, en el que se abre el ano en posición variable. El pigidio puede ser simple o portar estructuras más complejas, por ejemplo cirros o discos anales. Los segmentos más recientes son los que están cerca del pigidio.

Entre los poliquetos existe una gran diversidad de formas y adaptaciones, pudiendo tener o no el cuerpo dividido en regiones diferentes (producto de una segmentación homogénea o heterogénea). Los *Sedentaria* presentan el cuerpo dividido en regiones (torácica y abdominal), pues por lo general están confinados a sus tubos. Los *Errantia*, en términos generales, no tienen el cuerpo dividido en regiones y son de hábitos más móviles.

Un poliqueto Errante típico tiene un lóbulo céfálico llamada prostomio, ubicado por delante de la boca. Le sigue un anillo o segmento que rodea la boca, denominado peristomio, que puede o no tener quetas. La forma del prostomio varía desde un simple cono o semi-esfera hasta una corona de radiolas o un complemento de apéndices (palpos y/o antenas). Los poliquetos con mayor grado de cephalización tienen ojos bien desarrollados (de uno a tres pares), antenas o palpos en número variable y cirros peristomiales. En algunos grupos (Sabellidae, Serpulidae y Spirorbidae) las branquias se hipertrofian, formando estructuras en forma de abanico o penacho.

Cada segmento del cuerpo está provisto de un par de parapodios, expansiones laterales del cuerpo que llevan las quetas. Los parapodios tienen típicamente dos ramas (biramosos), una dorsal o notopodio, y otra ventral o neuropodio. El notopodio lleva a veces expansiones (branquias) o cirros. Los parapodios de los *Errantia* están sostenidos por “acículas” internas. Hay una gran variedad de quetas, desde capilares largos y muy finos hasta quetas gruesas y cortas terminadas en punta, en varias puntas o en estructuras complejas (Figura 3). Las quetas se relacionan con la locomoción en especies de vida libre, o a la sujeción al tubo en el caso de las que viven dentro de ellos.

ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA

Un corte transversal de un poliqueto (Figura 4) permite ver la anatomía interna, consistente en una capa tegumentaria, sistema muscular, la cavidad del cuerpo con el sistema digestivo (central), el sistema nervioso ventral y los vasos sanguíneos dorsales y ventrales.

El sistema tegumentario consta de una cutícula transparente y una epidermis. Esta última suele tener células neuroepiteliales y en algunas formas contiene abundantes glándulas productoras de mucus. Por debajo existen capas musculares longitudinales y transversales (circulares), con fascículos que llegan a los parapodios. Este sistema muscular les permite enterrarse, entrar y salir de sus tubos, y facilita la movilidad.

El sistema vascular está constituido por un vaso dorsal pulsátil, que atraviesa todos los segmentos,

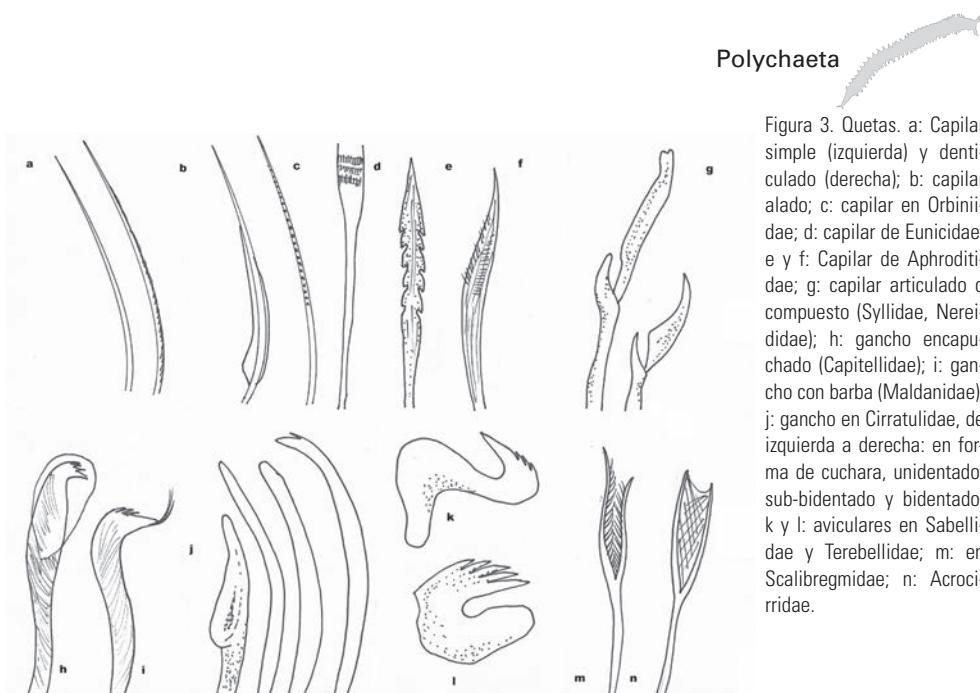


Figura 3. Quetas. a: Capilar simple (izquierda) y denticulado (derecha); b: capilar alado; c: capilar en Orbiniidae; d: capilar de Eunicidae; e y f: Capilar de Aphroditidae; g: capilar articulado o compuesto (Syllidae, Nereididae); h: gancho encapuchado (Capitellidae); i: gancho con barba (Maldanidae); j: gancho en Cirratulidae, de izquierda a derecha: en forma de cuchara, unidentado, sub-bidentado y bidentado; k y l: aviculares en Sabellidae y Terebellidae; m: en Scalibregmididae; n: Acrocirridae.

y por vasos que llegan a los parapodios y se unen ventralmente en un vaso de retorno.

La mayoría de los poliquetos tiene respiración tegumentaria, aunque algunos presentan branquias filiformes a arborescentes. En las formas que habitan ambientes reductores, la sangre o hemolinfa tienen hemoglobina como pigmento respiratorio, muy eficaz para vivir en ambientes con bajos niveles de oxígeno. Este es el caso de *Heteromastus sp.* (Capitellidae). Otras especies ondulan dentro de sus galerías para oxigenarlas, como lo hace *Laeonereis acuta* (Nereididae). Ambas especies

habitan en la laguna costera de Mar Chiquita y otros ambientes estuarinos de la provincia de Buenos Aires.

El sistema digestivo es un tubo que recorre todo el largo del cuerpo, histológicamente diferenciado en faringe, esófago, estómago e intestino. Algunos tienen estructuras especializadas, como trompas o faringes evertibles, que pueden utilizar para el enterramiento o para la captura de presas. A veces estas trompas están dotadas de mandíbulas y/o maxilas quitinosas. Un poliqueto recientemente descubierto habita los huesos de mamíferos

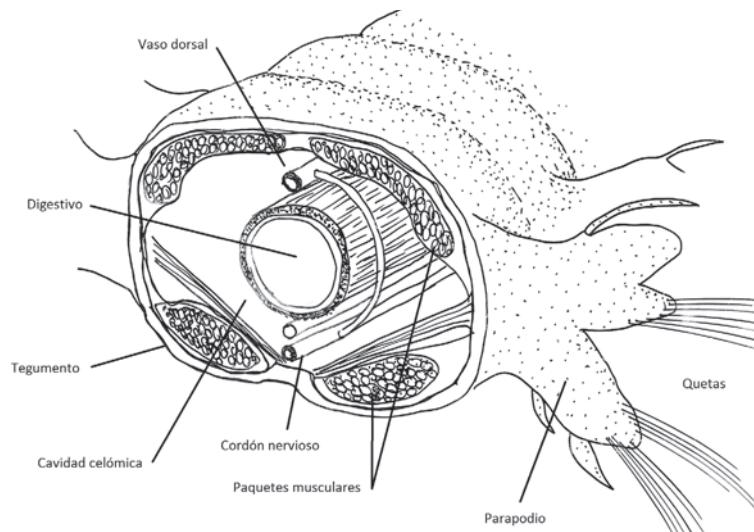


Figura 4. Corte esquemático de una sección de un poliqueto.



Polychaeta

marinos muertos y depositados en el fondo. Se lo denomina *Osedax* (comedor de hueso en latín), y presenta una profunda modificación morfológica, incluyendo una “raíz” que penetra dentro del hueso para alcanzar la rica médula ósea, de la cual se alimenta (no tiene sistema digestivo).

El sistema excretor consiste de nefridios o metanefridios, que en algunos casos son utilizados también para evacuar los productos sexuales (espermatozoides u óvulos). Otros presentan gonoductos.

El cordón nervioso es de posición ventral. El ganglio cefálico es una masa supraesofágica unida por un collar periesofágico a la cadena nerviosa ventral. La función endocrina la cumplen tanto el cerebro como los ganglios ventrales. Los ganglios cefálicos secretan neurohormonas que regulan la reproducción, los caracteres sexuales secundarios y la regeneración.

Los órganos sensoriales están bien desarrollados. Hay órganos táctiles (como palpos, palpos articulados, antenas, cirros, cirros peristomiales, etc.) y una gran variedad de órganos fotorreceptores, desde simples manchas oculares (células fotorreceptoras subdermiales) hasta ojos compuestos. Algunos presentan órganos del equilibrio (estatocistos). Los quimiorreceptores incluyen órganos nucales en forma de fosetas ciliadas. Los poliquetos responden también a estímulos como cambios en la disponibilidad del oxígeno, el pH, etc. Incluso como formas larvales detectan la calidad del sedimento, lo que les permite activar la metamorfosis para asentarse si las condiciones son adecuadas.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los poliquetos son, por lo general, animales de sexos separados, y en general sin diferencia entre machos y hembras (sin “dimorfismo sexual”). En algunos casos (ejemplificados por *Osedax*), sin embargo, el dimorfismo sexual es extremo: el macho es parásito del tracto reproductor de la hembra. Existen formas hermafroditas simultáneas (que presentan los dos性os al mismo tiempo) o secuenciales (que primero son machos y luego se transforman en hembras o viceversa). En algunos casos el cambio de sexo es facultativo, dependiente de la proporción de sexos en la población. En *Capitella*, por ejemplo, en ausencia de hembras los machos se “feminizan” y transforman en

hembras. Hay algunos casos de partenogénesis (desarrollo sin machos para la fecundación), por ejemplo en la familia Cirratulidae.

En la mayoría de los poliquetos hembras y machos liberan los gametas en el medio ambiente; la fertilización es externa. Del huevo fecundado se desarrolla una larva (trocófora en el caso de las formas con larvas pelágicas) que puede vivir en la columna de agua (plantónica) para dispersarse, a veces alimentándose del plancton (planctotrófica), o bien asentarse en el fondo y vivir de las reservas del huevo (lecitotrófica). Algunas especies acortan la fase larval y del huevo sale una forma juvenil (desarrollo directo). En muchos casos los huevos son protegidos por las hembras, ya sea manteniéndose adheridos al cuerpo de la hembra, o “incubados” dentro del tubo o en masas gelatinosas. También se ha descripto viviparismo, es decir retención del huevo y el embrión dentro del cuerpo materno. En la Patagonia argentina, una especie de *Caulieriella* (Cirratulidae) no descripta hasta el momento tiene ese modo reproductivo.

Un fenómeno reproductivo muy interesante y llamativo es la epitoquía, consistente en la transformación total o de una parte del cuerpo en una estructura exclusivamente reproductiva y efímera (el epitoco), llena de huevos o esperma y de hábito planctónico. Los organismos se transforman a lo largo de días o semanas en forma coordinada para desprenderse de la parte del cuerpo no transformada, o abandonan el tubo o galería y nadan libremente hasta la superficie. Esta liberación de los epitocos al agua es en muchos casos coordinada por las fases de la luna. Este fenómeno ha sido descripto para varias familias de poliquetos como los Syllidae, Cirratulidae, Nereididae y Eunicidae. Entre estos últimos está el “palolo”, cuyos epitocos son capturados por los nativos de las islas del Pacífico que lo consumen como una “delicatessen”.

Todos los poliquetos tienen gran capacidad de regeneración, a veces a partir de un solo fragmento del cuerpo. Algunos grupos se basan en esto para tener una reproducción asexual por brotación, gemación o fragmentación.

RELACIONES TRÓFICAS

Los poliquetos infaunales excavan galerías en el sedimento fangoso o arenoso, y viven ingiriendo y excretando el sedimento, que es así a la vez hábitat y alimento. Otros viven enterrados, pero



ingieren partículas alimenticias de la columna de agua, “filtrando” el agua con sus tentáculos o con estructuras morfológicas especializadas. Estos aprovechan la corriente, o bien crean sus propias corrientes de agua (por bombeo o por movimiento de apéndices) y capturan las partículas alimenticias en suspensión. Algunos poliquetos “tejen” redes de mucus para filtrar el agua y luego ingieren la masa de mucus y las partículas que han capturado (por ejemplo en los Chaetopteridae). Otros (por ejemplo algunos Spionidae) pueden cambiar su alimentación en función de las condiciones, pues si hay corriente filtran, y si no capturan las partículas alimenticias de la superficie del sedimento. Finalmente, muchos otros (por ejemplo Eunicidae, Glyceridae, Goniadidae, Syllidae) son depredadores, alimentándose de otros gusanos, crustáceos o incluso peces. Muchos poliquetos depredadores tienen probóscides que pueden evertirse; esa estructura puede estar armada con mandíbulas y maxilas, o tener denticulaciones córneas. Algunos toman partes de otros animales (depredadores parciales), en tanto otros son herbívoros y se alimentan de algas. Muchos son comensales de otros organismos, aprovechando los desechos de sus hospedadores (por ejemplo en *Halosydrella australis*, Polynoidae). Finalmente, algunos establecen relaciones de simbiosis, incluso desarrollando estructuras morfológicas especializadas para albergar a sus endobiontes (trofosoma). Desprovistos de sistema digestivo, los Siboglínidos se sustentan a partir de una simbiosis con bacterias quimiosintéticas, obteniendo energía a partir de la oxidación de compuestos químicos en lugar de la luz del sol. Exploraciones posteriores revelaron la existencia de otros poliquetos que forman asociaciones quimioautotróficas en lugares donde percola hidrato de metano, al igual que el sulfuro una fuente de energía química como el sulfuro, en este caso fría (los llamados “vents o respiraderos fríos”). Completiendo esta galería de sistemas inusuales, se han descubierto poliquetos que habitan huesos frescos de ballenas y otros mamíferos marinos, cuya médula es un reservorio de alto contenido energético.

Los poliquetos están en la base de muchas cadenas alimentarias y redes tróficas del mar. Ecosistemas como la Bahía Samborombón, la laguna de Mar Chiquita o Bahía Blanca son, por ejemplo, ambientes estuarinos donde los poliquetos son eslabones muy importantes de las tramas tróficas. Muchos peces en sus etapas juveniles

son anelidófagos, y a su vez son el alimento de otros peces, de aves y de mamíferos marinos. En la costa argentina la “borriqueta” y la “roncadera” (el juvenil de la corvina rubia) se alimentan de poliquetos. Muchas rayas y otros condrictios (peces cartilaginosos) se alimentan toda su vida de organismos bentónicos, incluyendo poliquetos.

El rol de los poliquetos es muy importante en la “bioturbación”, la alteración de la estructura y propiedades del sedimento por efecto de la actividad de los organismos infaunales. Aunque afectan sólo a una pequeña capa del sedimento (generalmente no más que los primeros 5 centímetros del substrato), esta capa es químicamente activa y biológicamente reactiva. La actividad motriz y alimentaria de estos organismos tiene importancia en los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes y de la materia orgánica, en los procesos de mineralización y en la disponibilidad de compuestos orgánicos e inorgánicos, incluyendo contaminantes.

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Dado que los poliquetos son un ítem alimentario importante para muchos peces, su cultivo como carnada para la pesca deportiva ha cobrado importancia. En algunas regiones son extraídos del medio y comercializados, una actividad que mueve muchos millones de dólares al año en regiones tales como el estado de Maine (USA), Galicia (España), el Mediterráneo, Indochina, etc. En la provincia de Buenos Aires (al igual que en algunas partes del Mediterráneo) era común el uso de soluciones de sulfato de cobre o hipoclorito de sodio, que inyectado en los tubos de la “lombriz de mar” (*Diopatra viridis*, Onuphidae, la especie más cotizada) irrita al gusano obligándolo a abandonar el tubo para ser capturado manualmente. Esta especie alcanza una longitud muy de más de 50 cm. El uso de substancias químicas tóxicas para su extracción produjo un gran impacto ambiental (no documentado), que llevó a destrucción de los “lombrizales”, una comunidad otrora común en las plataformas de abrasión del litoral bonaerense. En el litoral patagónico las especies explotadas con mayor frecuencia son *Glyceria americana* (Glyceridae) y *Marphysa aenea* (Eunicidae).

El interés comercial de los poliquetos obedece también a que son un componente de algunas dietas balanceadas utilizadas en el cultivo industrial de peces y crustáceos, en razón de su contenido de



Polychaeta

ácidos grasos indispensables para la maduración. A veces se utilizan como animales de prueba en estudios toxicológicos debido a que son fáciles de cultivar y mantener en el laboratorio, de pequeño tamaño y ciclo de vida corto. Más de 48 especies han sido utilizadas en bioensayos (Reish y Gerlingher, 1997).

Los poliquetos pueden ser parte del *fouling*, la

comunidad incrustante. Al adherirse a los cascos de los barcos producen aumento de la fricción y del consumo de combustible.

Algunas especies pueden obturar parcial o totalmente las tomas de agua de sistemas de refrigeración. Esta comunidad incrustante puede además deteriorar los materiales, incrementando los costos de mantenimiento.

AGRADECIMIENTOS

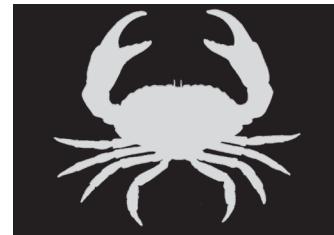
Los autores agradecen a María Silvia Rivero.

BIBLIOGRAFÍA

- Bastida, R., Zamponi M., Roux A., Bremec C., Elías R. y Genzano G. 2007. Capítulo 8: Las comunidades bentónicas. En: "El Mar Argentino y sus Recursos". Boschi E.E. (ed. General de la obra). Tomo 5. ISBN 987-987-20245-8-1. (J.I. Carreto y C.S. Bremec Eds.). Publicaciones especiales INIDEP, Mar del Plata pp. 91-125.
- Jaubet M.L., Garaffo G.V., Sanchez M., y Elias R. 2013. Reef-forming polychaetes outcompete engineering mussels. *Marine Pollution Bulletin* 71: 216-221.
- Quatrefages A. 1866. *Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens* 1: 1-588.
- Reish D.J. y Gerlinger T.V. 1997. A review of the toxicological studies with polychaetous annelids. *Bulletin of Marine Science* 60: 584-607.
- Rioja E. 1943. Estudios Anelidiológicos IX. La presencia de *Mercierella enigmatica* Fauvel en las costas argentinas. *Anales del Instituto de Biología (Méjico)* 14: 547-551.
- Rioja E. 1946. Estudio de algunos poliquetos del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Anales Museo Argentino de Ciencias Naturales* 42: 39-58.
- Sánchez M.A., Jaubet M.L., Garaffo G.V. y Elías R. 2013. Spatial and long-term analysis on reference and sewage-impacted sites of the SW Atlantic (38°S, 57°W) to assess sensitive and tolerant polychaetes. *Marine Pollution Bulletin* 74: 325-333.
- Schwindt E., Iribarne O.O. e Isla F.I. 2004. Physical effects of an invading reef-building polychaete on an Argentinean estuarine environment. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 59: 109-120.
- Struck T.H. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. *Journal of Zoology & Systematic Evolutionary Research*. doi: 10.1111/j.1439-0469.2011.00640.x
- Struck T.H., Paul C., Hill N., Hartmann S., Hösel C., Kube M., Lieb B., Meyer A., Tiedemann R., Purschke G. y Bleidorn C. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471: 95-98.

BRACHYURA

Sven Thatje
y Javier A. Calcagno



INTRODUCCIÓN

Los cangrejos braquiuros (Infraorden Brachyura), también conocidos como cangrejos verdaderos, comprenden aproximadamente 6700 especies. La mayoría de los braquiuros son marinos, alrededor de 1200 especies viven en agua dulce. Menos de 100 especies son terrestres o semiterrestres, la mayoría de ellos habitan en regiones tropicales o subtropicales y mantienen alguna parte de su ciclo de vida dependiente de los sistemas acuáticos. Los cangrejos braquiuros están ausentes en las aguas que rodean la Antártida, así como también en la mayor parte del Océano Ártico.

Los braquiuros generalmente poseen un grueso exoesqueleto constituido por carbonato de calcio y un par de quelas (pinzas).

Típicamente los cangrejos verdaderos poseen un abdomen pequeño y corto, que se pliega bajo el grancefalotórax. El pleon es simétrico, pequeño y triangular en los machos y ancho y redondea-

do en las hembras, lo que les facilita la portación de la masa de huevos. El dimorfismo sexual es común en el grupo, con machos que en la mayoría de los casos presentan quelas más grandes que las hembras.

El registro fósil indica que los braquiuros comenzaron a diversificarse en el Jurásico, pero sus orígenes pueden datar del fin del Devónico. Durante el Cretácico, los cangrejos braquiuros se hicieron comunes en todo el mundo y su diversificación parece relacionarse con el calentamiento global del clima y la ausencia de bajas temperaturas polares.

ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA

Los Brachyura constituyen el grupo de decápodos más diverso (Martin y Davis, 2001). Su morfología se presenta altamente especializada, con un abdomen muy reducido, que se ajusta apretadamente debajo delcefalotórax (Figura 1).

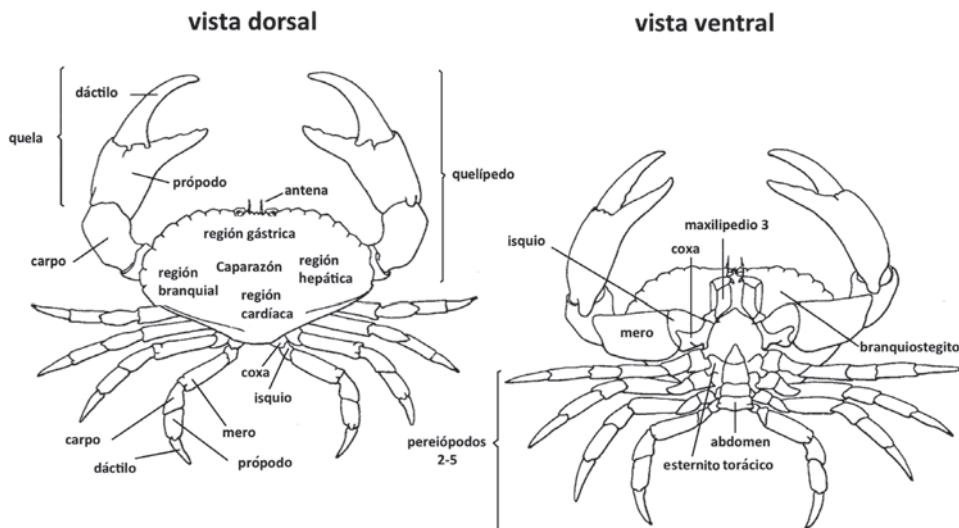


Figura 1. Características morfológicas básicas de un braquiuro (Tomado de Hayward y Ryland, 1995).



Brachyura

El caparazón es comúnmente más ancho que largo y generalmente presentan una forma del cuerpo más bien aplanada. Los sexos muestran dimorfismo sexual y los machos pueden ser más grandes o más pequeños que las hembras, o poseer estructuras especiales o ampliadas.

Por lo general, los machos presentan quelas proporcionalmente mucho mayores que las hembras. En algunos cangrejos heteroquelados, los machos tienen uno de sus quelípedos muy agrandado y cumple funciones durante el cortejo.

Sin embargo, la característica más importante para discriminar los sexos, es la diferencia en la forma del abdomen, que en los machos es generalmente estrecho y puntiagudo, mientras que las hembras presentan un abdomen amplio, similar a una copa, lo que les permite llevar gran cantidad de huevos (Figura 2).

Además, las hembras poseen pleópodos bien desarrollados y ramificados en la parte ventral del abdomen, mientras que los machos por lo general sólo poseen dos pares de pleópodos, muy reducidos (Hayward y Ryland, 1995). Cabe señalar sin embargo, que la forma del abdomen de los ma-

chos puede variar en gran medida, por ejemplo, ser marcadamente triangular o estrecho y puntiagudo.

Los braquiuros se encuentran en todo tipo de hábitat y esto ha llevado a que su morfología presente mucha variación

Los cangrejos se mueven generalmente hacia los costados y más lentamente hacia atrás. Sus patas son aplanadas lateralmente y varían mucho en largo y forma dependiendo del hábitat. Por ejemplo, aunque la mayoría de las especies no pueden nadar, los cangrejos nadadores (Familia Portunidae) poseen remos terminales bien desarrollados en su último par de patas (pereiópodos 5) (Figura 1).

Los braquiuros que habitan en aguas profundas tienden a tener patas caminadoras más delgadas y largas que las especies que habitan por ejemplo, las costas rocosas o el disco de fijación de las algas en aguas poco profundas, lo que se refleja en diferentes niveles de movilidad.

Las quelas, o primer par de pereiópodos, se utilizan en la defensa, pero también durante el apareamiento, cuando el macho por lo general ligeramente más grande toma las quelas de la hembra en el abrazo precopulatorio. Este comportamiento tiene la función de proteger a la hembra recién mudado de la depredación y asegurar el éxito de la fertilización.

Los braquiuros poseen una amplia gama de hábitos de alimentación y dietas, y muchas especies son carnívoras u omnívoras. La herbivoría es más común en decápodos terrestres y de agua dulce. Los braquiuros poseen un *aparato bucal* modificado para la *masticación*, cuyas piezas se encuentran uno encima del otro. El aparato masticatorio consta de tres pares de maxilipédios, siendo el tercer par el más desarrollado y exterior, dos pares de maxilas y las mandíbulas, que procesan el alimento antes de pasar a la boca.

Poseen dos cámaras branquiales (Figura 3) y, en general, nueve pares de branquias en cangrejos marinos, pero este número puede aparecer reducido, en general en las especies más pequeñas. La sangre de los cangrejos (hemolinfa) contiene hemocianina, que es la sustancia responsable del transporte de oxígeno. A fin de permitir el intercambio de gases, cangrejos tienden a ventilar sus cámaras branquiales por agitación utilizando un apéndice de sus tercera maxilas (el escafognatito, Figura 3).

El corazón está situado el centro del caparazón y la región cardiovascular a menudo puede ser

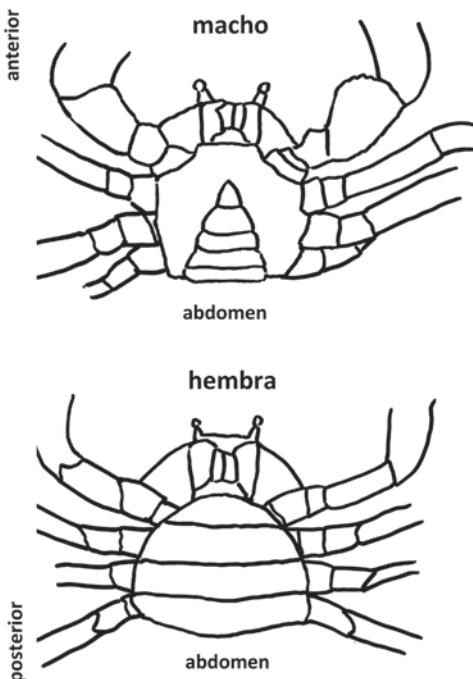


Figura 2. Diferencias en la forma del abdomen en braquiuros macho y hembra típicos.



vista dorsal

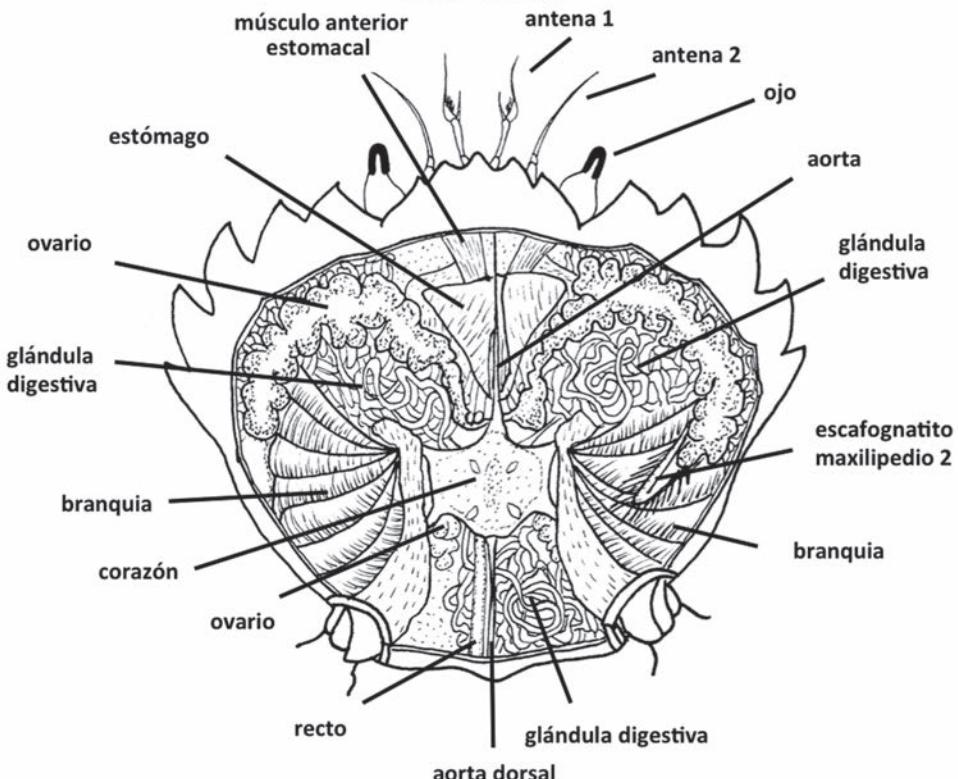


Figura 3. Anatomía típica de un cangrejo braquiuro (basado en *Carcinus maenas*).

identificada externamente, por una elevación en forma de caja, en cuya parte inferior se insertan los músculos adherentes. La anatomía de braquiuros está dominada a simple vista por los órganos reproductivos, y sobre todo el de ovario en las hembras maduras. La segunda característica más conspicua es la glándula digestiva, que en tamaño, varía de una especie a otra y dependiendo de los hábitos tróficos (Figura 3).

Los braquiuros poseen dos pares de antenas, que llevan los órganos olfativos y químicosensoriales. Las glándulas antenales son también de gran importancia en los procesos de osmoregulación y excreción por medio de los que el cangrejo regula el contenido de iones, tales como magnesio (Mg^{2+}) frente al agua de mar o excreta productos de desecho, tales como los desechos nitrogenados (NH_3).

Como sucede en todos los decápodos, los braquiuros poseen un sistema nervioso simple, que permite la recepción de las señales ambientales, tanto químicas como físicas. Las capacidades de

este sistema nervioso son fuente de controversia, especialmente si los decápodos, en general, son capaces de sentir dolor.

Los miembros marinos de los Brachyura probablemente son los Decapoda más exitosos en términos de diversidad de especies y adaptaciones ecológicas. Su diversidad en morfología y tamaño es incomparable e incluye el artrópodo más grande de la Tierra, el cangrejo araña japonés, *Macrocheira kaempferi*, que alcanza hasta 2 m de envergadura entre las patas.

SISTEMÁTICA

Los Brachyura han sido históricamente un grupo que ha planteado dificultades a los taxónomos. La clasificación sistemática de los decápodos, incluyendo los Brachyura, ha cambiado con el tiempo y es probable que lo siga haciendo, ya que se continúan descubriendo más especies. Algunas estimaciones sugieren que existen alrededor de 10.000 especies de cangrejos braquiuros.



Brachyura

En comparación, hasta el momento cerca de 1.600 taxones de braquiuros han sido reconocidos en el registro fósil. Un problema en el inventario de los Brachyura es el alto nivel de sinónimos utilizados en la literatura, lo que tradicionalmente condujo a una exageración de la diversidad de braquiuros conocidos. Por otro lado, en la década de 1991 y 2000 solamente, se han descrito alrededor de 810 especies nuevas de braquiuros.

Con el incremento de las especies conocidas por la ciencia, la construcción de nuevos géneros y familias, así como las reclasificaciones ha sido un desafío continuo en la sistemática de los Brachyura, y de los decápodos en general. Por otro lado, se encuentra disponible una lista detallada de la mayoría de las especies de braquiuros descritas hasta la fecha, y las discusiones exhaustivas acerca de su clasificación sistemática (Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009).

Los Brachyura son considerados un grupo monofilético, aunque se discute acerca de si algunos de los grupos más primitivos, como los pequeños cangrejos esponja (familia Dromiidae), deberían ubicarse dentro de los anomuros. A medida que el uso de tecnologías moleculares facilite el avance de los estudios acerca de la filogenia, los cambios en la sistemática de los braquiuros serán inevitables.

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea

Clase Malacostraca

Orden Decapoda

Suborden Pleocyemata

Infraorden Brachyura Linnaeus, 1758

Los Brachyura existentes se agrupan actualmente en 1.271 géneros y subgéneros, 93 familias y 38 superfamilias. Se prevé que la mayor tasa de descubrimiento de nuevas especies, se registrará en la fauna de agua dulce de Indochina, así como también en los sistemas de manglares mundiales, que actualmente están escasamente estudiados y pueden incluir en su mayoría a miembros de las diversas familias Grapsoidae y Ocypodidae. Muchos ambientes marinos, debido a su inaccesibilidad, y en particular el mar profundo, todavía pueden albergar numerosas especies desconocidas para la ciencia.

ECOLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA

Los cangrejos braquiuros poseen un ciclo de vida complejo, con larvas que sufren una serie de mudas antes de la metamorfosis al estadio juvenil bentónico. Generalmente, el desarrollo larval comprende 2 a 5 estadios zoea y una megalopa bentónica, antes de alcanzar el estadio juvenil (Figura 4).

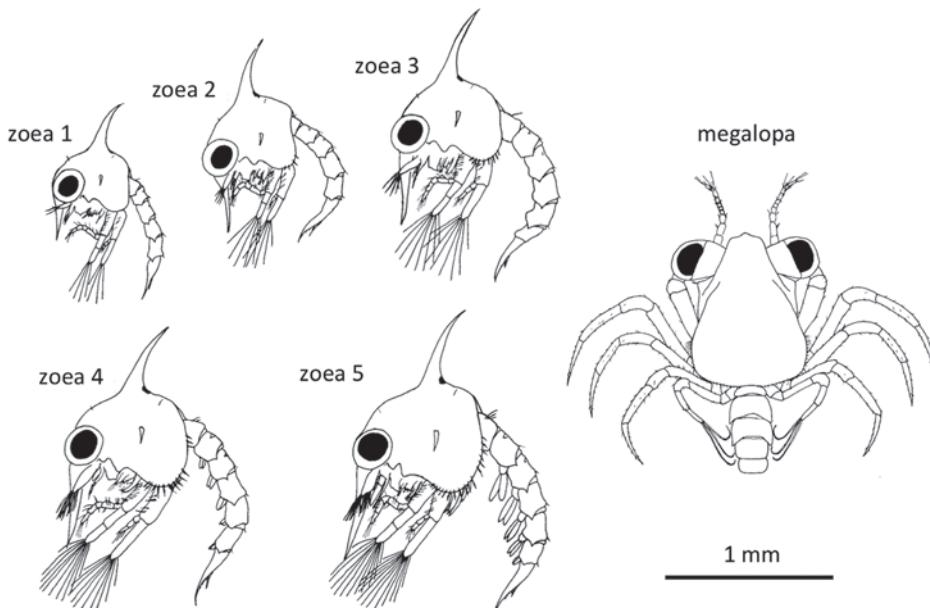


Figura 4. Desarrollo larval y crecimiento en un cangrejo braquiuro (*Uca* sp.), incluyendo cinco estadios zoea pelágicos y la megalopa bentónica (Tomado de Rodríguez y Jones, 1993).

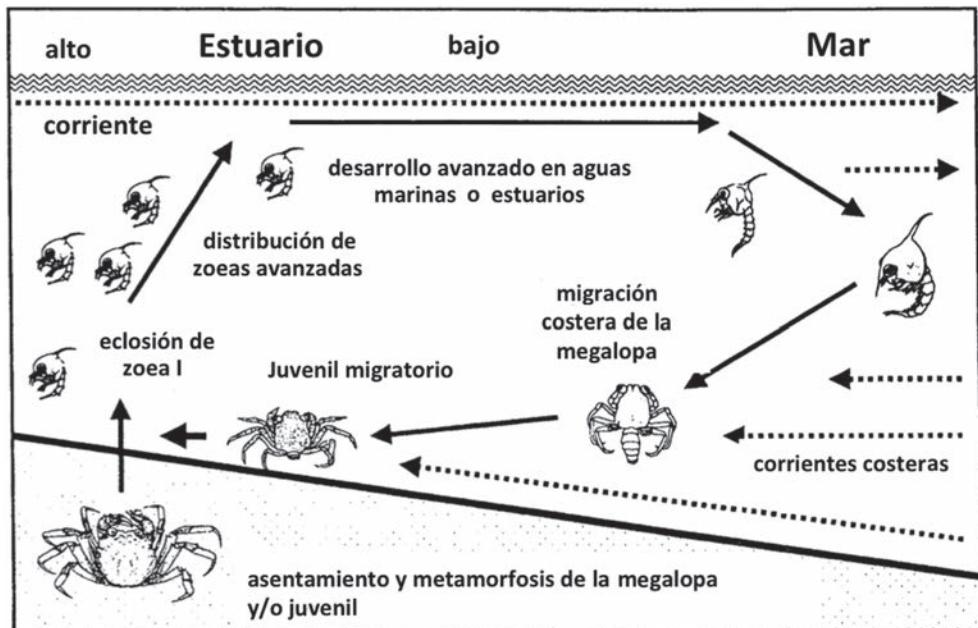


Figura 5. Ciclo de vida temprano y transporte de larvas en el cangrejo de estuario *Chasmagnathus (Neohelice) granulata* (Tomado de Anger, 1991).

Las larvas de la mayoría de las especies son planctotróficas y necesitan alimentarse. La liberación de las larvas en el plancton está generalmente relacionada con factores externos, como por ejemplo los ritmos de las mareas. Esto es particularmente frecuente en especies costeras y estuarinas, tales como el cangrejo *Chasmagnathus (Neohelice) granulata* que habita las costas atlánticas desde Buenos Aires hasta la Patagonia (Anger, 2001; Figura 5).

En algunas especies de agua dulce se verifican migraciones de los adultos hacia el mar para liberar las larvas (e.g. cangrejo basurero chino, *Eriocheir chinensis*) y este comportamiento se observa especialmente en los cangrejos terrestres, y así se verifican migraciones de estadios larvales avanzados y juveniles de regreso al hábitat de los adultos (Figura 5).

La edad de madurez varía mucho entre las especies y las tasas de crecimiento dependen fuertemente de la temperatura ambiental. En general, los braquiuros tienden a tener un ciclo reproductivo anual, aunque se han reportados oviposiciones múltiples, por ejemplo en cangrejos cárquidos (familia Cancridae) de regiones subtropicales.

Los braquiuros se encuentran en ambientes marinos y de agua dulce de todo el mundo, des-

de aguas superficiales costeras hasta el océano profundo. De las 6700 especies conocidas, más de 1300 han adoptado un modo de vida dulceacuícola, terrestre o semiterrestre. Estas especies se caracterizan por su capacidad de completar su ciclo de vida independientemente del ambiente marino (Yeo *et al.*, 2008). Estos cangrejos son asignados actualmente a ocho familias exclusivamente dulceacuícolas y aproximadamente 238 géneros: Pseudothelphusidae y Trichodactylidae de México, América del Sur y América Central; Potamonautesidae de África y Madagascar; Deckeniidae y Platythelphusidae de África oriental; Potamidae de África del norte, sur de Europa y Asia; Gecarcinucidae de Islas Seychelles y Asia y Parathelphusidae de Asia y Australasia (Martin y Davis, 2001). Los taxones, total o primariamente dulceacuícolas exhiben un desarrollo directo en el que los grandes huevos con vitelos producen cangrejos juveniles morfológicamente parecidos a los adultos. Los cangrejos que habitan en agua dulce también incluyen algunas especies euríalinas o secundariamente dulceacuícolas, pertenecientes a familias de braquiuros primariamente marinas (e.g. Sesarmidae, Varunidae y Hymenosomatidae).

Aunque esas especies están completamente



Brachyura

adaptadas al agua dulce o al modo de vida terrestre, la mayoría no presenta desarrollo directo, y normalmente poseen uno o más estadios larvales. Sin embargo, en algunas especies se verifican desarrollos larvales muy abreviados.

El análisis de las provincias zoogeográficas indica que la distribución de cangrejos dulceacuícolas parece estar fuertemente relacionada con la distribución de los continentes a través de las zonas climáticas, implicando la posibilidad de una relación estrecha entre la diversificación y la radiación de los cangrejos dulceacuícolas y la deriva continental en escala de tiempos geológicos (Cox, 2001).

Boschi (2000) en su análisis de distribución de crustáceos decápodos en las provincias biogeográficas de América, reconoció cerca de 200 especies de cangrejos braquiuros para la provincia argentina, que se extiende desde los 23 hasta los 43 grados de latitud sur, y alrededor de 35 especies para la región sub-antártica de Magallanes. En general, la diversidad de los braquiuros marinos parece ser mayor en aguas tropicales y, a lo largo de las costas del continente americano muestra una curva con forma de campana, con un decrecimiento hacia altas latitudes (Boschi, 2000). De hecho, hay una ausencia llamativa de braquiuros en los mares polares, donde las temperaturas se encuentran por debajo de 0 °C.

Este patrón es menos obvio en el Ártico donde algunos cangrejos, como por ejemplo el cangrejo de las nieves *Chinoecetes opilio*, que habita en grandes números en las costas de Alaska, donde se registran temperaturas polares. Sin embargo, las aguas oceánicas más australes están totalmente libres de cangrejos verdaderos, y esta ausencia a menudo ha sido relacionada con las frías temperaturas polares, pero también con la falta de períodos prolongados de producción primaria para sostener desarrollos larvales planctotróficos, debido a los veranos demasiado cortos.

El registro fósil indica que los cangrejos braquiuros se diversificaron y radiaron durante el Cretácico, una era caracterizada por temperaturas cálidas a nivel global y ausencia de bajas temperaturas polares, como las que se verifican actualmente. La carencia de adaptaciones al frío podría ser la razón de la incapacidad de los braquiuros a sobrevivir sometidos a temperaturas polares. Mas específicamente, se ha sugerido que la incapacidad de los cangrejos verdaderos para regular la concentración del ion magnesio en su hemolinfa,

por debajo de la concentración de magnesio del agua de mar, afectaría su supervivencia en aguas polares.

Se sabe que las altas concentraciones de magnesio tienen un efecto narcótico y anestésico sobre los braquiuros cuando se someten a las bajas temperaturas polares. A diferencia de los camarones carídeos (Infraorden Caridea), que son capaces de regular el magnesio manteniendo su concentración lo suficientemente baja para mantenerse activos, la capacidad de regular el magnesio por debajo de la concentración en el agua de mar, está desarrollada insuficientemente en la mayoría de los braquiuros (Frederich, 1999).

Por otro lado, existen registros esporádicos en la Antártida del cangrejo de aguas poco profundas *Halicarcinus planatus* (Familia Hymenosomatidae), común de las aguas subantárticas de América del Sur, lo que frecuentemente plantea la cuestión de si al menos algunos braquiuros son capaces de extender su alcance geográfico a la Antártida, y particularmente, bajo las condiciones que se cree se generarían de continuar el calentamiento climático (Arntz y Thatje 2004).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Los cangrejos son cultivados y capturados en todo el mundo y representan más del 20% de toda la captura de crustáceos marinos de importancia comercial. Sin embargo, sólo unas pocas especies aportan la mayor proporción de la captura mundial, como los portúnidos (*Portunus* sp.), el cangrejo azul (*Callinectes sapidus*), varias especies de *Chinoecetes* (cangrejos de las nieves) y el cangrejo Dungeness (*Metacarcinus magister*).

En América del Sur, los cáncridos tienen importancia económica en las pesquerías artesanales, especialmente a lo largo de la costa del Pacífico. Las pesquerías artesanales de mariscos en la zona de costa de Chile y Perú representan desembarcos inferiores a los obtenidos por las pesquerías industriales que operan en aguas pelágicas de la corriente de Humboldt (e.g. anchoas, jibia gigante y langostinos). Sin embargo, entre las más de 60 especies de invertebrados bentónicos capturados (e.g. los bivalvos, gasterópodos, erizos de mar, tunicados, cirripedios y cangrejos), muchos de ellos son de alto valor económico en los mercados nacional y de exportación (Bustamente y Castilla, 1987). No obstante, la existencia de un gran número de pescadores artesanales, aprox. 70 000



en Chile (Sernapesca 2008) y 38 000 en Perú (IMARPE 2005), combinado con el acceso abierto a la pesca han ocasionado el colapso de algunos de los recursos más valiosos, como el gasterópodo muricido *Concholepas concholepas* (loco) (Castilla y Fernández, 1998). Por consiguiente, los cangrejo *Cancer setosus* (jaiba peluda) y *Homalaspis plana* (jaiba mora), considerados valiosos “recursos secundarios”, en los últimos años, han complementado cada vez más la pesca local.

Los desembarques de cangrejos braquiuros se han incrementado mucho en las últimas dos décadas en Chile y Perú. Los desembarques chilenos de 6.500 T en 2008 estuvieron compuestos fundamentalmente por los cáncridos *Cancer edwardsii* (jaiba marmolada) y *C. setosus* y *Homalaspis plana* (Familia Xanthidae) (SERNAPESCA, 2008), mientras que en Perú, las aproximadamente 1.600 toneladas capturadas en 2007 estuvieron representadas por *C. setosus*, *C. porteri* (jaiba limón) y el xántido *Platyxanthus orbignyi* (jaiba violácea).

Pero, a pesar de la larga tradición pesquera, la utilización del conocimiento científico para elaborar políticas de gestión, no ha seguido el ritmo de las tasas de explotación (Fernández y Castilla, 2005). En Perú, bajo las condiciones del fenómeno de El Niño, que se verifica en promedio cada 4 años, el límite máximo de temperatura soportado por esas especies de climas templados se puede exceder, ocasionando mortalidad masiva de cangrejos adultos y provocando la quiebra de la pesca

artesanal de cangrejos.

En la costa atlántica de América del sur, son variadas las especies de braquiuros sujetas a explotación. En Argentina, el cangrejo nadador (*Ovalipes trimaculatus*) es capturado en volúmenes relativamente bajos (en promedio 14 toneladas por año) pero aun así su pesca se considera rentable, debido al valor del recurso (Boschi, 1997).

La pesca del cangrejo nadador se realiza en forma artesanal o como fauna acompañante de las capturas de langostinos, camarones y peces de fondo y la producción se destina exclusivamente al mercado local (Boschi, 1997).

Los cangrejos braquiuros se encuentran entre los más exitosos invasores marinos, con 73 especies registradas entre los invasores a nivel mundial (Ruiz *et al.*, 2000). A lo largo de las costas patagónicas de Argentina, recientemente se ha registrado la invasión del cangrejo costero europeo *Carcinus maenas*, lo que constituye un motivo de preocupación (Compton *et al.*, 2010). Las pérdidas económicas causadas por las especies invasoras exceden los 120.000 millones de dólares por año solamente en los Estados Unidos, depredando sobre o compitiendo con las especies autóctonas y disminuyendo los ingresos de las pesquerías (Pimentel *et al.*, 2005). El conocimiento de las consecuencias ecológicas y evolutivas de las invasiones marinas y su impacto sobre la biodiversidad nativa y los ecosistemas, es todavía, muy limitado (Grosholz, 2002).

AGRADECIMIENTOS

Sven Thatje agradece a la Universidad de Southampton por el apoyo económico brindado durante la realización de este trabajo. Javier Calcagno agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), al CEBBAD- Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas Instituto Superior de Investigaciones (ISI) y a la Universidad Maimónides por el apoyo brindado durante la realización de este trabajo.



BIBLIOGRAFÍA

- Anger K. 1991. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series* 72: 103-110.
- Boschi E. 1997 Las pesquerías de crustáceos decápodos en el litoral de la República Argentina. *Investigaciones Marinas Valparaíso* (25): 19-40.
- Boschi E. 2000. Biodiversity of marine decapod brachyurans of the Americas. *Journal of Crustacean Biology* 20: 357-342.
- Bustamante R.H. y J.C. Castilla. 1987. The shellfishery in Chile: an analysis of 26 years of landings (1960-1985). *Biología Pesquera* 16: 79-97.
- Castilla J.C. y M. Fernández. 1998. Small-scale benthic fisheries in Chile: on co-management and sustainable use of benthic invertebrates. *Ecological Application* 8: 124-132.
- Compton T.J., Leathwick J.R. y G.J. Inglis. 2010. Thermogeography predicts the potential global range of the invasive European green crab (*Carcinus maenas*). *Diversity and Distributions* 16:243-255.
- Cox C.B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28: 511-523.
- De Grave, S., Pentcheff, N.D., Ahyong, S.T., Chan, T.Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Fransen, C.H.J.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H., Tshudy, D. y R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology* 21: 1-109.
- Frederich M. 1999. Ecophysiological limits to the geographical distribution of reptant decapod crustaceans in the Antarctic. *Reports on Polar and Marine Research* 335: 1-133.
- Grosholz E.D. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 22-27.
- Hayward P.J. y J.S. Ryland. 1995. *Handbook of the marine fauna of north-west Europe*. Oxford University Press. pp 800.
- Martin J.W. y G.E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 39, pp 124
- Ng P.K.L., Guinot, D. y P.J.F. Davie. 2008. *Systema brachyurorum: part I. an annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world*. *Raffles Bulletin of Zoology* 17: 1-286.
- Pimentel D., Zuniga R. y D. Morrison. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 5: 273-288.
- Rodriguez A. y D.A. Jones. 1993. Larval development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 13: 309-321.
- Ruiz G.M., Fofonoff P. y J.T. Carlton. 2000. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31: 481-531.
- SERNAPESCA. 2008. *Estadísticas anuales de desembarques*. Servicio Nacional de Pesca de Chile, Gobierno de Chile.
- Thatje S. y W.E. Arntz. 2004. Antarctic reptant decapods: more than a myth? *Polar Biology* 27: 195-201.
- Yeo D.C.J., Ng P.K.L., Cumberlidge N., Magalhaes C., Daniels S.R. y M.R. Campos. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 275-286.

CIRRIPEDIA

Jessica N. Curelovich
y Javier A. Calcagno



INTRODUCCIÓN

Se conocen alrededor de 1300 especies de cirripedios. Zullo (1979) sostiene que los cirripedios son tan abundantes a lo largo de las costas, que los paleontólogos del futuro bien podrían referirse al presente como “la edad de los cirripedios”.

Durante mucho tiempo los cirripedios fueron considerados moluscos por tener concha calcárea y, aunque las primeras descripciones que se conocen son las realizadas por Leach, 1817 y Gray, 1825, no fue hasta 1830 que el estudio de su desarrollo larval permitió que fueran reconocidos como crustáceos (Richmond, 2007).

Charles Darwin fue sin dudas quien contribuyó más significativamente a su conocimiento al publicar, entre 1851 y 1854, los resultados del estudio minucioso de 10.000 especímenes obtenidos mayormente durante la expedición del Beagle. Una de las primeras cosas que llamó la atención de Darwin fue encontrar conchas de caracoles en el sur de Chile perforadas por organismos diminutos. En un primer momento Darwin creyó que se trataba de balanos parásitos y, aunque era un grupo desconocido para él, pensó que a su regreso a Londres la identificación de los mismos no le llevaría más de un mes. La investigación le llevó ocho años y concluyó en cuatro monografías (Darwin, 1851 a y b, 1854 a y b) y dos artículos cortos (Darwin, 1863, 1873). Las monografías abordan exhaustivamente aspectos relacionados con la diversidad, la anatomía, la reproducción y la paleontología. Por otra parte, los artículos tratan acerca de temas puntuales. El primero de ellos es de corte netamente anatómico, mientras que el otro provee precisiones acerca del papel de los machos complementarios que se observan en algunas especies.

“Estoy en el segundo volumen de los Cirripedia y me siento fabulosamente fatigado: odio al balano como nadie lo ha hecho, incluyendo a un marino (desesperado) en un barco muy

lento (por la presencia de los balanos en su casco).”

Carta de Darwin a William Fox. 1852

A excepción de las formas parásitas, estos crustáceos son sésiles o simbóticos, y aunque todas las especies son marinas o estuariales, algunos Thoracica pasan gran parte de su vida expuestos al aire o cerca del agua dulce. Se encuentran en un amplio rango de profundidades desde los ambientes intermareales, donde habita la gran mayoría de las especies, principalmente asociadas a sustratos rocosos, hasta el mar profundo. Se dividen en tres superórdenes principales: Rhizocephala (“cirripedios parásitos”), Acrothoracica (“cirripedios excavadores”) y Thoracica (“cirripedios verdaderos”).

Los Rhizocephala son todos parásitos de otros crustáceos y se han especializado tanto, que el adulto no presenta ninguna estructura artrópoda. Los Acrothoracica viven en refugios excavados en piedra caliza o en conchas de moluscos. Por último, los Thoracica son los cirripedios más conspicuos y abundantes. Este superorden incluye a los percebes o lepas (cirripedios pedunculados, Suborden Lepadomorpha), y a los dientes de perro (Suborden Balanomorpha). Los Thoracica se adhieren permanentemente a los más variados sustratos: rocas, algas, plantas terrestres, caparazones de moluscos, crustáceos, esponjas, cetáceos, tortugas y todo tipo de sustratos artificiales (muelles, botellas, cascos de buques, etc.) (Buschbaum y Reise, 1999; Schwindt *et al.*, 2009; Alonso *et al.*, 2010). Algunos habitan en ambientes más extremos, como las chimeneas hidrotermales (Watanabe, 2004) (Figs. 1-3).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Los cirripedios son organismos ampliamente distribuidos a nivel mundial. Uno de los factores principales que han fomentado el desplazamiento y colonización de distintas especies fuera de su área natural de distribución son las actividades de

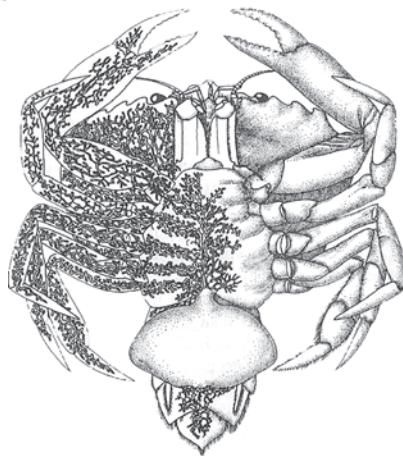


Figura 1. Cangrejo (*Carcinus*) infectado con el rizocéfalo *Sacculina carcini* (lado derecho del cangrejo por transparencia). (Tomado de Ruppert y Barnes, 1996).

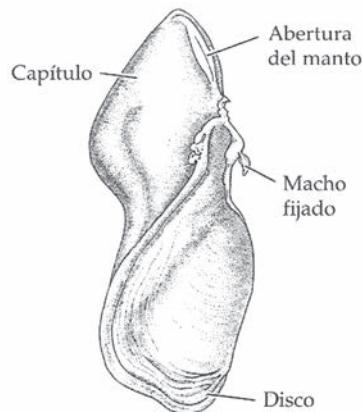


Figura 2. *Alcippe*, un acrothoracico. (Tomado de Ruppert y Barnes, 1996).

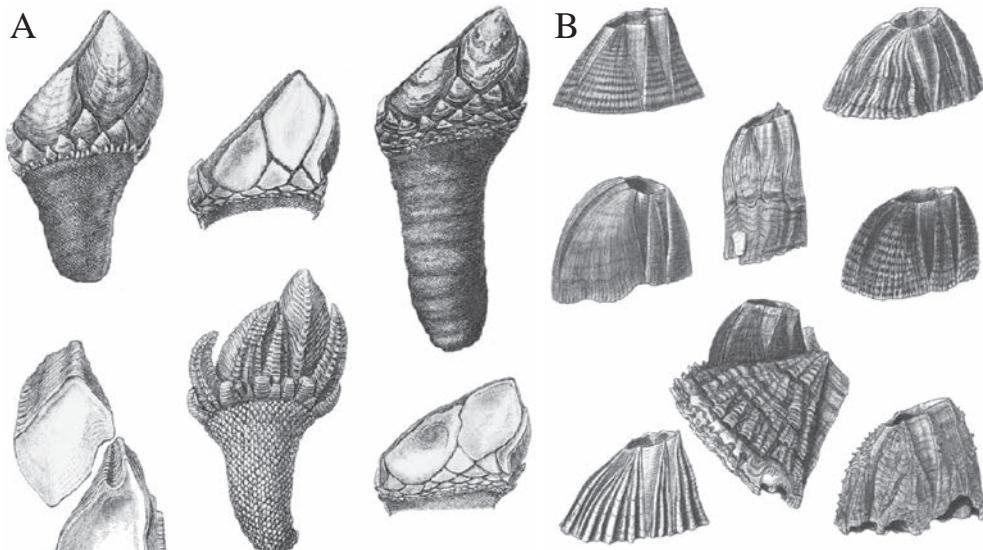


Figura 3. Láminas dibujadas por Charles Darwin. A. Lepadomorfos, B. Balanomorfos.

navegación marítima, que transportan individuos adultos adheridos a los cascos de los navíos, así como sus larvas en el agua usada como lastre (Gollasch, 2002; Minchin y Gollasch, 2003).

Young (1995) dividió la fauna de cirripedios distribuidos en el Atlántico sudoccidental en dos subprovincias: una que comprende a las especies subtropicales establecidas sobre las costas de Brasil (21-35°S), influenciadas por la Corriente de Brasil; y otra que comprende a las especies templadas establecidas sobre las costas influenciadas

por la Corriente de Malvinas (40-56°S), separadas por una zona de transición (35-42°S). Entre las especies presentes en el Atlántico sudoccidental se encuentran algunas con distribución geográfica amplia (cosmopolitas) como *Amphibalanus amphitrite*, *Balanus improvisus*, *Balanus trigonus*, *Tetraclita squamosa*, y otras restringidas a una región (endémicas) como *Notobalanus flosculus*, *Notochthamalus scabrosus*, *Balanus laevis*. *Balanus glandula* y *Megabalanus coccopoma*, ambas originarias del Pacífico, han invadido recientemen-



te las aguas de Argentina y Brasil, respectivamente (Spivak y L'Hoste, 1976; Young, 1995).

TAXONOMÍA

- Subphylum Crustacea Brünnich, 1772**
Clase Maxillopoda Dahl, 1956
Subclase Thecostraca Gruvel, 1905
Infraclase Cirripedia Burmeister, 1834
Superorden Thoracica Darwin, 1854
Orden Pedunculata Lamarck, 1818
Suborden Lepadomorpha Pilsbry, 1916
Suborden Scalpellomorpha Newman, 1987
Orden Sessilia Lamarck, 1818
Suborden Brachylepadomorpha Withers, 1923
Suborden Verrucomorpha Pilsbry, 1916
Suborden Balanomorpha Pilsbry, 1916
Superorden Acrothoracica Gruvel, 1905
Orden Pygophora Berndt, 1907
Orden Apygophora Berndt, 1907
Superorden Rhizocephala Müller, 1862
Orden Kentrogonida Delage, 1884
Orden Akentrogonida Häfele, 1911

MORFOLOGÍA

Los Thoracica están usualmente cubiertos por placas calcáreas fijas y móviles: las partes móviles son las placas operculares (*scutum* y *tergum*), el resto de las placas se encuentran entrelazadas formando una estructura rígida (pared) que rodea por completo al animal. Las placas que componen la pared se mantienen unidas por medio de tejidos vivos,

dientes intercalados o están fusionadas en algunas partes, y pueden ser sólidas o porosas. Las placas de los Sessilia limitan un orificio superior y están unidas a una base inferior (región preoral del animal) que puede ser calcárea o membranosa, y se adhiere al sustrato por un cemento muy resistente secretado por las glándulas cementantes de las anténulas (Fig. 4A). Los Pedunculata, conocidos vulgarmente como percebes, presentan un pedúnculo muscular y flexible que representa el extremo preoral del animal y que contiene las glándulas cementantes. El otro extremo (capítulo) contiene la mayor parte del cuerpo y está cubierto por placas (Fig. 4B).

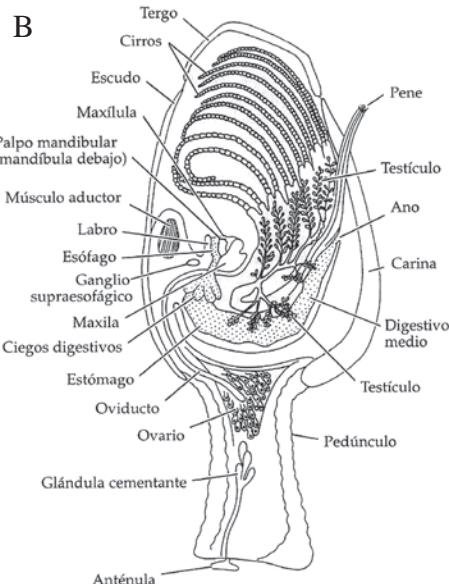
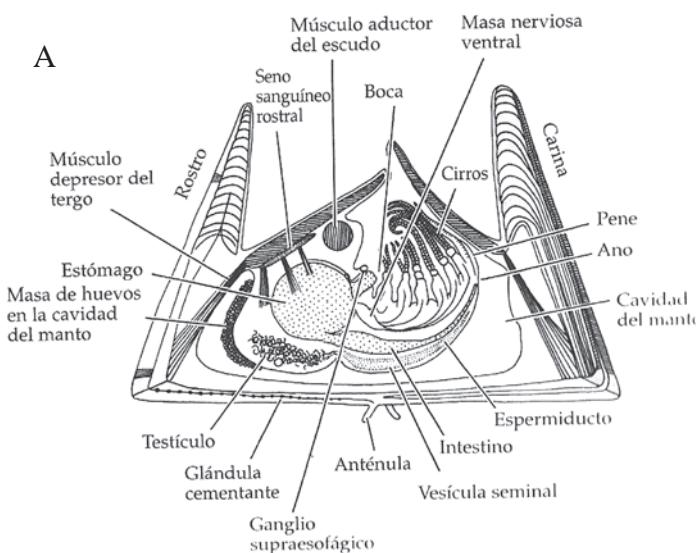


Figura 4. Anatomía interna de A. balanomorfo y B. lepadomorfo (Thoracica). (Tomado de Brusca y Brusca, 2005).





Los Acrothoracica son los cirripedios más pequeños, generalmente miden unos pocos milímetros. El cuerpo del adulto tiene forma de saco y carece de placas, al igual que los Rhizocephala.

Muchas de las especies se alimentan del plancton que capturan y manipulan mediante apéndices torácicos birramosos (cirros). Los cirripedios presentan 6 pares de cirros cubiertos por prolongaciones delgadas que retienen el alimento al ser extendidos a través del orificio. Los cirros posteriores (4 a 6) son largos y funcionan como colectores del alimento, mientras los anteriores son cortos y están involucrados además en el transporte de las partículas hacia las piezas bucales (Fig. 4). Tanto las mandíbulas como las maxilas están muy desarrolladas y se utilizan para macerar el alimento. Cuando los individuos están expuestos al aire los cirros se retraen y el orificio es cerrado por las placas operculares. Los Acrothoracica extienden los cirros a través de las estrechas aberturas de las galerías que ellos mismos construyen en conchas de moluscos.

En el caso de los Rhizocephala, parásitos internos de otros crustáceos, sus cuerpos se ramifican por el interior de los tejidos del hospedador absorbiendo directamente los nutrientes.

ANATOMÍA

El cuerpo de los cirripedios está primitivamente compuesto por cabeza, tórax, y abdomen, y contenido dentro de un caparazón bivalvo, pero en casi todos los casos, los adultos presentan modificaciones a este esquema para adaptarse a la vida sésil o parásita. El tórax está compuesto por seis segmentos con pares de apéndices birramosos. La cabeza, en todos los superórdenes está reducida y el abdomen está reducido o ausente. Las larvas cipris siempre tienen un caparazón bivalvo, mientras en Thoracica y Acrothoracica este se modifica formando un manto membranoso sacciforme (en forma de saco). En los Thoracica, el saco forma las placas calcáreas que encierran el cuerpo. En los Rhizocephala adultos el caparazón se pierde.

La región de la cabeza consiste fundamentalmente en 5 segmentos portando un primer y segundo par de antenas, un par de mandíbulas y un primer y segundo par de maxilas. Todos los cirripedios se adhieren inicialmente al sustrato por el primer par de antenas, y más tarde, en las formas permanentemente sésiles, por la región preoral de la cabeza. Las segundas antenas están presentes

sólo en la larva *nauplius*, como apéndices utilizados para la natación y la alimentación.

Los apéndices del tórax tienen función natatoria en la larva cipris, mientras en los Thoracica y Acrothoracica adultos se utilizan para la alimentación. En los Rhizocephala sólo los estadios larvales presentan apéndices, y el cuerpo de los adultos consiste en una serie de tubos que penetran en el hospedador, y en un saco que contiene las partes reproductivas.

El sistema circulatorio de los cirripedios es complejo. Un seno localizado entre el esófago y el músculo aductor es el encargado del bombeo de la sangre dentro del pedúnculo y a través de las paredes del manto. El desarrollo de este sistema circulatorio particular podría estar relacionado con las altas presiones sanguíneas generadas por la presencia del pedúnculo, y necesarias también para la extensión de los cirros y el pene (Fig. 5).

Los cirripedios carecen de branquias. El intercambio gaseoso se efectúa principalmente en el manto y los cirros.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los Thoracica son en su mayoría hermafroditas con fertilización cruzada, mientras que la mayoría de los Rhizocephala y Acrothoracica son dioicos. Se han observado numerosas especies de cirripedios hermafroditas sublitorales, de profundidad o simbóticas, coexistiendo con machos de tamaño muy pequeño ("complementarios"), que se adhieren externamente a las valvas. Estos machos complementarios también se han encontrado asociados a hembras de tamaño mucho mayor que ellos, en especies con sexos separados, principalmente en aguas profundas.

Los ovarios de los cirripedios sésiles se sitúan sobre la base y en las paredes del manto, o en el pedúnculo en las formas pedunculadas. Los testículos se encuentran en la región cefálica, y dos conductos espermáticos se unen en el pene, situado entre el último par de cirros. El esperma de un hermafrodita vecino o un macho complementario se introduce en la cavidad del manto de otro hermafrodita o de la hembra (según sea el caso) por medio del pene. El pene puede incrementar varias veces su longitud con respecto a la del reposo para poder fecundar individuos que se encuentran en las cercanías (Fig. 5).

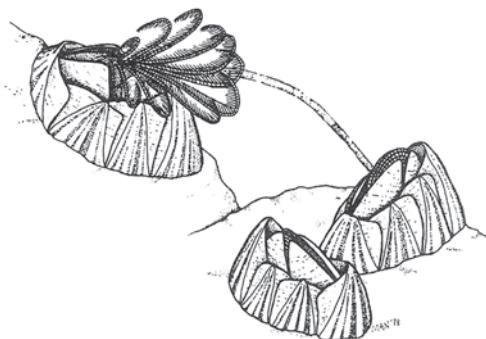


Figura 5. Cirripedios copulando. Se observa el pene largo y tubular del individuo de la izquierda introducido en el individuo de la derecha. (Tomado de Ruppert y Barnes, 1996).

En todos los cirripedios los huevos se desarrollan externamente, pero son incubados dentro de la cavidad del manto hasta que se liberan las larvas *nauplius*. El desarrollo usualmente incluye 6 estadios *nauplius* planctotróficos nadadores, y una cipris que no se alimenta y es el último estadio antes de la metamorfosis a adulto. En unas pocas especies las *nauplius* se desarrollan dentro del manto y la larva cipris es liberada. La liberación de larvas es un evento sincronizado en la mayoría de los adultos de una población, y las larvas permanecen en el plancton de 3 a 6 semanas. Pyenfinch (1948) observó que en Millport, Escocia, el número máximo de larvas de *Balanus balanoides* en el plancton para cuatro años consecutivos (1944 - 1947), se registró los días 16, 14, 7 y 11 de marzo, respectivamente. El autor sostiene, aunque no presenta los datos, que esta sincronización se mantuvo a lo largo de muchos años.

La cipris recuerda a un ostrácodo, con ojos compuestos similares y cuerpo encerrado en un caparazón bivalvo, pero a diferencia de aquellos

en que los apéndices torácicos se han reducido a no más de dos pares, la larva presenta 6 pares de apéndices torácicos nadadores (Fig. 6).

Los Acrothoracica presentan sexos separados, y el desarrollo larval consiste en cuatro estadios *nauplius* y una cipris. La cipris macho se adhiere al exterior de la hembra y se transforma en un macho complementario.

Los Rizocephala poseen las características morfológicas correspondientes a los crustáceos solo en sus estadios larvales. Los Kentrogonida presentan un estadio kentrogon en su ciclo de vida que inyecta la larva vermicigón en el huésped, la que desarrolla una red de tubos internos y un saco que comprende la cavidad del manto, los ganglios y unos grandes ovarios, pero no apéndices. En las especies dioicas, los machos complementarios se adhieren al saco de la hembra. Los Kentrogonida son endoparásitos de decápodos.

Los Akentrogonida son ectoparásitos de cirripedios, isópodos y decápodos y, excepto por la ausencia del estadio kentrogon, el desarrollo es similar al de los Kentrogonida.

ECOLOGÍA

La mayoría de las especies de cirripedios habitan en la zona intermareal. Este hecho unido a que los ambientes intermareales de las costas rocosas facilitan la realización de las manipulaciones experimentales por su fácil acceso, han resultado en una gran cantidad de información acerca de la biología de los cirripedios que habitan estos ambientes. Connell (1970), destacó las ventajas que ofrecen los cirripedios para los estudios poblacionales, señalando que pueden ser fotografiados comparando los números y tamaños a diferentes tiempos y, debido a que no se mueven, el reclutamiento y la mortalidad pueden ser medidos exac-

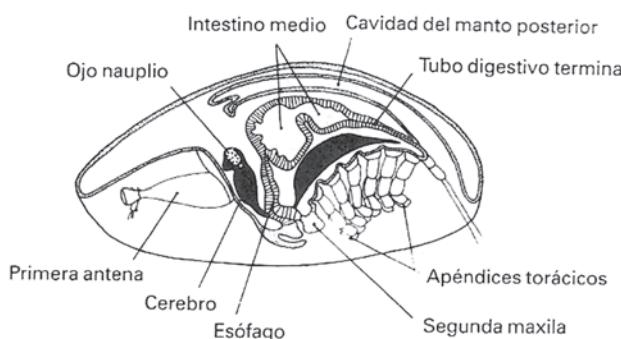


Figura 6. Corte longitudinal de larva cipris. (Tomado de Ruppert y Barnes, 1996).



tamente. Además, pueden ser trasplantados en rocas o conchas con un disturbio mínimo.

Estudios ecológicos relacionados con los patrones de distribución de los cirripedios han demostrado que sus abundancias son afectadas por factores bióticos como la competencia o la depredación (Connell 1961a,b; Navarrete 1996; Menge 2000; Navarrete y Castilla 2003), y entonces el intermareal, sobre todo en los niveles más altos, ofrecería una alternativa o refugio para muchas de estas especies más resistentes al estrés físico. Por otro lado, en los niveles más altos de las zonas intermareales la desecación es un factor determinante en el establecimiento del límite superior de distribución de los cirripedios (Foster, 1971; Wethey, 1983).

En las costas rocosas marinas, el espacio primario es un recurso requerido por casi todas las especies intermareales y por ende limitante para los organismos. Como consecuencia, la competencia en estos ambientes es con frecuencia intensa y sostenida (Underwood 2000). Los estudios realizados por Connell (1956, 1961 a y b), Stanley y Newman (1980), Newman y Stanley (1981), Dungan (1985), Stotz (1988) y Bertness (1989) son algunos de los trabajos clásicos en los que se estudió la competencia en comunidades dominadas por cirripedios. Stanley y Newman (1980) y Newman y Stanley (1981) propusieron que la mayor diversidad que presentan actualmente los cirripedios balanoideos y tetracilitidos con respecto a los chthamaloideos, y el confinamiento de éstos últimos al sector más alto de la zona intermareal, podría explicarse mediante un proceso de exclusión competitiva registrado durante la evolución del grupo.

En las primeras etapas de la sucesión de comunidades intermareales, los cirripedios de talla pequeña son frecuentemente los primeros invertebrados colonizadores, pero posteriormente y si las condiciones físicas son favorables, son reemplazados por otros como ascidias y moluscos (Dayton, 1971; Paine *et al.*, 1985; Lively y Raimondi, 1987; Varfolomeeva *et al.*, 2008; Curelovich, 2013). En muchos casos los cirripedios modifican el sustrato facilitando el reclutamiento de otras especies. Algunos autores han observado que especies de bivalvos mitílidos no reclutaban directamente sobre el sustrato desnudo, mientras sí lo hacían entre las paredes de cirripedios adultos o dentro de valvas de cirripedios muertos (Lively y Raimondi, 1987; Durán y Castilla, 1989; Nava-

rete y Castilla, 1990). Bertness *et al.* (2006) observaron que en una costa intermareal en el norte de Patagonia, los cirripedios proporcionaban un ambiente adecuado para el reclutamiento del bivalvo mitílido *Perumytilus purpuratus* en el nivel alto. La movilidad que presentan estos bivalvos junto con el sedimento que se acumula entre los bisos debajo de la matriz, suele afectar negativamente a los cirripedios subyacentes que son cubiertos completamente y mueren por asfixia.

Por otro lado, los cirripedios cuando crecen apiñados sufren modificaciones morfológicas que resultan en individuos altos y cilíndricos. Estas estructuras suelen ser inestables aumentando la probabilidad de que los individuos sean despegados de la superficie por perturbaciones mecánicas. Los individuos formando agrupamientos compactos y la consecuente mortalidad son más comunes en los niveles más bajos del intermareal, donde las tasas de crecimiento y el apiñamiento de los cirripedios suelen ser mayores (Bertness *et al.*, 1991, 1998).

En cuanto a la depredación, Paine (1966) demostró que esta juega un rol importante en el aumento de la diversidad específica. Connell (1970) y Palmer (1990) dan como ejemplos de sistema depredador-presa la relación entre moluscos depredadores y cirripedios.

Otro factor biótico que afectaría negativamente el asentamiento y reclutamiento de cirripedios es el que ejercen los moluscos ramoneadores a través del desprendimiento de las larvas recién asentadas, disturbio físico conocido como *bulldozing*, o la depredación accidental de larvas recién asentadas mientras pastorean algas (Safriel *et al.*, 1994; Buschbaum, 2000, 2002; Chan y Williams, 2003).

Por otra parte, los estudios realizados en la Bahía de Monterrey (California, EEUU) por Gaines y Roughgarden (1985) y Roughgarden *et al.* (1987, 1988) propusieron que el reclutamiento de los cirripedios en la zona intermareal estaría controlado por procesos de transporte, debido a las corrientes adyacentes a la costa, que determinan en última instancia la cantidad de larvas que llegan a la zona intermareal.

En la Argentina, se han realizado estudios sobre cirripedios a lo largo de toda la costa. Las investigaciones sobre el cirripedio introducido *B. glan-dula* registran datos referentes a las fuentes de invasión y tasas de dispersión, así como patrones de reclutamiento, densidad, biomasa, crecimiento



to y mortalidad (Vallarino y Elias, 1997; Elias y Vallarino, 2001; Bertness *et al.*, 2006; Schwindt, 2007; Geller *et al.*, 2008; Schwindt *et al.*, 2009; Savoya y Schwindt, 2010). Calcagno *et al.* (1997, 1998), Calcagno y Luquet (1997) y López Gappa *et al.* (1997) estudiaron diversos aspectos de la ecología de *A. amphitrite* en sitios expuestos a la contaminación en la provincia de Buenos Aires. En el Canal Beagle, Zaixso *et al.* (1978) describieron los patrones de distribución vertical de *N. scabrosus* y *Elminius kingii* en el intermareal, y Curelovich *et al.* (2009) registraron por primera vez la presencia de *N. scabrosus* en Bahía Lapataia. Otra especie de cirripedios presente en el extremo sur de Argentina es *N. flosculus*. Curelovich (2013) estudió aspectos del reclutamiento de *N. scabrosus* y *N. flosculus* por nivel del intermareal en una costa sobre el Canal Beagle y observó que *N. scabrosus* recluta mayormente a mayor altura mientras no se observaron reclutas de *N. flosculus* en el nivel alto. Este último recluta en mayor número en el nivel bajo, donde el reclutamiento de *N. scabrosus* fue notablemente menor. El patrón observado en el nivel alto podría reflejar diferencias en la tolerancia a la desecación entre ambas especies, mientras en el nivel bajo podrían estar operando otros factores como la competencia.

Calcagno y Lovrich (2000) registraron por primera vez la presencia de *N. flosculus* en el Canal Beagle y costa atlántica de Tierra del Fuego; y Venerus *et al.* (2005) estudiaron el crecimiento y madurez sexual de esta especie en el área. Por otra parte, Lovrich *et al.* (2003) propusieron la utilización de *N. flosculus*, que es epibionte del crustáceo decápodo de interés comercial *Paralomis granulosa*, para la estimación del periodo de intermuda de estos cangrejos, como herramienta para estimar el cambio en la biomasa explotable después de cada temporada de muda.

La distribución y hábitat de las especies de cirripedios costeros de la Provincia de Buenos Aires fue resumida por Spivak y L'Hoste (1976) en un estudio que abarcó la costa bonaerense desde Magdalena hasta Bahía Blanca. Las especies de cirripedios torácicos que se encuentran a lo largo de la costa de la Provincia de Buenos Aires son *A. amphitrite* Darwin, *B. glandula* Darwin, *B. improvisus* Darwin, *B. trigonus* Darwin, y *Balanus venustus niveus* Darwin.

Amphibalanus amphitrite fue citado por Darwin (1854) como un componente común de la fauna fijada al casco de los buques y en ob-

jetos flotantes, y junto con *B. trigonus* presentan una tendencia a poblar con preferencia la zona intermareal en áreas portuarias y contaminadas en general, donde las poblaciones llegan a ser muy densas (Spivak y L'Hoste, 1976).

Balanus glandula es una especie originaria del Océano Pacífico norte, que recientemente ha colonizado las costas bonaerenses. Esta especie no fue citada para el puerto de Mar del Plata ni para las costas rocosas aledañas en el trabajo realizado por Olivier *et al.* (1966), donde sí se cita la presencia de *A. amphitrite* y *B. trigonus* en esa localidad. Actualmente *B. glandula* forma extensas cinturas en la zona intermareal de Mar del Plata (Spivak y L'Hoste, 1976), llegando hasta Comodoro Rivadavia (Rico *et al.*, 2001).

Balanus improvisus, *B. venustus niveus* y *B. trigonus* tienen distribución submareal. El primero puede encontrarse en la zona infralitoral de los puertos de Mar del Plata y Quequén (Spivak y L'Hoste, 1976), y *B. venustus niveus* aparece como típica incrustación en la concha de moluscos submareales. *Balanus trigonus* se encuentra en áreas portuarias en Mar del Plata y Quequén (Bastida, 1971; Spivak, 1975 Spivak y L'Hoste, 1976).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Numerosas especies de cirripedios son epibiontes de crustáceos decápodos. El diseño del cuerpo de estos últimos presenta una serie de adaptaciones para la natación que pueden ser afectadas por la ocurrencia numerosa de epibiontes sobre las articulaciones de los pereípodos (obstaculizando el movimiento) y, en algunos casos, la cobertura completa del caparazón (además del peso agregado) (Rocha Farrapeira y dos Santos Calado, 2010). Los epibiontes interfieren así con la locomoción volviendo a los hospedadores más susceptibles a la depredación (Farren y Donovan, 2007), y también afectan los movimientos involucrados en la alimentación.

En el caso de especies comerciales (crustáceos, moluscos), la presencia de cirripedios epibiontes cubriendo severamente el cuerpo de los individuos afecta su potencial económico.

Asimismo, los rizocéfalos, cirripedios parásitos de cangrejos y otras especies comerciales, afectan al hospedador inhibiendo las mudas, retardando el desarrollo de las gónadas o atrofiándolas, y en algunos casos provocando esterilización.



El proceso de colonización (*fouling*) por parte de estos organismos sobre los cascos de los barcos, pilotes de los muelles, plataformas marinas, alcantarillas y tuberías para el transporte de agua, instrumentos de registro submarinos, etc., produce el deterioro de las estructuras con las consecuentes pérdidas económicas, además de los costos de limpieza y mantenimiento. En el caso de las embarcaciones, los cirripedios que colonizan los cascos aumentan la fricción al navegar, incrementando el consumo de combustible. El control del *fouling* causado por cirripedios sobre los barcos se realiza habitualmente por medio de las llamadas pinturas *antifouling*.

Los cirripedios pueden tener efectos en la abundancia y distribución de otras especies, así como en los procesos ecológicos que ocurren en las co-

munidades. A principios de los '70, *B. glandula* invadió la mayoría de las costas rocosas argentinas a una tasa muy alta de expansión, modificando completamente el paisaje nativo intermareal (Schwindt, 2007). En áreas protegidas de Mar del Plata, el reclutamiento invernal de *B. glandula* le permitió colonizar tempranamente el intermareal, desplazando a niveles inferiores del intermareal a *B. trigonus* y *A. amphitrite* que se reclutan en verano (Vallarino y Elias, 1997; Elias y Vallarino, 2001); mientras en áreas expuestas, *B. glandula* desplazó a los mitílidos *Brachidontes rodiguezii* y *Mytilus edulis platensis* en el nivel superior del intermareal. Además, *B. glandula* ha invadido las marismas de Patagonia, asentándose sobre distintas especies de plantas, un ambiente que no coloniza en su región nativa (Schwindt *et al.*, 2009).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), al CEBBAD-Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas-Instituto Superior de Investigaciones (ISI) y a la Universidad Maimónides por el apoyo brindado durante la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso L., Estrades A., Scarabino F. y Calcagno J. 2010. *Conchoderma virgatum* (Spengler, 1790) (Cirripedia: Pedunculata) associated with sea turtles in Uruguayan shallow coastal waters. Pan-American Journal of Aquatic Sciences 5: 166-168.
- Bastida R. 1971. Las incrustaciones biológicas en el puerto de Mar del Plata, período 1966-67. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Hidrobiología 3: 203-285.
- Bertness M.D. 1989. Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. Ecology 70: 257-268.
- Bertness M.D., Crain C.M., Silliman B.R., Bazterrica M.C., Reyna M.V., Hildago F. y Farina J.K. 2006. The community structure of Western Atlantic Patagonian rocky shores. Ecological Monographs 76: 439-460.
- Bertness M.D., Gaines S.D., Bermudez D. y Sanford E. 1991. Extreme spatial variation in the growth and reproductive output of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. Marine Ecology Progress Series 75: 91-100.
- Bertness M.D., Gaines S.D. y Yeh S.M. 1998. Making mountains out of barnacles: the dynamics of acorn barnacle hummocking. Ecology 79: 1382-1394.
- Brusca R.C. y Brusca G.J. 2005. Invertebrados. McGraw-Hill Interamericana, Madrid.
- Buschbaum, C. 2000. Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea. Hydrobiologia 440: 119-128.
- Buschbaum C. 2002. Predation on barnacles of intertidal and subtidal mussel beds in the Wadden Sea. Helgoland Marine Research 56: 37-43.
- Buschbaum C. y Reise K. 1999. Effects of barnacle epibionts on the periwinkle *Littorina littorea* (L.). Helgoland Marine Research 53: 56-61.
- Calcagno J.A., López Gappa J.J. y Tablado A. 1997. Growth and production of the barnacle *Balanus amphitrite* in an intertidal area affected by sewage pollution. Journal of Crustacean Biology 17: 417-423.
- Calcagno J.A., López Gappa J.J. y Tablado A. 1998. Population dynamics of the barnacle *Balanus amphitrite* in an intertidal area affected by sewage pollution. Journal of Crustacean Biology 18: 128-137.
- Calcagno J.A. y Lovrich G.A. 2000. First record of *Notobalanus flosculosus* (Darwin, 1854) (Cirripedia, Archaeobalanidae) from South Atlantic coast of South America. Crustaceana 73(3): 365-368.
- Calcagno J.A. y Luquet C.M. 1997. Influence of desiccation tolerance on the ecology of *Balanus amphitrite* Darwin, 1854 (Crustacea: Cirripedia). Nauplius 5: 9-15.
- Chan B.K.K. y Williams G.A. 2003. The impact of physical stress and molluscan grazing on the settlement and recruitment of *Tetraclita* species (Cirripedia: Balanomorpha) on a tropical shore. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 284: 1-23.
- Connell J.H. 1956. A study of some factors which determine the density and survival of natural populations of the intertidal barnacle *Balanus balanoides* (L.). Ph.D. thesis. University of Glasgow, Escocia.
- Connell J.H. 1961a. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.
- Connell J.H. 1961b. Effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacles *Balanus balanoides*. Ecological Monographs 31: 61-104.
- Connell J.H. 1970. A predatory-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several species of *Thais*. Ecological Monographs 40: 49-78.
- Curelovich J. 2013. Mecanismos reguladores de la estructura y dinámica de la comunidad intermareal rocosa de Ensenada Zaratiegui, Tierra del Fuego. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, 202 pp.
- Curelovich J., Lovrich G.A. y Calcagno J.A. 2009. New locality for *Notochthamalus scabrosus* (Crustacea, Cirripedia): Bahía Lapataia, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. Anales del Instituto de la Patagonia (Chile) 37: 47-50.
- Darwin C. 1851a. A Monograph on the Fossil Lepadidae; or, Pedunculated Cirripedes of Great Britain. Ray Soc., Palaeontographical Society, London, 88 pp.
- Darwin C. 1851b. A Monograph of the Sub-class Cirripedia, with Figures of all the Species. The Lepadidae; or, Pedunculated Cirripedes. Ray Society, London, 400 pp.
- Darwin C. 1854a. A Monograph of the Sub-class Cirripedia, with Figures of all the Species. The Balanidae (or Sessile Cirripedes); the Verrucidae, etc. Ray Society, London, 684 pp.
- Darwin C. 1854b. A Monograph on the Fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain. Palaeontographical Society, London, 46 pp.
- Darwin C. 1863. On the so-called "Auditory sac" of Cirripedes. Natural History Review 1863: 115-116.
- Darwin C. 1873. On the males and complementary males of certain cirripedes, and on rudimentary structures. Nature 8: 431-432.
- Dayton P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological Monographs 41: 351-389.
- Dungan M.L. 1985. Competition and the morphology, ecology, and evolution of acorn barnacles: an experimental test. Paleobiology 11: 165-173.
- Durán L.R. y Castilla J.C. 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. Marine Biology 103: 555-562.
- Elías R. y Vallarino E.A. 2001. The introduced barnacle *Ba-*



- lanus glandula* (Darwin) in the Mar del Plata port as a structuring species in the intertidal community. *Investigaciones Marinas* 29: 37-46.
- Farren H.M. y Donovan D.A. 2007. Effects of sponge and barnacle encrustation on survival of the scallop *Chlamys hastata*. *Hydrobiologia* 592: 225-234.
- Foster B.A. 1971. On the determinants of the upper limit of intertidal distribution of barnacles (Crustacea: Cirripedia). *Journal of Animal Ecology* 40: 33-48.
- Gaines S. y Roughgarden J. 1985. Larval settlement rate: A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 82: 3707-3711.
- Geller J., Sotka E.E., Kado R., Palumbi S.R. y Schwindt E. 2008. Sources of invasions of a northeastern Pacific acorn barnacle, *Balanus glandula*, in Japan and Argentina. *Marine Ecology Progress Series* 358: 211-218.
- Gollasch S. 2002. The importance of ship hull fouling as a vector of species introductions into the North Sea. *Biofouling* 18: 105-121.
- Lively C.M. y Raimondi P.T. 1987. Desiccation, predation, and mussel-barnacle interactions in the Northern Gulf of California. *Oecologia* 74: 304-309.
- López Gappa J.J., Calcagno J.A. y Tablado A. 1997. Spatial pattern in a low-density population of the barnacle *Balanus amphitrite* Darwin. *Hydrobiologia* 357: 129-137.
- Lovrich G.A., Calcagno J.A. y Smith B.D. 2003. The barnacle *Notobalanus flosculus* as an indicator of the intermolt period of the male lithodid crab *Paralomis granulosa*. *Marine Biology* 143: 143-156.
- Menge B.A. 2000. Recruitment vs. postrecruitment processes as determinants of barnacle population abundance. *Ecological Monographs* 70: 265-288.
- Minchin D. y Gollasch S. 2003. Fouling and ships hulls: How changing circumstances and spawning effects may result in the spread of exotic species. *Biofouling* 19: 111-122.
- Navarrete S.A. 1996. Variable predation: effects of whelks on a mid-intertidal successional community. *Ecological Monographs* 66: 301-321.
- Navarrete S.A. y Castilla J.C. 1990. Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series* 68: 113-119.
- Navarrete S.A. y Castilla J.C. 2003. Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. *Oikos* 100: 251-262.
- Newman W.A. y Stanley S.M. 1981. Competition wins out overall: reply to Paine. *Paleobiology* 7: 561-569.
- Olivier S., Escofet A., Orensan J., Pezzani S., Turro A y Turro M. 1966. Contribución al conocimiento de las comunidades bентicas de Mar del Plata. I: El litoral rocoso entre Playa Grande y Playa Chica. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*. 7: 185 - 206.
- Paine R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100: 65-75.
- Paine R.T., Castilla J.C. y Cancino J. 1985. Perturbation and recovery patterns of starfish dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand and Washington State. *The American Naturalist* 125: 679-691.
- Palmer R.A. 1990. Predator size, prey size, and the scaling of vulnerability: hatching gastropods vs. barnacles. *Ecology* 71: 759-775.
- Pyenfinch K.A. 1948. Notes on the biology of cirripedes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 27: 464-503.
- Richmond M. 2007. Darwin's study of the Cirripedia. Disponible en: http://darwin-online.org.uk/EditorialIntroductions/Richmond_cirripedia.html.
- Rico A., Lanas P. y López Gappa J. 2001. Temporal and spatial patterns in the recruitment of *Balanus glandula* and *Balanus laevis* (Crustacea, Cirripedia) in Comodoro Rivadavia harbor (Chubut, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 3: 175-179.
- Rocha Farrapeira C.M. y dos Santos Calado T.C. 2010. Biological features on epibiosis of *Amphibalanus improvisus* (Cirripedia) on *Macrobrachium acanthurus* (Decapoda). *Brazilian Journal of Oceanography* 58:15-22.
- Roughgarden J., Gaines S. y Pacala S.W. 1987. Supply side ecology: the role of physical transport processes. En: *Organization of communities. Past and present*. J.H.R. Gee y P.S. Giller (eds.) pp. 491-518.
- Roughgarden J., Gaines S. y Possingham H. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460-1466.
- Ruppert E.E. y Barnes R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana. México.
- Safriel U.N., Erez N. y Keasar T. 1994. How do limpets maintain barnacle-free submerged artificial surfaces? *Bulletin of Marine Science* 54: 17-23.
- Savoya V. y Schwindt E. 2010. Influence of the substratum in the recruitment and survival of the introduced barnacle *Balanus glandula* (Darwin 1854) in the Nuevo gulf, Patagonia, Argentina. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 382: 125-130.
- Schwindt E. 2007. The invasion of the acorn barnacle *Balanus glandula* in the south-western Atlantic 40 years later. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 1219-1225.
- Schwindt E., Bortolus A., Idaszkin Y.L., Savoya V. y Menéndez M.M. 2009. Salt marsh colonization by a rocky shore invader: *Balanus glandula* Darwin (1854) spreads along the Patagonian coast. *Biological Invasions* 11: 1259-1265.
- Spivak E., Bastida R., L'Hoste S. y Adabbo H. 1975. Los organismos incrustantes del puerto de Mar del Plata. II. Biología y ecología de *Balanus amphitrite* y *B. trigonus*. *LEMIT-Anales* 1975 (3): 41-124.
- Spivak E. y L'Hoste S. 1976. Presencia de cuatro especies de *Balanus* en la provincia de Buenos Aires. Distribu-

- ción y aspectos ecológicos. Edición de los autores. Mar del Plata, 17 pp.
- Stanley S.M. y Newman W.A. 1980. Competitive exclusion in evolutionary time: the case of the acorn barnacles. *Paleobiology* 6: 173-183.
- Stotz W. 1988. Competencia por espacio del cirripedio *Elminius kingii* Gray, 1831 en el estuario del Río Lingue (39° 24' S), Chile. *Investigaciones Marinas (Valparaíso)* 16: 31-40.
- Underwood A.J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 51-76.
- Vallarino E.E. y Elias R. 1997. The dynamics of an introduced *Balanus glandula* population in the southwestern Atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. *Marine Ecology* 18: 319-335.
- Varfolomeeva M., Artemieva A., Shunatova N. y Yakovis E. 2008. Growth and survival of barnacles in presence of co-dominating solitary ascidians: growth ring analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 363: 42-47.
- Venerus L.A., Calcagno J.A., Lovrich G.A. y Nahabedian D.E. 2005. Differential growth of the barnacle *Notobalanus flosculosus* (Archaeobalanidae) onto artificial and live substrates in the Beagle Channel, Argentina. *Helgoland Marine Research* 59: 196-205.
- Watanabe H. 2004. Larval development and intermoult period of the hydrothermal vent barnacle *Neoverruca sp.* *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 743-745.
- WetHEY D.S. 1983. Geographical limits and local zonation: the barnacles *Semibalanus* and *Chthamalus* in New England. *Biological Bulletin* 165: 330-341.
- Young P.S. 1995. New interpretations of South American patterns of barnacle distribution. En: *New Frontiers in Barnacle Evolution*. F. Schram y J. Hoeg (eds.) A.A. Balkema, Rotterdam: 229-253.
- Zaixso H., Boraso de Zaixso A. y López Gappa J. 1978. Observaciones sobre el mesolitoral rocoso de la zona de Ushuaia (Tierra del Fuego, Argentina). *Ecosur* 5: 119-130.
- Zullo V.A. 1979. Marine flora and fauna of the northeastern United States. Arthropoda: Cirripedia. NOAA Technical Report NMFS Circular 425. pp 1-29.

GALATHEIDAE, MUNIDIDAE, MUNIDOPSIDAE, EUMUNIDIDAE CHIROSTYLIDAE, y KIWAIDAE

Patricia Pérez-Barros
y Mariano J. Diez



INTRODUCCIÓN

Las langostillas marinas son crustáceos decápodos anomuros pertenecientes a dos superfamilias, *i.e.* Galatheoidea (familias Galatheidae, Munididae y Munidopsidae) y Chirostyloidea (familias Chirostyliidae, Eumunididae y Kiwaidae) (Figura 1) (Baba *et al.*, 2008; Ahyong *et al.*, 2010; Schnabel y Ahyong, 2010; Schnabel *et al.*, 2011a). Avances recientes en la sistemática del grupo confirmaron que se trata de un grupo polifilético (Ahyong *et al.*, 2009; Schnabel y Ahyong, 2010; Ahyong *et al.*, 2011; Schnabel *et al.*, 2011a).

Las langostillas se caracterizan por poseer un plan de organización común, *i.e.* simetría bilateral y forma similar a la de una langosta pero deprimenta dorsoventralmente (Baba *et al.*, 2011a) (ver Morfología). Constituyen un grupo muy rico en número de especies: existen más de mil especies conocidas hasta el momento, y muy diverso en cuanto a los hábitats que ocupan y los hábitos de vida que poseen (Baba *et al.*, 2008; Schnabel *et al.*, 2011b). Las langostillas son típicamente bentónicas, sin embargo, existen unas pocas especies de munididos que poseen una fase pelágica durante su ciclo de vida (Lovrich y Thiel, 2011), mientras que otras forman asociaciones simbóticas con corales, crinoideos, o esponjas (Baeza, 2011). Viven en un amplio rango de profundidades (Baba *et al.*, 2008; Lovrich y Thiel, 2011) y suelen ser exitosas en hábitats extremos (Lovrich y Thiel, 2011). Las langostillas se distribuyen en todos los océanos, principalmente en aguas tropicales y templadas (Baba *et al.*, 2008; Schnabel *et al.*, 2011b). Al menos tres de las especies que habitan en el Pacífico Este, *i.e.* *Cervimunida johni*, *Pleuroncodes monodon* y *Pleuroncodes planipes*, poseen importancia económica y han sido objeto de pesquerías artesanales y/o comerciales en Centroamérica y Chile (Wehrtmann y Acuña, 2011).

En el Mar Argentino habitan dos especies de langostillas de la familia Munididae, *Munida*

gregaria y *M. spinosa* (Spivak, 1997). *Munida gregaria* posee la particularidad de ser dimórfica, es decir que posee un morfo capaz de realizar migraciones verticales cuando son juveniles e incluso durante una etapa temprana de su vida como adulto, llamado gregaria, y un morfo cuyo hábito es exclusivamente bentónico, denominado subrugosa. Asimismo, esta especie posee gran importancia económica y ecológica debido a su gran abundancia (Pérez-Barros *et al.*, 2004), al comportamiento característico del morfo gregaria de formar agregaciones pelágicas masivas, y a su importante rol en las tramas tróficas (Romero *et al.*, 2004). Los aspectos básicos de la biología de *M. spinosa* no han sido estudiados aún.

SISTEMÁTICA

En las últimas décadas, el advenimiento de herramientas cladísticas y el uso de técnicas moleculares en la sistemática modificaron sustancialmente nuestro conocimiento acerca de las relaciones filogenéticas entre anomuros (Ahyong *et al.*, 2011). Por un lado, se cuestionaron conceptos dominantes hasta el momento, *i.e.* la monofilia de las langostillas; y por otro, se describieron especies, géneros y familias nuevas (Macpherson y Machordom, 2005; Macpherson *et al.*, 2005; Cabezas *et al.*, 2008; 2009; 2010; 2011; entre otros).

Durante mucho tiempo se pensó que las langostillas marinas, las langostillas de agua dulce (Aeglidae) y los porcelánidos (Porcellanidae) poseían un origen monofilético (Ahyong *et al.*, 2011). Esta hipótesis se basó en la similitud de la forma general del cuerpo, motivo por el que se los agrupó dentro de una única superfamilia, *i.e.* Galatheoidea (Ahyong *et al.*, 2011). Sin embargo, recientemente, estudios filogenéticos moleculares confirmaron que las langostillas de agua dulce no están cercanamente emparentadas con las langostillas marinas (Pérez-Losada *et al.*, 2002; Ahyong y O'Meally, 2004), por lo que fueron excluidas de

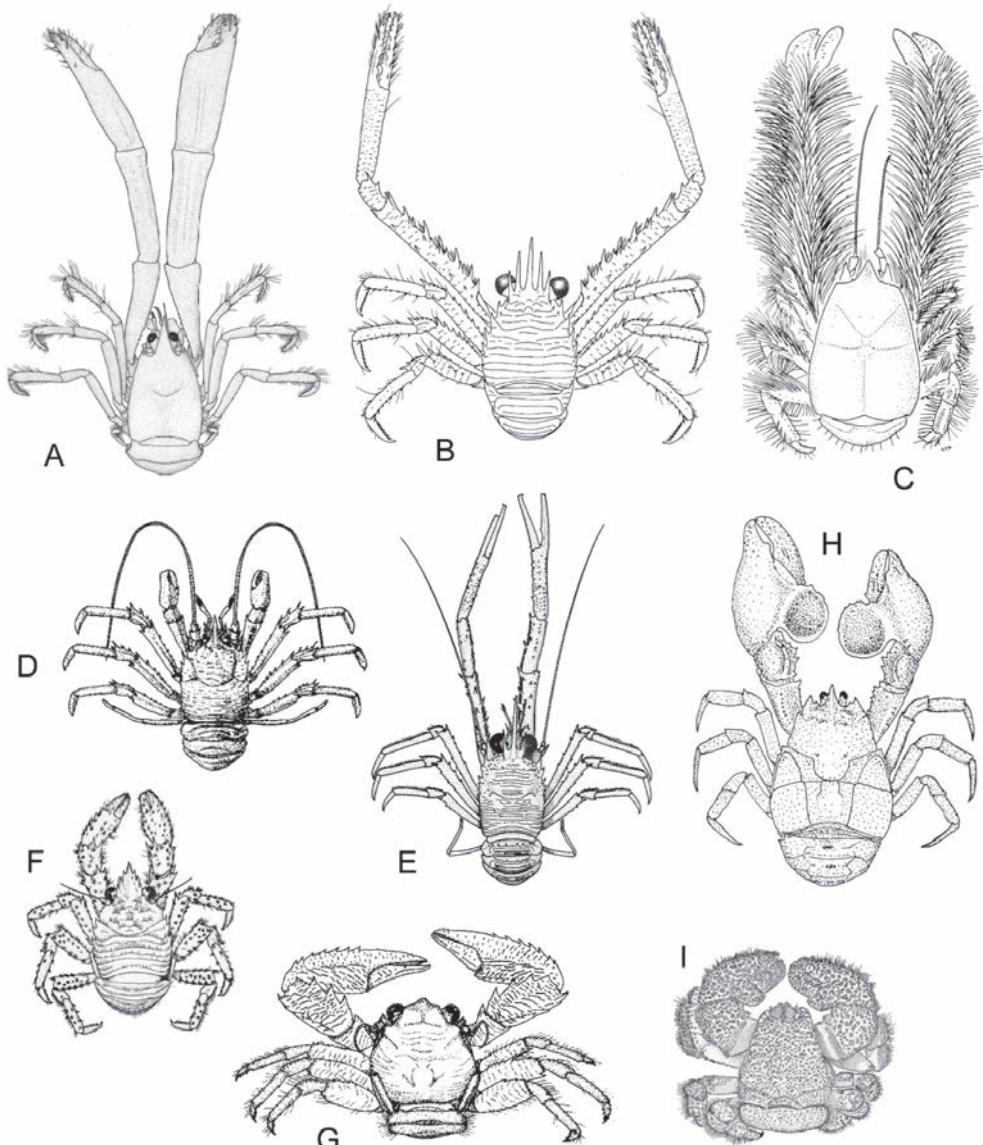


Figura 1. Las langostillas y sus parientes cercanos. Chirostyloidea: A, *Uroptychus* (Chirostyliidae); B, *Eumunida* (Eumunididae); C, *Kiwa* (Kiwaidae). Galatheoidea: D, *Munidopsis* (Munidopsidae); E, *Munida* (Munididae); F, *Galathea* (Galatheidae); G, *Petrolisthes* (Porcellanidae). Aegloidea: H, *Aegla* (Aeglidae). Lomisoidea: I, *Lomis* (Lomisidae) (tomado de Ahyong *et al.*, 2011).

la superfamilia Galatheoidea y asignadas el estatus de superfamilia, *i.e.* Aegloidea (McLaughlin *et al.*, 2007).

El descubrimiento reciente del cangrejo yeti (*Kiwa hirsuta*) validó la creación de un nuevo género y una nueva familia de langostillas marinas (Kiwaidae), justificada por las diferencias morfológicas y moleculares que presenta con respecto

al resto de las langostillas (Figura 2). Esta familia fue originalmente incluida en los Galatheoidea (Macpherson *et al.*, 2005).

Más recientemente, estudios filogenéticos que analizaron caracteres moleculares y morfológicos, determinaron que la superfamilia Galatheoidea constituía un grupo polifilético (Ahyong *et al.*, 2009; 2010; Schnabel *et al.*, 2011a), por lo



Figura 2. Cangrejo Yeti, *Kiwa hirsuta* (foto: A. Fifis, Ifremer, tomado de Baba *et al.*, 2008).

que se la separó en dos superfamilias no hermanas, *i.e.* Chirostyloidea y Galatheoidea (Figura 3) (Ahyong *et al.*, 2010; Schnabel y Ahyong, 2010; Macpherson y Baba, 2011; Schnabel *et al.*, 2011a), clasificación que se utiliza en la actualidad. La superfamilia Chirostyloidea incluye a las familias Chirostylidae, Eumunididae y Kiwaidae (Figura 3) (Schnabel y Ahyong, 2010). La superfamilia Galatheoidea incluye a las familias Munidopsidae, Munididae, Galatheidae y Porcellanidae (Figura 3) (Ahyong *et al.*, 2010). Pese a que los porcelánidos están muy cercanamente emparentados con las langostillas, y que presentan similitudes morfológicas con las mismas, no son considerados langostillas (Ahyong *et al.*, 2011; Tsang *et al.*, 2011). La forma del cuerpo característica de las langostillas habría surgido por lo menos dos veces independientemente en la evolución de los anomuros a partir de cangrejos ermitaños simétricos ancestrales, una vez en el ances-

tro de los Galatheoidea y una vez en el ancestro de los Chirostyloidea + Aegloidea + Lomisoidea (Ahyong *et al.*, 2011; Tsang *et al.*, 2011). A su vez, las langostillas habrían sufrido dos eventos de carcinización independientes, uno en el ancestro de los Lomisidae y otro en el ancestro de los Porcellanidae (Tsang *et al.*, 2011).

Las langostillas presentes en el Mar Argentino, *Munida gregaria* y *M. spinosa*, pertenecen a la familia Munididae.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Se conocen hasta el momento 1042 especies de langostillas marinas en el mundo, 307 Chirostyloidea y 735 Galatheoidea. Las mismas se distribuyen en todos los océanos, en casi todas las latitudes y profundidades (Schnabel *et al.*, 2011b). Alrededor del 80% de las especies de langostillas habitan en el Océano Pacífico, el 23 % en el Océano Índico y el 15% en el Océano Atlántico incluyendo el Mar Caribe y el Mar Mediterráneo (Macpherson *et al.*, 2010; Schnabel *et al.*, 2011b).

La riqueza global de especies muestra un patrón cuyo centro de diversidad está ubicado en el Pacífico Oeste tropical entre Nueva Caledonia, Indonesia y las Filipinas (Figura 4). Dicha riqueza decrece con la distancia al centro. Este patrón se cumple para ambas superfamilias por separado, y para todas las profundidades, pese a que es menos obvio a más de 2000 m. Sin embargo, este patrón a su vez refleja diferencias en el esfuerzo de muestreo en distintas regiones, por ejemplo, se

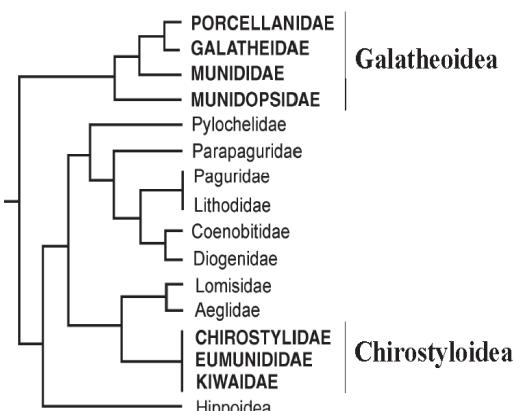


Figura 3. Hipótesis de relaciones filogenéticas entre anomuros planteada por Schnabel *et al.* (2011a) a partir del análisis cladístico de caracteres morfológicos y moleculares (modificado de Ahyong *et al.*, 2011).



observa que hay pocas o ninguna especie reportada para grandes porciones de las regiones centrales de todos los océanos (Schnabel *et al.*, 2011b).

En cuanto a su distribución bativétrica, las langostillas habitan predominantemente la plataforma continental y el talud superior. Los Galatheoidea presentan un máximo en el número de especies entre los 200 y 400 m, mientras que los Chirostyloidea lo presentan entre lo 400 y 600 m de profundidad. Los Galatheoidea alcanzan profundidades mayores que los Chirostyloidea, con profundidades máximas de 5330 m y 2750 m, respectivamente, probablemente debido a la asociación con corales de profundidad, que no alcanzan profundidades mayores a los 3000 m que caracterizan a los Chirostyloidea (Schnabel *et al.*, 2011b).

En particular en el Mar Argentino existen dos especies de langostillas. *Munida gregaria* se distribuye exclusivamente en el hemisferio sur, alrededor del extremo sur de Sudamérica, en aguas

costeras de Nueva Zelanda y sus islas subantárticas, y al sur de Australia (sur de Nueva Gales del Sur, Victoria y Tasmania) (Ahyong y Poore, 2004). No existen registros de esta especie en localidades intermedias, es decir, entre Sudamérica y Nueva Zelanda (Arntz *et al.*, 2006). En particular en Sudamérica, *M. gregaria* se distribuye en aguas atlánticas de la plataforma continental desde Uruguay (35°S) hasta Cabo de Hornos (55°S), incluyendo las Islas Malvinas, mientras que en la costa chilena está presente hacia el norte hasta la Isla de Chiloé (41°S, Chile) (Tapella *et al.*, 2002a). *Munida gregaria* es la única especie de su familia con poblaciones transpacíficas, es decir que se distribuye a ambos lados del Océano Pacífico.

Por su parte, *M. spinosa* habita aguas atlánticas desde el Río de la Plata hacia el sur a lo largo del talud continental hasta Tierra del Fuego y el Banco Burwood (Takeda y Hatanaka, 1984; Lovrich

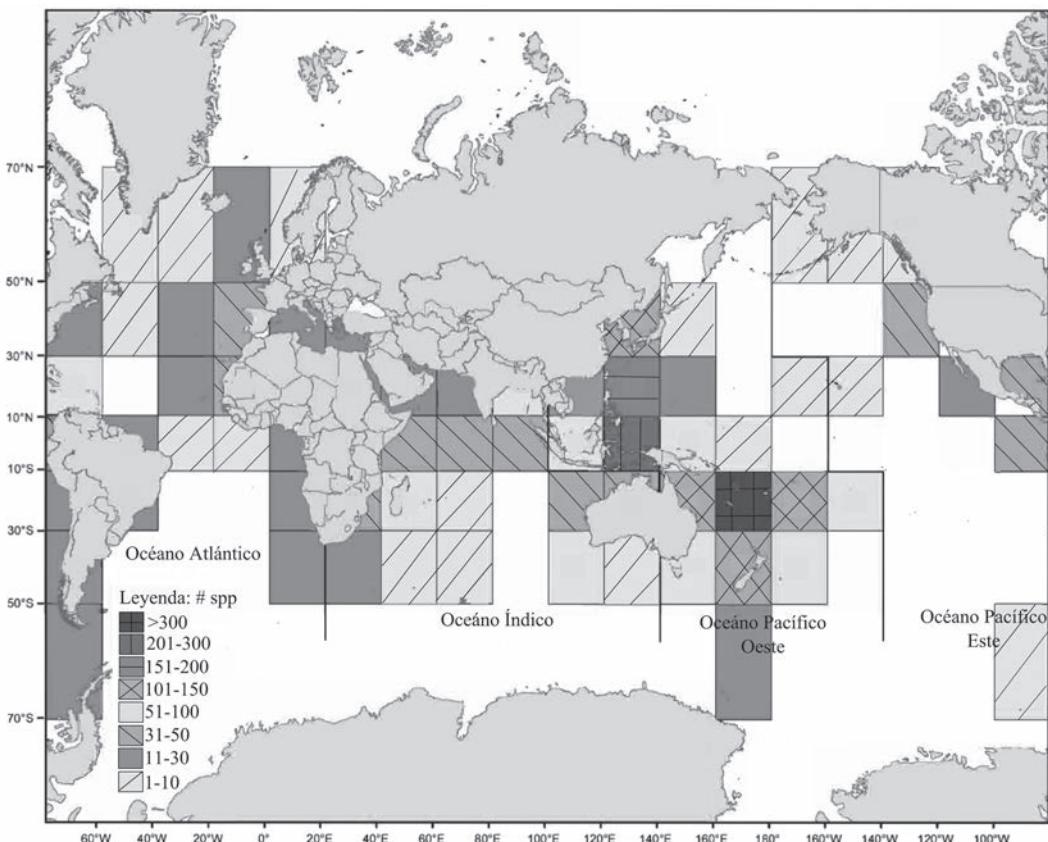


Figura 4. Número de especies de langostillas cada $20^\circ \times 20^\circ$ incluyendo todos los estratos de profundidad (modificado de Schnabel *et al.*, 2011b).



et al., 2005; Baba et al., 2008), Islas Malvinas (Spivak, 1997) y el Océano Índico sudoccidental (Roterman et al., 2013).

MORFOLOGÍA

La morfología externa de las langostillas se ha estudiado de manera extensa, principalmente en el contexto de la sistemática. La forma del cuerpo de las langostillas es variada dentro de los principales grupos taxonómicos (ver Sistemática) aunque comparten características generales. Durante los últimos años, el descubrimiento de nuevas especies de langostillas en nuevos ambientes ha contribuido en la descripción de llamativas formas.

Las langostillas poseen un amplio rango de tamaño que varía desde unos pocos milímetros de largo de caparazón, como en algunas especies de *Galathea* spp. hasta casi 10 cm en *Munidopsis aries*. La forma general de las langostillas es similar a la de las langostas pero su cuerpo está aplanoado dorsoventralmente. Como en todos los crustáceos decápodos el plan corporal consta de uncefalotórax (cefalon + tórax) cubierto por un caparazón, y un abdomen. Están formados por diecinueve segmentos (cincocefálicos, ocho torácicos y seis abdominales) cada uno con un par de apéndices. En elcefalotórax, la división entre los segmentos no es evidente pero puede inferirse a través del número de apéndices. Los apéndices están modificados para participar en diferentes funciones, tales como la locomoción, la manipulación del alimento, la limpieza, la reproducción, la incubación de los huevos, etc. (Figura 5) (Baba et al., 2011a).

CEFALOTÓRAX Y ABDOMEN

Una de las principales características diagnósticas de las distintas especies de langostillas es la forma y ornamentación del caparazón. Su superficie puede ser rugosa, lisa, granulosa, espinosa. Varias especies presentan sedas sobre el caparazón, las que pueden ser simples o plumosas. El caparazón de las langostillas está marcado por distintos surcos, comunes a la mayoría de las familias; se observan los surcos cervical, postcervical y branquiocardíaco (Figura 5). Además, la superficie está delimitada en regiones que concuerdan con la disposición de los órganos internos (Figura 6).

El abdomen en las langostillas comprende seis segmentos y se encuentra parcialmente plegado bajo el tórax. En vista dorsal, sólo los tres primeros segmentos son visibles. Cada segmento consta

de un parte dorsal más endurecida llamada tergito, un esternito ventral y sobre cada lado una placa lateral llamada pleuron. Al igual que el caparazón, la superficie del abdomen también es importante en la determinación de las distintas especies ya que puede ser rugosa, lisa, espinosa, presentar estrías o crestas transversales (Baba et al., 2011a).

APÉNDICES

Los primeros apéndices, los ojos pedunculados, son precefálicos y se encuentran a cada lado del rostro. Usualmente, los ojos presentan cierto grado de movimiento aunque en algunas especies, como las pertenecientes a Kiwaidae que habitan en chimeneas hidrotermales, están reducidos a membranas.

Dentro del grupo de apéndicescefálicos, los primeros son las anténulas, que se ubican por detrás de los ojos. En la mayoría de las familias las anténulas son similares aunque existen variaciones en cuanto al grosor y tamaño. Localizadas posterolateralmente se encuentran las antenas. Estas, a diferencia de las anténulas, que poseen tres artejos, están compuestas por cinco artejos. A continuación se encuentran los apéndices del aparato bucal. Este está compuesto por seis pares de apéndices que están involucrados en el manejo del alimento, los tres pares de apéndicescefálicos posteriores, *i.e.* mandíbulas, maxílulas y maxilas; y los tres primeros pares de apéndices torácicos, *i.e.* maxilípedos 1, maxilípedos 2 y maxilípedos 3. Los apéndices bucales muestran un patrón complejo de movimiento y tienen una gran variedad de funciones, a saber, atrapar el alimento y el sedimento con los maxilípedos 3, transferirlos al interior del aparato bucal por medio de los maxilípedos 2 y 3, elegir y rechazar partículas de alimento mediante las maxílulas y los maxilípedos 1, romper el alimento y limpiar el aparato bucal por medio de los maxilípedos 2 y 3 (Baba et al., 2011a).

Los apéndices que siguen a los maxilípedos son los pereiódodos. Estos son unirrámeos y usualmente simétricos. En todas las langostillas, el primer par de pereiódodos posee quelas (pinzas), del par 2 al 4 son apéndices caminadores y, a diferencia de los Brachyura, en las langostillas y en todos los Anomura, el par 5 está reducido.

Los apéndices abdominales se denominan pleópodos y su morfología y función es muy diferente en ambos sexos. En los machos, los dos primeros pares de pleópodos se denominan gonopodios y



Galatheidae, Munididae, Munidopsidae, Eumunididae...

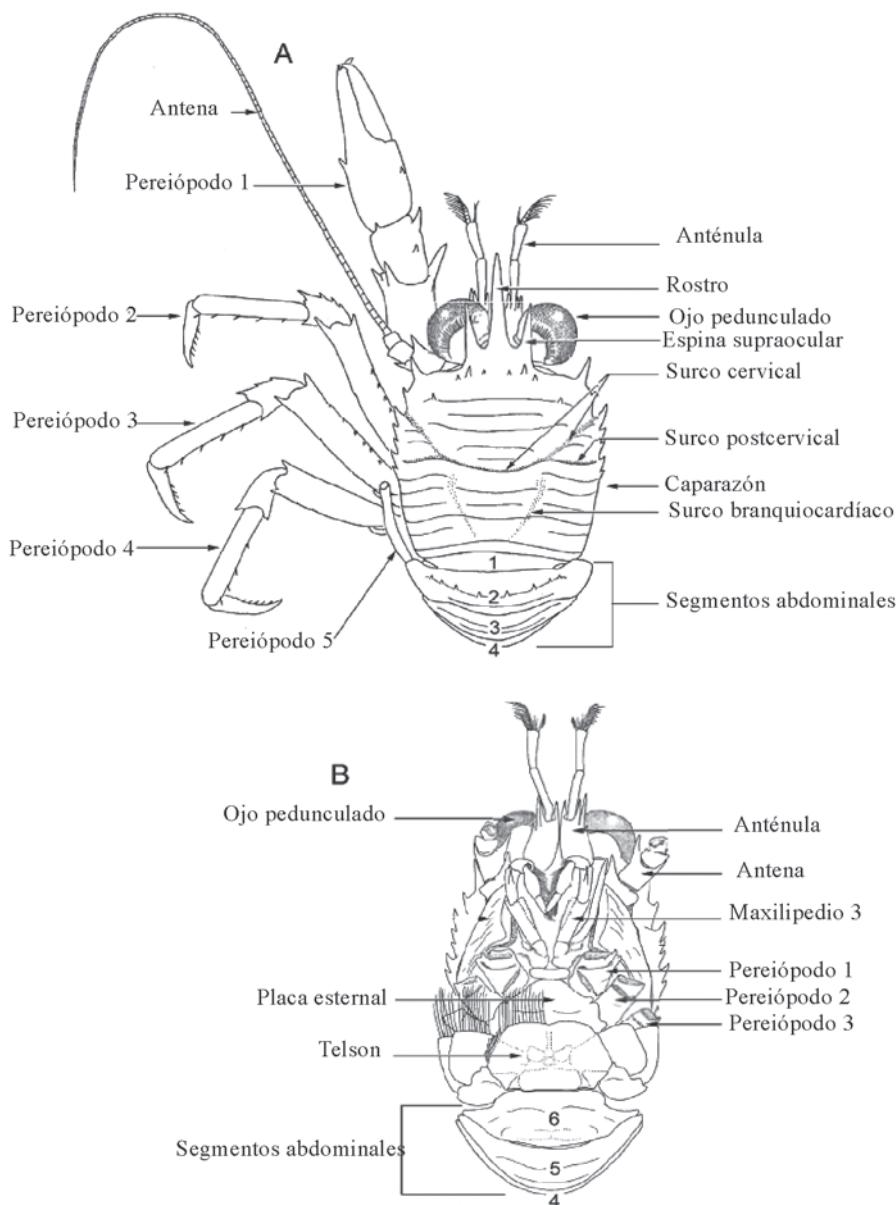


Figura 5. Esquema general de una langostilla. A, vista dorsal; B, vista ventral (modificado de Baba *et al.*, 2011a).

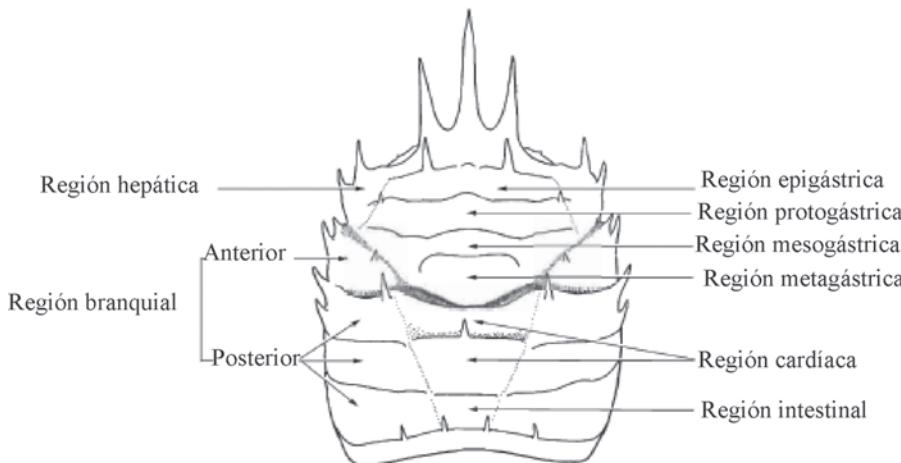


Figura 6. Principales regiones divisorias del caparazón de una langostilla (modificado de Baba *et al.*, 2011a).

están modificados para la transferencia del espermatóforo. En muchos géneros de langostillas el primer par está ausente. Los pares 3 al 5 se utilizan para la natación aunque en algunas especies pueden estar reducidos o ausentes. Por el contrario, en hembras el primer par de pleópodos está ausente y el segundo par puede estar ausente, ser rudimentario, pequeño o grande. Los pleópodos 3 al 5 son unirrámeos y poseen sedas alargadas para llevar el desove. Los urópodos son el último par de apéndices dentro del plan corporal de las langostillas. Estos apéndices son birrámeos; junto con el telson forman el abanico caudal. Se utilizan para movimientos rápidos de huída y en hembras para proteger los huevos durante la incubación (Baba *et al.*, 2011a).

Munida gregaria

En el Mar Argentino habitan dos especies de langostillas *Munida gregaria* y *M. spinosa* (ver Distribución geográfica). *Munida gregaria* es una especie dimórfica (Williams, 1973; 1980; Pérez-Barros *et al.*, 2008; 2011). Sus morfotipos “gregaria” y “subrugosa” fueron históricamente considerados especies diferentes. Sin embargo, recientemente pudo confirmarse a través de análisis genéticos, ecológicos y reproductivos, que estos dos morfos no constituyen especies distintas, sino formas diferentes de una misma especie (Figura 7) (Pérez-Barros, *et al.* 2008; 2010; 2011).

En el morfotipo “gregaria” la espina rostral es gruesa, se ensancha hacia la base y es apenas convexa en su extremo superior. En cambio, en “su-

brugosa” esta espina es larga y delgada. En “gregaria” la intersección de los márgenes laterales del caparazón y el margen anterior del mismo forman un ángulo recto, de modo que los lados del caparazón son casi paralelos. En “subrugosa” los márgenes laterales del caparazón convergen anteriormente. La intersección de estos márgenes con el margen anterior forma un ángulo obtuso. “Subrugosa” muestra el mismo número de espinas laterales que “gregaria”, pero en “subrugosa” son más largas y terminan en punta. Los pedúnculos oculares de “gregaria” poseen una constrictión en el centro, se orientan hacia los lados, y son largos y delgados. La línea divisoria entre la córnea y el pedúnculo es más o menos recta, y lleva pocas o ninguna seda. En “subrugosa” los pedúnculos oculares son cortos y anchos, y se orientan anteriormente. La línea superior de la córnea es cón-

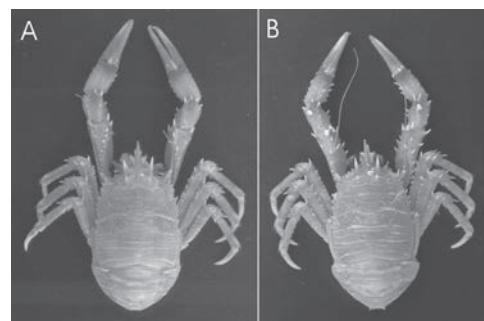


Figura 7. Morfotipos de la langostilla *Munida gregaria*. A, morfotipo “gregaria”; B, morfotipo “subrugosa” (fotos: F. Tapella).



cava y lleva numerosas sedas. En “gregaria” el segmento terminal del tercer maxilipedio es oval y con forma de hoja. En cambio en “subrugosa” es más delgado (Lagerberg, 1905).

Hace unos años se llevó a cabo un análisis morfométrico con el objetivo de proporcionar una forma objetiva de identificar los individuos de cada morfotipo. Se determinaron cuáles son las medidas morfométricas más apropiadas para predecir la pertenencia a cada morfotipo. El ancho del dactilopodito y el propodito del tercer maxilipedio, el largo del pedúnculo ocular, el ancho de la base de la espina rostral y el ancho de la porción anterior del caparazón son las medidas más adecuadas para poder determinar si un individuo pertenece al morfotipo “gregaria” o al “subrugosa” (Tapella y Lovrich, 2006).

ANATOMÍA INTERNA

La anatomía interna de las langostillas ha sido poco estudiada, se conoce en detalle solo para el género *Galathea* a partir de un estudio realizado por Pike en 1947. Sin embargo, dado que el plan de organización corporal de las langostillas marinas es bastante conservado, se podría inferir que lo encontrado en *Galathea* es aplicable a las otras familias de langostillas (Baba *et al.*, 2011a).

MUSCULATURA

Como en otros decápodos, los músculos abdominales de *Galathea squamifera* se pueden agrupar en cuatro series: músculos flexores principales, flexores superficiales, extensores y extensores laterales. Los músculos flexores se ubican ventralmente dentro del abdomen, son mayoritarios y están involucrados en la flexión abdominal. Dentro de los flexores principales se encuentran los músculos transversales, que conectan ambos lados de cada segmento abdominal 1-5, los músculos longitudinales centrales, que actúan como apoyo para los músculos oblicuos anteriores, y los oblicuos anteriores y posteriores, que conectan segmentos distintos y poseen un rol importante en la flexión abdominal. Los músculos flexores superficiales se ubican por debajo de los principales y unen segmentos sucesivos. Los músculos extensores recubren a los músculos flexores y están implicados en la extensión abdominal (Baba *et al.*, 2011a).

SISTEMA DIGESTIVO

El aparato digestivo de *Galathea squamifera*

está dividido en tres regiones, *i.e.* un tracto anterior, uno medio y uno posterior (Figura 8A y B). Tanto el tracto anterior como el posterior están revestidos internamente por quitina, no así el tracto medio (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

La boca, que está precedida por un labro quitinoso, conduce directamente a un esófago corto que se dilata para formar el estómago. El esófago y el estómago constituyen el tracto anterior. El estómago está a su vez dividido en dos partes, una anterior “moledora” más espaciosa, *i.e.* estómago cardíaco; y una posterior “filtradora” más angosta, *i.e.* estómago pilórico. El estómago posee osículos quitinosos en sus paredes dorsal y laterales, que están generalmente conectados por ligamentos. Algunos de estos osículos presentan dientes que forman un molinillo gástrico, cuya función es triturar el alimento por acción de musculatura extrínseca. Una vez que el alimento fue molido y digerido por las enzimas provenientes de los divertículos digestivos o hepatopáncreas, pasa por la válvula cardíaco-pilórica al estómago pilórico donde es filtrado. El estómago pilórico está dividido en dorsal y ventral, las partículas más gruesas pasan al estómago pilórico dorsal, y de allí al tracto posterior donde pasan a formar parte del pellet fecal, mientras que las más finas y el material disuelto van hacia la parte ventral del estómago pilórico y de allí al hepatopáncreas donde son absorbidas (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

En *Galathea squamifera* el tracto medio está tan reducido, que está virtualmente restringido a las aberturas del hepatopáncreas. A diferencia de la mayoría de los anomuros y braquioúros, *Galathea squamifera* no posee ciegos en el tracto medio (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

En los decápodos el hepatopáncreas tiene funciones de secreción de enzimas digestivas, absorción y almacenamiento de nutrientes (Ruppert y Barnes, 1996). En *Galathea squamifera* el hepatopáncreas está compuesto por masas de túbulos ciegos que forman un órgano de color marrón que ocupa la mayor parte del espacio disponible en las cavidades ventral y laterales del tórax (Figura 8B). Los túbulos están formados por un epitelio simple en el que se distinguen tres tipos de células, *i.e.* absorbentes, glandulares y de reemplazo (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

El tracto posterior o intestino es un tubo circular que se extiende por debajo de la cavidad pericárdica y la parte posterior de los órganos reproductivos, entra en el abdomen por encima de los músculos

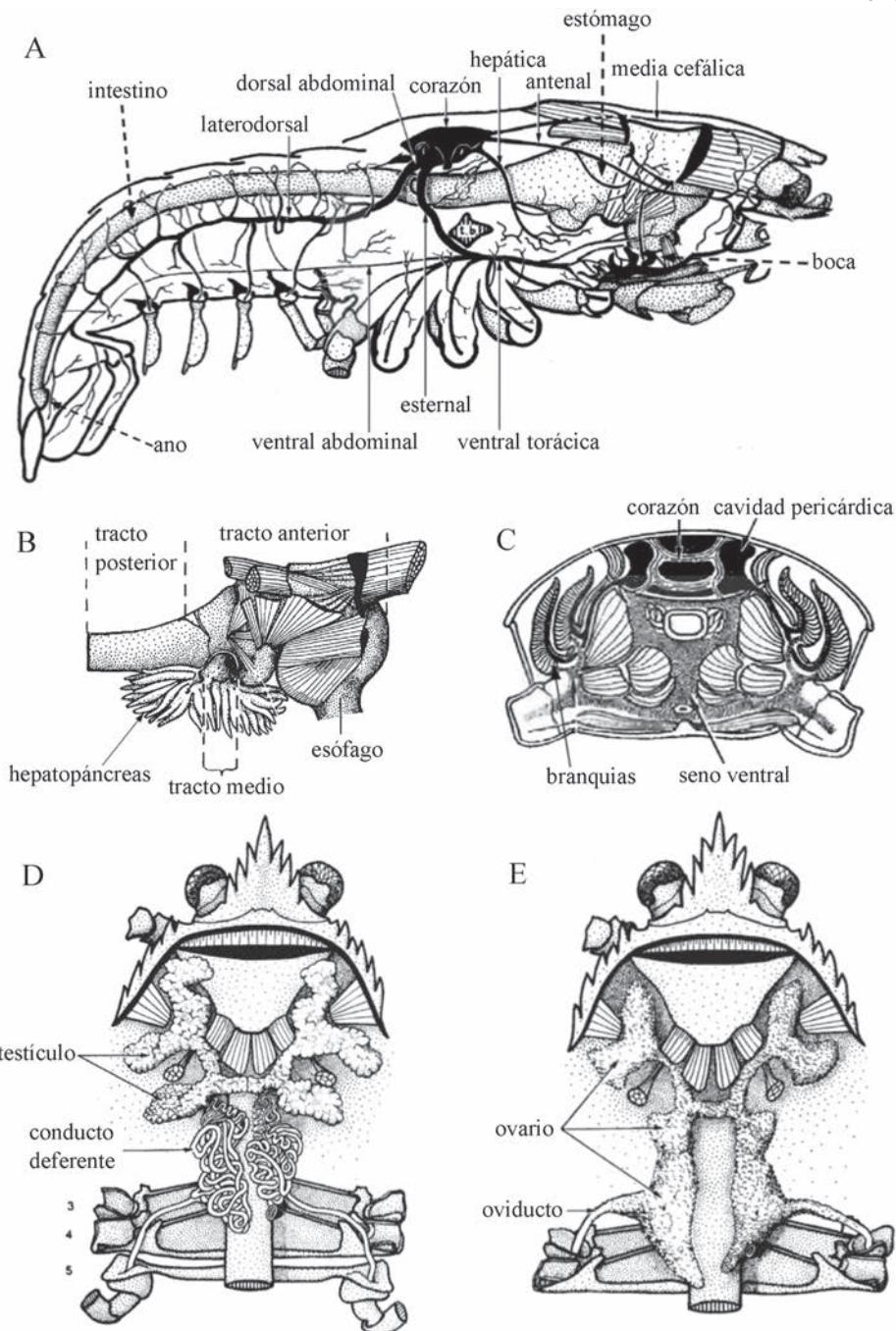


Figura 8. Anatomía interna de *Galathea squamifera*. A, sistema digestivo (flechas punteadas) y circulatorio (arterial) (flechas enteras), vista lateral. B, tracto digestivo, vista lateral. C, sistema circulatorio y respiratorio, esquema del corte transversal de la región torácica. D, sistema reproductivo masculino, vista dorsal. E, sistema reproductivo femenino, vista dorsal. (Modificado de Baba *et al.*, 2011a).



flexores y termina en el ano ubicado en la cara ventral del telson (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

SISTEMA RESPIRATORIO

El intercambio gaseoso se realiza a través de filobranquias ubicadas en las cámaras branquiales a ambos lados del tórax (Figura 8C). En los decápodos, el número y la disposición de las branquias varía, pero primitivamente poseen cuatro branquias a cada lado de todos los segmentos torácicos: una pleurobranquia en la pared lateral, dos artrobranquias en la intersección membranosa entre el apéndice y el segmento, y una podobranquia sobre la coxa del apéndice (Felgenhauer, 1992; Ruppert y Barnes, 1996; Baba *et al.*, 2011a). En las langostillas, las podobranquias están ausentes. Hay artrobranquias en los segmentos torácicos 3-7 (que llevan los maxilípedos 3 y pereiópodos 1-4) (en Kiwaïdae las artrobranquias del segmento 3 son vestigiales) y pleurobranquias en los segmentos torácicos 5-8 (que llevan los pereiópodos 2-5) (ausentes en Kiwaïdae). Se considera que los epipoditos también poseen una función respiratoria. Los Eumunididae y Kiwaïdae poseen epipoditos en los maxilípedos 1 pero no en el resto de los apéndices torácicos. En los Chirostyliidae ningún apéndice torácico posee epipoditos. Los Galatheidae en general presentan epipoditos en los maxilípedos 1 y 3, y pueden estar presentes o ausentes en los pereiópodos 1-3 (Baba *et al.*, 2011a).

SISTEMA CIRCULATORIO

El corazón está ubicado bajo la región cardíaca del caparazón (Figura 8A y C). Es piriforme y aplanado dorsoventralmente. La sangre entra al corazón desde el seno pericárdico por tres pares de ostiolas (dos laterales y uno ventral) y es bombeada hacia las distintas partes del cuerpo. Cinco arterias parten de la región anterior del corazón, *i.e.* una anterior (media cefálica), dos antenales y dos hepáticas; y tres de la región posterior, *i.e.* dos dorsales y una esternal (Figura 8A). La sangre llega directo a los órganos por medio de arterias terminales delgadas. La sangre venosa drena a una red de espacios hemocélicos o lagunas y luego hacia el seno esternal medioventral. Finalmente pasa a las branquias donde ocurre el intercambio gaseoso para luego volver al seno pericárdico (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

SISTEMA REPRODUCTIVO MASCULINO

El aparato reproductor masculino está formado

por un par de testículos y sus respectivos conductos deferentes, cada uno de los cuales desemboca en un gonoporo ubicado en la superficie ventral de la coxa del quinto pereiópodo (Figura 8D) (*Galathea squamifera* Pike, 1947; *G. intermedia* Kronenberger *et al.*, 2004; *Munida gregaria* morfo subrugosa Tapella, 2002). Tapella (2002) reporta que en *Munida gregaria* morfo subrugosa de ambos testículos nacen sendos conductos deferentes. Los testículos están ubicados en la región céfalotorácica, son dorsolaterales al estómago y ventrales al corazón, y están rodeados por el hepatopáncreas (Kronenberger *et al.*, 2004). Los testículos están unidos entre sí por una comisura inmediatamente posterior al corazón (Tapella, 2002). Los conductos deferentes son más delgados y están más compactamente enrollados en su parte proximal, aumentan progresivamente de diámetro hacia la parte intermedia y en su parte distal forman un tubo largo y recto que se funde con el ducto eyaculatorio frente al gonoporo (Pike, 1947; Tapella, 2002, Kronenberger *et al.*, 2004; Baba *et al.*, 2011a). La descripción de los espermatozoides y espermatóforos de las langostillas excede los objetivos del presente capítulo y puede ser consultada en Baba *et al.* (2011a) y sus referencias.

SISTEMA REPRODUCTIVO FEMENINO

El aparato reproductor femenino está formado por el ovario y un par de oviductos, cada uno de los cuales desemboca en un gonoporo (Figura 8E) (*Galathea squamifera* Pike, 1947; *G. intermedia* Kronenberger *et al.*, 2004). El ovario está formado por dos ramas longitudinales dorsolaterales al estómago (Baba *et al.*, 2011a). Ambas ramas están conectadas transversalmente a la altura del corazón formando una estructura con forma de H. Los oviductos se originan cerca del extremo posterior de cada rama, son tubulares y conectan al ovario con las aberturas genitales, *i.e.* los gonoporos, que se encuentran en la superficie ventral de la coxa del tercer pereiópodo (Tapella, 2002; Kronenberger *et al.*, 2004; Baba *et al.*, 2011a).

SISTEMA EXCRETOR

En los decápodos, la excreción de gran parte de los residuos nitrogenados se realiza a través de las branquias (Ruppert y Barnes, 1996). Pese a que las glándulas antenales se conocen como los órganos excretores, estarían más relacionadas con la regulación iónica (Ruppert y Barnes, 1996; Baba *et al.*, 2011a).



Las glándulas antenales son órganos pares y en los decápodos están formadas por tres partes: un saco terminal, un laberinto y una vejiga (Figura 9A). Las paredes del saco terminal contienen podocitos que filtran la hemolinfa. El filtrado luego pasa al laberinto donde ocurre el procesamiento del mismo, y es finalmente conducido a la vejiga por medio de un canal excretor. La vejiga está conectada a un conducto que la comunica con la abertura exterior ubicada en la superficie ventral del primer artejo de las antenas (Baba *et al.*, 2011a).

Los sacos terminales de las glándulas antenales de *Galathea squamifera* están rodeados por el laberinto, que a su vez se comunica con la vejiga en el hilio. Los sacos antenales + laberinto de *G. squamifera* poseen aspecto ramificado y están ubicados sobre los esternitos cefálicos anteriores a las mandíbulas, a ambos lados del esófago. En vista dorsal, la vejiga de *G. squamifera* ocupa la mitad anterior del céfalo-órax y posee una contricción en el centro que la divide en anterior y posterior. El uréter se origina en el hilio de la vejiga y conduce a la abertura exterior (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

SISTEMA NERVIOSO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

El sistema nervioso de los crustáceos muestra una clara tendencia a la fusión de ganglios (Ruppert y Barnes, 1996). En los decápodos posee un plan de organización común, está formado por ganglios pareados en cada segmento, que están conectados transversalmente por una comisura y longitudinalmente por el cordón nervioso desde el cual los nervios inervan los órganos del cuerpo (Baba *et al.*, 2011a).

En *Galathea squamifera* se puede dividir en una cadena nerviosa ventral y un nervio estomacogástrico (Figura 9B y C). La cadena nerviosa ventral está a su vez formada por un ganglio supraesofágico o cerebro, una masa ganglionar torácica y una cadena nerviosa abdominal. El ganglio supraesofágico está ubicado en posición anterior al esófago y ventral al estómago cardíaco. Dentro de esta masa están agregados cuatro pares de ganglios que inervan el rostro, los ojos, los apéndices cefálicos anteriores, etc. La masa ganglionar torácica está compuesta por dos grupos de ganglios, *i.e.* la masa ganglionar subesofágica y la masa ganglionar torácica principal. La primera está compuesta por cinco pares de ganglios e inerva

los apéndices cefálicos posteriores, y los tres pares de maxilípedos, mientras que la segunda está compuesta por seis pares de ganglios e inerva los cinco pares de pereípodos y el primer segmento abdominal. La cadena nerviosa abdominal está formada por cinco pares de ganglios, el primero de los cuales está situado aproximadamente en el centro del segundo segmento abdominal y unido a la masa ganglionar torácica. El nervio estomacogástrico se origina de los dos ganglios paresofágicos e inerva el labro, los músculos gástricos anteriores y la musculatura intrínseca del estómago (Pike, 1947; Baba *et al.*, 2011a).

Los Galatheoidea y los Chirostyloidea poseen ojos de superposición reflectantes. Las sedas de las anténulas, las antenas y los apéndices bucales, y probablemente también las de algunos pereípodos, poseen una función quimio-sensorial. En las langostillas el estatocisto está ubicado dorsalmente en el artejo basal del pedúnculo antenular (Baba *et al.*, 2011a).

SISTEMA ENDÓCRINO

En *Galathea squamifera* el órgano X y la glándula del seno se encuentran en los pedúnculos oculares. El órgano Y y la glándula androgénica no han sido estudiados en las langostillas aún (Baba *et al.*, 2011a).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Las langostillas presentan sexos separados y hasta el presente, no se conocen especies que presenten hermafroditismo. Los caracteres sexuales primarios son la posición de los gonoporos y la forma de los pleópodos (Baba *et al.*, 2011a). En los machos, los pleópodos están modificados para la transferencia de espermatóforos hacia el gonoporo de las hembras. Las hembras no presentan gonopodios modificados y también han perdido el primer par de pleópodos (Thiel y Lovrich, 2011). En muchas especies existe un marcado dimorfismo sexual, principalmente distinguible en el tamaño corporal y el largo de las quelas. Particularmente, las hembras de *Munida gregaria* son un poco más pequeñas que los machos, esto podría estar relacionado con un menor crecimiento asociado a una mayor inversión reproductiva posterior a la madurez sexual (Rodríguez y Bahamonde, 1986). La talla de madurez sexual suele ser distinta entre ambos sexos. Los machos alcan-

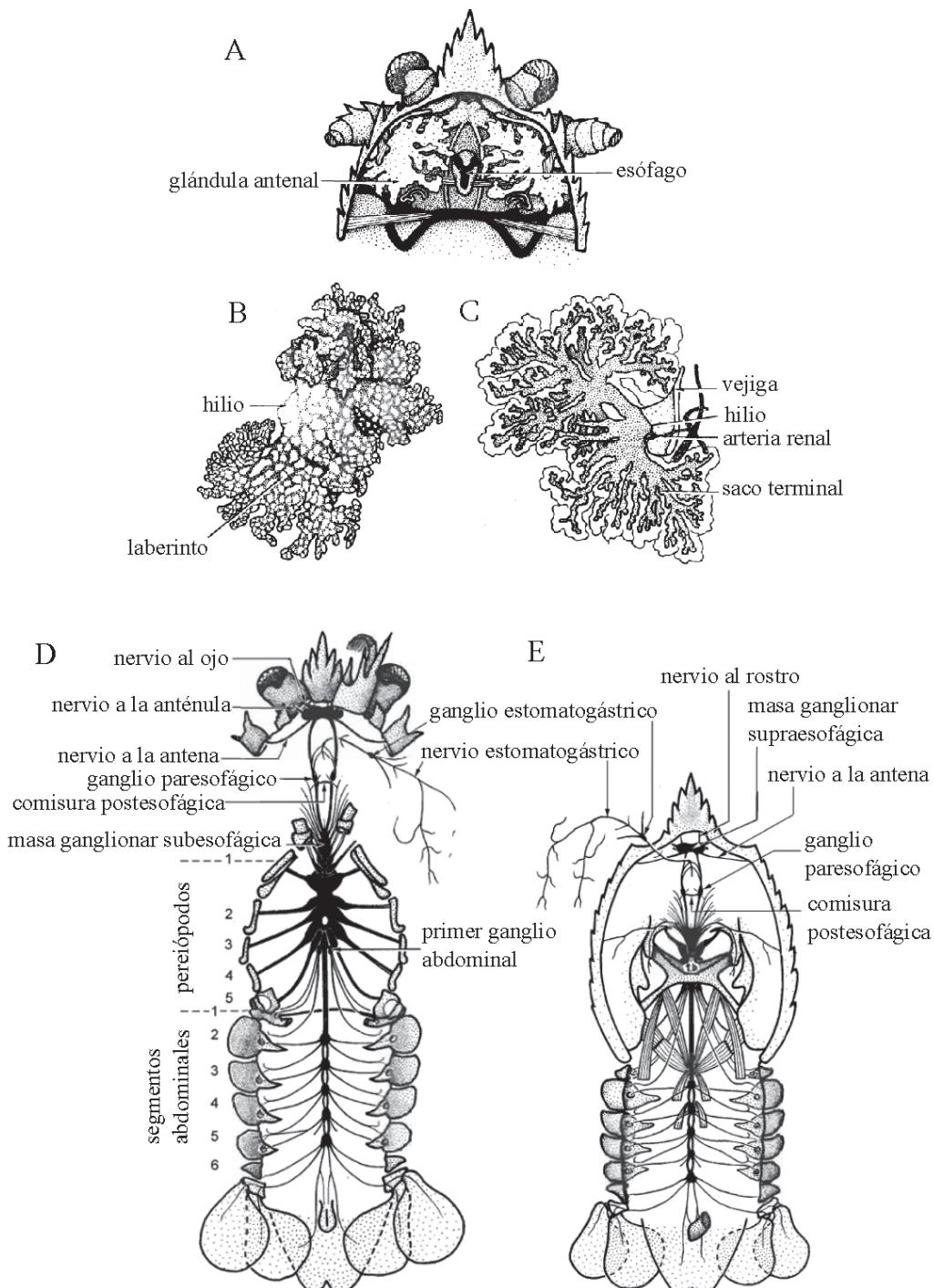


Figura 9. Anatomía interna de *Galathea squamifera* (continuación). A, sistema excretor, vista dorsal (después de remover el molinillo gástrico, la vejiga y el músculo aductor de la mandíbula). B y C, sistema excretor, glándula antenal. D, sistema nervioso, vista ventral. E, sistema nervioso, vista dorsal. (Modificado de Baba *et al.*, 2011a).



zan la madurez morfométrica a ciertas tallas, sin embargo, son sexualmente activos antes del crecimiento diferencial de sus quelas. Por su parte, las hembras alcanzan la madurez sexual a tallas similares que otras *Munida* spp. (Tapella *et al.*, 2002b) y el número de huevos que puedan llevar en su abdomen está directa y positivamente correlacionado con su tamaño.

Al igual que en otros crustáceos decápodos, el potencial reproductivo de las langostillas depende de la duración de la temporada reproductiva, de la cantidad de puestas que producen durante cada temporada, y del número de temporadas en las que producen puestas (Thiel y Lovrich, 2011). En el Mar Argentino, el número de puestas que producen las hembras de *Munida gregaria* durante una misma temporada reproductiva varía latitudinalmente. En el Golfo Nuevo (42°S), las hembras de *M. gregaria* pueden producir tres puestas consecutivas durante una temporada reproductiva. Este patrón se debe a la capacidad de las hembras de re-madurar sus ovarios mientras se produce el desarrollo embrionario (Dellatorre y Barón, 2008). En el Golfo San Jorge (46°S), las hembras producen una nueva puesta inmediatamente después de la eclosión de las larvas. Así, en esta latitud producen al menos dos puestas consecutivas en la misma temporada (Vinuesa, 2007). En cambio, en el Canal Beagle (54°S), la población más austral de *M. gregaria*, las hembras producen una sola puesta durante una temporada reproductiva (Tapella *et al.*, 2002b). El desarrollo embrionario también se relaciona con la latitud. En los 42° S el desarrollo embrionario tiene una duración de ca. 28 días (Dellatorre y González-Pisani, 2011), mientras que en el límite sur de su distribución geográfica (54° S) aumentaría a ca. 90 días (Tapella *et al.*, 2002b).

La variación latitudinal en ciertos rasgos de la historia de vida de *Munida gregaria* también se refleja en el número de huevos y su tamaño. La población del Golfo Nuevo presenta huevos más pequeños y en mayor cantidad que la población más austral (Canal Beagle). Esta última presenta huevos con mayor contenido de materia orgánica, característica relacionada con una mayor duración del desarrollo embrionario en aguas más frías (Vinuesa, 2007). Asimismo, el tamaño de los huevos refleja el tipo de desarrollo larval (Anger, 2001). El desarrollo larval de las langostillas refleja el patrón de la mayoría de los crustáceos decápodos, en los que se puede observar dos ti-

pos de desarrollo, i) desarrollo larval extendido, con larvas que eclosionan de huevos pequeños y atraviesan un número variable (4-6) de estadios zoea, y ii) desarrollo larval abreviado en el que las larvas eclosionan de huevos grandes, con mucho vitelo, y atraviesan pocos (2-3) estadios zoea (Baba *et al.*, 2011b). Ambos tipos de desarrollo se corresponden con dos tipos de alimentación larval distinta. Por lo general, las larvas con desarrollo extendido son planctotróficas, mientras que las larvas con desarrollo abreviado son lecitotróficas. A través de las distintas mudas, los diferentes estadios zoea cambian su morfología hasta llegar a un estadio megalopa. Este estadio, previo a un primer juvenil, es producto de la metamorfosis que sufre el último estadio zoea, y presenta características morfológicas muy diferentes de éstas. El estadio megalopa es similar a un adulto pequeño pero se diferencia de éste principalmente en que aún utiliza los apéndices abdominales para la natación. Aunque en muestras de plancton se han podido observar cinco estadios zoea para *Munida gregaria*, el desarrollo larval estudiado en el laboratorio a una temperatura de 8°C muestra seis estadios zoea, seguidos de un estadio megalopa (Figura 10) (Pérez-Barros *et al.*, 2007).

Las larvas de *Munida gregaria* son las más frecuentes entre las larvas de decápodos en la plataforma continental argentina. A partir de octubre sus densidades son máximas, alcanzando valores >350 individuos l^{-1} (Bacardit, 1986). En el archipiélago fueguino, los estadios larvales de *M. gregaria* también se encuentran entre los más abundantes, característica que se corresponde con la alta abundancia bentónica y la presencia de agregaciones pelágicas. Particularmente en el Canal Beagle, la presencia de los primeros estadios larvales se observa durante fines del invierno, continuando el desarrollo durante la primavera-verano (Lovrich, 1999). Este patrón estacional en la presencia y abundancia de larvas de *M. gregaria* podría estar relacionado con cambios tanto en la biomasa de fitoplancton como en su composición.

ECOLOGÍA

HÁBITAT

Las langostillas viven en distintos tipos de hábitat. Pueden encontrarse desde la zona intermareal hasta el mar profundo, y desde hábitats relativamente estables hasta los más extremos como las fumarolas de metano, las chimeneas hidroterma-

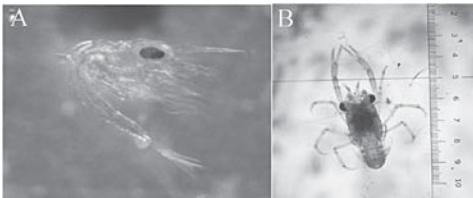


Figura 10. Estadios larvales de la langostilla *Munida gregaria*. A, zoea I; B, megalopa (fotos: P. Pérez-Barros).

les, y las zonas de mínimo oxígeno, entre otras (Lovrich y Thiel, 2011). Por otro lado, se encuentran presentes en la Antártida, lugar donde los crustáceos decápodos muestran muy poca diversidad y donde ciertos grupos (e.g. Brachyura) están ausentes (Thatje *et al.*, 2005). La mayoría de las especies de langostillas forman parte de las comunidades bentónicas y poseen roles claves en ellas. Sus densidades suelen ser muy altas, alcanzando varios individuos por metro cuadrado. Los Munidopsidae habitan típicamente en el talud externo hasta profundidades abisales, los Munididae se encuentran típicamente en la plataforma externa hasta la profundidad del talud, y los Galatheidae viven generalmente a poca profundidad (Ahyong *et al.*, 2010). Además, existen especies de langostillas que viven estrechamente relacionadas con otros grupos animales, como algunos Chirostyliidae que son simbiontes de corales (Baeza, 2011).

En el Mar Argentino, *Munida gregaria* habita distintos sitios con diversas características ambientales. Puede encontrarse tanto en aguas templadas y con salinidades altas como las de la plataforma continental; cuanto en aguas más diluidas y frías como las del archipiélago fueguino. Posee un rango de profundidad amplio a diferencia de *Munida spinosa* que está restringida a aguas más profundas (Spivak, 1997).

AGREGACIONES PELÁGICAS

Entre las distintas especies de langostillas, solo unas pocas pertenecientes a la familia Munididae poseen una fase pelágica durante su ciclo de vida. En el Océano Pacífico dos especies poseen este comportamiento, *Pleuroncodes planipes* y *P. monodon* en Baja California, México y Perú, respectivamente. *Pleuroncodes planipes* pasa el primer año de su ciclo de vida en la columna de agua y es considerada una de las especies más abundantes del plancton/micronecton (Aurioles-Gamboa *et al.*, 1994). *Pleuroncodes monodon* se encuentra restringida a la parte más fría de las aguas de sur-

gencia, y su posición en la columna de agua varía entre la superficie y la zona de mínimo oxígeno (Gutiérrez *et al.*, 2008). Por su parte, *Munida gregaria* puede formar agregaciones pelágicas masivas que se han observado en Nueva Zelanda (Zeldis, 1985) y también se observan en distintas zonas del Mar Argentino (Varisco y Vinuesa, 2010; Diez *et al.*, 2012). Todos los individuos que componen estas agregaciones pertenecen a la forma “gregaria” (ver Morfología). La superficie dorsal y la densidad de su caparazón hacen que *M. gregaria* sea un buen blanco acústico para frecuencias ultrasónicas, característica fundamental para el estudio de la dinámica de estas agregaciones. Los primeros estudios acústicos muestran que estas agregaciones pueden tomar diversas formas y evidenciar distintas densidades de individuos. Los ecogramas muestran complejas estructuras espaciales, que se posicionan desde la superficie hasta el fondo, formando capas que pueden extenderse por decenas de kilómetros de longitud. Varios factores pueden estar asociados a la formación de las agregaciones pelágicas de *M. gregaria* en el Mar Argentino, como por ejemplo variaciones en la productividad primaria y en la disponibilidad de sustrato para su asentamiento. Ocasionalmente, algunas agregaciones pueden ocupar la mayor parte de la columna de agua. En el Canal Beagle, los fuertes vientos predominantes del sudoeste durante mareas de sicigia pueden forzar a estas agregaciones, presionándolas sobre la costa y forzando su varamiento (Diez *et al.*, 2012), hecho que también se ha registrado en otras localidades de la Patagonia.

ECOLOGÍA TRÓFICA

Las langostillas se han diversificado, quizás como consecuencia de su capacidad para utilizar diferentes fuentes de alimento. Hay especies detritívoras, suspensívoras, herbívoras, carroñeras, depredadoras y caníbales. Además, en diferentes etapas del ciclo de vida, la misma especie puede tener diferentes hábitos. Las langostillas pelágicas son suspensívoras, mientras que las bentónicas pueden ser detritívoras, carroñeras o depredadoras (Lovrich y Thiel, 2011).

En el Canal Beagle, *Munida gregaria* se alimenta de treinta ítems distintos de alimento, aunque su dieta está compuesta principalmente por materia orgánica particulada, algas y crustáceos (Romero *et al.*, 2004). En el Golfo San Jorge, un ambiente muy influenciado por la actividad pes-



quería, la fase bentónica de *M. gregaria* es carroñera y se alimenta principalmente del descarte de las pesquerías de merluza y langostino; aunque en áreas con ausencia de pesca la dieta de esta especie es más diversa (Varisco y Vinuesa, 2007).

Las langostillas son presas de varias especies, particularmente de los depredadores tope. Las especies de la familia Munididae constituyen uno de los principales ítems en la dieta de peces, aves y mamíferos marinos, crustáceos y otros invertebrados (Figura 11). De esta manera, su posición como intensas filtradoras y consumidoras de materia orgánica particulada hace que las langostillas posean un rol trófico relevante, *i.e.* intermediarias entre los productores primarios y los depredadores tope, y mejoren la eficiencia del traspaso de energía en las tramas tróficas (Romero *et al.*, 2004).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Los crustáceos decápodos representan recursos pesqueros altamente valorados. Varias especies de crustáceos han sido sobreexplotados, en consecuencia, las langostillas surgen como alternativas a esas pesquerías. Principalmente, las langostillas se pueden utilizar para el consumo humano como camarón coctelero. Existen usos alternativos, pueden ser utilizados como ingredientes en la dieta de camarones y alimentos para pescado, como fuentes de proteínas para la fabricación de quesos, o como harina para alimentos balanceados (Auriolles-Gamboa y Balart, 1995). La fase pelágica de ciertas especies de langostillas es rica en lípidos linoleicos, de gran importancia en la alimentación de truchas y salomes en cultivo. Incluso, esta fase pelágica posee hasta cinco veces mayor concentración de lípidos que la fase bentónica (Auriolles-Gamboa *et al.*, 1994).

A pesar de la amplia distribución de las langostillas, la pesca comercial de munididos está

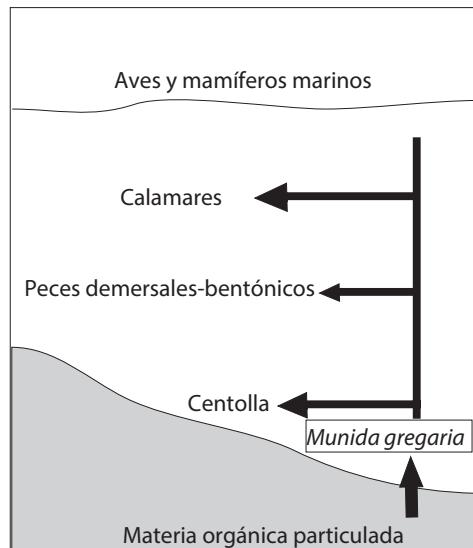


Figura 11. Relaciones tróficas de *Munida gregaria* en el Canal Beagle (modificado de Lovrich y Thiel, 2011).

instalada sólo en Latinoamérica, especialmente en Chile (Wehrtmann y Acuña, 2011). Además, debido a su abundancia, han sido consideradas potenciales recursos pesqueros en otros países, como Nueva Zelanda y México.

Particularmente, en la plataforma continental argentina *Munida gregaria* es una de las principales especies de la fauna acompañante de las pesquerías de merluza y langostino (Roux *et al.*, 2012). En especial, en el Golfo San Jorge, la abundancia de langostilla creció notablemente desde el año 2008 al 2011 afectando el patrón histórico de desembarque de langostino (Madirolas *et al.*, 2013). Como recurso pesquero, *M. gregaria* es aún un recurso comercial potencial. Sin embargo, en las Islas Malvinas esta especie posee desembarques considerables, con capturas máximas de 264 toneladas en el año 2007 (FAO, <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-capture-production/en>).



GLOSARIO

(basado en <http://atiniui.nhm.org/glossary/>)

- Antena: segundo par de apéndices céfálicos, situado entre anténulas y órbitas.
- Anténula: primer par de antenas.
- Birrámeo: formado por dos ramas.
- Cefalotorax: cabeza y tórax fusionados.
- Ecdisis: proceso en el que los artrópodos mudan su caparazón.
- Endopodito: apéndice de un crustáceo decápodo que posee una rama exterior, exopodito, y una interior, endopodito.
- Exopodito: apéndice de un crustáceo decápodo que posee una rama exterior, exopodito, y una interior, endopodito.
- Gonopodios: órganos sexuales masculinos situados bajo el abdomen.
- Maxilipedio: apéndice torácico modificado que funciona como parte del aparato bucal.
- Megalopa: estadio del desarrollo larval posterior a la metamorfosis y previo al primer cangrejo.
- Pereiópodos: cinco pares de apéndices torácicos posteriores.
- Pleópodos: apéndices abdominales, utilizados para la incubación de los huevos.
- Tórax: en crustáceos, la porción media del cuerpo, entre la cabeza y el abdomen.
- Unirrámeo: formado por una rama.
- Zoea: estadio del desarrollo larval previo a la metamorfosis.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Gustavo Lovrich y a Daniel Roccatagliata por las sugerencias realizadas.

BIBLIOGRAFIA

- Ahyong S., Baba K., Macpherson E. y Poore G. 2010. A new classification of the Galatheoidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Zootaxa* 2676: 57-68.
- Ahyong S. y O'Meally D. 2004. Phylogeny of the Decapoda Reptantia: resolution using three molecular loci and morphology. *Raffles Bulletin of Zoology* 52: 673-693.
- Ahyong S. y Poore G. 2004. Deep-water Galatheidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) from southern and eastern Australia. *Zootaxa* 472: 1-76.
- Ahyong S.T., Schnabel K.E. y Maas E. 2009. Anomuran phylogeny: new insights from molecular data. En: *Crustacean Issues Vol. 18: Decapod Crustacean Phylogenetics*. Martin, Crandall y Felder (eds). CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp. 399-414.
- Ahyong S., Schnabel K. y Macpherson E. 2011. Phylogeny and fossil record of the marine squat lobsters. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing. Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 73-104.
- Anger K. 2001. The biology of decapod crustacean larvae. *Crustacean Issues Volume 14*. Balkema. Lisse. Holanda. pp 419.
- Arntz W., Thatje S., Linse K., Avila C., Ballesteros M., Barnes D., Cope T., Cristobo F., De Broyer C., Gutt J., Isla E., López-González P., Montiel A., Munilla T., Ramos Esplá A., Raupach M., Rauschert M., Rodríguez E. y Teixidó N. 2006. Missing link in the Southern Ocean: sampling the marine benthic fauna of remote Bouvet Island. *Polar Biology* 29: 83-96.
- Auriolles-Gamboa D. y Balart E. 1995. La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C, La Paz, Baja California.
- Auriolles-Gamboa D., Castro-González M. y Pérez-Flores R. 1994. Annual mass strandings of pelagic red crabs, *Pleuroncodes planipes* (Crustacea, Anomura, Galatheidae), in Bahía Magdalena, Baja-California-Sur, Mexico. *Fishery Bulletin* 92: 464-470.
- Baba K., Ahyong S.T. y Macpherson E. 2011a. Morphology of marine squat lobsters. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing. Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 1-38.
- Baba K., Ahyong S.T. y Macpherson E. 2011b. Developmental biology of squat lobsters. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing. Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 105-148.
- Baba K., Macpherson E., Poore G., Ahyong S., Bermudez A., Cabezas P., Lin C.-W., Nizinski M., Rodrigues C. y Schnabel K. 2008. Catalogue of squat lobsters of the world (Crustacea: Decapoda: Anomura—families Chirostyliidae, Galatheidae and Kiwaidae). *Zootaxa* 1905: 1-220.
- Bacardit R. 1986. Larvas de Crustacea Decapoda del Mar Patagónico Argentino, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfológicos, ecológicos y filogenéticos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. pp 297.
- Baeza J. 2011. Squat lobsters as symbionts and in chemohautotrophic environments. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing. Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 249-270.
- Cabezas P., Macpherson E. y Machordom A. 2008. A new



- genus of squat lobster (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the South West Pacific and Indian Ocean inferred from morphological and molecular evidence. *Journal of Crustacean Biology* 28: 68-75.
- Cabezas P., Macpherson E. y Machordom A. 2009. Morphological and molecular description of new species of squat lobster (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) from the Solomon and Fiji Islands (SW Pacific). *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 465-493.
- Cabezas P., Macpherson E. y Machordom A. 2010. Taxonomic revision of the genus *Paramunida* Baba, 1988 (Crustacea: Decapoda: Galatheidae): a morphological and molecular approach. *Zootaxa* 2712: 1-60.
- Cabezas P., Macpherson E. y Machordom A. 2011. *Allogalathea* (Decapoda: Galatheidae): a monospecific genus of squat lobsters? *Zoological Journal of the Linnean Society* 162: 245-270.
- Dellatorre F. y Barón P. 2008. Multiple spawning and length of embryonic development of *Munida gregaria* in northern Patagonia (Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88: 975-981.
- Dellatorre F.G. y González-Pisani X. 2011. Embryonic development and fecundity of the squat lobster *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) in northern Patagonia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91: 695-704.
- Diez M., Pérez-Barros P., Romero M.C., Scioscia G., Tapella F., Cabreira A., Madirolas A., Raya Rey A. y Lovrich G.A. 2012. Pelagic swarms and beach strandings of the squat lobster *Munida gregaria* (Anomura: Munididae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Polar Biology* 35: 973-983.
- Felgenhauer B. 1992. Internal Anatomy of the Decapoda: An Overview. En: *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Volume 10: Decapod Crustacea*. Wiley-Liss, Inc. pp 45-75.
- Gutiérrez M., Ramírez A., Bertrand S., Mórón O. y Bertrand A. 2008. Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster 'munida' (*Pleuroncodes monodon*) and anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru. *Progress in Oceanography* 79: 256-263.
- Kronenberger K., Brandis D., Türkay M. y Storch V. 2004. Functional morphology of the reproductive system of *Galathea intermedia* (Decapoda: Anomura). *Journal of Morphology* 262: 500-516.
- Lagerberg T. 1905. Anomura und Brachyura der Schwedischen Südpolar Expedition. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar Expedition* 5 (Zool.1) (7): 6-10.
- Lovrich G. 1999. Seasonality of larvae of Brachyura and Anomura (Crustacea Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. En: *Magellan-Antarctic: Ecosystems that drifted apart Arntz y Ríos (eds)*. *Scientia Marina*. Barcelona. España. pp 347-354.
- Lovrich G.A., Romero M.C., Tapella, F. y Thatje S. 2005. Distribution, reproductive and energetic conditions of decapod crustaceans along the Scotia Arc (Southern Ocean). *Scientia Marina* 69: 183-193.
- Lovrich G.A. y Thiel M. 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing, Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 183-222.
- Macpherson E. y Baba K. 2011. Taxonomy of squat lobsters. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing, Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 249-270.
- Macpherson E., Jones W. y Segonzac M. 2005. A new squat lobster family of Galatheoidea (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the hydrothermal vents of the Pacific-Antarctic Ridge. *Zoosystema* 27: 709-723.
- Macpherson E. y Machordom A. 2005. Use of morphological and molecular data to identify three new sibling species of the genus *Munida* Leach, 1820 (Crustacea, Decapoda, Galatheidae) from New Caledonia. *Journal of Natural History* 39: 819-834.
- Macpherson E., Richer de Forges B., Schnabel K., Samadi S., Boisselier M.C. y Garcia-Rubies A. 2010. Biogeography of the deep-sea galatheid squat lobsters of the Pacific Ocean. *Deep-Sea Research I* 57: 228-238.
- Madirolas A., Colombo G., Cabreira A., Ravalli C., Lovrich G. y Diez M. 2013. Aggregaciones pelágicas de langostilla *Munida gregaria* en el golfo San Jorge: evolución de su abundancia y distribución para el período 2008-2012. *Informe de Investigación INIDEP* 3-13: 1-29.
- McLaughlin P.A., Lemaitre R. y Sorhannus U. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its «fall-out». *Journal of Crustacean Biology* 27: 97-115.
- Pérez-Barros P., Calcagno J. y Lovrich G. 2011. Absence of a prezygotic behavioural barrier to gene flow between the two sympatric morphs of the squat lobster *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Decapoda: Anomura: Galatheidae). *Helgoland Marine Research* 65: 513-523.
- Pérez-Barros P., D'Amato M.E., Guzmán N. y Lovrich G.A. 2008. Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae), challenged by DNA sequence information. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 421-434.
- Pérez-Barros P., Romero M.C., Calcagno J. y Lovrich G.A. 2010. Similar feeding habits of two morphs of *Munida gregaria* (Decapoda) evidence the lack of trophic polymorphism. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45: 461-470.
- Pérez-Barros P., Tapella F., Romero M.C., Calcagno J.A. y Lovrich G.A. 2004. Benthic decapod crustaceans associated with captures of *Munida* spp. (Decapoda: Anomura) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 68: 237-246.
- Pérez-Barros P., Thatje S., Calcagno J. y Lovrich G. 2007. Larval development of the subantarctic squat lobster *Munida subrugosa* (White, 1847) (Anomura: Galatheidae), reared in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352: 35-41.



Galatheidae, Munididae, Munidopsidae, Eumunididae...

- Pérez-Losada M., Jara C.G., Bond-Buckup G., Porter M.L. y Crandall K.A. 2002. Phylogenetic position of the freshwater anomuran family Aeglidae. *Journal of Crustacean Biology* 22: 670-676.
- Pike R.B. 1947. Memoirs No. XXXIV. *Galathea*. Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society 55: 1-179.
- Rodríguez L.O. y Bahamonde R.F. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) en la XII Región, Chile. En: *La Pesca en Chile*. Arana (ed). Escuela de Ciencias del Mar. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso. Chile. pp 283-296.
- Romero M.C., Lovrich G.A., Tapella F. y Thatje S. 2004. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 359-365.
- Roterman C.N., Copley J.T., Linse K.T., Tyler P.A. y Rogers A.D. 2013 The biogeography of the yeti crabs (Kiwiidae) with notes on the phylogeny of the Chirostyloidea (Decapoda: Anomura). *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20130718. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0718>.
- Roux A., De la Garza J., Piñeiro R. y Bertuche D. 2012. La ruta de migración del langostino patagónico. Informe Técnico INIDEP 7.
- Ruppert E.E. y Barnes R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. 6ta ed. McGraw-Hill Interamericana. Méjico. 1114 pp.
- Schnabel K.E. y Ahyong S.T. 2010. A new classification of the Chirostyloidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Zootaxa* 2687: 56-64.
- Schnabel K.E., Ahyong S.T. y Maas E.W. 2011a. Galatheoidea are not monophyletic – Molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. *Molecular and Phylogenetic Evolution* 58: 157-168.
- Schnabel K.E., Cabezas P., McCallum A., Macpherson E., Ahong S.T. y Baba K. 2011b. World-wide distribution patterns of squat lobsters. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing, Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 149-182.
- Spivak E.D. 1997. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°-55°S): distribución y ciclos de vida. *Investigaciones Marinas* 25:69-91.
- Takeda M. y Hatanaka H. 1984. Records of Decapod Crustaceans from the Southwestern Atlantic collected by the Japanese Fisheries Research Trawlers. *Bulletin National Science Museum Tokyo* 10: 7-24.
- Tapella F. 2002. Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura: Galatheidae) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina. 154 pp.
- Tapella F. y Lovrich G.A. 2006. Morphological differences between 'subrugosa' and 'gregaria' morphs of adult *Munida* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the Beagle Channel, southern South America. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86: 1149-1155.
- Tapella F., Lovrich G., Romero M.C. y Thatje S. 2002b. Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 589-595.
- Tapella F., Romero M.C., Lovrich G.A. y Chizzini A. 2002a. Life History of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En: *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics*. Paul, Dawe, Elner, Jamieson, Kruse, Otto, Sainte-Marie, Shirley y Wood (eds). University of Alaska Sea Grant College Program. Alaska. Estados Unidos. pp 115-134.
- Thatje S., Anger K., Calcagno J., Lovrich G.A., Portner H.O. y Arntz W.E. 2005. Challenging the cold: crabs reconquer the Antarctic. *Ecology* 86: 619-625.
- Thiel M. y Lovrich G.A. 2011. Agonistic behaviour and reproductive biology of squat lobsters. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing, Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 223-248.
- Tsang L.M., Chan T-Y, Ahyong S.T. y Chu K.H. 2011. Hermit to king, or hermit to all: multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Systematic Biology* 60: 1-14.
- Varisco M. y Vinuesa J.H. 2007. La alimentación de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Crustacea: Anomura: Galatheidae) en fondos de pescado del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 42: 221-229.
- Varisco M. y Vinuesa J. 2010. Occurrence of Pelagic Juveniles of *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Anomura, Galatheidae) in San Jorge Gulf, Argentina. *Crustaceana* 83: 1147-1151.
- Vinuesa J.H. 2007. Reproduction of *Munida gregaria* (Decapoda: Galatheidae) in San Jorge Gulf, southwest Atlantic Ocean. *Journal of Crustacean Biology* 27: 437-444.
- Wehrmann I.S. y Acuña E. 2011. Squat lobster fisheries. En: *The biology of squat lobsters*. Poore, Ahyong y Taylor (eds). CSIRO Publishing, Melbourne y CRC Press. Boca Raton. Estados Unidos. pp 297-322.
- Williams B.G. 1973. The effect of the environment on the morphology of *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura). *Crustaceana* 24: 197-210.
- Williams B.G. 1980. The pelagic and benthic phases of post-metamorphic *Munida gregaria* (Fabricius) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 42: 125-141.
- Zeldis J.R. 1985. Ecology of *Munida gregaria* (Decapoda, Anomura): distribution and abundance, population dynamics and fisheries. *Marine Ecology Progress Series* 22: 77-99.

LITHODIDAE

Gustavo A. Lovrich



INTRODUCCIÓN

Las centollas están entre los artrópodos más grandes del mundo, con ejemplares de tamaño extremo de más de 1,5 m de apertura entre patas y más de 10 kg de peso. Su gran tamaño les valió, entre varios apelativos, el nombre vulgar de *King Crab* en inglés, o *crabe royal* en francés, por ejemplo. Sin embargo el significado del género *Lithodes* (del griego *lithos*=roca, y *eidos*=forma) que le da nombre a la familia significa “parecido a una roca” o “de naturaleza o estructura rocosa”. Como son especies de interés comercial nombres vernáculos idénticos fueron usados frecuentemente para denominar diferentes especies. Varias de éstas se encuentran en aguas de plataformas continentales en altas concentraciones que han sustentado pesquerías importantes y muy rentables. Constituyen un producto muy apreciado en la gastronomía mundial por su alto rendimiento en carne, delicado sabor y textura. Quizás el programa televisivo “Pesca Mortal” haya coronado su popularidad a nivel masivo, sobre todo por las condiciones meteorológicas extremas en el que se desarrolla su pesca.

La mayor parte de la información científica sobre litódidos ha sido generada a partir de la necesidad del conocimiento biológico para el manejo de sus pesquerías, en el Pacífico Norte desde el Mar de Japón hasta Alaska, en el sur de Sudamérica y más recientemente en el mar de Barents (Zaklan, 2002; Jørgensen *et al.*, 2005; Stevens, 2014b). La reciente aparición de centollas en la Antártida ha motivado estudios ecológicos y biogeográficos que han cambiado el paradigma aceptado hasta finales de la década de 1990 sobre la inexistencia de cangrejos en aguas polares australes (Arntz *et al.*, 1994; Thatje y Arntz, 2004; Hall y Thatje, 2011). En este trabajo se reseña la información de los litódidos del sur de América del Sur y la información más detallada y específica sobre

otras especies y pesquerías puede ser encontrada en Stevens (2014b)

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La familia Lithodidae se originó en el Pacífico Norte, donde se encuentra la diversidad más alta y habita el 70% de las hasta ahora 121 especies conocidas (Zaklan, 2002; Stevens y Lovrich, 2014). El origen evolutivo del grupo es relativamente reciente y está en el orden de los 15-30 millones de años. Los integrantes de esta familia se diversificaron, conquistaron las aguas profundas del océano Pacífico y atravesaron las aguas subtropicales durante su radiación adaptativa hacia el hemisferio sur, a lo largo de la costa pacífica de América (Bouvier, 1896; Hall y Thatje, 2009). Los litódidos tienen una amplia distribución vertical: desde el intermareal hasta unos 3.500 m de profundidad (Hall y Thatje, 2011). Su distribución en aguas someras está restringida por su tolerancia térmica hasta los 13°C y las especies de aguas profundas y frías, están excluidas de las aguas de las plataformas continentales templadas (Hall y Thatje, 2009; Hall y Thatje, 2011).

En América del Sur se distribuyen 34 especies de centollas pertenecientes a 4 géneros (23 *Paralomis* spp., 7 *Lithodes* spp., 3 *Neolithodes* spp., y 1 *Glyptolithodes* sp., (Stevens y Lovrich, 2014). Todos estos géneros se habrían originado en aguas profundas, conquistado aguas someras en tiempos geológicos recientes (Hall y Thatje, 2009). Varias de las especies de litódidos sudamericanos se las conoce por el registro de unos pocos ejemplares (*e.g.* *Lithodes galapagensis*, *P. tuberipes*). No obstante, la exploración en búsqueda de nuevas pesquerías de crustáceos en general, aumenta el conocimiento sobre la diversidad de este grupo.

En el extremo austral de Sudamérica, *i.e.* al sur de los 35°S de latitud y que correspondería a la provincia zoogeográfica Magallánica sensu Bos-



Lithodidae

chi (2000), se distribuyen 10 especies de litódidos (Figura 1). Dos de estas especies, *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*, son muy abundantes y están presentes en ambos márgenes del continente en particular alrededor de Tierra del Fuego, a tal punto de haber sostenido varias pesquerías desde la década de 1930. Existen especies que sólo se distribuyen en uno de los dos lados, atlántico o pacífico, como *P. otsuiae* y *P. tuberipes* sobre la costa pacífica, *P. longidactylus*, o *L. ferox* sobre el margen continental atlántico. Las islas Georgias del Sur constituyen un claro ejemplo de transición para la fauna subantártica y antártica, en donde

aparecen especies de litódidos comunes al extremo sur americano y que también se encuentran en la Antártida. Un caso notable es el de *Neolithodes diomedae* que es una de las especies con el rango de distribución latitudinal más amplio, distribuyéndose en ambos hemisferios, desde México hasta las Islas Georgias del Sur (Stevens y Lovrich, 2014). En Antártida el primer registro de litódidos es relativamente reciente y corresponde al de *L. turkayi* (Klages *et al.*, 1995). En la actualidad se conocen otras 4 especies para el sector Atlántico que incluye a la Península Antártica (Figura 1).

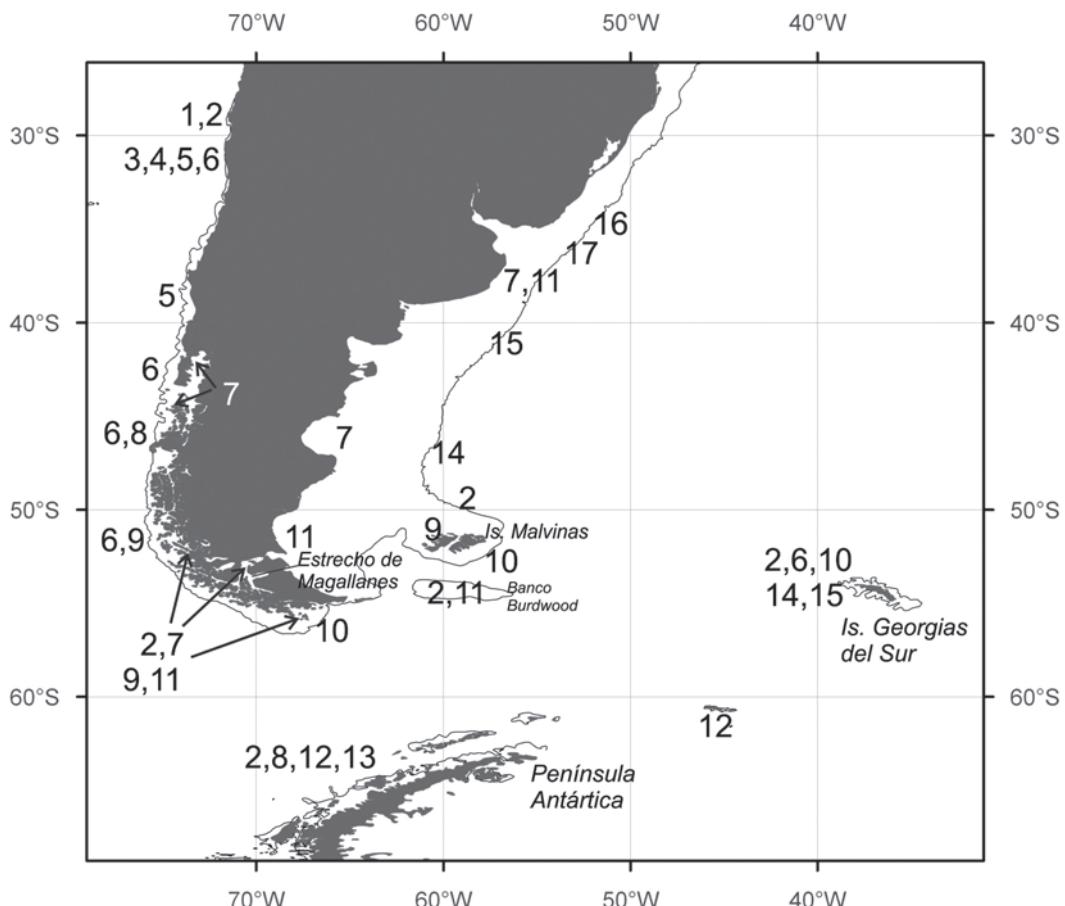


Figura 1: Distribución geográfica de litódidos en el extremo austral de América. Referencias: 1 *Paralomis chilensis* Andrade, 1980; 2 *Lithodes turkayi* Macpherson, 1988; 3 *Glyptolithodes cristatipes* (Faxon, 1893); 4 *Lithodes panamensis* Faxon, 1893; 5 *Paralomis otsuiae* Wilson, 1990; 6 *Neolithodes diomedae* (J. E. Benedict, 1895); 7 *Lithodes santolla* (Mollina, 1782); 8 *Paralomis tuberipes* Macpherson, 1988; 9 *Paralomis granulosa* (Hombron & Jacquinot, 1846); 10 *Paralomis spinosissima* Birstein & Vinogradov, 1972; 11 *Lithodes confundens* Macpherson, 1988; 12 *Paralomis birsteini* Macpherson 1988; 13 *Neolithodes yaldwini* Ahyong & Dawson, 2006; 14 *Paralomis anamerae* Macpherson, 1988; 15 *Paralomis formosa* Henderson, 1888; 16 *Paralomis longidactylus* Birstein & Vinogradov, 1972; 17 *Lithodes ferox* Filhol, 1885. Readaptado de (Stevens y Lovrich, 2014).



SISTEMÁTICA

A nivel específico la taxonomía de la familia Lithodidae es bastante estable, con dos subfamilias Hapalogatrinae y Lithodinae, y con descripción de nuevas especies recientes principalmente provenientes de ambientes extremos (*e.g.* mar profundo, Antártida). Sin embargo, las clasificaciones jerárquicas superiores y sus implicancias evolutivas han sido objeto de intenso debate. Los litódidos se originaron en el intermareal del Pacífico nororiental y la aparición de la familia aparentemente data de unos 13-15 Ma, evidenciado estudios moleculares (Cunningham *et al.*, 1992) y el registro fósil (Feldmann, 1998).

Existen dos posiciones antagónicas sobre la evolución de los litódidos respecto de los cangrejos ermitaños pagúridos, que informalmente se han denominado “de ermitaño a Rey” o “de Rey a ermitaño”, respectivamente. Una dicotomía fortuita que impulsó una falsa rivalidad científica, aunque igualmente interesante. La primera hipótesis “de ermitaño a Rey” propone que las centollas han evolucionado a partir de los pagúridos, y el término fue acuñado a partir de evidencias moleculares aplicadas a la filogenia de pagúridos y litódidos (Cunningham *et al.*, 1992). Sin embargo, la idea surgió en el siglo XIX, cuando se postuló que los ermitaños desarrollaron más el lado izquierdo de su abdomen por alojarse en conchas de caracoles que son dextrógiras. Por tanto, la asimetría abdominal de los litódidos hembras sería un carácter heredado de sus antecesores ermitaños, que tomaron la forma de cangrejo y abandonaron sus conchas (ver revisión de McLaughlin, 2014). Análisis moleculares más recientes demuestran el origen polifilético de los paguroideos “asimétricos”, que complica la interpretación del origen de ambos grupos (McLaughlin, 2014). La hipótesis “de Rey a ermitaño” ha sido sostenida con cambios morfológicos especialmente en larvas y primeros juveniles, y secundariamente en adultos. En particular la principal evidencia de un ancestro “centolla” que precedió a los cangrejos ermitaños es la de decalcificación del pleon (McLaughlin *et al.*, 2004, 2007; McLaughlin, 2014). Estudios cladísticos a partir de 79 caracteres morfológicos externos revelaron que los litódidos tienen un origen parafilético (McLaughlin *et al.*, 2007), *i.e.*, poseen un antecesor común con los pagúridos, sin que éstos últimos sean necesariamente los antecesores de las centollas. Sin embargo, el debate continúa

y no existe consenso respecto al origen del grupo, salvo que no es monofilético.

MORFOLOGÍA

Las centollas (como otros artrópodos) están cubiertas externamente por un exoesqueleto rígido, compuesto mayormente por quitina y carbonato de calcio. El cuerpo está dividido en céfalotórax (los tagmas céfalon y tórax fusionados) y abdomen. La cobertura dorsal y lateral del céfalotórax es comúnmente denominada caparazón y está aplanado dorso-ventralmente. Dorsalmente tiene un aspecto aproximadamente pentagonal y está dividido en regiones bien definidas por surcos que recuerdan una letra “H” (Figura 2). Generalmente está recubierto de espinas o gránulos en número y tamaño variado y en muchos casos el número de espinas es diagnóstico para cada especie. Tienen cinco pares de apéndices (pereiópodos), el primer par está transformado en pinzas, generalmente la derecha es más robusta. Del segundo al cuarto par, los pereiópodos son patas caminadoras. El quinto par está reducido y plegado debajo del caparazón en la cámara branquial, y sirve principalmente para la limpieza de branquias y masas ovígeras (Figura 3B). Los pereiópodos constan de 7 segmentos desde la coxa hasta el dactilopodito (Figura 3A).

El abdomen está replegado debajo del céfalotórax y su morfología es útil para la diferenciación sexual (Figura 3A). En los machos el abdomen es simétrico y carecen de pleópodos (Figura 3B). Las hembras tienen el abdomen con placas que son más grandes del lado izquierdo y tienen pleópodos que portan los huevos (Figura 3C). Los gonoporos femeninos están ubicados ventralmente en la coxa del tercer par de pereiópodos y los masculinos se ubican en el quinto par. La descripción morfológica detallada de las especies que aquí se mencionan y de otras pueden ser encontradas en los trabajos de Macpherson (1988) y Donaldson y Byersdorfer (2014).

LARVAS

En la familia se encuentran especies con diferentes desarrollos larvarios. Los más prolongados, *e.g.* *Paralithodes camtschaticus* constan de una prezoea, 4 estadios zoea y una megalopa (o glaucothoa), *Lithodes* spp. en general tienen 3 estadios zoea y una megalopa, y *Paralomis* spp.

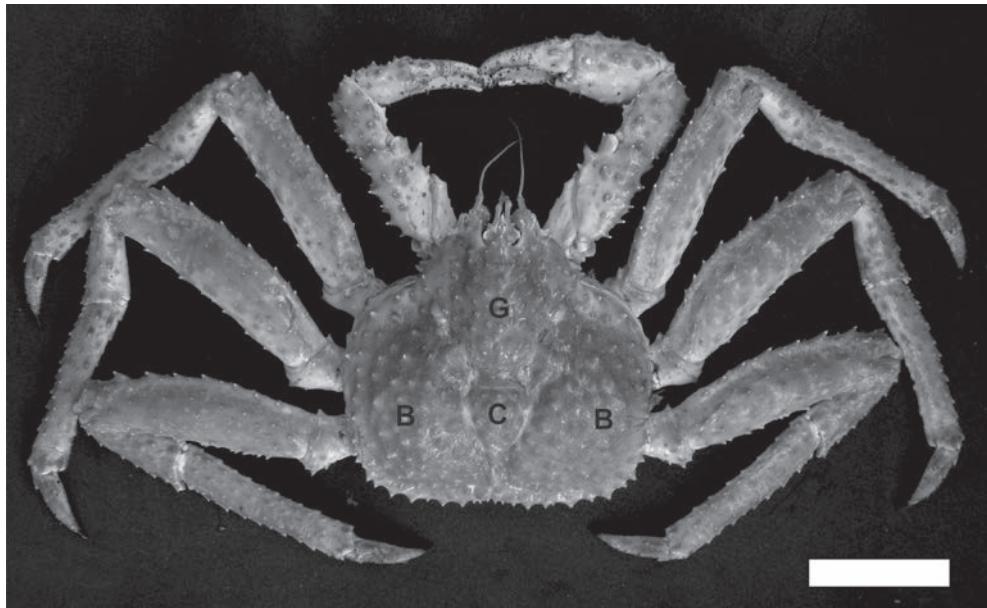


Figura 2: Vista dorsal de un ejemplar macho de *Lithodes confundens* de la costa atlántica de Tierra del Fuego. Se indican las regiones en las que se divide el caparazón: cardíaca (C), gástrica (G), branquiales (B). La barra de escala representa 50 mm.

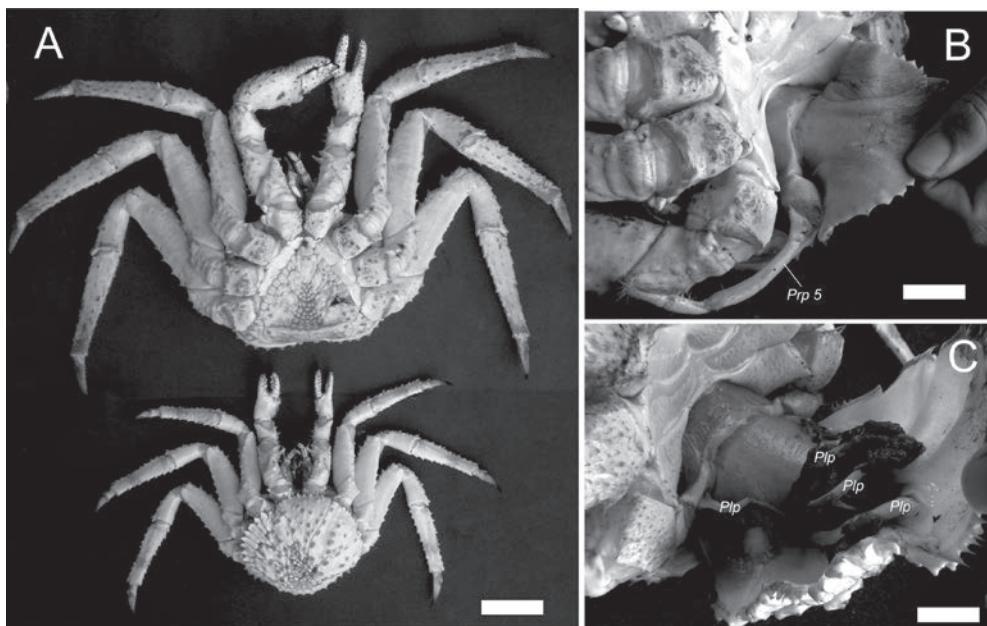


Figura 3: Vista ventral de ejemplares macho y hembra (A) de *Lithodes confundens*. En los paneles de la derecha se visualizan los abdómenes abiertos del macho (B) y de la hembra (C), donde se indica el quinto pereiópodo derecho del macho (Prp 5) y los 4 de los 6 pleópodos (Plp) de la hembra. Las sedas de la hembra son oscuras y tienen restos de cápsulas de huevos, denotando que es post-ovígera. Las barras de escala representan 50 mm (A) y 25 mm (B y C).



tienen 2 estadios zoea y una megalopa (Thatje y Mestre, 2010; Stevens, 2014a). La descripción morfológica presentada a continuación corresponde a las de *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Campodonico, 1971; Campodonico y Guzmán, 1981; McLaughlin *et al.*, 2003). La zoea I tiene el cuerpo claramente dividido en un cefalotórax aplanado dorso-ventralmente y abdomen subcilíndrico extendido, y de un largo aproximado de 5 mm (Figura 4). El cefalotórax tiene una espina rostral conspicua y otras dos posterolaterales. Tiene ojos sésiles (*L. santolla*) o pedunculados (*P. granulosa*). Los apéndices cefalotoráxicos son pares: anténula, antena, mandíbula, maxilula, maxila, tres pares de maxilipédios con el tercero rudimentario (*L. santolla*) o con 4 pares de pereiopodos bien desarrollados y el quinto más pequeño (*P. granulosa*). El abdomen está dividido en 5 somitos y el telson. El telson tiene 9 pares de espinas distales (*L. santolla*) y 9 u 11 pares en *P. granulosa*. En la zoea II de *L. santolla* los apéndices cefalotoráxicos avanzan en su desarrollo, los 5 pereiopodos están más desarrollados y segmentados, y los pleópodos claramente visibles (al igual que en las zoeas II de *P. granulosa*). *L. santolla* tiene esbozos de urópodos y *P. granulosa* no los tiene. Las zoeas III de *L. santolla* tienen el abdomen con 6 segmentos con pleópodos birramosos y el telson, con urópodos visibles. Las megalopas tienen un cefalotórax circular a oval, sin regiones bien delimitadas y con espinas: 16 pares simples o bifidas en *L. santolla* o 27 pares bifidas y con una seda lateral en *P. granulosa*. Los pereiopodos están armados con espinas. El abdomen es subcilíndrico, ligeramente aplanado dorso-ventralmente, con tergitos calcificados y con espinas. Cuando presentes, los pleópodos son birramosos, desiguales, pares, en pleópodos 2 a 5, utilizados para la natación.

ANATOMÍA

La siguiente descripción está realizada sobre la base de los trabajos de Marukawa (1933), Donaldson y Byersdorfer (2005, 2014). El sistema digestivo está constituido por la boca, esófago, estómago, intestino medio y posterior, y ano. La glándula digestiva es el hepatopáncreas, un órgano conspicuo que puede llegar a ocupar casi todo el cefalotórax, con funciones digestivas y de órgano de reserva. El estómago tiene funciones masticatorias a través del molinillo gástrico (constituido por crestas qui-

tinosas) ubicado en la sección pilórica (posterior a la sección cardíaca del estómago). Las excreciones se realizan a través del ano y de la glándula verde. Esta última de aspecto esponjoso, localizada en la porción posterior del cerebro y longitudinalmente a los lados del estómago, que se conectan a través de un ducto delicado con un orificio de salida en la base de la antena.

El sistema nervioso está compuesto por un ganglio supraesofágico (protocerebro) localizado posteriormente a los ojos, debajo de la base del rostro; un ganglio ventral debajo del hepatopáncreas en el centro del torax; dos ojos pedunculados cuyos nervios se conectan a la parte anterior del protocerebro. Incluye también varios órganos sensoriales como los estetascos en las anténulas, estatolitos en la base de las antenas, sedas sensoriales y proprioceptores distribuidos en todo el cuerpo.

El sistema respiratorio está formado por 11 pares de branquias, localizadas a ambos lados del cefalotórax y cubiertas por el caparazón. Las branquias son del tipo tricobranquias y tienen numerosos filamentos plumosos sobre un eje. El sistema circulatorio está constituido por el corazón, arterias y una cavidad pericárdica. La sangre venosa fluye entre los hemoceles entre varios órganos. El seno branquial conduce la sangre venosa a través de las lamelas branquiales, donde ocurre el intercambio de dióxido de carbono y oxígeno, retornando a través de la arteria branquial. La sangre arterial pasa desde la vena branquial e ingresa en el seno pericárdico y fluye fuera del corazón.

El sistema reproductivo está compuesto por un par de gónadas. Los testículos están ubicados entre el primer y segundo segmento abdominal, y extenderse hasta la parte posterior del caparazón. Los testículos tienen túbulos seminíferos donde se originan los espermatozoides. En los testículos las células sexuales se disponen en cohortes, y las distintas camadas de espermatogonias y espermatocitos I y II se diferencian perfectamente en cortes histológicos (Vinuesa y Labal de Vinuesa, 1998). La porción terminal de los testículos se ensancha y constituye el conducto deferente, donde se forman y acumulan a lo largo del año los espermatóforos, que son extruidos a través del gonoporo en la base del quinto par de pereiopodos al momento de la cópula (Figuras 3 y 4). Las hembras tienen un par de ovarios localizados dorsalmente al hepatopáncreas. Cuando están compuestos por oocitos en vitelogénesis primaria (de color



blanquecino a amarillo tenue) se visualiza una conexión entre ambos ovarios posterior a la sección cardíaca del cefalotorax. El ovario maduro puede ocupar gran parte de la cavidad cefalotoráxica y el pleon. Cada ovario se comunica con el gonoporo a través de un corto oviducto.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

REPRODUCCIÓN

Los litódidos del extremo austral de América y Atlántico Sur tienen ciclos reproductivos anuales, bienales o asincrónicos, y, en general, relativamente largos. El ciclo reproductivo se inicia con el apareamiento, que ocurre a fin de la primavera y principios del verano (Figura 4). En el Canal Beagle se encuentran parejas de *P. granulosa* en abrazo precopulatorio durante noviembre y

de *L. santolla* durante diciembre (Lovrich *et al.*, 2002b). En la costa Atlántica de Tierra del Fuego, las parejas de *L. confundens* aparecen en el intermareal también durante diciembre (Lovrich *et al.*, 2002a), y en las Islas Georgias del Sur se encontraron parejas entre julio y octubre (Otto y MacIntosh, 1996). Las parejas están formadas por un macho en estadio intermuda y una hembra en premuda. Observaciones en cautividad indican que el abrazo precopulatorio en *L. santolla* puede durar típicamente entre 1 y 10 días. Durante este periodo el macho con sus pinzas sostiene a la hembra por las pinzas y primeros pares de pereiópodos (Figura 4). Antes de la fecundación la hembra muda su exoesqueleto y seguidamente ocurre el apareamiento. En *L. santolla*, *L. confundens* y *P. granulosa* los machos son generalmente más grandes que las hembras y en las primeras dos especies los tamaños de los componentes de

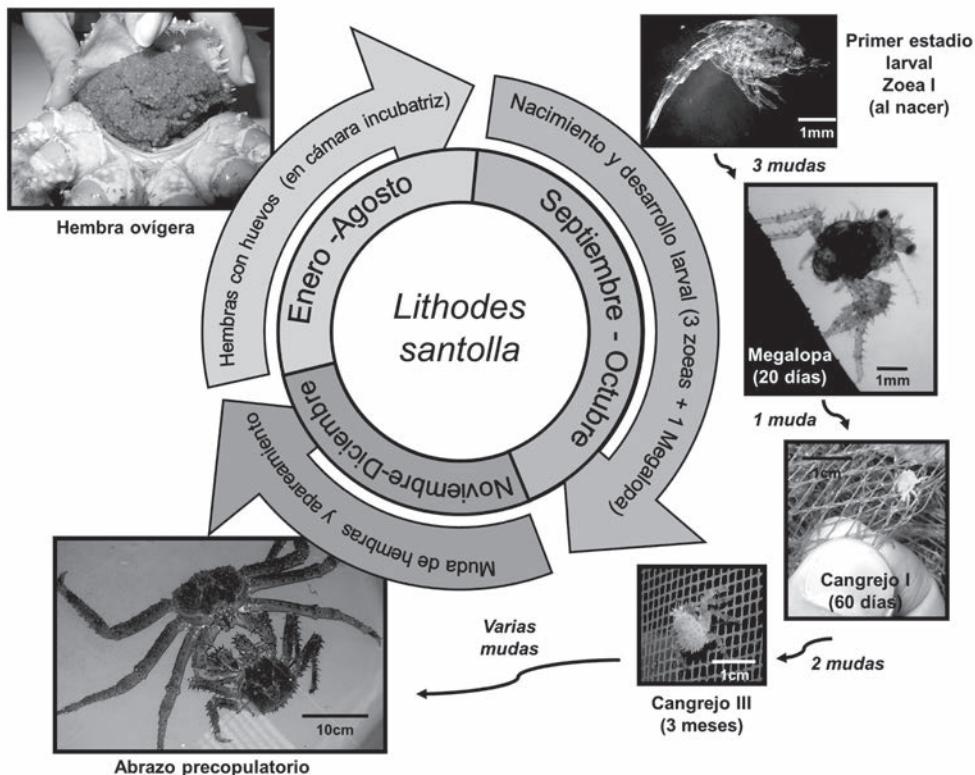


Figura 4: Esquema del ciclo reproductivo de la centolla *Lithodes santolla* en el Canal Beagle (diseño y fotografías F. Tapella a partir del original de Boschi *et al.* (1984)). Para una mejor claridad gráfica, la escala temporal del centro de la figura no es proporcional a los meses.



la pareja son proporcionales (Lovrich *et al.*, 2002 a y b). El amplexo copulatorio se realiza cuando el macho coloca a la hembra de tal manera que sus orificios genitales están en contacto ventralmente, y al abrir los abdómenes el macho libera los hilos espermáticos (conteniendo los espermatóforos con espermatozoides aflagelados) que se adhieren al exoesqueleto de la hembra cerca del gonoporo. La hembra libera los oocitos y la fecundación es externa, dentro de la cámara incubatriz formada por el abdomen replegado debajo delcefalotórax (Figura 4). Los huevos fecundados se adhieren a los pleópodos de las hembras mediante sustancias cementicias producidas por glándulas de estos apéndices.

Los machos son polígamos, pero en los litódidos australes se desconoce la tasa de apareamiento por macho. La efectividad del apareamiento, medida como la proporción de embriones producidos por la hembra también puede variar de acuerdo al tamaño del macho y a su condición de madurez morfométrica. En los otros litódidos las tasas de apareamiento y fertilización por macho es variable según la especie: en *Paralithodes camtschaticus* los machos >138 mm de largo de caparazón (LC) pueden aparearse con hasta 7 hembras (Powell *et al.*, 1974). Las masas ovígeras provenientes de apareamientos con machos sublegales, 80-139 mm LC, son parcialmente fertilizadas en un 68-86% (Paul y Paul, 1990). En *P. brevipes* el desove exitoso y la tasa de fertilización de las hembras disminuye con la frecuencia de apareamiento del macho (Sato *et al.*, 2005). Los machos <100 mm LC pueden acoplarse exitosamente hasta 2 veces y luego comienzan a aparecer fallas en la reproducción, como fertilización parcial o falla en la fertilización (Sato *et al.*, 2005).

La embriogénesis –el periodo de portación de huevos- es variable según la especie. Puede durar 10 meses en *L. santolla*, entre 18 y 22 meses en *P. granulosa*, y más de un año, con una estimación incierta de 14 y 18 meses o más, en *P. spinosissima* (Vinuesa, 1984; Hoggarth, 1993; Lovrich y Vinuesa, 1993; Reid *et al.*, 2007). Al finalizar la embriogénesis eclosionan las larvas, y las hembras evidencian restos de los huevos eclosionados adheridos a los pleópodos hasta la siguiente muda (Figura 3C), momento en que recomienza el ciclo reproductivo. Cada hembra adulta de *Lithodes santolla* reinicia su ciclo reproductivo todos los años y produce huevos en forma anual, mientras que *P. granulosa* produce huevos cada dos años.

Los datos en *P. spinosissima* son fragmentarios y se ha postulado que su ciclo reproductivo es asincrónico, con considerable variación en el momento de extrusión de oocitos, eclosión de las larvas y en el estadio de muda de las hembras, todos indicadores del inicio o finalización del ciclo reproductivo (Otto y MacIntosh, 1996; Reid *et al.*, 2007).

Aparentemente existe una migración reproductiva hacia aguas someras hacia el principio de la temporada de apareamiento. Estos movimientos no han sido comprobados formalmente, pero son evidentes en aguas costeras y en cuerpos semicerrados, como el Canal Beagle o fiordos y canales chilenos. Las parejas de *L. confundens* aparecen en las playas al norte y sur del Estrecho de Magallanes durante las bajamaras de siccias (Lovrich *et al.*, 2002a). En el Canal Beagle, tanto *L. santolla* como *P. granulosa* utilizan las inmediaciones del bosque de cachiyuyo, *Macrocystis pyrifera* (un alga parda), a <10 m de profundidad, como refugio de los depredadores durante la muda de las hembras y apareamiento (Lovrich *et al.*, 2002b).

Las hembras son las portadoras de los huevos, que eclosionan en invierno y principios de la primavera, dependiendo de la especie. En la centolla *L. santolla* la eclosión ocurre principalmente en septiembre-octubre tanto en el Golfo San Jorge como en el Canal Beagle (Vinuesa, 1984; Vinuesa y Balzi, 2002; Balzi, 2006). En el centollón *P. granulosa* la eclosión es principalmente durante el invierno entre junio y agosto en el Canal Beagle (Lovrich y Vinuesa, 1993), aunque podría extenderse hasta octubre (Iorio *et al.*, 2008). Igualmente, aunque la información no es precisa, en las Islas Malvinas las larvas nacerían durante el invierno (Hoggarth, 1993). En las Islas Georgias del Sur las larvas de *Paralomis spinosissima* también eclosionan durante el invierno (Reid *et al.*, 2007). Sin embargo, la información sobre esta especie es fragmentaria, y también se propuso que existe una considerable variación en el inicio de ciclo reproductivo y por ende en la eclosión larval, que estaría extendido a lo largo de todo el año (Otto y MacIntosh, 1996).

FECUNDIDAD

La fecundidad es el número de huevos portados por una hembra y es un parámetro importante para predecir el estado de una población sujeta a la pesca. En los cangrejos litódidos la fecundi-



dad varía acorde al tamaño de las hembras. Las restricciones en la fecundidad están dadas por el tamaño de las hembras y de los huevos. El tamaño corporal de las hembras condiciona el tamaño del cefalotórax –y por ende el desarrollo en volumen del ovario y número de oocitos–, y de la cámara incubatriz que puede alojar una cantidad limitada de huevos (Hines, 1982; Jensen y Armstrong, 1989). La fecundidad aumenta con la talla de las hembras y se ha representado con varios modelos: lineares, potenciales y doble exponencial (ver detalles en Lovrich y Tapella, 2014). La fecundidad en los litódidos puede variar por diversas causas. Puede ocurrir pérdida de huevos a lo largo de la embriogénesis, por mortalidad natural (Lovrich y Vinuesa, 1993), depredación/parasitismo, pérdida mecánica de los huevos (Kuris, 1991), o fallas en la reproducción (Paul y Paul, 1990; Sato *et al.*, 2005).

El potencial reproductivo es posible estimarlo a partir de la combinación de la fecundidad por talla de la hembra y el crecimiento, y es factible para las especies en las que se conoce la tasa de crecimiento de las hembras adultas, como en *L. santolla* y *P. granulosa* (Vinuesa y Lombardo, 1982; Lovrich, 1991; Lovrich y Vinuesa, 1999). A lo largo de su vida reproductiva, una hembra de *L. santolla* puede producir 6 veces más huevos que una hembra de *P. granulosa* (Lovrich y Vinuesa, 1999). Desde el punto de vista individual, esta productividad más alta está determinada por dos factores conjuntos. Primero, *L. santolla* alcanza un mayor tamaño corporal y por tanto, puede portar más cantidad de huevos. Segundo, el ciclo reproductivo es de un año, que permite a cada hembra aumentar de tamaño al mudar todos los años y así aumentar su productividad total. En cambio, el ciclo reproductivo bienal de las hembras de *P. granulosa*, las obliga a mudar cada dos años, limitando su aumento de tamaño corporal y por tanto la posibilidad de aumentar su productividad. Desde el punto de vista poblacional, la tasa de reposición de individuos también es más alta en *L. santolla*. El tiempo generacional –entendido como el tiempo que transcurre entre dos generaciones sucesivas, *i.e.*, que un huevo genere otro huevo–, es de aproximadamente 12 años en *P. granulosa* (10 años para alcanzar la madurez gonadal de una hembra y 2 años más para que los embriones de esa misma hembra nazcan) y de 6 años en *L. santolla* (5 + 1 años). Dicho de otro modo, mientras una hembra de *P. granulosa*

cumple su tiempo generacional, dos generaciones completas de hembras de *L. santolla* habrán pasado por la población (Lovrich, 1997b; Lovrich y Vinuesa, 1999).

Los cangrejos litódidos invierten en reproducción menos que los cangrejos braquiuros. Como regla general, en cada puesta las hembras de *Brachyura* destinan aproximadamente el 10% de su peso en la producción de huevos (Hines, 1982). Los escasos estudios en litódidos del hemisferio sur muestran que las hembras destinan entre el 4 y 7% de su peso en cada masa ovígera (Lovrich, 1991; Morley *et al.*, 2006).

DESARROLLO LARVAL

El nacimiento de larvas o eclosión de los huevos se puede prolongar en el tiempo: una misma masa ovígera puede tardar entre 20-30 días hasta 9 semanas en eclosionar completamente, como ocurre en *P. granulosa*, *L. santolla* (Thatje *et al.*, 2003) o *P. spinosissima* (Reid *et al.*, 2007), respectivamente. Algunas especies de centollas del hemisferio norte, *e.g.* *Paralithodes platypus*, también exhiben un período de eclosión extendido en el tiempo (Stevens, 2006). Esta extensión de la eclosión es interpretada como una adaptación a la poco previsible ocurrencia de alimento de origen planctónico en altas latitudes (Thatje *et al.*, 2005). Las estrategias reproductivas de los cangrejos litódidos frente a la estacionalidad alimentaria pueden ser: (i) producir larvas endotróficas que no dependan del alimento externo (como en el hemisferio sur, ver más adelante), o (ii) extender la eclosión larval durante una ventana de tiempo tal que asegure a algunas larvas –en este caso planctotróficas– la supervivencia, por coincidir su nacimiento con la ocurrencia de alimento (Stevens, 2006).

El desarrollo larval comprende dos estadios zoea en *P. granulosa* y *P. spinosissima*, tres en *L. santolla*, y una megalopa (Figura 4; Campodonico, 1971; McLaughlin *et al.*, 2001; Watts *et al.*, 2006). Salvo raras excepciones, las larvas no aparecen en el plancton (Lovrich, 1999). Tanto las zoeas como las megalopas de *L. santolla* son capaces de seleccionar sustratos complejos donde se refugian, probablemente escapando de los depredadores, incluyendo el canibalismo (Tapella *et al.*, 2012). Los experimentos de laboratorio confirman que las larvas tienen hábitos bentónico-demersales, que pasen la mayor parte del tiempo en el fondo marino y hagan eventuales migracio-



nes a la columna de agua cercana (<1 m) al fondo marino (Boschi *et al.*, 1984; Vinuesa *et al.*, 1985; Lovrich, 1999; Paschke *et al.*, 2006; Tapella *et al.*, 2012). Este sería también el caso de otras especies de centollas del hemisferio norte, como *L. maja* (Anger, 1996) y *L. aequispinus* (Shirley y Zhou, 1997), cuyas larvas son endotróficas (ver párrafo siguiente). Sólo el estadio megalopa tiene fototaxis positiva y la luz es el principal estímulo para la natación (Paschke *et al.*, 2006) y raramente se las encuentra en fracción epibentónica (Lovrich, 1999).

La lecitotrofía (o endotrofía) es bastante común en las larvas de la familia Lithodidae. Es la independencia de la ingestión de alimento externo consumiendo reservas energéticas (el vitelo) que las madres proveen a los oocitos. La lecitotrofía representa una adaptación al escaso alimento de los ambientes del mar profundo, de altas latitudes o en ambientes donde la producción de alimento es incierto (Anger, 1996; Lovrich *et al.*, 2003b). En *L. santolla*, *P. granulosa* y *P. spinosissima*, todos los estadios larvales son endotróficos (Caggiano *et al.*, 2003; Lovrich *et al.*, 2003b; Thatje y Mestre, 2010). Durante el desarrollo larval se utilizan las altas cantidades de lípidos con los que está provisto el huevo (Kattner *et al.*, 2003). Al momento de la metamorfosis, las reservas lípídicas en las larvas de *P. granulosa* se agotan, mientras que *L. santolla* se consumen aproximadamente en un 60%. La utilización de proteínas como fuente energética es más alta en *L. santolla* que en *P. granulosa*. Comparativamente, *L. santolla* tiene reservas en forma de lípidos y proteínas en cantidades más elevadas que *P. granulosa*, y las utiliza más económicamente que su congénere (Kattner *et al.*, 2003) probablemente para hacer frente a un periodo larval más prolongado. Durante la etapa larval de *L. santolla*, la actividad enzimática de las exopeptidasas, fosfatases y estearasas/lipasas es muy alta, que facilitan la utilización intracelular de las reservas de vitelo con la que nacen las larvas (Saborowski *et al.*, 2006). En contraposición, la actividad de las endopeptidasas que contribuyen a la digestión extracelular, aumentan en el primer estadio juvenil, que es el primero en obtener alimento de origen externo.

La duración del periodo larval depende de la temperatura. Por ejemplo, a 6°C *L. santolla* alcanza el estadio cangrejo I en aproximadamente 62 días (6 días como zoea I, 8 como zoea II, 11 como zoea III, y 37 como megalopa), y a 15°C el

desarrollo larval se reduce a 19 días (Anger *et al.*, 2004b). A 6°C *P. granulosa* llega a la metamorfosis a cangrejo I en 54 días (5, 11 y 38 días como zoea I, II y megalopa, respectivamente) y a 15°C alcanza el estadio cangrejo I en 24 días. En general, se puede describir la duración del desarrollo larval hasta el estadio cangrejo I con las siguientes ecuaciones (Anger *et al.*, 2003 y 2004a):

Lithodes santolla: Tiempo de desarrollo = $430,6 \cdot \text{Temperatura} - 1,061$

Paralomis granulosa: Tiempo de desarrollo = $316,5 \cdot \text{Temperatura} - 0,95$

A una temperatura de 5°C, *P. spinosissima* requiere 144 días para completar su etapa larval (12, 24 y 108 días como zoea I, II y megalopa, respectivamente) y el primer estadio juvenil dura 290 días (Thatje y Mestre, 2010). El rango de tolerancia térmica para *L. santolla* y *P. granulosa* es entre 3 y 15°C, que explicaría su rango de distribución en la plataforma continental argentina y talud, desde Tierra del Fuego hasta los 35° de latitud sur. Aunque los adultos de *P. spinosissima* habitan aguas con temperaturas más bajas a 2°C, sus larvas no pueden desarrollarse a menos de 5°C. (Thatje y Mestre, 2010) postularon que el desarrollo larval en aguas antárticas depende de un ligero aumento de temperatura causada por cambios cíclicos en el Océano Antártico. La tolerancia de las especies subantárticas de *Paralomis* a las bajas temperaturas es una de las causas que permiten que algunas especies de litódidos también se distribuyan al sur del Frente Polar, en aguas antárticas (Figura 1, Thatje *et al.*, 2005).

CRECIMIENTO

Los crustáceos aumentan de tamaño sólo al momento de la muda: consiste en el reemplazo completo del exoesqueleto rígido por uno nuevo, flexible durante un breve lapso, que permite el aumento de tamaño. En todos los crustáceos, la pérdida del exoesqueleto y de cualquier otra parte dura permanente que pueda registrar el paso del tiempo hace difícil asignar una edad a un determinado tamaño, como podría hacerse con la lectura de los otolitos en peces. Aunque una técnica reciente demuestra que en estructuras gástricas o en los pedúnculos oculares se acumularían marcas que sirven para estimar edad (Kilada *et al.*, 2012), no existe un método equivalente que haya sido aplicado históricamente. Por ello, el tamaño ha sido comúnmente utilizado como una aproximación de la edad. La tasa de crecimiento



está determinada por el incremento por muda y la duración del período intermuda. En *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* la frecuencia de muda disminuye con el tamaño (edad). Durante el primer año de vida, luego de la metamorfosis al estadio juvenil bentónico, a 6°C tanto *L. santolla* como *P. granulosa* mudan 6 veces (Figura 5). La frecuencia de muda disminuye con el aumento de tamaño (edad), hasta mudar anual o bienalmente, dependiendo de la especie el sexo y el tamaño. Por ejemplo, durante el primer año de vida de *L. santolla*, en condiciones experimentales, a 9°C la duración del período de intermuda del estadio Cangrejo VI duplica la del Cangrejo I, y es de 62 y 30 días, respectivamente (Anger *et al.*, 2004a).

Lithodes santolla muda varias veces –al menos 20– durante los primeros 3 años de vida (Vinuesa *et al.*, 1990; Anger *et al.*, 2004a; Calcagno *et al.*, 2005) (Figura 5). A partir de los 55 mm LC –durante el cuarto o quinto año de vida–, las hembras mudan anualmente porque comienzan a derivar energía en el desarrollo gonadal (Vinuesa *et al.*,

1991). La madurez gonadal se alcanza entre los 65 y 75 mm LC (Vinuesa, 1984), a los aproximadamente 5-6 años de edad.

Las hembras mudan anualmente luego de alcanzada la madurez gonadal y son reproductivamente activas. La portación de huevos durante 10 meses restringe a que la muda de las hembras adultas sea anual. Los machos alcanzan la madurez gonadal a los 70 mm LC (Vinuesa, 1984), probablemente durante su cuarto año de vida. La madurez morfométrica se alcanza en el siguiente estadio de muda, a los 75,4 mm LC (Lovrich *et al.*, 2002b). Luego de la madurez gonadal los machos probablemente continúen mudando dos veces al año –en abril/mayo y octubre/noviembre– hasta llegar a los aproximadamente 100 mm LC (Lovrich *et al.*, 2002b). A partir de esta talla los machos mudan en forma anual –principalmente en mayo–, y a partir de los 130 mm LC los machos podrían omitir esta muda anual y mudar en forma bienal (Geaghan, 1973; Boschi *et al.*, 1984; Lovrich *et al.*, 2002b). Los machos ingresan a la fracción de la población susceptible

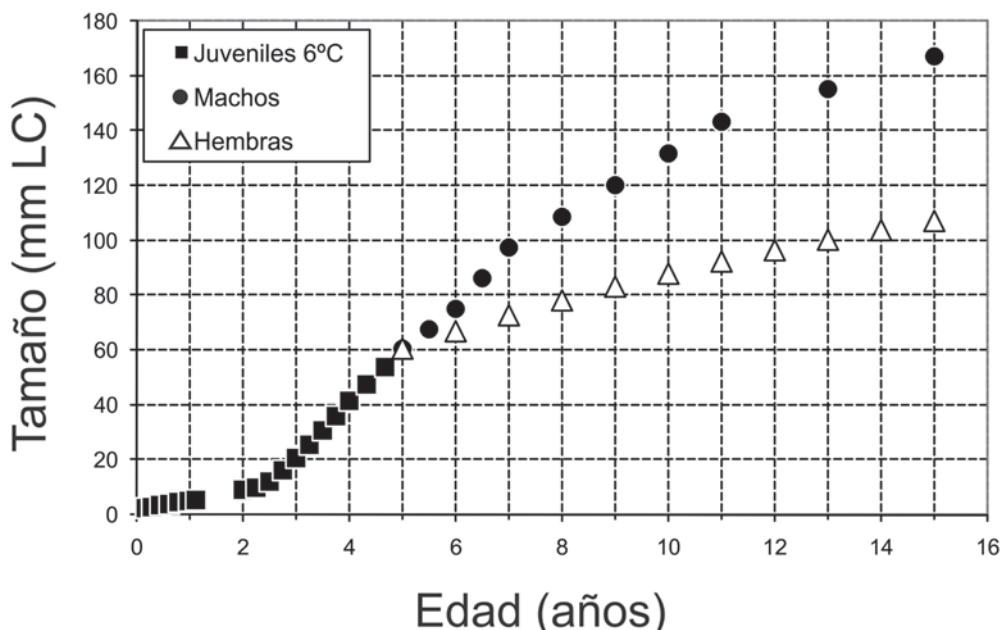


Figura 5: Curva de crecimiento simplificada para los estadios bentónicos de *Lithodes santolla* del Canal Beagle (temperatura promedio anual 6.6°C). Para el primer año de vida el período intermuda y la edad de cada tamaño fue calculada a partir del estudio a 6°C de Calcagno *et al.* (2005). La edad de los juveniles de tamaños 12-75 mm LC fue calculada a partir de $LC_{n+1} = 1.057 LC_n + 3.59$ (Vinuesa *et al.*, 1990), para los machos adultos (>75 mm LC) $LC_{n+1} = 1.009 LC_n + 10.47$ (Lovrich *et al.*, 2002b) y para las hembras adultas (>67 mm CL) $LC_{n+1} = 0.93 LC_n + 10.52$ (Vinuesa y Lombardo, 1982). Referencias: LC_n es el tamaño premuda; LC_{n+1} tamaño postmuda, ambos medidos como largo de caparazón en mm.



a la pesca a los 110 mm CL, a una edad aproximada de 8 años.

Durante el primer año, *P. granulosa* crece a un ritmo similar al de *L. santolla*, con 6 mudas y alcanzando aproximadamente 6 mm LC (Anger *et al.*, 2004a; Calcagno *et al.*, 2005). Al igual que en *L. santolla* el crecimiento en tallas subsiguientes, hasta los 12 mm LC, es incierto. Entre los 12 y 60 mm LC el incremento por muda es independiente de la talla, del 13% de la talla previa a la muda. Entre estas tallas, suceden 14 mudas que abarcan 8 años de vida (Lovrich y Vinuesa, 1995). Los individuos de <40 mm LC mudan dos veces al año, a fines de la primavera-principios del verano y en el invierno, mientras que los individuos entre 40 y 57 mm LC mudan anualmente. Las hembras omiten la muda invernal al menos 3 años antes de su madurez gonadal, que se alcanza –en promedio– a los 60,6 mm LC. Los machos llegan a la madurez gonadal al alcanzar los 50,5 mm LC, y mudando una vez más, a los 57 mm LC, alcanzan la madurez morfométrica (Lovrich y Vinuesa, 1993 y 1995). La madurez gonadal de las hembras y la madurez morfométrica de los machos probablemente se alcancen a los 10 años de edad (Figura 3). Las hembras adultas (>60,6 mm LC) mudan en forma bienal, y los machos adultos (>50,5 mm LC) mudan en forma anual (Lovrich y Vinuesa, 1993 y 1995). A partir de los 80 mm LC, una fracción de los machos de la población (al menos el 20%) puede omitir la muda anual y mudan en forma bienal (Lovrich *et al.*, 2003a). Los animales que suprimen la muda anual y están en su segundo año de intermuda pueden ser reconocidos por la presencia de un cirripedo epibionte, *Notobalanus flosculus*. Los cirripedios se asientan principalmente durante noviembre y diciembre, antes de la época de muda de los machos adultos (diciembre). Si los animales machos adultos no mudan, entonces retendrán sobre su exoesqueleto cirripedios hasta la siguiente muda, *i.e.*, durante 13 meses (Calcagno y Lovrich, 2000; Lovrich *et al.*, 2003a; Venerus *et al.*, 2005). Sin embargo esta omisión de la muda anual de diciembre podría ser variable de acuerdo al contexto demográfico de la población. Podría ocurrir un cambio de patrón de muda bienal a anual por causas densodependientes: en el Canal Beagle la extracción pesquera de *P. granulosa* y *L. santolla* podría promover el alivio de competencia intra- e interespecífica y liberación de recursos alimentarios,

disponible para el mismo gremio trófico. Los machos adultos de *P. granulosa* podrían tener entonces más acceso a los recursos energéticos que podrían ser destinados a su crecimiento y mudar anualmente. En 2007 en el Canal Beagle la prevalencia de cirripedios epibiontes fue del 3% en machos (Iorio *et al.*, 2008), indicando que una proporción limitada de los machos pudo haber omitido la muda anual.

En crustáceos la estimación de edad es difícil y en particular en la centolla y el centollón susceptible de fuentes de variabilidad importantes. Por ejemplo, durante el primer año en ejemplares mantenidos en laboratorio se encontró que los individuos que mudan primero tienen un incremento de muda mayor que los que mudan más tarde, a tal punto que estos últimos pueden alcanzar tallas similares a las del estadio anterior. (*c.f.* Fig. 1 de Calcagno *et al.*, 2005). A 15°C el estadio Cangrejo VI de *L. santolla* se puede alcanzar a los 122 días con 5,8 mm CL o a los 198 días con 4,8 mm CL, tamaño similar al del estadio Cangrejo V, que mide en promedio 4,7 ($\pm 1,7$) mm CL. Consecuentemente, pasadas varias mudas estas variaciones en tamaño pueden ser acumuladas y una determinada clase de talla estar constituida por animales de diferente edad.

La temperatura es el principal factor que afecta el crecimiento: un aumento térmico acorta el periodo intermuda (Stevens, 1990; Anger *et al.*, 2003 y 2004a; Calcagno *et al.*, 2005). En crustáceos en general y en *L. santolla* y *P. granulosa* en particular, el incremento en tamaño por muda no es afectado por la temperatura (Hartnoll, 1982; Calcagno *et al.*, 2005). Durante el primer año de vida, en condiciones experimentales, a 6°C alcanza el estadio Cangrejo VI (LC *ca.* 5,2 mm) en 357 \pm 11 días luego de la eclosión, mientras que a 15°C *L. santolla* alcanza el estadio Cangrejo VII (LC=5,7 \pm 0,18 mm) a los 187 \pm 22 días. A temperaturas de 6°C y 15°C, *P. granulosa* alcanza el estadio Cangrejo V (LC *ca.* 4,8 mm) en 266 \pm 13 días y el estadio Cangrejo VII (LC=5,8 \pm 0,1 mm) en 241 \pm 20 días, respectivamente (Anger *et al.*, 2003 y 2004a; Calcagno *et al.*, 2005). Asimismo, temperaturas más altas inducen mortalidades más elevadas (Calcagno *et al.*, 2005). La muda es el período en el cual los animales son más vulnerables y, consecuentemente, un factor importante de mortalidad. Por ende, un aumento de la temperatura producirá una mayor cantidad de mudas en un determinado lapso, incrementando así la mortalidad.



ECOLOGÍA

HABITAT

La mayor parte de la información disponible proviene del Canal Beagle y Estrecho de Magallanes y es todavía fragmentaria. Los primeros estadios bentónicos (2-10 mm LC) de *L. santolla* se asientan y viven en estructuras tridimensionales a profundidades <40 m (Tapella y Lovrich, 2006). En el Canal Beagle, el único ambiente natural donde se encontraron juveniles de un año de edad fue en los grampones de fijación del alga parda *Macrocystis pyrifera*, aunque a bajas densidades, con máximos de 0.6 and 4 individuos de *L. santolla* y *P. granulosa* por kg de grampón, respectivamente (Brusca *et al.*, 2000). Asimismo, los primeros estadios juveniles fueron encontrados en colectores artificiales a densidades comparables a la de los grampones, en promedio un individuo por colector (Tapella y Lovrich, 2006). Los juveniles de *P. granulosa* aparentemente son más fieles a estas estructuras tridimensionales ya que animales de 5 a 50 mm LC viven asociados a los grampones (Castilla, 1985), en grietas de afloraciones rocosas submarinas y otras estructuras como los zooarios del briozoo *Alcyonium gelatinosum*. A medida que crecen, los animales abandonan sus refugios y migran hacia aguas abiertas y más profundas, desde los 5 m a 30 m de profundidad (Hoggarth, 1993; Lovrich y Vinuesa, 1995). Grupos discretos de juveniles de *L. santolla* (<75 mm CL) junto con hembras virginales (>75 mm CL) y machos (75-95 mm LC) se disponen a densidades relativamente altas, de *ca.* 3 individuos m⁻² cerca de los bosques de cachiyuyo (Lovrich, 1997a). Igualmente, en el Estrecho de Magallanes los juveniles de *L. santolla* de 34-75 mm LC forman agrupaciones compactas alrededor del grampón y sobre los estípites de *M. pyrifera* a densidades de 2-58 individuos m⁻² (Cárdenes *et al.*, 2007). La causa de esta conducta gregaria es desconocida, aunque a partir de experimentos de laboratorio el comportamiento críptico es una estrategia para evitar la depredación (Tapella *et al.*, 2012). En el Golfo San Jorge, los juveniles se distribuyen en aguas someras de <10 m asociados con las plataformas de abrasión de ola, y los animales de >40 mm LC se mueven aguas afuera hacia mayores profundidades (Vinuesa, 2000 y 2001). Para otras especies del Hemisferio Sur la distribución vertical es aun más escasa

todavía. En *P. formosa* de alrededor de las Islas Georgias del Sur, una reducción del tamaño con el aumento de la profundidad, hace suponer que el reclutamiento ocurre en aguas profundas (Purves *et al.*, 2003).

DIETA Y ROL TRÓFICO

Los litódidos tienen una estrategia de alimentación oportunista-generalista: son depredadores que se alimentan de las presas que estén en mayor abundancia en el ambiente. En el Canal Beagle *L. santolla* se alimenta principalmente de moluscos gastrópodos, crustáceos, briozoos y algas, aunque se encontraron 20 ítems dietarios diferentes (Comoglio y Amin, 1996). Esta variedad de presas contrasta con las encontradas en la centolla del Golfo San Jorge, donde se alimenta sólo de *Munida gregaria* (=*M. subrugosa*), peces óseos, equinodermos y moluscos bivalvos (Balzi, 2006). Coincidentemente, en el Golfo San Jorge la langostilla *M. gregaria* es el crustáceo más abundante (Roux y Piñero, 2006). La presencia de *M. gregaria* como presa de la centolla *L. santolla* es una característica común en el Canal Beagle y Golfo San Jorge, probablemente debida a la gran abundancia de las langostillas (*c.f.* Gutt *et al.*, 1999; Tapella, 2002; Tapella *et al.*, 2002). En el Canal Beagle, la dieta del centollón *P. granulosa* es variable de acuerdo a los diferentes sitios: se alimenta principalmente de algas, moluscos bivalvos y crustáceos, o de hidrozoos, equinodermos y moluscos (Comoglio y Amin, 1999). En condiciones de cautividad las centollas son caníbales: las tasas de canibalismo son mayores a mayor diferencia de estadio y tamaño, mayor densidad, menor disponibilidad de refugio, o la proximidad de la muda. El canibalismo ocurre tanto en el periodo intermuda (entre individuos del mismo estadio juvenil), como también en la muda (Sotelano *et al.* 2012; Sotelano 2013).

Tanto *L. santolla* como *P. granulosa* son capaces de soportar ayunos relativamente prolongados y recuperarse de este estrés nutricional. Sin embargo, cada especie pareciera tener estrategias diferentes frente al ayuno: *L. santolla* priorizaría la utilización de proteínas almacenadas en el hepatopáncreas como fuentes de energía, mientras que *P. granulosa* catabolizaría proteínas y lípidos (Comoglio *et al.*, 2005; Comoglio, 2008). Sin embargo, entre los decápodos la reacción frente al ayuno prolongado parece ser específica para cada especie. Por ejemplo los machos adultos del can-



grejo *Chionoecetes opilio* un ayuno de 154 días produce primariamente la utilización de lípidos del hepatopáncreas (Mayrand *et al.*, 2000; Hardy *et al.*, 2002).

Desde el punto de vista ecológico las centollas son depredadores tope en la trama trófica y pueden causar importantes cambios en las comunidades que habitan. El “experimento natural” mejor conocido es el de la introducción de la centolla de Alaska, *Paralithodes camtschaticus*, en el Mar de Barents. Este ambiente fue propicio para su desarrollo a tal punto que su presencia redujo la diversidad y biomasa bentónica en las áreas invadidas. Además, sus presas incluyen organismos epibentónicos de gran tamaño que actúan como bio-ingenieros en la comunidad, a su vez impactando negativamente en especies comerciales como los peces (Falk-Petersen *et al.*, 2011). Igualmente, de ocurrir un aumento de la temperatura del agua de mar en la plataforma continental antártica es esperable que los litódidos produzcan un efecto equivalente sobre las comunidades bentónicas polares (Aronson *et al.*, 2007).

DEPREDADORES Y PARASITISMO

Los registros de depredadores de los cangrejos litódidos adultos son escasos. El gran tamaño, la dureza del exoesqueleto y la presencia de espinas probablemente les confieran protección a la depredación. Los juveniles pueden ser presas de la estrella *Comasterias lurida*, el pato vapor *Tachyeres pteneres*, la gaviota *Larus dominicanus* (Campodonico *et al.*, 1983), pulpos y abadejos (Vinuesa, com. pers.) y de la nutria *Lutra felina* (Sielfeld, 1990). Al momento de la muda, posiblemente los adultos sean más vulnerables y sean presas de mamíferos, *e.g.* lobo marino *Arctocephalus australis* o aves *Larus* spp., (observaciones personales y Lovrich *et al.*, 2002a).

Sin embargo, aparentemente la principal causa de mortalidad podría suceder durante los primeros estadios juveniles y por parasitismo. En *P. granulosa* y *L. santolla* se conocen 2 crustáceos parásitos que aparecen en diferentes momentos de la vida, y especialmente afectan a individuos juveniles. El isópodo bopírido (*Pseudione tuberculata*) vive en la cámara branquial izquierda y produce un abultamiento notable (Roccatagliata y Lovrich, 1999). En las tallas mayores (en *P. granulosa* >40 mm LC) este abultamiento puede no contener al parásito, y es evidencia que el cangrejo sobrevivió al parásito. En *P. granulosa* la

prevalencia máxima se registró entre 10 y 20 mm LC y se presume que podría producir mortalidad hasta los 40 mm LC. La presencia de este parásito en individuos más grandes impide la producción de huevos sin producir castración. *Pseudione tuberculata* invade al hospedador en un estadio muy temprano y permanece infestando hasta la muerte del parásito (Miranda-Vargas, 2001; Miranda-Vargas y Roccatagliata, 2004).

La forma detectable del cirripedio rizocéfalo *Briarosaccus callosus* es una externa que es una “bolsa” situada en la parte ventral del abdomen, donde se ubicaría la masa ovígera. Este parásito es cosmopolita y afecta varias especies de litódidos. Produce la castración en hembras y feminización del abdomen en machos, y la desaparición de la externa deja una cicatriz de tejido necrosado aproximadamente circular. En *P. granulosa* la prevalencia máxima del 10% es entre 20 y 40 mm LC, y disminuye hacia tallas más grandes, siendo <2% en individuos >60 mm LC (Hoggarth, 1990; Lovrich *et al.*, 2004). Cuando se evalúa la prevalencia a partir de muestreos con trampas comerciales, éstas son también bajas y depende de la región geográfica. (*c.f.* Campodonico *et al.*, 1983; Vinuesa, 1989). Sin embargo, ocurre un caso particular en aguas oceánicas abiertas con poblaciones de *Paralomis spinosissima*: en las Islas Georgias del Sur la prevalencia máxima de ~80% fue registrada en individuos de ambos sexos entre 60 y 65 mm LC. En las Rocas Cormorán, la prevalencia máxima de *B. callosus* fue de 40% en machos entre 55 y 60 mm LC (Otto y MacIntosh, 1996). En todos los casos la presencia del parásito afecta el desarrollo y disminuye el crecimiento (Hoggarth, 1990; Otto y MacIntosh, 1996).

El isópodo criptoníscido *Liriopsis pygmaea* es un hiperparásito que parasita al cirripedio *B. callosus*. Pueden encontrarse sus larvas o externas adosadas a la externa del cirripedio. Se lo encuentra en externas de *B. callosus* que parasitan *P. granulosa* >37 mm LC y afecta negativamente a la producción de huevos del parásito *B. callosus* (Lovrich *et al.*, 2004). Las prevalencias de este hiperparásito son relativamente altas, 26% y 37% en las Islas Georgias del Sur y Canal Beagle, respectivamente.

Se han registrado casos de comensalismo/parasitismo de las masas ovígeras por un pez scorpaeiforme *Careproctus* sp., que se encuentran en la cámara branquial de *L. santolla*, *P. granulosa* (Balbontin *et al.*, 1979) y *Paralomis formosa*



(Yau *et al.*, 2000). No es evidente externamente. Sin embargo, hasta ahora estos registros son meramente anecdóticos, y se desconoce la prevalencia y afección producida. Se supone que tendrían un efecto negativo sobre el intercambio gaseoso por un efecto de aplastamiento de las branquias.

MIGRACIONES Y MOVIMIENTOS

Los estudios sobre los desplazamientos de lítódidos del hemisferio sur son limitados. En el Canal Beagle, a partir de las costumbres y hábitos de pesca se sabe que en verano los adultos de *L. santolla* y *P. granulosa* están en aguas someras y en invierno a mayores profundidades. Igualmente en el Golfo San Jorge, durante noviembre y diciembre la captura incidental de *L. santolla* proveniente de la flota merlucera disminuye a profundidades >60-70 m y aumentando en aguas someras (Vinuesa y Balzi, 2002). En el Canal Beagle, durante noviembre y diciembre ambas especies utilizan el bosque del cachiyuyo *Macrocystis pyrifera* para el acoplamiento (Lovrich *et al.*, 2002b). *Lithodes santolla* realiza desplazamientos cortos e.g. 14 km en 70 días y aparentemente no tendría una orientación fija en sus movimientos (Boschi *et al.*, 1984). *Paralomis granulosa* utiliza diferencialmente los fondos, con desplazamientos ontogenéticos.

Los machos adultos están segregados conforme a su condición reproductiva: durante el verano los machos que se reproducen se encuentran en aguas someras, mientras que los que mudan están en aguas más profundas (Hoggarth, 1993). *Lithodes confundens* probablemente realice migraciones hacia aguas someras para mudar y reproducirse: se encuentran juveniles y sus exuvias a partir de septiembre, y hembras adultas y parejas en diciembre (Lovrich *et al.*, 2002a). En la plataforma de las Islas Georgias del Sur, la velocidad de desplazamiento promedio de *Paralomis formosa* es de 32 mm · s⁻¹ (Collins *et al.*, 2002).

En lítódidos boreales, las variaciones temporales de salinidad, temperatura y fotoperíodo desencadenan los movimientos verticales (e.g. Dew, 1990; Stone *et al.*, 1992). Sin embargo, las centollas del hemisferio norte migran hacia aguas poco profundas durante el invierno. Si bien las variaciones ambientales que desencadenan los movimientos verticales son similares en ambos hemisferios, se desconoce la causa de migraciones en estaciones contrarias: verano en el hemisferio sur e invierno en el hemisferio norte.

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Las centollas han sido objeto de pesquerías de las más redituables del mundo. Se ha pescado en todo el Pacífico Norte, entre el Golfo de Alaska y las costas rusas y japonesas, en el extremo austral de América del Sur y en el Mar de Barents. La pesquería japonesa se inició en la década de 1890 con redes de enmalle y fue dominante hasta la II Guerra Mundial con desembarques máximos de 30.000 t anuales durante la década de 1930. Las principales especies blanco fueron *Paralithodes brevipes* y *P. camtschaticus* (Otto, 2014). A partir del desarrollo norteamericano de las pesquerías de Alaska durante los 50s, se alcanzaron los desembarques máximos del Pacífico norte de ca. 150.000 t en 1966 de los cuales el casi 50% provinieron de las pesquerías norteamericanas (Orensanz *et al.*, 1998; Otto, 2014). Desde entonces, la pesca se realizó con trampas como único arte de pesca. Luego los desembarques disminuyeron abruptamente hasta que en 1982 la pesquería norteamericana colapsó y se prohibió la captura de *P. camtschaticus*. Una de las principales causas del colapso fue la extracción excesiva de machos reproductores que produjo fallas en la reproducción, falta de hembras ovígeras y nuevos reclutas a la población (Orensanz *et al.*, 1998). A su vez, la prohibición de la pesca de *P. camtschaticus* promovió la captura de *Lithodes aequispina* y *P. platypus*, con desembarques ca. 10.000 t anuales de cada especie. Los valores de *P. camtschaticus* han sido de ca. 50 millones de dólares anuales y de las otras especies de ca. 40 millones de dólares anuales (Orensanz *et al.*, 1998; Otto, 2014).

En Sudamérica la pesca con redes de enmalle comenzó en la década de 1920 y la actividad se afianzó a partir de los 60s. Las pesquerías chilenas han liderado los desembarques, con máximos de 4.000 a 6.000 t anuales de *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*, respectivamente, ocurridos durante la última década (Lovrich y Tapella, 2014). La pesca se concentró principalmente en Punta Arenas y Puerto Natales, y secundariamente alrededor de la Isla de Chiloé. En Argentina, la pesquería con mayor historia es la del Canal Beagle con Ushuaia como puerto de desembarque, en donde se registraron máximos de ca. 350 t anuales de centolla en 1977 y de centollón entre 1997 y 2007. En todo el extremo austral de América – salvo en el Golfo San Jorge- las pesquerías son mixtas, donde la especie preferida ha sido siem-

pre la centolla, cuya disminución de rendimientos promovió retener el centollón. En 1994 una parte del sector argentino del Canal Beagle fue cerrado a la pesca por los signos de sobre-explotación: disminución de la abundancia relativa de machos y hembras, del tamaño promedio de los animales capturados y de la proporción de hembras ovígeras. Luego de 18 años de veda la población no mostró signos de recuperación inequívocos y el área fue re-abierta a la pesca en 2013. Un análisis detallado de la situación es descripta por Lovrich y Tapella (2014). La demanda comercial promovió el desarrollo de la pesquería de *L. santolla* del Golfo San Jorge, cuyos desembarques llegaron a las 4.500 t anuales en los últimos años. En aguas provinciales del Golfo San Jorge la pesca se realizó con redes de arrastre, se afianzó durante la década de 1990 aunque con desembarques variables, y la apertura de la pesca con trampas en jurisdicción de aguas nacionales de plataforma hizo aumentar los desembarques a valores records históricos para la Argentina.

El trasplante de *Paralithodes camtschaticus* en el Mar de Barents –en las antípodas de su distribución- fue realizado durante toda la década de 1960 por científicos soviéticos, y tuvo como consecuencia el desarrollo extraordinario de su población e impactos importantes sobre las comunidades bentónicas (Falk-Petersen *et al.*, 2011). Actualmente constituye una paradoja de ser una especie invasiva que devino en un recurso económico importante para rusos y noruegos (Kuzmin *et al.*, 1996;

Falk-Petersen *et al.*, 2011). Su éxito poblacional es atribuido a la alta productividad del ecosistema costero y a la posibilidad de escapar de depredadores y parásitos que habían co-evolucionado en su área de origen (Kuzmin *et al.*, 1996; Hjelset *et al.*, 2012). La pesca comercial en el Mar de Barents fue abierta en 2002, se ha realizado con trampas y alcanzó sus desembarques máximos de ca. 27.500 t en 2007/2008 (FAO, 2014).

En el Atlántico Sur, existen otras pesquerías potenciales prácticamente no explotadas hasta el momento, como la de las Islas Georgias del Sur con *Paralomis spinossissima* y *P. formosa* como especies blanco (Otto y MacIntosh, 1996; Otto y MacIntosh, 2006). También *L. confundens* en la plataforma continental fueguina pronto será objeto de pesca exploratoria para evaluar su potencialidad para sustentar una pesquería. En el Pacífico suroriental, las crecientes capturas de *Neolithodes diomedae* vislumbran una pesquería potencial aguas afuera de Valparaíso (Brito, 2002; Bahamonde y Leiva, 2003).

En la actualidad, la gran mayoría de las pesquerías se gestionan por medio de la regla “3S”, del inglés *Sex*, *Size* y *Season* (Orensanz *et al.*, 1998). Sólo se pueden retener individuos machos a partir de una determinada talla, denominada legal, y generalmente la pesca está acotada a una época del año vedando la pesca en otra. En general en el presente todas las capturas se realizan con artes pasivos de pesca, como las trampas cebadas, de diferentes diseños.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Las discusiones en diferentes etapas con F. Tapella, C. Romero, J.A. Calcagno, P. Sotelano, P. Pérez-Baños, M. Gowland, N. Schvezov, D. Roccatagliata, L. Venerus, K. Anger, K. Paschke, S. Thatje, J. Vinuesa, B. Sainte-Marie y B. Stevens y con los pescadores H. Monsalve, J. Ebling y J.O. Argel han enriquecido el conocimiento que aquí se presenta.



GLOSARIO

Cámara branquial: espacio entre el céfalo-tórax y el caparazón donde están ubicadas las branquias, y por donde circula agua que permite el intercambio gaseoso.

Coxa: primer segmento, proximal, de un pereiópodo típico de un crustáceo decápodo.

Dactilopodito: último segmento y más distal de un pereiópodo típico de un crustáceo decápodo. A veces llamado "uña". En un quelípedo (pinza) el dactilopodito constituye el dedo móvil.

Desembarques: cantidad de animales (en kg, t o números) retenidos por pesca y llevados a puerto. No debe confundirse con capturas, que son todos los atrapados por un arte de pesca sin selección de sexos o tamaños.

Eclosión: nacimiento de las larvas por ruptura de la cápsula del huevo.

Endotrofía: alimentación a partir de fuentes energéticas acumuladas en el organismo. También denominada lecitotrofía.

Epibionte: cualquier ser vivo adherido o en estrecho contacto a un hospedador.

Espermatóforo: estructura quitinosa, globosa, adherida a un hilo espermatofórico, que el macho transfiere a la hembra en la cópula conteniendo los espermatozooides para la fecundación de las células germinales femeninas.

Estetascos: sedas sensoriales ubicadas generalmente en la cara inferior del flagelo de la antena y anténula. En su interior lleva un filete nervioso sensible a los estímulos químicos.

Exoesqueleto: estructura cuticular, calcificada y quitinizada que cubre todo el cuerpo exteriormente.

Grampón de fijación: estructura de un alga que le permite estar adherida a un sustrato.

Hemocele: cavidad interna de origen embrionario no celómica.

Hepatopancreas: glándula digestiva formada por una masa de tubos ciegos, acumula lípidos y segregá enzimas digestivas.

Largo de Caparazón (LC): medida estándar utilizada en litódidos que se mide como la línea que va desde la parte posterior del orbital ocular hasta la escotadura media posterior del caparazón.

Madurez gonadal: talla a la cual las gónadas contienen células germinales maduras y potencialmente pueden intervenir en la fertilización.

Madurez morfométrica: es la talla a la cual existe un cambio en la tasa de crecimiento entre una estructura corporal (e.g. pinza, tergito abdominal) y el tamaño del animal.

Megalopa: último estadio del desarrollo larval de las centollas, también llamado glaucothoe, y es equivalente al estadio decapodito (último estadio larval de decápodos con pleópodos natatorios).

Metamorfosis: momento (o muda) en el cual los individuos pasan a tener el aspecto de un adulto. También fin de la etapa larval e inicio de la juvenil.

Muda: cambio completo del exoesqueleto por uno nuevo interno al viejo.

Oocito: célula germinal femenina en estado avanzado de la meiosis II, que completa este proceso al momento del contacto con el espermatozoide al momento de la fecundación

Ovígera: que porta huevos.

Pereiópodo: apéndices céfalotorácicos que en los decápodos son 5 pares, el primero generalmente transformado en quela o pinza y el resto ambulatorios. En litódidos el 5º par está reducido con función de limpieza de branquias y masas ovígeras.

Período intermuda: lapso entre dos mudas. Generalmente se divide en diferentes etapas de acuerdo al tiempo transcurrido desde la última muda o la proximidad a la siguiente en: postmuda, intermuda, premuda.

Pesquería: área geográfica donde se desarrolla la extracción comercial, generalmente limitada por accidentes geográficos, administrativa o políticamente.

Pleópodo: apéndice ubicado en uno de los segmentos del pleon (abdomen).

Prezoaea: Estadio larval previo al de zoea, de rara ocurrencia, y de corta duración (del orden de horas) en los Lithodidae.

Quitina: polisacárido nitrogenado que forma parte del exoesqueleto y que combinado con el carbonato de calcio confiere la dureza característica.

Telson: estructura terminal del cuerpo que contiene el ano, no es considerado un verdadero somito y es el último segmento del cuerpo.

Sedas: elementos de la cutícula originados por secreción de las células epidérmicas.

Sicigias: periodo en el cual la amplitud de mareas es la más amplia dentro de un ciclo lunar y ocurre cuando la luna, el sol y la tierra están alineadas.

Tergito: Porción o placa dorsal que cubre un segmento abdominal.

Urópodos: sexto y último par de apéndices abdominales, generalmente aplandados dorsoventralmente que se disponen paralelos al telson.

Virginal, hembra: individuo que tiene sedas sin rastros de haber portado huevos durante el periodo reproductivo.

Vitelio: sustancia de reserva constituida principalmente por lípidos y proteínas utilizada como fuente energética para huevos y larvas.

Zoea: Estadio larval típico de crustáceos decápodos, con apéndices céfalotorácicos en número variable cuya función es nadadora.



BIBLIOGRAFÍA

- Anger K. 1996. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura). *Marine Biology* 126:283-296.
- Anger K., Lovrich G., Thatje S. y Calcagno, J. 2004a. Larval and early juvenil development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in laboratory. *Experimental Marine Biology and Ecology* 306:217-230.
- Anger K., Lovrich G.A., Thatje S. y Calcagno J.A. 2004b. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306:217-230.
- Anger K., Thatje S., Lovrich G.A. y Calcagno J.A. 2003. Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes. *Marine Ecology Progress Series* 253:243-251.
- Arntz W., Brey T. y Gallardo V.A.. 1994. Antarctic Zoo-benthos. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32:241-304.
- Aronson R., Thatje S., Clarke A., Peck L.S., Blake D.B., Wilga, C. y Seibel B.A. 2007. Climate change and invasibility of the Antarctic benthos. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 38:129-154.
- Bahamonde R. y Leiva B. 2003. Exploración pesquera de recursos no tradicionales en el talud de la I a la VI Región de Chile. En: Yañez E. (ed) *Actividad pesquera y de acuicultura en Chile: Pontificia Universidad Católica de Valparaíso*. Valparaíso pp. 301-316.
- Balbontin C.F, Campodonico G.I. y Guzman M.L. 1979. Description of the eggs and larvae of species of *Careproctus* (Pisces: Liparidae) commensals of *Paralomis granulosa* and *Lithodes antarctica* (Crustacea: Lithodidae.). *Anales del Instituto de la Patagonia* 10:235-243.
- Balzi P. 2006. Ecología y biología de la reproducción de la centolla *Lithodes santolla* del golfo San Jorge. Departamento de Biología General, Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”. Comodoro Rivadavia. pp. 150.
- Boschi E. 2000. Species of decapod Crustaceans and their distribution in the american marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13: 1-136.
- Boschi E.E., Bertuche D.A., Wyngaard J.G. 1984. Estudio biológico pesquero de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. *Contribución Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero* 441:1-72.
- Bouvier L. 1896. Sur la classification des Lithodinés et sur leur distribution dans les océans. *Annales des Sciences Naturelles, série Zoologie* 6:1-46.
- Bravo J.L. 2002. Lithodidae registrados frente a San Antonio, Chile central (Crustacea, Anomura). *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 30:57-62.
- Brusca M., Lovrich G.A., Romero M.C., Calcagno J.A. y Tapella F. 2000. Efectos del corte del dosel de *Macrocytis pyrifera* (Phaeophyta) sobre la fauna asociada a su grampón de fijación IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Puerto Madryn, pp. 44.
- Calcagno JA y Lovrich G.A. 2000. First record of *Notobalanus flosculosus* (Darwin, 1854) (Cirripedia, Archaeobalanidae) from the South Atlantic coast of South America. *Crustaceana* 73: 365-368.
- Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S., Nettelmann U. y Anger K. 2005. First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures. *Journal of Sea Research* 54:221-230.
- Calcagno J.A., Thatje S., Anger K., Lovrich G.A. y Kaffenberger A. 2003. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern stone crab *Paralomis granulosa*. *Marine Ecology Progress Series* 257:189-196.
- Campodonico I. 1971. Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinot en condiciones de laboratorio. (Crustacea Decapoda, Anomura: Lithodidae). *Anales del Instituto de la Patagonia* 2:181-190.
- Campodonico I. y Guzmán L. 1981. Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae). *Crustaceana* 40:272-285.
- Campodonico I., Hernández M.B. y Riveros E. 1983. Investigación, manejo y control de las pesquerías de Centolla y Centollón de la XII Región. Informe consolidado: recurso centollón. *Informes Instituto de la Patagonia* 25:1-97.
- Cárdenas C.A., Cañete J.I., Oyarzún S. y Mansilla A. 2007. Pudding of juvenile king crabs *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea) in association with holdfasts of *Macrocytis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh, 1880. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 35:105-110.
- Castilla J.C. 1985. Food Webs and functional aspects of the kelp, *Macrocytis pyrifera*, community in the Beagle Channel, Chile. En: Siegfried, W.R. Condy P.R., Laws R.M. (eds). *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*: Springer-Verlag. Berlin, pp. 407-414.
- Collins M.A., Yau C., Guillfoyle F., Bagley P., Everson I., Pirede I.G. y Agnew D. 2002. Assessment of Stone Crab (Lithodidae) density on the South Georgia slope using baited video cameras. *ICES Journal of Marine Science* 59:1-9.
- Comoglio L. 2008. Starvation effects on physiological parameters and biochemical composition of the hepatopancreas of the southern king crab *Lithodes santolla* (Molina, 1782). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43:345-353.



Lithodidae

- Comoglio L., Smolko L. y Amin O. 2005. Effects of starvation on oxygen consumption, ammonia excretion and biochemical composition of the hepatopancreas on adult males of the False Southern King crab *Paralomis granulosa* (Crustacea, Decapoda). Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology 140:411-416.
- Comoglio L.I. y Amin O.A. 1996. Dieta natural de la centolla patagonica *Lithodes santolla* (Lithodidae) en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Biología Pesquera 25:51-57.
- Comoglio L.I y Amin O.A. 1999. Feeding habits of the false southern king crab *Paralomis granulosa* (Lithodidae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. Scientia Marina 63:361-366.
- Cunningham C.W., Blackstone N.W. y Buss L.W. 1992. Evolution of King Crabs from Hermit Crab ancestors. Nature 355:539-542.
- Dew C. 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschaticus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47:1944-1958.
- Donaldson W.E., y Byersdorfer S.C. 2005. Biological field techniques for lithodid crabs. Alaska Sea Grant College Program - University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, pp. 76.
- Donaldson W.E. y Byersdorfer S.C. 2014. Anatomy of King Crabs. En: Stevens B.G. (ed) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press. Boca Raton. pp. 73-80.
- Falk-Petersen J., Renaud P. y Anisimova N. 2011. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea-a review. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 68:479-488.
- FAO. 2014. Fisheries Statistics - Capture. <http://www.fao.org/figis>.
- Feldmann R.M. 1998. *Paralomis debodeorum*, a new species of decapod crusacean from the Miocene of New Zealand: First notice of the Lithodidae in the fossil record. New Zealand Journal of Geology and Geophysics 41:35-38.
- Geaghan J. 1973. Resultados de las investigaciones sobre centolla, *Lithodes antarcticus* (Jacquinot) realizadas por el Instituto de Fomento Pesquero en la Provincia de Magallanes. Instituto de Fomento Pesquero 52:1-71.
- Gutt J., Helsen, E., Arntz W.E. y Buschmann, A. 1999. Biodiversity and community structure of the megaeubenthos in the Magellan region (South America). Scientia Marina 63:155-170.
- Hall S. y Thatje S. 2009. Global bottlenecks in the distribution of marine Crustacea: temperature constraints in the family Lithodidae. Journal of Biogeography 36:2125-2135.
- Hall S. y Thatje S. 2011. Temperature-driven biogeography of the deep-sea family Lithodidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the Southern Ocean. Polar Biology 34:363-370.
- Hardy D., Dutil J.D., Godbout G. y Munro J. 2002. Survival and condition of hard shell male adult snow crabs (*Chionoecetes opilio*) during fasting at different temperatures. Aquaculture 189:259-275.
- Hartnoll R.G. 1982. Growth. En: Abele L.G. (ed) The biology of Crustacea: Embryology, morphology and genetics: Academic Press. New York, pp. 111-196.
- Hines A.H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. Marine Biology 69:309-320.
- Hjelset A.M., Nilssen E.M. y Sundet J.H. 2012. Reduced size composition and fecundity related to fishery and invasion history in the introduced red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Norwegian waters. Fisheries Research 121-122:73-80.
- Hoggart D.D. 1990. The effects of parasitism by the rhizocephalan, *Briarosaccus callosus* Boschma on the lithodid crab, *Paralomis granulosa* (Jacquinot) in the Falkland Islands. Crustaceana 59:156-170.
- Hoggart D.D. 1993. The life history of the lithodid crab, *Paralomis granulosa*, in the Falkland Islands. ICES Journal of Marine Science 50:405-424.
- Iorio M.I., Firpo C., Wyngaard J.G. e Isla M.S. 2008. Condición del recurso centollón (*Paralomis granulosa*) en el área actual de pesca del Canal Beagle. Resultados de la prospección realizada entre octubre y noviembre de 2007. InformeTécnico INIDEP 21-08:1-19.
- Jensen G.C.y Armstrong D.A. 1989. Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Islands, Alaska and comparison to a congener, *P. camtschaticus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46:932-940.
- Jørgensen L.L., Manushin I., Sundet J.H.y Birkely S-R. 2005. The intentional introduction of the marine red king crab *Paralithodes camtschaticus* into the southern Barents Sea. International Council for the Exploration of the Sea Rapports de recherches collectives 277:1-21.
- Kattner G., Graeve M., Calcagno J.A., Lovrich G.A., Thatje S. y Anger K. 2003. Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jacquinot). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 292:61-74.
- Kilada R., Sainte-Marie B., Rochette R., Davis N., Vanier C., Campana S. y Gillanders B. 2012. Direct determination of age in shrimps, crabs, and lobsters. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 69:1728-1733.
- Klages M., Gutt J., Starmans A. y Bruns T. 1995. Stone Crabs close to the Antarctic Continent: *Lithodes murraiyi* Henderson 1888 (Crustacea; Decapoda; Anomura) off Peter I Island (68° 51'S; 90° 51' W). Polar Biology 15:73-75.
- Kuris A.M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. En: Wenner A., Kuris A.M. (eds) Crustacean egg production: A.A. Balkema. Rotterdam, pp. 117-141.

- Kuzmin S., Olsen S. y Gerasimova G. 1996. Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschatica*) - the transplantation experiments were successful. Proceedings of the international symposium on biology, management and economics of crabs from high latitude habitats. University of Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG 96-02, pp 649-663.
- Lovrich G.A. 1991. Reproducción y crecimiento del centollón *Paralomis granulosa* (Crustacea, Anomura, Lithodidae) en el Canal Beagle. Doctoral Thesis. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2435_Lovrich.pdf pp. 160.
- Lovrich G.A. 1997a. Estado de la pesquería mixta de centolla *Lithodes santolla* y centollón *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, Argentina. Informe 1995-1996. Contribución Científica CADIC 25:1-34.
- Lovrich G.A. 1997b. La pesquería mixta de centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. Investigaciones Marinas, Valparaíso 25:41-57.
- Lovrich G.A. 1999. Seasonality of larvae of Brachyura and Anomura (Crustacea, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 63:347-354.
- Lovrich G.A., Calcagno J.A., Smith B.D. 2003a. The barnacle *Notobalanus flosculus* as an indicator of the intermolt period of the male lithodid crab *Paralomis granulosa*. *Marine Biology* 143:143-156.
- Lovrich G.A., Perroni M., Vinuesa J.H., Tapella F., Chizzini A.C. y Romero M.C. 2002a. Occurrence of *Lithodes confundens* (Decapoda: Anomura) in the intertidal of the Southwestern Atlantic. *Journal of Crustacean Biology* 22:894-902.
- Lovrich G.A., Roccatagliati D. y Peresani L. 2004. Hyperparasitism of the cryptoniscid isopod *Liriopsis pygmaea* on the lithodid *Paralomis granulosa* from the Beagle Channel, Argentina. *Diseases of Aquatic Organisms* 58:71-77.
- Lovrich G.A. y Tapella F. 2014. Southern King Crabs. En: Stevens B (ed) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press Boca Raton. pp. 449-484.
- Lovrich G.A., Thatje S., Calcagno J.A., Anger K. y Kaffenberger A. 2003b. Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Molina). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 288:65-79.
- Lovrich G.A. y Vinuesa J.H. 1993. Reproductive biology of the False Southern King Crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Fishery Bulletin* 91:664-675.
- Lovrich G.A. y Vinuesa J.H. 1995. Growth of juvenile false southern king crab *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 59:87-94.
- Lovrich G.A. y Vinuesa J.H. 1999. Reproductive potential of the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomura, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina* 63: 355-360.
- Lovrich G.A., Vinuesa J.H. y Smith B.D. 2002b. Male growth, maturity and mating of *Lithodes santolla* in the Beagle Channel, Argentina. En: Paul A.J., Dawe E.G., Elner R., Jamieson G.S., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C. y Woody D. (eds). *Crabs in cold water regions: Biology, management and economics: Sea Grant, University of Alaska. Fairbanks*, pp. 147-168
- Macpherson E. 1988. Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. *Monografías de Zoología Marina* 2:9-153.
- Marukawa H. 1933. Biological and fishery research on Japanese king-crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *Journal of Imperial Fisheries Experimental Station* 4:1-152 (en japonés con resumen en inglés).
- Mayrand E., Dutil J.D. y Guderley H. 2000. Changes in muscle of postmolt snow crabs *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) fed different rations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243:95-113.
- McLaughlin P.A. 2014. Systematics. En: Stevens B.G. (ed) King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management CRC Press. Boca Ratón. pp. 31-46.
- McLaughlin P.A., Anger K., Kaffenberger A. y Lovrich G.A. 2001. Postlarval development in *Lithodes santolla* (Molina) (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae), with notes on zoeal variations. *Invertebrate Reproduction and Development* 40:53-67.
- McLaughlin P.A., Anger K., Kaffenberger A. y Lovrich G.A. 2003. Larval and early juvenile development in *Paralomis granulosa* (Jacquinot) (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae), with emphasis on abdominal changes in megalopal and crab stages. *Journal of Natural History* 37:1433-1452.
- McLaughlin P.A., Lemaitre R. y Sorhannus U. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its “fall-out”. *Journal of Crustacean Biology* 27:97-115.
- McLaughlin P.A., Lemaitre R. y Tudge C.C. 2004. Carcinization in the Anomura – fact or fiction? II. Evidence from larval, megalopal and early juvenile morphology. *Contributions to Zoology* 73:165–205.
- Miranda-Vargas P. 2001. Re-descripción de *Pseudione tuberculata* (Isopoda, Bopyridae) como parásito del centollón *Paralomis granulosa* en el Canal Beagle, Argentina. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. pp. 99.
- Miranda-Vargas P. y Roccatagliati D.C. 2004. A redescription and new host record for the parasitic isopod *Pseudione tuberculata* (Epicaridea: Bopyridae) from the Beagle Channel, Argentina. *Cahiers de Biologie Marine* 45:157-166.
- Morley S.A., Belchier M., Dickson J. y Mulvey T. 2006. Reproductive strategies of sub-Antarctic lithodid crabs vary with habitat depth. *Polar Biology* 29:581-584.
- Orensanz J.M., Armstrong J., Armstrong D. y Hilborn R.



Lithodidae

1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion - the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8:117-176.
- Otto R.S. 2014. A History of King Crab Fisheries with Special Reference to the North Pacific Ocean: Development, Maturity and Senescence. En: Stevens B.G. (ed) *King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management* CRC Press. Boca Ratón. pp. 81-138.
- Otto R.S. y MacIntosh R.A. 1996. Observations on the biology of the Lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean near South Georgia. *High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics: Alaska Sea Grant College Program Report 96-02*, University of Alaska Fairbanks. Fairbanks, pp. 627-647.
- Otto R.S. y MacIntosh R.A. 2006. Biology of the deep-water crab *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) near South Georgia Island, south Atlantic. En: Asakura A. (ed) *Biology of Anomura II, Crustacean Research, Special Number 6: Carcinological Society of Japan*. pp. 187-197.
- Paschke K., Gebauer P. y Hausen T. 2006. Cultivation of *Lithodes santolla* in Chile: Advances in the last six years using multiple approaches in Puerto Montt, Chile. In: Stevens B.G. (ed) *Alaska Crab Stock Enhancement and Rehabilitation: Workshop Proceedings*. Alaska Sea Grant College Program AK-SG-06-04, Kodiak, AK, pp. 65-69.
- Paul J.M. y Paul A.J. 1990. Reproductive success of sublegal size male Red King Crab Proceedings International Symposium of King and Tanner crabs. Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, AK-SG 90-04, Anchorage, AK, pp. 37-50.
- Powell G.C., James K.E. y Hurd C.L. 1974. Ability of male king crab, *Paralithodes camtschatica* to mate repeatedly, Kodiak, Alaska, 1973. *Fishery Bulletin* 72:171-179.
- Purves M.G., Agnew D.J., Moreno G., Daw T., Yau C. y Pilling G. 2003. Distribution, demography, and discard mortality of crabs caught as bycatch in an experimental pot fishery for toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the South Atlantic. *Fishery Bulletin* 101:874-888.
- Reid W.D.K., Watts J., Clarke S., Belchier M. y Thatje S. 2007. Egg release, hatching rhythm and moult patterns in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean). *Polar Biology* 30:1213-1218.
- Roccatagliati D. y Lovrich G.A. 1999. Infestation of the false king crab *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) in the Beagle Channel. *Journal of Crustacean Biology* 19:720-729.
- Roux A. y Piñero R. 2006. Crustáceos decápodos y estomatípoos asociados a la pesquería del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) en el Golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 18:33-43.
- Saborowski R., Thatje S., Calcagno J., Lovrich G.. y Anger K. 2006. Digestive enzymes in the ontogenetic stages of the southern king crab, *Lithodes santolla*. *Marine Biology* 149:865-873.
- Sato T., Ashidate M., Wada S. y Goshima S. 2005. Effects of male mating frequency and male size on ejaculate size and reproductive success of female spiny king crabs *Paralithodes brevipes*. *Marine Ecology Progress Series* 296:251-262.
- Shirley T.C. y Zhou S. 1997. Lecithotrophic development of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae). *Journal of Crustacean Biology* 17:207-216.
- Sielfeld K.W. 1990. Dieta del Chungungo (*Lutra felina* (Molina, 1782)) (Mustelidae, Carnivora) en Chile Austral. *Revista de Investigaciones Científicas y Tecnológicas* 1:23-29.
- Sotelano M.P. 2013. Biología de los estadios juveniles tempranos de *Lithodes santolla* del Canal Beagle, Ushuaia, Tierra del Fuego. Tesis doctoral. Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Universidad de Buenos Aires. pp. 219.
- Sotelano M.P., Lovrich G.A., Romero M.C. y Tapella F. 2012. Cannibalism during intermolt period in early stages of the Southern King Crab *Lithodes santolla* (Molina 1872): Effect of stage and predator-prey proportions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 411:52-58.
- Stevens B.G. 1990. Temperature-dependent growth of juvenile Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) and its effects on size-at-age and subsequent recruitment in the Eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:1307-1317.
- Stevens B.G. 2006. Timing and duration of larval hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850 held in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 26:495-502.
- Stevens B.G. 2014a. Development and Biology of King Crab Larvae. En: Stevens B.G. (ed) *King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management* CRC Press. Boca Ratón. pp. 261-284.
- Stevens B.G. 2014b (ed). *King crabs of the world: biology and fisheries management*. CRC Press, Boca Ratón. pp. 608.
- Stevens B.G. y Lovrich G.A. 2014. King crabs of the world: Species and Distributions. En: Stevens B.G. (ed) *King Crabs of the World: Biology and Fisheries Management* CRC Press. Boca Raton. pp. 1-30.
- Stone R.P., O'Clair C.E. y Shirley T.C. 1992. Seasonal migration and distribution of female red king crabs in a southeast Alaskan estuary. *Journal of Crustacean Biology* 12:546-560.
- Tapella F. 2002. Reproducción, crecimiento, distribución y abundancia de la langostilla *Munida subrugosa* (Anomura, Galatheidae) del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Argentina. Córdoba. pp. 154.
- Tapella F. y Lovrich G.A. 2006. Asentamiento de estadios tempranos de las centollas *Lithodes santolla* y *Para-*

- lomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) en colectores artificiales pasivos en el Canal Beagle, Argentina. Investigaciones Marinas, Valparaíso 34:47-55.
- Tapella F., Romero M.C., Lovrich G.A. y Chizzini A. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En: Paul A.J., Dawe E.G., Elner R., Jamieson G.S., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C. y Wodby D. (eds). Crabs in cold water regions: Biology, management and economics: University of Alaska Sea Grant. Fairbanks, pp. 115-134.
- Tapella F., Sotelo M.P., Romero M.C. y Lovrich G.A. 2012. Natural substrate preference of southern king crab *Lithodes santolla* larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 411:70-77.
- Thatje S., Anger K., Calcagno J.A., Lovrich G.A., Pörtner H.O. y Arntz W.E. 2005. Challenging the cold: crabs reconquer the Antarctic. Ecology 86:619-625.
- Thatje S. y Arntz W.E. 2004. Antarctic reptant decapods: more than a myth? Polar Biology 27:195-201.
- Thatje S., Calcagno J., Lovrich G., Sartoris F. y Anger K. 2003. Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). Helgoland Marine Research 57:110-113.
- Thatje S. y Mestre N.C. 2010. Energetic changes throughout lecithotrophic larval development in the deep-sea lithodid crab *Paralomis spinosissima* from the Southern Ocean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 386:119-124.
- Venerus L.A., Calcagno J.A., Lovrich G.A. y Nahabedian D.E. 2005. Differential growth of the barnacle *Notobalanus flosculus* (Archaeobalanidae) onto artificial and live substrates in the Beagle Channel, Argentina. Helgoland Marine Research 59:196-205.
- Vinuesa J.H. 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del Canal Beagle. Contribución del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero 441:75-95.
- Vinuesa J.H. 1989. Efectos e incidencia del parasitismo en la centolla (*Lithodes santolla*) y centollón (*Paralomis granulosa*) del Canal Beagle. Physis Sección A 47:45-51.
- Vinuesa J.H.. 2000. Estado de la Población de Centolla, *Lithodes santolla* en el Área Costera del Golfo San Jorge, durante 1999. Contribución Científica CADIC, Ushuaia 34:1-16.
- Vinuesa J.H.. 2001. Algunos aspectos biológicas de la centolla *Lithodes santolla* y su captura en el Golfo San Jorge, en 2000. Contribución Científica CADIC, Ushuaia 1-34.
- Vinuesa J.H. y Balzi P. 2002. Reproductive Biology of *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. En: Paul A.J., Dawe G., Elner R.W., Jamieson G., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C. y Wodby D. (eds). Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics: University of Alaska Sea Grant College Program. Fairbanks, pp. 283-304.
- Vinuesa J.H., Comoglio L.I., Lovrich G.A.. 1990. Growth of immature southern king crab *Lithodes santolla* in the Beagle Channel Proceedings of International Symposium of King and Tanner crabs Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, Anchorage, Alaska, pp. 259-271.
- Vinuesa J.H., Ferrari L. y Lombardo R.J. 1985. Effects of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). Marine Biology 85:83-88.
- Vinuesa J.H. y Labal de Vinuesa M.L. 1998. La gametogénesis de la centolla, *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Crustacea, Decapoda, Lithodidae). Naturalia Patagonica 6:35-49.
- Vinuesa J.H.y Lombardo R. 1982. Observaciones sobre el crecimiento en la muda de hembras adultas de centolla, *Lithodes antarcticus* Jacquinot. Physis Sección A 40:69-74.
- Vinuesa J.H., Lovrich G.A. y Comoglio L.I. 1991. Maduración sexual y crecimiento de las hembras de centolla *Lithodes santolla* (Molina, 1782) en el Canal Beagle. Biota, Osorno 7:7-13.
- Watts J., Thatje S., Clarke S. y Belchier M. 2006. A description of larval and early juvenile development in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean). Polar Biology 29:1028-1038.
- Yau C., Collins M.A. y Everson I. 2000. Commensalism between a liparid fish (*Careproctus* sp.) and stone crabs (Lithodidae) photographed in situ using a baited camera. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 80:379-380.
- Zaklan S.D. 2002. Review of the family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): Distribution, Biology, and Fisheries. En: Paul A.J., Dawe G., Elner R.W., Jamieson G., Kruse G.H., Otto R.S., Sainte-Marie B., Shirley T.C., y Wodby D. (eds) Crabs in cold water regions: Biology, management, and economics: University of Alaska Sea Grant College Program. Fairbanks, pp. 751-845.

AMPHIPODA

Ignacio Luis Chiesa
y Gloria María Alonso (†)



INTRODUCCIÓN

El orden Amphipoda es uno de los grupos de crustáceos más diversos y abundantes. Pertenecen a la subclase Malacostraca, de la cual también forman parte entre otros, los órdenes Decapoda (cangrejos, langostinos, camarones), Euphausiacea (krill) y Stomatopoda. Los malacostracos se caracterizan por poseer ocho segmentos en el tórax (o pereion) y seis en el abdomen (o pleon), a excepción del orden Leptostraca que posee siete en el pleon.

Junto a los biodiversos órdenes Isopoda, Tanaidacea, Cumacea y Mysida (Figura 1), y otros taxones con unas pocas especies como Lophogastrida, Mictacea, Spelaeogriphacea y Thermosbaenacea, constituyen el superorden Peracarida (Bowman y Abele, 1982; Martin y Davis, 2001). El origen de los anfípodos se remonta al Eoceno superior (Coleman y Myers, 2000). Las relaciones filogenéticas entre los distintos órdenes de peracáridos es un tema aún en discusión, aunque la mayoría

de los estudios postulan que los anfípodos son el grupo hermano de los isópodos.

Los peracáridos presentan el primer segmento torácico siempre fusionado al céfalon, las mandíbulas llevan un proceso accesorio incisivo y articulado denominado *lacinia mobilis*, las hembras adultas poseen oostegitos que forman una cámara incubadora, y carecen de estadios larvales libres.

Las características diagnósticas del orden Amphipoda son: no poseen caparazón; el cuerpo por lo general es comprimido; los ojos, cuando presentes, son sésiles; el pereion, usualmente consta de 7 segmentos y lleva 7 pares de patas unirramosas (algunas con branquias); en el pleon, de 6 segmentos, los apéndices 1 a 3 (pleópodos) son comúnmente birramosos y poseen ramas multiarticuladas, mientras que los apéndices 4 a 6 (urópodos) son por lo general birramosos y las ramas están formadas por sólo uno o dos artículos; el telson es libre (Kaestner, 1970; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

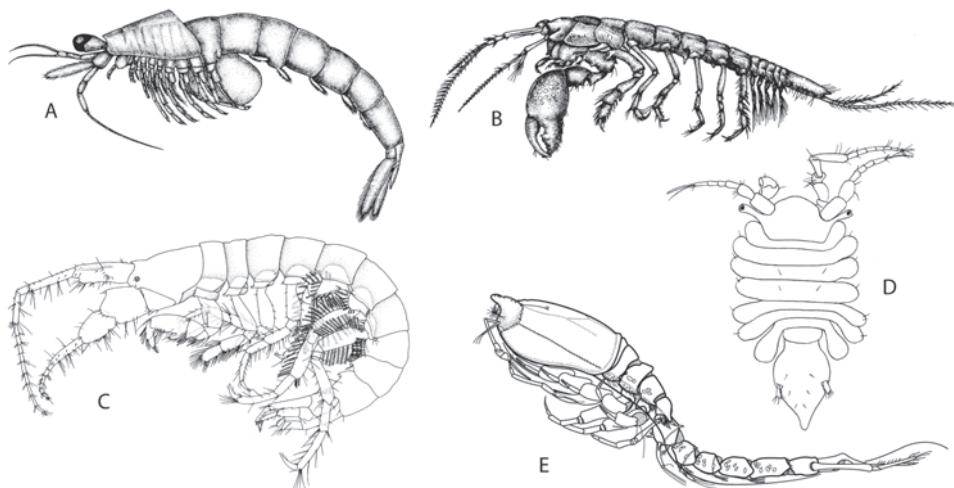


Figura 1. Órdenes más biodiversos de Peracarida. A, Mysida. B, Tanaidacea. C, Amphipoda. D, Isopoda. E, Cumacea. A y B modificadas de Brusca y Brusca, 2003. C, modificada de Barnard y Karaman, 1991. D, modificada de Menzies, 1962. E, modificada de Alberico y Roccagliata, 2013.



Amphipoda



Figura 2. Dibujo de la especie *Metopoides magellanicus*, publicada por Stebbing en los resultados de la histórica campaña "The exploring Voyage of H.M.S. Challenger 1873-76" (Stebbing 1888).

Tradicionalmente, el orden Amphipoda fue dividido en cuatro subórdenes: Hyperiidea, Ingolfiellidea, Caprellidea y Gammaridea (Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999) (Figura 3). La mayoría de los anfípodos son marinos, algunos grupos han colonizado el agua dulce y unas pocas especies habitan ambientes terrestres húmedos. En este capítulo se considerarán a los anfípodos marinos, principalmente los bentónicos.

Las históricas campañas realizadas entre los siglos XIX y XX a la Antártida, aportaron las primeras descripciones de anfípodos para Argentina. Por ejemplo, 63 especies descritas por Schellenberg (1931) en los resultados de la “*Swedish Antarctic Expedition*” son citadas para el Mar Argentino. También son numerosas las citas y nuevas especies de anfípodos publicadas en el “*Voyage of the Challenger*” por Stebbing (1888) (Figura 2), así como en la “*Discovery Expedition*” y en la “*William Scoresby Expeditions*” por Barnard (1932). Además, Stebbing (1914) describió y citó numerosas especies recolectadas en las Islas Malvinas.

Seis destacados catálogos de los anfípodos distribuidos en los *océanos australes*, incluyen valiosa información de especies presentes en el Mar

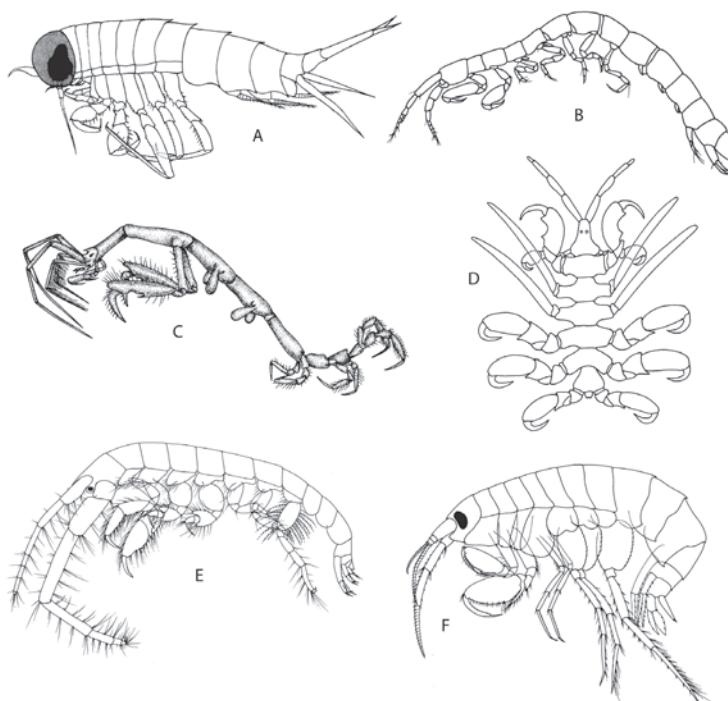


Figura 3. Subórdenes de Amphipoda. A, Hyperiidea. B, Ingolfiellidea. C y D, Caprellidea. C, familia Caprellidae. D, familia Cyamidae. E y F, Gammaridea. E, familia Corophiidae. F, familia Lilejborgiidae. A, modificada de Ramírez y Viñas, 1985. B, modificada de Bousfield, 1973. C, modificada de Brusca y Brusca, 2003. D, E y F, modificadas de Lincoln, 1979.



Argentino (Lowry y Bullock, 1976; De Broyer y Jaźdżewski, 1993; De Broyer y Rauschert, 1999; López Gappa *et al.*, 2006; De Broyer *et al.*, 2007; Alonso de Pina *et al.*, 2008).

En la Argentina, desde 1980 a la actualidad se han descrito 4 géneros y 29 nuevas especies (ver Alonso, 1980, 1981, 1986a, b, 1987a, b, 1989, 2004, 2012; Alonso de Pina, 1992, 1993a, b, c, 1997a, b, c, 1998, 2000, 2001, 2003a, b, 2005; Chiesa y Alonso, 2007). Además, como estudios pioneros, merecen ser mencionados los trabajos de Escofet (1970, 1971, 1973) para la provincia de Buenos Aires, y el de Kreibhom de Paternoster y Escofet (1976) para la provincia de Chubut.

Con aproximadamente 9.000 especies (Vader, 2003), agrupadas en algo más de 155 familias (Martin y Davis, 2001), los anfípodos son el tercer taxón en cuanto a biodiversidad dentro de los crustáceos, después de los decápodos y los isópodos (Brusca y Brusca, 2003). Sin embargo, la cantidad de anfípodos aún no descritos es notable; Vader (2003) especuló que el número total de especies podría ser mayor que 30.000-40.000. Hasta el momento en el Mar Argentino se conocen 226 especies de anfípodos bentónicos.

BIODIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

A partir de la recopilación de trabajos taxonómicos y ecológicos, López Gappa *et al.* (2006) listaron a todos los anfípodos bentónicos presentes en el Mar Argentino. Un total de 216 especies, agrupadas en 120 géneros y 45 familias fue reportado (ver también Chiesa y Alonso, en prensa).

Posteriormente, Chiesa (2011) registró por primera vez en el Mar Argentino a las familias Cyproideidae, Neomelamphopidae y Platyischnopidae, los géneros *Garosyrrhoe*, *Harpiniopsis*, *Hartmanodes*, *Idunella*, *Microdeutopus* y *Pseudomegamphopus*, el subgénero *Podocepropsis*, y la especie *Liljeborgia prionota*. Además, seis especies inéditas pertenecientes a los géneros: *Cephalophoxoides*, *Heterophoxus* y *Microphoxus* (Phoxocephalidae), *Hartmanodes* (Oedicerotidae), *Garosyrrhoe* (Synopiidae) y *Pseudomegamphopus* (Neomelamphopidae) fueron identificadas, e *Idunella* sp. nov. (Liljeborgiidae) y *Platyisao holodividum* gen. nov. sp. nov. fueron descritas a partir de material recolectado en Puerto Quequén y San Antonio Oeste.

Por otro lado, Alonso (2012) registró por pri-

mera vez para el Mar Argentino a las familias Calliopiidae y Endevouriidae y a los géneros *Oradarera* y *Ventojassa*; además describió 7 nuevas especies para el Canal Beagle (*Aora parda*, *Ventojassa beagle*, *Oradarera surera*, *Erikus lovrichi*, *Ensayara gappai*, *Lysianopsis ona* y *Heterophoxus despard*).

Hasta el momento, para el Mar Argentino han sido registradas 50 familias, 129 géneros y 226 especies de anfípodos bentónicos. Las familias más diversas son Lysiannasidae (22 especies), Stenothoidae y Phoxocephalidae (15 especies cada una), Gammarellidae (13 especies), Caprellidae (12 especies), Photidae (9 especies) y Eusiridae, Pontogeneiidae e Ischyroceridae (8 especies cada una). Sólo 7 géneros (*Torometopha*, *Metharpinia*, *Liljeborgia*, *Ampelisca*, *Paramoera*, *Gammaropsis*, *Gondogeneia*) están representados por 5 o más especies.

Los anfípodos están distribuidos en todos los océanos del mundo y en todas las profundidades, desde el intermareal hasta la zona hadal. De Broyer *et al.* (2007) presentaron el catálogo de anfípodos de los *océanos australes* el cual incluyó un listado de 815 especies (sin considerar a los Hyperiidea). De las 815 especies distribuidas en los *océanos australes*, 536 están presentes en la Región Antártica y 407 en la Región Subantártica. Ambas regiones comparten 128 especies, y las superfamilias Lysianassoidea y Eusiroidea son las más diversas. A su vez, la Región Subantártica es tradicionalmente dividida en dos provincias biogeográficas, la Provincia Subantártica en la que fueron registradas 226 especies y la Provincia Magallánica de la que se conocen 210 especies.

Dos provincias biogeográficas son reconocidas en el Mar Argentino. La Provincia Biogeográfica Argentina (PBA) se extiende desde los 36° S hasta los 43° S y abarca las aguas costeras (hasta los 70 metros de profundidad) de Buenos Aires, Río Negro y Chubut. La Provincia Biogeográfica Magallánica (PBM) se extiende hacia el sur (desde los 43° S hasta los 56° S) y abarca parte de la costa y aguas poco profundas (hasta los 200 m) de Chubut, Santa Cruz, Tierra del Fuego, Islas Malvinas y el banco Namuncurá-Burdwood; desde los 43° S hasta los 36° S, se extiende en dirección SO-SSE entre los 70-100 metros de profundidad. Además, la PBA alcanza los 30°-32° S en aguas brasileras y la PBM se extiende hasta la Isla Chiloé, en el Océano Pacífico (López Gappa *et al.*, 2006; De Broyer *et al.*, 2007; Balech y Ehrlich, 2008).



Considerando el límite entre las PBA y PBM aproximadamente entre 43° y 44°S (López Gappa *et al.*, 2006), 163 especies de anfípodos bentónicos están presentes exclusivamente en la PBM, 34 especies se encuentran únicamente en la PBA, y sólo 17 especies se distribuyen en ambas provincias biogeográficas. Por diferentes motivos, 16 especies no fueron consideradas en este análisis de distribución: 3 especies fueron mencionadas para el Mar Argentino pero la localidad exacta en donde fueron recolectadas se desconoce y 13 especies son conocidas de estaciones batiales y abisales (339-3475 metros de profundidad) próximas al límite de la plataforma continental del Mar Argentino (ver Chiesa y Alonso, en prensa).

Sólo 21 especies de anfípodos mencionadas por Wakabara y Serejo (1998) para Brasil están presentes en el Mar Argentino; mientras que 110 especies citadas por Gonzalez (1991) para Chile están también presentes en nuestras aguas (López Gappa *et al.*, 2006).

La gran mayoría de los anfípodos bentónicos citados para el Mar Argentino fueron hallados en el intermareal, submareal o aguas poco profundas de las zonas próximas a los puertos. Las Islas Malvinas, el Canal Beagle, Puerto Deseado, Puerto Madryn y Mar del Plata son los lugares con mayor número de especies citadas, además son las localidades en donde la intensidad de muestreos ha sido mayor (López Gappa *et al.*, 2006).

Vastas áreas del Mar Argentino aún no han sido exploradas; los sectores más profundos de los golfos San Jorge, Nuevo, San José, y San Matías, y especialmente aquellas zonas ubicadas a partir de los 50 metros de profundidad en la plataforma continental han sido muestreadas ocasionalmente. El conocimiento de la fauna de anfípodos presente a más de 100 m de profundidad, sobre el borde del talud, y algo más allá de éste, es prácticamente inexistente. Por consiguiente, el número de especies inéditas de anfípodos bentónicos distribuidos en el Mar Argentino sería muy elevado.

La comprensión integral de la biodiversidad y de los patrones de distribución de los anfípodos del Mar Argentino requieren profundos estudios sistemáticos, así como intensos muestreos en las áreas aún no exploradas.

SISTEMÁTICA

Si bien la monofilia del superorden Peracarida continúa en debate (Richter y Scholtz, 2001; Poo-

re, 2005; Spears *et al.*, 2005), numerosos caracteres apomórficos definen a este grupo (Johnson *et al.*, 2001; Richter *et al.*, 2002; Wilson, 2009).

Las relaciones entre los distintos órdenes de Peracarida es un tema aún no resuelto, sujeto a continuos estudios (Schram y Hof, 1998; Hessler y Watling, 1999; Jenner *et al.*, 2009; Wills *et al.*, 2009, entre otros). La mayoría de estos análisis fueron llevados a cabo utilizando datos morfológicos, los cuales traen aparejados problemas en la asunción de caracteres homólogos y en la elección de los taxones terminales (Wilson, 2009). Por otro lado, los estudios moleculares (Wheeler, 1998; Spears *et al.*, 2005; Jenner *et al.*, 2009) tampoco han producido resultados congruentes (Wilson, 2009).

La monofilia de los órdenes de Peracarida es aceptada, Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea y Cumacea están bien definidos por numerosas autapomorfías (Poore, 2005). La mayoría de los estudios, ya sea basados en datos morfológicos o moleculares, postulan que Amphipoda es el grupo hermano de Isopoda (Watling, 1981, 1999; Jenner *et al.*, 2009; Wills *et al.*, 2009) y que ambos conforman un grupo derivado (Poore, 2005).

Sin embargo, Wilson (2009) menciona que los isópodos aparecen en el registro fósil del Carbonífero mientras que los Amphipoda recién en el Eoceno (Vonk y Schram, 2007).

Poore (2005) argumenta que la relación entre Amphipoda e Isopoda se basa sobre ocho caracteres apomórficos compartidos, pero Wilson (2009) encontró que los datos usados para la construcción de los cladogramas estaban pobemente suscitados. Spears *et al.* (2005) utilizando pequeñas subunidades de ADNr (18s), hallaron que los Amphipoda conforman un clado junto con los Speleogriphacea y que los Isopoda no son su grupo hermano. Este resultado es también apoyado por Wilson (2009), quien sin embargo cuestiona el uso exclusivo de la subunidad 18s. En conclusión, no existe un común acuerdo entre los carcinólogos acerca de la relación de los Amphipoda con los demás órdenes de Peracarida y el tema continúa en pleno debate.

Históricamente el orden Amphipoda fue dividido en cuatro subórdenes: Gammaridea, Caprellidea, Hyperidea y Ingolfiellidea.

En el año 2003 Myers y Lowry presentaron un estudio filogenético que modificó la subdivisión arriba mencionada. A partir de dicho análisis elevaron a los “corófidos” *s.l.* (grupo históricamente



incluido en Gammaridea) a la categoría de suborden (Corophiidea), y además incluyeron en él a todas las familias que formaban parte del suborden Caprellidea. Las especies de Corophiidea fueron caracterizadas por poseer glándulas en las bases de los pereípodos 3 y 4, ramas de los urópodos 3 con sedas delgadas y robustas y telson corto, engrosado y carnoso. (Myers y Lowry, 2003).

Recientemente, Lowry y Myers (2013) realizaron estudios filogenéticos y modificaron nuevamente la clasificación superior de Amphipoda. Definido por la presencia de una seda robusta apical en las ramas de los urópodos 1 y 2 establecieron el suborden Senticaudata. En él incluyeron a la mayoría de las especies de anfípodos de agua dulce, así como a varios grupos marinos (por ejemplo, el ex suborden Corophiidea establecido en el 2003). Los Senticaudata fueron divididos a su vez en 6 infraórdenes.

Las actuales categorías superiores de Amphipoda presentadas por Lowry y Myers (2013) son parte de una serie de trabajos planeados que podrían traer aparejados nuevos cambios en la clasificación filogenética. Por lo tanto, en la sección MORFOLOGÍA se describirán los clásicos subórdenes Gammaridea, Caprellidea, Hyperiidea e Ingolfiellidea.

MORFOLOGÍA

Los subórdenes Hyperiidea e Ingolfiellidea serán tratados concisamente. La mayoría de las especies de Hyperiidea (Figura 3A) poseen grandes ojos que cubren totalmente la cabeza, las placas coxales son cortas, los palpos del maxilípedo están ausentes o reducidos y los urosomitos 2 y 3 fusionados (Lincoln, 1979; Barnard y Karaman, 1999). Son exclusivamente marinos, planctónicos y constituyen un componente principal del macroplancton, ocupando el tercer lugar en abundancia detrás de los copépodos y eufásidos, en aguas frías pueden formar grandes aglomeraciones (Zeidler y De Broyer, 2009). Además, viven parcial o totalmente asociados al zooplancton gelatinoso (ctenóforos, medusas y tunicados). Se conocen en todo el mundo 260 especies, en el Atlántico Sudoccidental se destaca la dominancia de *Themisto gaudichaudii* (ver Padovani, 2012).

Los Ingolfiellidea (Figura 3B) conforman un pequeño grupo de especies primitivas que habitan ambientes acuáticos subterráneos, marinos y de agua dulce. Poseen un cuerpo alargado y cilíndri-

co que les permite vivir entre el sedimento, carecen de ojos, las placas coxales son rudimentarias y las epimerales están ausentes, los gnatópodos son subquelados y los pleópodos unirramosos. Se conocen 45 especies en el mundo, y una sola especie (*Ingolfiella uspallatae*) fue hallada en Argentina a 2000 metros de altura, entre el sedimento aluvial en la zona de Uspallata (Noodt, 1965; Vonk y Jaume, 2013).

Los Caprellidea (Figuras 3C, D) poseen los dos primeros toracómeros fusionados a la cabeza y sus respectivos apéndices modificados en maxilípedos, las placas coxales y el abdomen exhiben reducciones, los pereípodos 3, 4 y todos los apéndices del pleon están reducidos o ausentes, poseen dos pares (ocasionalmente tres) de branquias, y el marsupio está formado por dos pares de oostegitos (Laubitz, 1993). Dos familias se destacan en este grupo, las Caprellidae (Figura 3C) presentan un cuerpo cilíndrico y delgado, las branquias son semiglobosas, y los dáctilos posteriores están desarrollados para sujetarse a hidroídes y/o algas. En las Cyamidae (Figura 3D) el cuerpo es ancho, robusto y deprimido, las branquias son largas y tubulares, las hembras llevan pleópodos y los machos sólo tienen un par vestigial (Kaestner, 1970; Margolis *et al.*, 2000); son ectoparásitos de ballenas por lo que todos los pereípodos están bien desarrollados para aferrarse a la piel de los cetáceos.

Los Gammaridea (Figuras 3E, F, 4) presentan el cuerpo dividido en tres regiones bien definidas, el céfalon-tórax, el pereion y el pleon. El céfalon-tórax (Figura 4A), conformado por la fusión del primer toracómero y la cabeza, lleva los ojos (pueden estar reducidos o ausentes), dos pares de antenas, y las piezas bucales. Los ojos, cuando presentes, son sésiles, por lo general compuestos, de diversas formas, tamaños y grados de pigmentación. Los dos pares de antenas se encuentran bien desarrollados. Las anténulas (antenas 1) están formadas por un pedúnculo de tres artículos y un flagelo multiarticulado; además, muchas especies pueden llevar un flagelo accesorio que nace del extremo del pedúnculo y casi siempre es más corto que el flagelo principal. Las antenas (antenas 2) constan de un pedúnculo de cinco artículos y un flagelo multiarticulado. En ambas antenas, especialmente en los machos, pueden encontrarse sedas con función sensorial (Lincoln y Hurley, 1981), tales como los estetascos (quimiosensoriales), los *calceoli* (para percepción de feromonas y vibraciones) y



Amphipoda

los calinóforos (para percepción de feromonas). El conjunto de piezas bucales se ubica en la parte ventral delcefalotórax. Por lo general, la mandíbula está compuesta por el incisivo (porción distal más o menos dentada), un proceso pequeño y articulado denominado *lacinia mobilis* y el molar (proceso medial truncado); entre el molar y la *lacinia mobilis* se encuentra, usualmente, una hilera de espinas. Del margen externo de las mandíbulas nace un palpo, en la mayoría de las familias es triarticulado, aunque puede estar ausente o excepcionalmente tener dos o un artículo. Las maxílulas

(maxilas 1) están formadas por dos láminas y un palpo de uno o dos artículos (rara vez ausente). Las maxilas (maxilas 2), normalmente son las piezas bucales de menor tamaño, están compuestas por una lámina interna y una externa subiguales, y excepcionalmente están reducidas o ausentes. Los maxilípedos (toracópodos 1 modificados) se encuentran cubriendo ventralmente a todas las piezas bucales; éstos son órganos prensiles formados por un artículo basal (las coxas fusionadas), dos láminas, la interna (base) y la externa (isquion), y un palpo de dos a cuatro artículos situado en el

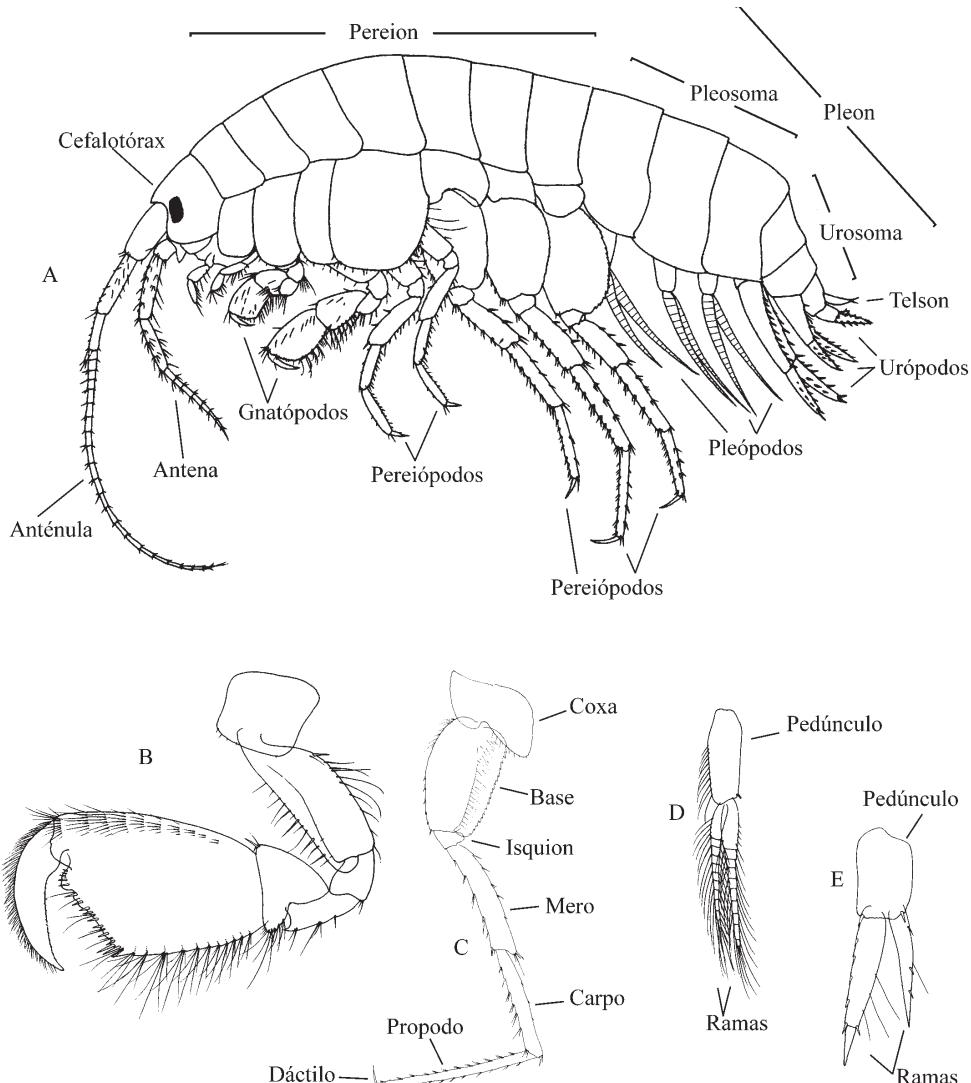


Figura 4. Aspecto general de anfípodo Gammaridea. A, vista lateral. B, gnatópodo. C, pereípodo. D, pleópodo. E, urópodo. A, modificado de Bousfield, 1973. B, C, D y E, modificadas de Lincoln, 1979.



margen externo (Kaestner, 1970; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

El pereion (o tórax) comprende siete segmentos (Figura 4A), cada uno lleva un par de patas unirrámicas llamadas pereiópodos (Figuras 4A, C). Los dos primeros pares están modificados en apéndices prénstiles (subquelados o quelados) denominados gnatópodos (Figuras 4A, B), los cuales presentan en numerosas especies un marcado dimorfismo sexual. Todos los pereiópodos están compuestos por siete artículos, desde la parte proximal hacia la distal se denominan: coxa, base, isquion, mero, carpo, propodo y dáctilo (Figuras 4B, C). Las coxas son planas, expandidas y están fuertemente unidas al cuerpo formando lo que se conoce como placas coxales; de su margen interno surgen las branquias (epipoditos), de forma muy variada, usualmente están presentes en los pereiópodos 2 a 7. Los oostegitos, presentes en las hembras maduras, son láminas foliáceas sedosas que surgen del margen interno de las placas coxales, generalmente 2 a 5, y se entrelazan formando el marsupio. El conjunto de las placas coxales protege a las branquias y a los oostegitos. Los gnatópodos son usados para la alimentación, la construcción de tubos, la cópula, el enterramiento y mantienen la higiene de las piezas bucales. Los pereiópodos 3 y 4 limpian a los gnatópodos y a los demás apéndices torácicos, y en algunas familias (principalmente en los “corófidos” s.l.) intervienen en la construcción de tubos o cuevas. Los pereiópodos 5 a 7 son principalmente utilizados para la locomoción, tienen muy variadas formas y tamaños, que les permiten trasladarse a los anfípodos en diversos hábitats y sustratos (Kaestner, 1970; Bousfield, 1973; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

El pleon (o abdomen) comprende seis segmentos (Figura 4A), los primeros tres conforman el pleosoma y llevan apéndices llamados pleópodos; los restantes constituyen el urosoma y llevan apéndices denominados urópodos. Los pleópodos (Figura 4D), son por lo general birramosos, están formados por un pedúnculo y dos ramas subiguales multiarticuladas que portan largas sedas; en el margen interno distal del pedúnculo existen un par de pequeños ganchos cuya función es acoplar a los pleópodos durante la natación. Las placas epimerales (proyecciones tergales del pleosoma) cubren lateralmente a los pleópodos protegiéndolos. Los pleópodos producen la propulsión para la natación y también desplazan agua hacia las

branquias y oostegitos manteniéndolas oxigenadas. Los urópodos (Figura 4E) son usualmente birramosos, están formados por un pedúnculo basal y un par de ramas por lo general uniarticuladas. La función principal de los urópodos es saltatoria, aunque también pueden asistir en la cópula, la natación (los urópodos 3 pueden actuar como timón), la excavación, la construcción de tubos, y el posterior anclaje dentro de estos. Contiguo al margen posterodorsal del pleon se ubica el telson (cubre al ano dorsalmente); éste presenta una gran variedad de formas y tamaños, pudiendo ser laminar o carnoso, entero o hendido, corto o muy largo, y generalmente posee sedas simples, robustas y/o plumosas en el dorso o en los ápices (ver Kaestner, 1970; Bousfield, 1973; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

El aparato reproductor del macho consta de un par de testículos en forma de tubos que se extienden desde el tercer hasta el sexto pereionito, éstos se continúan en los vasos deferentes y conductos eyaculatorios que por último desembocan en un par de penes cortos y delgados (con forma de papila) ubicados en la parte ventral del séptimo pereionito. Las hembras presentan en el pereion un par de ovarios en forma de tubos, éstos se continúan en oviductos, los cuales finalizan en gonoporos que se abren al exterior en la parte ventral del quinto pereionito (Kaestner, 1970; Bellan-Santini, 1999).

Los oostegitos que forman el marsupio en las hembras se desarrollan totalmente durante la muda previa al apareamiento. Una fase de precópula (de tiempo muy variado) caracteriza el comienzo de la reproducción. En algunas especies el macho se acopla a la hembra utilizando los gnatópodos y espera a que ésta mude y pueda ser fecundada, en otras el macho busca activamente a una hembra que esté a punto de oocitar. En un corto período posterior a la muda, la cutícula de la hembra es lo suficientemente flexible como para poder liberar los oocitos dentro del marsupio. Durante la cópula el macho toma a la hembra con los gnatópodos en posición dorsal o lateral y deposita el esperma en el marsupio, es allí donde se produce la fecundación (Conlan, 1991; Bellan-Santini, 1999; Bousfield, 2001). El desarrollo embrionario es directo y los oocitos fecundados permanecen



en el marsupio hasta la eclosión de los juveniles (Bellan-Santini, 1999). La hembra mantiene a los oocitos fecundados, y luego a los juveniles, oxigenados mediante el movimiento de los pleópodos, que desplazan agua hacia el marsupio. En algunas especies (especialmente las epibentónicas) los cuidados parentales pueden continuar luego de la salida de los juveniles del marsupio; éstos se trasladan a tubos, excavaciones o cuevas construidas por los progenitores, o viven sobre el cuerpo de la hembra (Shaeder, 1983; Thiel *et al.*, 1997; Thiel, 1998).

ECOLOGÍA

Si bien algunas especies de anfípodos viven en ambientes de agua dulce (ríos, lagos, lagunas, cuevas, etc.) e incluso en ambientes semiterrestres, la gran mayoría son marinos. Los anfípodos están presentes en todos los mares del mundo. El 90% de las especies marinas habita en las zonas litorales (desde el intermareal hasta el borde del talud), mientras que el resto se distribuye en ambientes batiales, abisales o hadales. Casi la totalidad de las especies planctónicas pertenecen al suborden Hyperiidea; sin embargo, algunos Gammaridea (aproximadamente 150 especies) habitan estrictamente en la columna de agua. Además, muchas de las especies bentónicas migran verticalmente durante la noche en procesos relacionados con la alimentación y/o reproducción (Conlan, 1991; Bellan-Santini, 1999).

Los anfípodos bentónicos poseen una gran diversidad de formas adaptadas para vivir en los hábitats más variados. Se los puede hallar en fondos blandos de arena o fango (enterrados parcial o totalmente); en fondos duros de roca granítica, tosca, conchilla, canto rodado, y en arrecifes de coral. También son frecuentes en los bosques de macroalgas de las zonas litorales, en praderas de fanerógamas y en costas de manglar. Aquellos anfípodos que construyen tubos, pueden establecerlos ya sea en fondos blandos o duros. Unas pocas especies fueron halladas en ventanas hidrotermales y otras dentro de mamíferos marinos en descomposición (ver Enequist, 1949; Bousfield, 1973; Barnard e Ingram, 1990; Barnard y Karaman, 1991; Winfield y Ortiz, 2003; Lowry y Myers, 2009; Amon *et al.*, 2013, entre otros).

Se conocen numerosos tipos de asociaciones entre anfípodos bentónicos y otros organismos. Muchas especies viven entre las frondes de toda

clase de algas (Chlorophyta, Rhodophyta y Heterocontophyta) en el intermareal y/o submareal. Algunos anfípodos fueron hallados asociados a macroalgas que flotaban en mar abierto, lo cual representaría un importante mecanismo de dispersión (Thiel y Vásquez, 2000; Thiel y Gutow, 2005); Alonso (2012) reportó 36 especies de anfípodos asociados a los grampones de la macroalga *Macrocystis pyrifera* del Canal Beagle. Los hidrozoos y briozoos también son el sustrato de muchas especies, especialmente de caprélicos (McCain, 1968), estos últimos también fueron observados sobre las piezas bucales y queladas de la langosta *Thymops birsteini* perteneciente a la familia Nephropidae (Chiesa, obs. pers.). Existen anfípodos comensales de esponjas, ascidias, anémonas, medusas, moluscos y equinodermos; algunas especies viven dentro de la conchilla de gasterópodos, y otras lo hacen dentro de la cavidad branquial de bivalvos, braquiópodos, o decápodos (Vader, 1970, 1972a, b, 1978; Carter, 1982; Just, 1983; LeCroy, 1995; Vader y Krapp, 1996, 2005; Vader y Myers, 1996; Williams y McDermott, 2004). Schejter *et al.* (2012) reportaron 5 especies de anfípodos asociadas a la esponja *Micale (A.) magellanica*, siendo estos los más abundantes entre todos los invertebrados hallados. Ciertos anfípodos son ectoparásitos de peces y de tortugas marinas (Bousfield, 1987; Margolis *et al.*, 2000). El ectoparasitismo más llamativo y mejor estudiado se da en las Cyamidae, los representantes de esta pequeña familia (34 especies) habitan sobre la piel de cetáceos (Margolis *et al.*, 2000; Alonso de Pina y Giuffra, 2003).

En los anfípodos se observan diversos modos de alimentación: pueden ser filtradores (probablemente el modo más frecuente), ramoneadores (raspan la superficie de algas, rocas y conchillas), carroñeros (hábito común entre los miembros de la familia Lysianassidae y en las especies de profundidad), y algunas especies de Phoxocephalidae son predadores de larvas y juveniles de anélidos, copépodos y nemátodos (Bousfield, 1973; Oliver *et al.*, 1982; Bellan-Santini, 1999).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

En los ambientes naturales los anfípodos son una importante fuente de alimento de peces y otros invertebrados. Los Gammaridea y Caprellidea poseen ciclos de vida cortos, gran tolerancia a los cambios ambientales y pueden ser fácilmente



criados en acuarios en condiciones controladas, ya que colonizan rápidamente estructuras artificiales y son alimentadores oportunistas, pudiendo alcanzar altas densidades y biomasa (Aravind *et al.*, 2007; Baeza-Rojano *et al.*, 2013).

El mayor costo en la industria de la acuacultura es la provisión de alimento vivo a los distintos estadios de los peces. Por tal motivo, en los últimos

años comenzaron a realizarse investigaciones que consideran a los anfípodos como potenciales fuentes de alimento (Woods, 2009). Si bien los estudios son incipientes, los resultados indican que los anfípodos, especialmente los gamarideos, serían ideales presas vivas para ser utilizadas en la acuacultura de peces o invertebrados (Woods, 2009; Baeza-Rojano *et al.*, 2010).

BIBLIOGRAFÍA

- Alberico N.A.y Roccagliati D. 2013. On two South-West Atlantic *Diastylis* (Cumacea: Crustacea), *D. obliquisulcata* n. sp. and *D. geocostae*, with remarks on this speciose genus. *Zootaxa* 3640 (1): 1-22.
- Alonso G.M. 1980. Anfípodos de la Ría Deseado (Santa Cruz - Argentina). Contribución Científica CIBIMA, A 175: 1-15.
- Alonso G.M. 1981. *Gammaropsis deseadensis* sp. nov. Un nuevo anfípodo marino para Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Neotropica* 27: 185-189.
- Alonso G.M. 1986a. Dos especies nuevas del género *Gondogeneia* Barnard (Amphipoda, Eusiridae). *Physis* (Buenos Aires) 44A: 1-7.
- Alonso G.M. 1986b. Nuevos registros de anfípodos marinos (Amphipoda, Gammaridea) para la Argentina. *Physis* (Buenos Aires) 44A: 67-69.
- Alonso G.M. 1987a. Estudios sistemáticos de tres Lysianassidae (Amphipoda, Gammaridea) de la Argentina. *Physis* (Buenos Aires) 45A: 1-10.
- Alonso G.M. 1987b. Sobre la presencia de *Parawaldeckia kidderi* (Smith) (Amphipoda, Lysianassidae) en el Mar Argentino. *Physis* (Buenos Aires) 45A: 17-20.
- Alonso G.M. 1989. *Gondogeneia thurstoni* new species (Amphipoda, Eusiridae) from the southwest Atlantic, Argentina. *Crustaceana* 56: 1-7.
- Alonso G.M. 2004. Crustáceos anfípodos. En: La vida entre mareas: Vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina. Boschi E.E. y Cousseau M.B. (eds.). Publicaciones Especiales del INIDEP. Mar del Plata. pp. 169-178.
- Alonso G.M. 2012. Amphipod crustaceans (Corophiidae and Gammaridea) associated with holdfasts of *Macrocystis pyrifera* from the Beagle Channel (Argentina) and additional records from the Southwestern Atlantic. *Journal of Natural History* 46: 1799-1894.
- Alonso de Pina G.M. 1992. *Lembos fuegiensis* (Dana, 1852) and *Lembos argentinensis* new species, two aorids (Amphipoda) from the south-west Atlantic, Argentina. *Crustaceana* 62: 39-49.
- Alonso de Pina G.M. 1993a. *Pachychelium barnardi*, new species, from Argentina, and the occurrence of other lysianassids on the Argentine continental shelf (Amphipoda: Lysianassidae). *Journal of Crustacean Biology* 13: 377-382.
- Alonso de Pina G.M. 1993b. Two species of Leucothoidea (Amphipoda) from the Argentine Sea: *Colomastix bastidae* new species (Colomastigidae) and *Leucothoe spinicarpus* (Abildgaard, 1789) (Leucothoidae). *Crustaceana* 65: 71-81.
- Alonso de Pina G.M. 1993c. *Linca pinita*, a new phoxocephalid genus and species (Crustacea: Amphipoda) from the Argentine continental shelf. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106: 497-507.
- Alonso de Pina G.M. 1997a. Records of intertidal amphipods from the southwest Atlantic, with the description of a new species of *Elasmopus*. *Journal of Crustacean Biology* 17: 745-757.
- Alonso de Pina G.M. 1997b. New *Exoediceropsis* Schellenberg (Crustacea: Amphipoda: Exoedicerotidae) from the Argentine continental shelf and re-description of *E. chiltoni* Schellenberg. *Journal of Natural History* 31: 85-97.
- Alonso de Pina G.M. 1997c. *Paramonoculopsis acuta*, a new genus and species of Oedicerotidae (Amphipoda) from the south-west Atlantic, Argentina. *Crustaceana* 70: 145-154.
- Alonso de Pina G.M. 1998. *Metatiron bonaerensis*, a new species (Crustacea: Amphipoda: Synopiidae) from the southwest Atlantic. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111: 627-633.
- Alonso de Pina G.M. 2000. *Eophoxocephalopsis columbus*, a new species (Crustacea: Amphipoda: Phoxocephalopidae) from the southwest Atlantic. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113: 710-720.
- Alonso de Pina G.M. 2001. Two new phoxocephalids (Crustacea: Amphipoda: Phoxocephalidae) from the southwest Atlantic. *Journal of Natural History* 35: 515-537.
- Alonso de Pina G.M. 2003a. A new species of Phoxocephala-



Amphipoda

- lidae and some other records of sandburrowing Amphipoda (Crustacea) from Argentina. *Journal of Natural History* 37: 1029-1057.
- Alonso de Pina G.M. 2003b. Two new species of *Metharpinia* Schellenberg (Amphipoda: Phoxocephalidae) from the south-west Atlantic. *Journal of Natural History* 37: 2521-2545.
- Alonso de Pina G.M. 2005. A new species of *Notopoma* Lowry y Berents, 1996, and a new record of *Jassa marmorata* Holmes, 1903, from the southwestern Atlantic (Amphipoda: Corophiidae: Ischyroceridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 528-538.
- Alonso de Pina G.M. y Giuffra R. 2003. Taxonomía, distribución y notas sobre cuatro especies de ectoparásitos de Cetacea (Crustacea: Amphipoda: Cyamidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5(1): 39-62.
- Alonso de Pina G.M., Rauschert M. y de Broyer C. 2008. A catalogue of the Antarctic and sub-Antarctic Phoxocephalidae (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea) with taxonomic, distribution and ecological data. *Zootaxa* 1752: 1-40.
- Amon D.J., Glover A.G., Wiklund H., Marsh L., Linse K., Rogers A.D. y Copley J.T. 2013. The discovery of a natural whale fall in the Antarctic deep sea. *Deep Sea Research II* 92: 87-96.
- Aravind N.P., Sheeba, P., Nair K.K.C. y Achuthankutty C.T. 2007. Life history and population dynamics of an estuarine amphipod, *Eriopis chilkensis* Chilton (Gammaridae). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 74: 87-95.
- Baeza-Rojano E., García S., Garrido D., Guerra-García J.M. y Domingues P. 2010. Use of Amphipods as alternative prey to culture cuttlefish (*Sepia officinalis*) hatchlings. *Aquaculture* 300: 210-246.
- Baeza-Rojano E., Calero-Cano S., Hachero-Cruzado I. y Guerra-García J.M. 2013. A preliminary study of the Caprella scaura amphipod culture for potential use in aquaculture. *Journal of Sea Research* <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2013.04.014>
- Balech E. y Ehrlich M.D. 2008. Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 19: 45-75.
- Barnard J.L. y Ingram C. 1990. Lysianassoid Amphipoda (Crustacea) from deep-sea thermal vents. *Smithsonian Contributions to Zoology* 449: 1-80.
- Barnard J.L. y Karaman G.S. 1991. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (except marine gammaroids). *Records of the Australian Museum*, supplement 13(parts 1 y 2): 1-866.
- Barnard K.H. 1932. Amphipoda. *Discovery Reports* 5: 1-326.
- Bellan-Santini D. 1999. Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816). En: P.P. Grasse, *Traité de Zoologie*, Tomo VII. Fascicule IIIA. Crustacés Péracarides, Mémoires de l'Institut Océanographique 19. Monaco. pp. 94-176.
- Bousfield E.L. 1973. Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England. Cornell University Press. Londres. pp. 313.
- Bousfield E.L. 1987. Amphipods parasites of fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries Aquatic Sciences* 217: 1-37.
- Bousfield E.L. 2001. An update commentary on phyletic classification of the amphipod Crustacea and its application to the North American fauna. *Amphipacifica* 3(1): 49-119.
- Bowman T.E. y Abele L.G. 1982. Classification of the recent Crustacea. En: *The biology of Crustacea*. Bliss D.E. (ed.). Academic Press. Londres. pp. 1-27.
- Brusca R.C. y Brusca G.J. 2003. *Invertebrates*. 2nd Ed. Sinauer Associates. Inc., Sunderland, Massachusetts. EE.UU. 936 pp.
- Carter J. 1982. Natural history observations on the gastropod shell-using amphipod *Photis conchicola* Aldermann 1936. *Journal of Crustacean Biology* 2(3): 328-361.
- Chiesa I.L. 2011. Sistemática y Biogeografía de los Anfípodos Gammaridea y Corophiidea (Crustacea: Peracarida) del Mar Argentino. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. 223 pp.
- Chiesa I.L. y Alonso G.M. 2007. A new species of *Uristes* Dana, 1849 (Amphipoda: Lysianassoidea: Uristidae) from the Beagle Channel, Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 120(4): 446-458.
- Chiesa I.L. y Alonso G.M. (en prensa). Anfípodos Gammaridea y Corophiidea. En: *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, volumen 3. Roig-Juñent S., Claps L.E. y Morrone J.J. (eds.). Sociedad Entomológica Argentina ediciones.
- Coleman C.O. y Myers A.A. 2000. New Amphipoda from Baltic amber. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 47: 457-464.
- Conlan K.E. 1991. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. *Hydrobiologia* 223: 255-282.
- De Broyer C. y Jażdżewski K. 1993. Contribution to the marine biodiversity inventory. A checklist of the Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean. *Documents de Travail de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 73: 1-154.
- De Broyer, C. y Rauschert M. 1999. Faunal diversity of the benthic amphipods (Crustacea) of the Magellan region as compared to the Antarctic (preliminary results). *Scientia Marina* 63(Suppl. 1): 281-293.
- De Broyer C., Lowry J.K., Jażdżewski K. y Robert H. 2007. *Census of Antarctic Marine Life. Synopsis of the Amphipoda of the Southern Ocean. Part. 1. Catalogue of the Gammaridean and Corophiidean Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean with distribution and ecological data*. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 77(1): 1-325.
- Enequist P. 1949. Studies on the soft-bottom amphipods



- of the Skagerak. *Zoologiska Bidrag Fran Uppsala* 28: 297-492.
- Escofet A. 1970. Amphipoda marinos de la provincia de Buenos Aires. I. *Bathyporeiapus bisetosus* sp. nov. (Gammaridea: Oedicerotidae). *Neotropica* 16: 101-106.
- Escofet A. 1971. Amphipoda marinos de la provincia de Buenos Aires. II. Observaciones sobre el género *Bathyporeiapus* Schellenberg (Gammaridea: Oedicerotidae), con la descripción de *Bathyporeiapus ruffoi* sp. nov. *Neotropica* 17: 107-115.
- Escofet A. 1973. Los géneros de anfípodos más comunes en el área de Mar del Plata: Clave para su reconocimiento. *Contribuciones del Instituto de Biología Marina* 239: 1-22.
- Gonzalez E. 1991. Actual state of gammaridean amphipoda taxonomy and catalogue of species from Chile. *Hydrobiologia* 223: 47-68.
- Hessler R.R. y Watling L. 1999. Les Peracarides: un groupe controversé. En: *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome VII, Fascicule IIIA, Crustacés Peracarides*. Forest J. (ed.). *Mémoires de l'Institut Océanographique*, 19. Monaco. pp. 1-10.
- Jenner R.A., Ní Dhubhghaill C., Ferla M.P. y Wills M.A. 2009. Eumalacostracan phylogeny and total evidence: limitations of the usual suspects. *BMC Evolutionary Biology* 9: 1-20.
- Johnson W.S., Stevens M. y Watling L. 2001. Reproduction and development of marine peracaridans. *Advances in Marine Biology* 39: 107-220.
- Just J. 1983. *Anonix* (Crust. Amphipoda: Lysianassidae), commensal in the bivalve *Musculus laevis*, with notes on *Metopa glacialis* (Amphipoda: Stenothoidae). *Astarte* 12(1979): 69-74.
- Kaestner A. 1970. Orden Amphipoda. En: *Invertebrate zoology*. Vol. 3. 2nd. Ed. Interscience Publishers. New York. pp. 470-502.
- Kreibhom de Paternoster I. y Escofet A. 1976. La fauna de anfípodos asociada a los bosques de *Macrocystis pyrifera* en el Chubut: *Ampithoe femorata* (Krøyer) (Amphithoidae) y *Bircenna fulva* Chilton (Eophiliantidae). *Physis* (Buenos Aires) 35A: 77-91.
- Laubitz D.R. 1993. Caprellidea (Crustacea: Amphipoda): towards a new synthesis. *Journal of Natural History* 27: 965-976.
- Lecroy S. 1995. Amphipod Crustacea III. Family Colomastigidae. *Memoirs of the Hourglass Cruises* 9(2): 1-139.
- Lincoln R.J. 1979. British Marine Amphipoda: Gammareida. British Museum (Natural History). London. 158 pp.
- Lincoln T.J. y Hurley D.E. 1981. The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods (Amphipoda: Gammaridea). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology* 44: 103-116.
- López Gappa J., Alonso G.M. y Landoni N.A. 2006. Biodiversity of benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) in the Southwest Atlantic between 35°S and 56°S. *Zoo* taxa 1342: 1-66.
- Lowry J.K. y Bullock S. 1976. Catalogue of the marine gammaridean Amphipoda of the Southern Ocean. *Bulletin of the Royal Society of New Zealand* 16: 1-187.
- Lowry J.K. y Myers A.A. 2009. Foreword. En: *Benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) of the Great Barrier Reef*. Lowry J.K. y Myers A.A. (eds.). *Zootaxa* 2260: 17-45.
- Lowry J.K. y Myers A.A. 2013. A Phylogeny and Classification of the Senticaudata subord. nov. (Crustacea: Amphipoda). *Zootaxa* 3610: 1-80.
- Margolis L., McDonald T.E. y Bousfield E.L. 2000. The whale lice (Amphipoda: Cyamidae) of the Northeastern Pacific region. *Amphipacifica* 2(4): 63-116.
- Martin J.W. y Davis G.E. 2001. An update of the Recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 39: 1-124.
- McCain J.C. 1968. The Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) of the western North Atlantic. *United States National Museum Bulletin* 278: 1-147.
- Menzies R.J. 1962. The zoogeography, ecology and systematics of the Chilean marine isopods. *Lunds Universitets Årsskrift*, N. F., Avd. 2, 57 (11): 1-162.
- Myers A.A. y Lowry J.K. 2003. A phylogeny and a new classification of the Corophiidea Leach, 1814 (Amphipoda). *Journal of Crustacean Biology* 23(2): 443-485.
- Noodt W. 1965. Interstitielle Amphipoden der konvergenten Gattungen *Ingolfiella* Hansen und *Pseudingolfiella* n. gen. Aus Sudamerika. *Crustaceana* 9: 17-30.
- Oliver J.S., Oakden J.M. y Slattery P.N. 1982. Phoxocephalid amphipod crustaceans as predators on larvae and juveniles in marine soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series* 7: 179-184.
- Padovani L.N. 2012. Biodiversidad y ecología de los anfípodos hiperídeos del Mar Argentino y aguas adyacentes: *Themisto gauchaudii*, una especie clave. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata. 124 pp.
- Poore, G.C.B. 2005. Peracarida: monophly, relationships and evolutionary success. *Nauplius* 13: 1-27.
- Ramirez F.C. y Viñas M.D. 1985. Hyperiid amphipods found in Argentine shelf waters. *Physis A* 43(104): 25-37.
- Richter S. y Scholtz G. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39: 113-136.
- Richter S., Edgecombe G.D. y Wilson G.D.F. 2002. The lacinia mobilis and similar structures - a valuable character in arthropod phylogenetics? *Zoologischer Anzeiger* 241: 339-361.
- Schejter L., Chiesa I.L., Doti B.L. y Bremec C. 2012. *Mycale* (*Aegogropila*) *magellanica* (Porifera: Demospongiae) in the southwestern Atlantic Ocean: endobiotic fauna and new distributional information. *Scientia Marina* 46(4): 753-761.



Amphipoda

- Schellenberg A. 1931. Gammariden und Caprelliden des Magellangebietes, Südgeorgiens und der Westantarktis. Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903 2(6): 1-290.
- Schram F.R. y Hof C.H.J. 1998. Fossils and the interrelationships of major crustacean groups. En: Arthropod Fossils and Phylogeny. Edgecombe G.D. (ed.). Columbia University Press. New York. Pp. 233-302.
- Shaeder M. 1983. The reproductive biology and ecology of *Gammarus duebeni* (Crustacea: Amphipoda) in Southern England. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 63: 517-540.
- Spears T., De Bry R.W., Abele L.G. y Chodyla K. 2005. Peracarid monophyly and interordinal phylogeny inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA sequences (Crustacea: Malacostraca: Peracarida). Proceedings of the Biological Society of Washington 118: 117-157.
- Stebbing T.R.R. 1888. Report on the Amphipoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-76, 29(67): 1-1737.
- Stebbing T.R.R. 1914. Crustacea from the Falkland Islands collected by Mr. Rupert Valentine, F.L.S., Part II. Proceedings of the Zoological Society of London 1914: 341-378.
- Thiel M. 1998. Extended parental care in marine amphipods. I. Juvenile survival without parents. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 227: 187-201.
- Thiel M. y Gutow L. 2005. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 43: 279-418.
- Thiel M. y Vásquez J.A. 2000. Are kelp holdfasts islands on the ocean floor? Indication for temporarily closed aggregations of peracarid crustaceans. Hydrobiologia 440: 45-54.
- Thiel M., Sampson S. y Watling L. 1997. Extended parental care in two endobenthic amphipods. Journal of Natural History 31: 713-725.
- Vader W. 1970. The amphipod *Aristias neglectus* Hansen found in association with Brachiopoda. Sarsia 43(1): 13-14.
- Vader W. 1972a. Associations between amphipods and mollusks: A review of published records. Sarsia 48(1): 13-18.
- Vader W. 1972b. Associations between gammarid and caprellid and medusae. Sarsia 50: 51-56.
- Vader W. 1978. Associations between amphipods and echinoderms. Astarte 11(1978): 123-135.
- Vader W. 2003. How many amphipod species? En: Abstracts of the 11th Crustaceologentagung 2003 in Ulm. Maas A. y Waloßek D. (eds.). Germany. p. 41.
- Vader W. y Krapp-Schickel G. 1996. Redescription and biology of *Stenotheoe brevicornis* Sars (Amphipoda: Crustacea), an obligate associate of the sea anemone *Actinostala callosa* (Verrill). Journal of Natural History 30: 51-66.
- Vader W. y Krapp T. 2005. Crab-associated amphipods from the Falkland Islands (Crustacea: Peracarida). Journal of Natural History 39(33): 3075-3099.
- Vader W. y Myers A.A. 1996. Amphipods living in association with hermit crabs in S.E. Australia. I. Five new Ischyroceridae. Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona 20: 263-292.
- Vonk R. y Jaume D. 2013. A new ingolfiellid amphipod crustacean from sandy beaches of the Gura Ici Islands, western Halmahera (north Moluccas). The Raffles Bulletin of Zoology 61(2): 547-560.
- Vonk R. y Schram F.R. 2007. Three new tanaid species (Crustacea, Peracarida, Tanaidacea) from the Lower Cretaceous Álava Amber in Northern Spain. Journal of Paleontology 81: 1502-1509.
- Wakabara Y. y Serejo C.S. 1998. Malacostraca – Peracarida. Amphipoda Gammaridea and Caprellidea. En: Catalogue of Crustacea of Brazil, Série Livros No. 6. Young P.S. (ed.). Museu Nacional. Rio de Janeiro. pp. 561-594.
- Watling L. 1981. An alternative phylogeny of peracarid crustaceans. Journal of Crustacean Biology 2: 201-210.
- Watling, L. 1999. Toward understanding the relationships of the peracaridan orders: the necessity of determining exact homologies. En: Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, "Crustaceans and the biodiversity crisis". F.R. Schram & Vaupel Klein J.C.V. (eds.). Brill. Leiden, The Netherlands. pp. 73-89.
- Wheeler W.C. 1998. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. En: Arthropod Relationships. The Systematics Association, Special Volume, series 55. Fortey R.A. y Thomas R.H. (eds.). Chapman & Hall. London. pp. 87-96.
- Williams J.D. y McDermott J.J. 2004. Hermit crab bio-ocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 305: 1-128.
- Wills M.A., Jenner R.A. y Ní Dhubhghaill C. 2009. Eumalacostracan evolution: conflict between three sources of data. Arthropod Systematics & Phylogeny 67: 71-90.
- Wilson G.D.F. 2009. The phylogenetic position of the Isopoda in the Peracarida (Crustacea: Malacostraca). Arthropod Systematics & Phylogeny 67(2): 159-198.
- Winfield I. y Ortiz M. 2003. Anfípodos: Un enfoque biológico. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México. 66 pp.
- Woods C. 2009. Caprellid amphipods: an overlooked marine finfish aquaculture resource? Aquaculture 289: 199-211.
- Zeidler W. y De Broyer C. 2009. Census of Antarctic Marine Life. Synopsis of the Amphipoda of the Southern Ocean. Volumen 3: Catalogue of the Hyperiidean Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean with distribution and ecological data. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique 79(1): 1-95.

EUPHAUSIACEA

Enrique R. Marschoff



INTRODUCCIÓN

Los eupausiáceos constituyen un eslabón clave en las tramas tróficas oceánicas, con una gran biomasa; se ha estimado equivalente al 50% del total de la biomasa zooplanctónica (Holdgate, 1970). Se trata de un grupo morfológicamente homogéneo, estrictamente oceánico que comprende 86 especies con tamaños entre 5 mm en *Stylocheiron suhmi* y la especie abisal *Thysanopoda minyops* que alcanza los 120 mm. El orden Euphausiacea comprende dos familias Bentheuphausiidae y Euphausiidae. Esta última comprende solamente especies planctónicas y es la única que ha sido detectada en el Atlántico Sur. A pesar de su importancia ecológica su biología y ecología no han sido estudiadas en profundidad, especialmente en los últimos años. *E. superba* es la especie mejor estudiada debido al creciente interés comercial en su explotación.

Las especies de la familia Euphausiidae se caracterizan por poseer un caparazón que cubre el céfalo-tórax, ocho toracópodos delicados (algunos

pueden faltar o estar muy reducidos) en cuyas coxas se encuentran las branquias filamentosas, no protegidas por el caparazón (Casanova, 2003). Son relativamente de gran tamaño y la especie abisal *Thysanopoda minyops* alcanza los 120 mm de largo total (Brinton 1987). Entre las especies planctónicas la especie antártica *Euphausia superba* alcanza los 60 o 70 mm de largo total (Marr, 1962; Tomo y Marschoff, 1976).

MORFOLOGÍA

La figura 1 presenta un esquema generalizado y la nomenclatura de los distintos elementos morfológicos de la familia Euphausiidae.

SISTEMÁTICA

La investigación sistemática sobre los eupausiáceos australes puede considerarse que comienza con los trabajos de Dana a mediados del siglo XIX y la serie de expediciones antárticas que se inicia con el Challenger (1873-1876). Posterior-

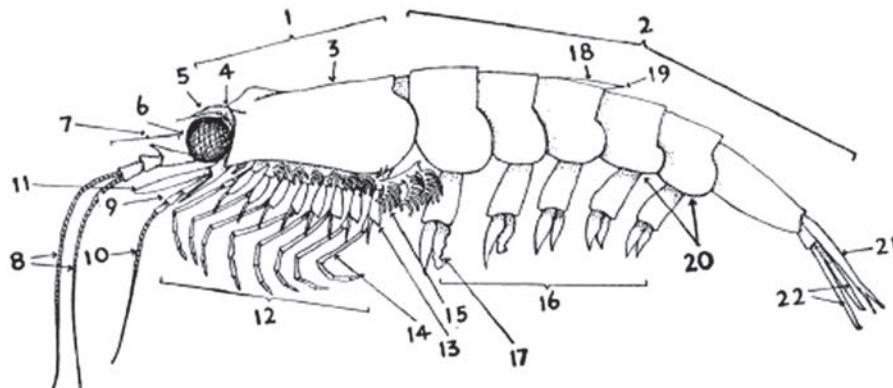


Figura 1. Morfología general. 1, Cefalotórax; 2, pleon; 3, caparazón; 4, placa frontal; 5, rostro; 6, ojo; 7, pedúnculo de la Antena I; 8, flagelos de la antena I; 9, pedúnculo de la Antena II; 10, flagelos de la Antena II; 11, placa de la antena; 12, pereípodos; 13, exopodito; 14, endopodito; 15, branquias; 16, pleópodos; 17, petasma; 18, cresta dorsal; 19, espina dorsal; 20, pleuritos; 21, telson; 22, urópodos. De Boden, *et al.* 1955.



Euphausiacea

mente las expediciones Bélgica (1897-1899), Valdivia (1898-1899), Gauss (1901-1903), Expedición Antártica Sueca (1901-1903), Discovery (1901-1904), Scotia (1902-1904) y Terra Nova (1910) aportaron los materiales sobre los que se desarrolló la taxonomía del grupo en las regiones australes y se obtuvieron los primeros datos sobre su distribución geográfica.

En el Atlántico austral se capturan regularmente unas 16 especies (Tomo y Marschoff, 1976, Lomakina, 1964, Ramírez, 1971 y 1973, Curtolo *et al.* 1990, Montú, 1977)

- Euphausia crystallorophias* Holt y Tattersall, 1906
Euphausia frigida Hansen, 1911
Euphausia longirostris Hansen, 1908
Euphausia lucens Hansen, 1905
Euphausia recurva Hansen, 1905
Euphausia similis Sars, 1885
Euphausia spinifera Sars, 1883
Euphausia superba Dana, 1852
Euphausia triacantha Holt y Tattersall, 1906
Euphausia vallentini Stebbing, 1900
Nematoscelis megalops Sars, 1883
Stylocheiron abbreviatum Sars, 1883
Stylocheiron maximum Hansen, 1908
Thysanoessa gregaria Sars, 1885
Thysanoessa macrura Sars, 1885
Thysanoessa vicina Hansen, 1911

A estas especies cabe agregar un número de especies que aparecen en los muestreros como consecuencia de los procesos de mezcla. Entre ellas se pueden indicar (Gloeden y Montú, 1998, Ramírez 1971):

- Euphausia brevis* Hansen, 1905
Euphausia hemigibba Hansen, 1910
Euphausia similis Sars, 1883
Euphausia spinifera Sars, 1883
Stylocheiron affine Hansen, 1910
Stylocheiron longicorne Sars, 1883
Thysanopoda monacantha Ortmann, 1893
Thysanopoda obtusifrons Sars, 1883

ECOLOGÍA

La compilación de listas de especies que se alimentan de eufausiáceos revela la importancia del grupo en los ecosistemas oceánicos: son presa, especialmente en las fases larvarias, de zooplácton carnívoro y como adultos y juveniles de focas y ballenas (Marr 1962, Tomo y Marschoff 1976, Miller y Hampton 1989, Curtolo *et al.* 1990. En

el ecosistema antártico, prácticamente todos los vertebrados se alimentan de eufausiáceos, en gran medida de *E. superba*.

Si bien la producción secundaria de copépodos y otros herbívoros (salpas, etc.) puede ser de gran magnitud su rol ecológico es diferente. Salpas y copépodos son principalmente presa de organismos que forman parte de tramas tróficas completamente incluidas en el ambiente marino, a excepción de algunas especies de aves planctofágas como *Pachyptila spp.*, *Daption capense*, *Oceanites oceanicus*, etc. (Visbeek y Fontana 1987). En cambio los eufausiáceos forman parte de tramas tróficas a través de las cuales se conectan con ambientes semiterrestres y con especies que desarrollan amplias migraciones.

Según Marr (1962) su rol en el ecosistema fue mencionado específicamente por Bellingshausen en 1820 quien hace referencia a su abundancia y su importancia como alimento de pingüinos y luego por Webster en 1834 (cirujano de a bordo en el "Chantecleer") quien indicó que los pingüinos alimentaban a sus crías en isla Decepción con "krill" ("pequeño pez" en noruego) y Mac Nab, en 1839 asoció los cambios en coloración del agua que producen las grandes concentraciones de eufausiáceos con agrupamientos de ballenas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

El orden *Euphausiacea* comprende dos familias: *Euphausiidae* y *Bentheuphausiidae*. Ambas son estrictamente oceánicas y se encuentran en todos los océanos del mundo. *Euphausiidae* comprende solamente especies planctónicas con distribuciones amplias ligadas a los grandes sistemas de circulación oceánica. Ocupan desde los océanos polares hasta los trópicos pero, a pesar de esta amplia distribución, el número de especies es relativamente bajo debido a la relativa homogeneidad de los sistemas de corrientes que ocupan. Sin embargo, en regiones costeras o en las que se establecen sistemas cerrados se encuentran especies endémicas como *Nyctiphanes capensis* en la corriente de Benguela o *E. mucronata* en la corriente de Humboldt.

El océano al Sur de la Convergencia Subtrópical puede ser considerado como una serie de zonas circumpolares modificadas local y regionalmente por el relieve, una idea que se remonta a Meinardus (1923). Esta circunstancia es aún más marcada al sur del Frente Polar donde la inexistencia



tencia de masas continentales interpuestas resulta en la continuidad circumpolar de los ambientes oceánicos antárticos y, en consecuencia, en una gran homogeneidad en longitud de la distribución de fauna y flora; la variación que se observa a escala global se da en el sentido latitudinal.

De norte a sur se reconocen los frentes subtropical, subantártico, polar y la divergencia antártica, que separan masas de agua de características fisicoquímicas diferentes y que se mueven con velocidades diferentes. En consecuencia aparecen remolinos, meandros y, en general, zonas de turbulencia a través de las cuales se produce el intercambio de masas de agua que determinan la aparición de organismos “expatriados”, es decir fuera de la región típica para la especie.

El análisis de las observaciones de la presencia o ausencia de determinadas especies conduce a la definición de zonas biogeográficas que se corresponden con la distribución de masas de agua. Al norte del Frente Polar la zonación elaborada sobre la base de las observaciones de quetognatos, eufaúsidos y pterópodos por Dadón y Boltovskoy (1982) guarda una marcada correlación con la posición conocida de los frentes oceánicos y la distribución de masas de agua.

La zonación en el océano antártico ha sido estudiada desde diversos puntos de vista y existen diversas revisiones en la literatura entre las que mencionaremos: Beklemishev (1958), basada en la distribución de fitoplancton; Voronina (1968 y 1984) en la zonación del zooplancton; más recientemente, Tréguer y Jacques (1992) analizaron la distribución de nutrientes y fitoplancton.

Por otra parte, en asociación con los frentes aparecen sistemas circulatorios cerrados que permiten a las distintas especies asegurar su permanencia en una región determinada. El análisis de este tipo de fenómenos es complejo y requiere interpretar los mecanismos de acoplamiento entre los ciclos de vida y los fenómenos oceanográficos (Marschoff, 1996). El resultado es la identificación de “centros de dispersión” (Makarov, 1979) característicos de cada especie y áreas donde pueden ser encontradas ocasionalmente.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

El ciclo de vida de los euphausiáceos es más largo que el de otras especies zooplanctónicas. En la plataforma patagónica, donde predominan

E. vallentini, *E. lucens* y *T. gregaria* sus ciclos de vida son de aproximadamente dos años. Maduran y se reproducen por primera vez al alcanzar un año y luego de una segunda reproducción al año siguiente mueren (Montú, 1977; Ramírez y Dato, 1983; Curtolo *et al.* 1990). No existe información sobre el resto de las especies al norte del frente subantártico. En el caso de *E. frigida* y *T. macrura* alcanzan hasta los dos o tres años, mientras que para *E. superba* se ha indicado (aunque probablemente se trate de una sobreestimación) que puede llegar a los nueve años en la naturaleza, como consecuencia de un proceso de reducción de su tamaño durante el invierno (Ettershank 1984 y 1985; Ikeda y Dixon 1982a y b). En laboratorio ha sido posible mantener durante seis años (Ikeda y Thomas 1987) ejemplares de *E. superba* a partir de una edad de entre uno y dos años.

El desarrollo larval comprende una serie de estadios en los que gradualmente se van incorporando las características y funcionalidades del adulto. Esta gradualidad ha llevado a que las definiciones y la nomenclatura de los estadios haya sido objeto de controversia entre especialistas (Figura 2).

Huevos

Los huevos de euphausiáceos fueron reconocidos como tales por Metschnikov (1871) y Sars (1898). La identificación a nivel específico es sumamente difícil ya que generalmente se depende del hallazgo simultáneo de hembras en desove, de larvas tempranas o de huevos que por su avanzado desarrollo permitan la disección de una larva *nauplius* identificable.

Los huevos son pelágicos en las especies que se encuentran en la región de nuestro interés; en general, más densos que el agua de mar lo que determina su descenso hasta la eclosión, alcanzando profundidades variables con la especie. Su aspecto es el de esferas frágiles que en microscopía de contraste de fase revelan ser huevos centrolecíticos (Dillaman *et al.* 1985). Presentan un espacio perivitelino de tamaño variable que tiene tendencia a aumentar con el grado de desarrollo del embrión en las especies en que han sido observados. El desarrollo se cumple dentro del huevo hasta la larva *nauplius I*, que es la forma que eclosiona. Este proceso es conocido como ascenso durante el desarrollo y es típico de *E. superba*.

En algunos casos los espacios perivitelinos determinarían flotabilidad neutra, característica de las especies de plataforma. En los muestreos se



Euphausiacea

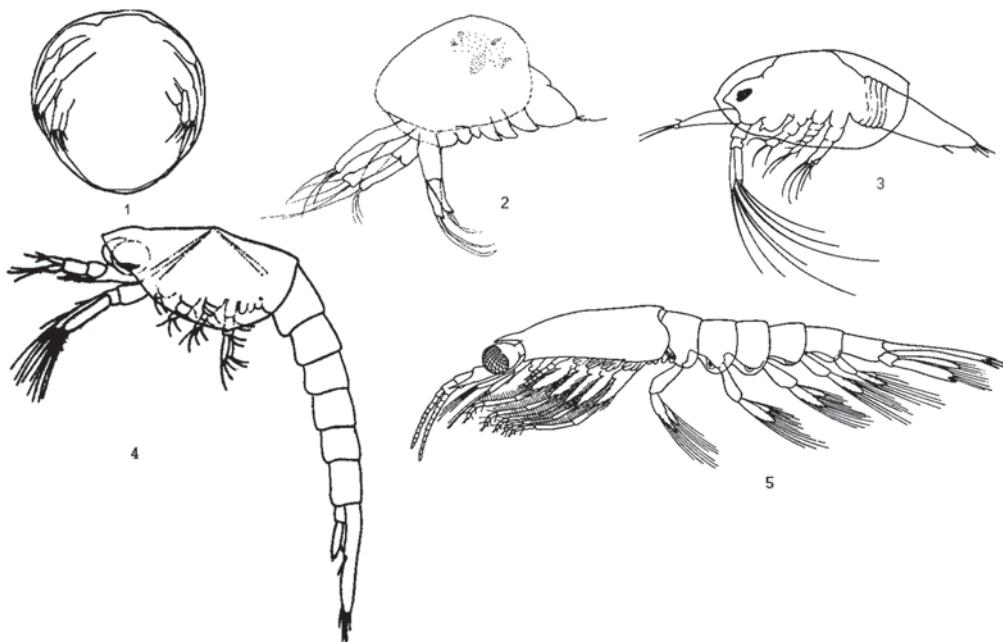


Figura 2. 1. Huevo con larva *Nauplius* de *E. lucens*; 2. *Metanauplius* de *E. frigida*; 3. *Calyptopis* I de *E. superba*; 4. *Calyptopis* III de *E. crystallorophias*; 5. *Furcilia* V de *E. superba*. 1, Boden (1955), 2, autor, 3 y 5 Fraser (1936), 4, Pertzova (1979)

obtienen los huevos a menor profundidad, acompañados por el resto de la serie larval como en *E. crystallorophias*.

El hundimiento de los huevos antes de la eclosión ha sido comprobado tanto por determinación directa de la flotabilidad de los huevos (Quentin y Ross 1984 para *E. superba*), como por el hecho de que, sistemáticamente, los huevos con pocas o ninguna división se obtiene a menores profundidades que aquellos que se encuentran en avanzado estado de desarrollo (Marr 1962 en *E. superba*, Mauchline y Fisher 1969 en *T. raschii* y *Meganyctiphanes norvegica*, observaciones propias en *T. macrura*).

Quentin y Ross (1984) determinaron para *E. superba* la velocidad de hundimiento de los huevos encontrando que la velocidad inicial de hundimiento es del orden de los 175 m/día para bajar en la etapa de gástrula a 51 m/día. Hacia el final del desarrollo de la *nauplius* se alcanzan nuevamente los valores iniciales. Esta velocidad de hundimiento implica una profundidad al momento de la eclosión del orden de los 850 metros.

Este dato es comparable a los resultados de Marr (1962) que calcula en 1000 metros la profundidad mínima para la eclosión (a partir de da-

tos de muestreos) y los de Marschall (1983) que obtuvo 1250 a 1850 metros a partir de una estimación de la duración del desarrollo de 5 a 8 días y una velocidad de hundimiento constante. No se han realizado trabajos experimentales similares en otras especies.

En *E. crystallorophias* se ha discutido la posibilidad de que los huevos tengan flotabilidad nula, en razón de su amplio espacio perivitelino (Harrington y Thomas 1987) al igual que *E. similis* y *E. nana* (Hirota *et al.* 1984a, 1984b y 1984c), ambas especies de plataforma.

Nauplius

El estadio ha sido descripto en asociación con el ciclo de vida de los euphausiáceos por Metschnikov (1871). El aspecto general de este estadio en varias especies se presenta en la figura 2.

De acuerdo a la definición de Sars (1885) poseen: "Cuerpo oval, no segmentado. Sin ojos compuestos. Sólo tres pares de apéndices presentes, el anterior (*antennulae*) simple, los otros dos (*antennae* y patas mandibulares) birramosos y natatorios". Esta descripción es suficiente para su identificación en los muestreos ya que su simplicidad (prácticamente se trata de huevos con apén-



dices y, en algunos casos, espinas y setas pequeñas) permite su diagnóstico diferencial de las *nauplii* de otros grupos (principalmente copépodos).

Para algunas especies se han descripto dos estadios *nauplii* (I y II). Según Makarov (1979) existirían formas intermedias entre ambos estadios en *E. superba*.

En los eupausiáceos del Atlántico Sudoccidental la larva *nauplius* es siempre una forma libre, pelágica. Dentro del orden Euphausiacea, existen excepciones a esta regla con especies que llevan los huevos en bolsas o adheridos a los apéndices como en *Pseudeuphausia* (Wang 1965), *Nematoscelis* (Komaki 1967), *Nyctiphantes* (Sars 1885), que son liberados en un estadio más avanzado de desarrollo (*pseudometanauplius*).

Las larvas *nauplii* no son capturadas frecuentemente, probablemente debido a su corta duración; generalmente se las obtiene asociadas con huevos o por disección de éstos. El hecho de que en varias especies los estadios *nauplii* se desarrollen dentro del huevo y la eclosión se produzca en el estadio siguiente (*metanauplius*) abona la suposición de que estos estadios son de muy corta duración.

No poseen estructuras internas diferenciadas excepto dos paquetes musculares con aspecto de cintas que conectan el dorso de la larva con anténulas y mandíbulas y una (a veces dividida en dos) mancha anterior, asimilable a un ojo primitivo. Presentan varios pares de setas posterolaterales además de la setación propia de los tres pares de apéndices.

No existe una descripción clara de las diferencias entre segunda y primera *nauplius*. La segunda *nauplius* posee un tamaño ligeramente mayor, distinta disposición de setas en los apéndices nadadores y la aparición de setas extra en los pares posterolaterales. Cuentan con tres pares de apéndices (anténulas, antenas y mandíbulas) de los que el primero es unirramoso, todos llevan setas apicales. Makarov (1979) indica (sin distinguir especies) que para la propulsión son utilizadas las antenas y mandíbulas mientras que las anténulas se dirigen hacia adelante; esto fue confirmado por observación directa de *E. crystallorophias* en estadios *nauplius* y *metanauplius*.

Metanauplius

En eupausiáceos esta larva fue también descripta por primera vez por Metschnikov (1869). Existe una gran diferencia morfológica entre *nauplius* y *metanauplius* no sólo externamente sino

también en la mayor diferenciación de ojos, la formación de un pleon reconocible, la aparición de estructuras internas y la mayor complejidad de la musculatura de los apéndices (figura 3).

En este estadio aparece el caparazón que cubre prácticamente todo el cuerpo y que por presentar espinas de distinto tamaño y densidad en distintas especies permite el reconocimiento a nivel específico. El abdomen termina en varios pares de setas apicales.

Sólo presentan anténulas y antenas por estar reducidas las mandíbulas. Aparecen como protuberancias las mandíbulas, maxilas y maxilipédios y existe un labio entre las mandíbulas y los brotes de las maxilas.

Según Sars (1885) comprende larvas con: "Forma del cuerpo como en el estadio *Nauplius*. Solamente dos pares de apéndices (*anntenulae* y *antennae*) desarrollados; patas mandibulares perdidas. Mandíbulas, maxilas y maxilipédios presentes meramente como prominencias con aspecto de brotes". Esta definición no se ajusta a las formas larvales encontradas en los muestreos, fundamentalmente porque no menciona una de las principales características: la existencia de un caparazón que cubre prácticamente todo el cuerpo y el inicio de la diferenciación entre pleon y céfalo-tórax.

Forma del cuerpo oval en vista dorsal; en vista lateral el perímetro del cuerpo define una figura que puede variar entre oval y prácticamente rectangular; el borde dorsal siempre convexo. Dos pares de apéndices birramosos. Pleon diferenciado con setas y espinas posteriores de tamaño y disposición variable. Caparazón transparente, muy tenue, que cubre al menos todo el céfalo-tórax. En vistas lateral y ventral se aprecian al menos cuatro pares de apéndices unirramosos con aspecto de brotes; el pleon se distingue por ser una estructura posterior e impar.

Se han descripto formas intermedias entre *nauplius* y *metanauplius* cuyo significado es discutible, ya que al igual que las *nauplii* intermedias mencionadas más arriba formarían parte de un proceso gradual de desarrollo sobre el que se trata de imponer una nomenclatura que facilite su estudio.

Calyptopis

La diferencia morfológica y funcional entre el estadio *calyptopis* y la larva *metanauplius* es muy marcada. Aparecen apéndices bucales, boca, intestino y ano funcionales. En material fresco se



observan estructuras circulatorias funcionales, el ojo se diferencia claramente y aparecen músculos mucho más complejos (figura 2).

El conjunto de cambios morfológicos se produce luego de una única muda que determina el pasaje de *metanauplius* a *calyptopis* I, un hecho ya observado por Sars (1898). Hemos observado a través de la cutícula de larvas *metanauplii* a punto de mudar la estructura completa de la larva *calyptopis* I en *E. crystallorophias* y *E. frigida*.

A partir de este estadio las larvas *Calyptopis* derivan junto con las aguas superficiales, sin realizar migraciones verticales lo que permite el análisis de su distribución teniendo en cuenta solamente las corrientes superficiales o subsuperficiales (Marschoff *et al.* 1998).

El estadio *calyptopis* I ha sido descripto como el primero que se alimenta por tener una boca funcional (Fraser 1936 en *E. superba*). Esto ha sido confirmado posteriormente por Ullrich y Storch (1993) quienes encontraron que la larva *metanauplius* carece de un estómago elaborado y de conexión entre el esófago y el intestino, mientras que en *calyptopis* I el estómago es funcional.

En todas las especies capturadas hemos encontrado ejemplares en el estadio *calyptopis* I con alguna forma de contenido en su intestino (visible a través del pleon) por lo que esta conclusión puede extenderse al resto de las especies.

La descripción original de Sars (1885) indica: "Cuerpo dividido en dos divisiones principales. Caparazón distinto, formando anteriormente una expansión con aspecto de visera. Cola segmentándose. Ojos compuestos, imperfectamente desarrollados, inmóviles y cubiertos por el caparazón. Mandíbulas, maxilas y maxilípedos distintos, pero sin traza de patas o pleópodos. Urópodos desarrollándose."

El material estudiado, se ajusta parcialmente a esta definición, ya que se han encontrado larvas *calyptopis* con diverso grado de desarrollo de los toracópodos, al menos como brotes, en varias especies. La definición no hace referencia a la funcionalidad de las piezas bucales, evidente a partir de *calyptopis* I y que fue demostrada con el correr del tiempo para todas las especies de las que se posee una descripción de este estadio. Tampoco hace referencia a la existencia de telson y a la presencia constante de siete espinas terminales y tres posterolaterales y a que los urópodos pueden no existir (estadios *calyptopis* I y II) o no manifestarse externamente.

Dado que estas características son importantes para la fácil identificación del material se preparó la siguiente definición:

"Cuerpo dividido en dos partes:cefalotórax y pleon. Caparazón desarrollado cubriendo todo elcefalotórax y al menos parcialmente elpleon. Pleon terminado en telson, que lleva siete espinas terminales y tres pares de espinas posterolaterales. Ojos compuestos, sésiles (inmóviles), presentes al menos como manchas difusas, siempre cubiertos por el caparazón. Mandíbulas, maxilas y maxilípedos diferenciados y funcionales, boca funcional, intestino visible a través de la cutícula del pleon. Antenas y anténulas birramosas con función natatoria."

Se han reconocido tres estadios, definidos en base a la segmentación del pleon: no segmentado en *calyptopis* I; y segmentado en los estadios posteriores y a la articulación del telson y urópodos: soldado al último segmento del pleon y con urópodos fijos en *calyptopis* II; mientras que la *calyptopis* III presenta urópodos móviles y telson articulado.

Pedúnculo de la anténula con un único artejo en el estadio *calyptopis* I; dividido en tres artejos a partir de *calyptopis* II y con una gran espina, generalmente tan larga como la suma de los otros dos en el borde externo del primer artejo del pedúnculo antenular en *calyptopis* III.

En vista dorsal los ojos unidos en la parte media, a lo sumo divididos por una línea tenue en *calyptopis* I. Separados en los estadios *calyptopis* II y III.

Los estadios *calyptopis* no comprenden una sola muda, ya que es posible observar distintos grados de desarrollo en primordios de toracópodos, piezas bucales, antenas y anténulas y urópodos.

El costo energético del desarrollo de *E. superba* desde el huevo hasta aproximadamente la mitad de la fase *calyptopis* I ha sido determinado en laboratorio por Ross y Quetin (1989). Encontraron que las reservas energéticas del huevo eran suficientes para equilibrar las pérdidas por respiración hasta prácticamente el estadio *calyptopis* II, pero encontraron perturbaciones en el desarrollo, crecimiento y supervivencia de las larvas no alimentadas a partir de *calyptopis* I.

Furciliae

El pasaje de *calyptopis* III a *furcilia* es poco marcado y no está acompañado de grandes mo-



dificaciones morfológicas o funcionales como en los casos anteriores. El desarrollo de la forma *furcilia* comprende el pasaje por una serie de estadios a lo largo de los cuales se produce una serie de cambios que, si bien permiten la identificación a nivel específico, revisten características generales (Lebour, 1926).

En su acepción actual esta forma larval comprende las formas *furcilia* y *cyrtopia* definidas por Sars (1885). Según este autor la forma *furcilia* responde a la siguiente descripción: "Ojos compuestos más desarrollados, móviles, se proyectan más allá de los lados del caparazón. Las antenas retienen su estructura original, natatorias. El par anterior de patas y los pleópodos se desarrollan sucesivamente". Para *cyrtopia* indica: "Los flagelos antenulares se elongan y se hacen claramente articulados. Las antenas transformadas de modo que no sirven al propósito de locomoción. Las patas posteriores y branquias aparecen sucesivamente".

Estas definiciones no establecen claramente el final de la etapa *cyrtopia*. Juveniles y adultos podrían ser incluidos en la misma por lo que se hace necesario tener en cuenta la definición del estadio siguiente: post-larva (Sars 1885). "Todas las patas desarrolladas. El telson adopta su forma y armadura definitivas". Sobre la base de las definiciones de Sars, se pudo formular la siguiente, válida para *furcilia*.

El caparazón no cubre los ojos que son compuestos y pedunculados proyectándose más allá de los bordes del caparazón. Telson con una o más espinas terminales y más de una espina posterolateral. La espina externa del artejo basal de la antécula desarrollada, se extiende hasta por lo menos el extremo del artejo siguiente.

Esta forma larval conecta una forma relativamente primitiva, la *calyptopis* III y los juveniles en los cuales se han alcanzado todas las características del adulto con la excepción de la maduración sexual. Bajo esta forma larval se incluye entonces una gran variación morfológica y funcional que se produce gradualmente e implica una serie de cambios a lo largo de líneas diferentes, algunos de los cuales se completan en este estadio y otros se continúan en las formas juveniles:

Reducción del número de espinas terminales del telson que de siete pasan a una. Este proceso se cumple en etapas, en cada una de las cuales se pierde un par de espinas terminales y está acompañado por un cambio de forma del telson que se

aguza a medida que pierde espinas o aún antes de perderlas.

Formación de los cinco pares de pleópodos que corresponden a la forma adulta. Este proceso es complicado y comprende la aparición gradual de los pleópodos, a veces como simples primordios o una forma no setosa que en mudas ulteriores adquieren setación. Pueden aparecer también como setosos sin una fase no-setosa anterior. La aparición de pleópodos se produce ordenadamente, desde los segmentos anteriores hacia los posteriores. En general, los pleópodos aparecen y adquieren setación antes de que se inicie la reducción del número de espinas terminales.

Las antenas, que en las fases *furciliae* iniciales tienen función natatoria, la pierden y desarrollan una placa basal y un flagelo. Este cambio se da en una sola muda y luego de haber aparecido pleópodos con setación (y por lo tanto función locomotora).

Las anténulas se segmentan y alargan desarrollando un flagelo claramente diferenciado.

Se desarrollan los toracópodos, desarrollo que comprende la aparición de primordios, toracópodos birramosos, la segmentación de los mismos y la formación de las branquias.

Las espinas postero-terminales del telson cambian su aspecto pero no se reducen en número.

Los cambios que se producen según las diferentes líneas no están sincronizados entre las distintas especies. En la comparación entre especies pueden presentarse formas relativamente avanzadas respecto de una de estas características y retrasadas respecto de otras. Esta falta de sincronización en las líneas de desarrollo llega a abarcar más de una forma larval; en *E. superba* se observa el desarrollo de primordios de toracópodos que en otras especies recién se produce en la forma *furcilia*.

Se han realizado varias interpretaciones de la secuencia de formas que se da en determinadas especies e incluso géneros intentando establecer patrones generales que faciliten la identificación y puedan ser aplicados al estudio de la filogenia del grupo. Estos patrones generales llevaron a una gran complejidad en la nomenclatura de los estadios *furciliae* de los que en 1926 se habían reconocido 14 dentro de la fase *furcilia sensu* Sars (esto es antes del cambio de función de las antenas) sobre la base del número y setación de los pleópodos (Lebour 1926). Rápidamente se reconoció que no todas las especies pasan por las mismas combina-



ciones de pleópodos setosos y no-setosos, con lo que la inclusión en un único patrón general determina que, por ejemplo, la tercera larva *furcilia* de una especie reciba la misma denominación que la quinta de otra (Einarsson 1945).

El problema se complica si se tiene en cuenta que los estadios *furciliae* por los que pasan distintos individuos no son necesariamente los mismos, ya que existen formas dominantes y variaciones en el camino seguido a lo largo de esta fase que, incluso pueden depender de las condiciones ambientales (Makarov 1971, Makarov y Maslenikov 1981, Brinton y Townsend 1984, Menshenina 1990).

Las investigaciones más recientes utilizan una nomenclatura, siguiendo a Einarsson (1945), con un número de estadios *furciliae* variable entre especies y que en algunos casos puede comprender una o varias formas para algunos estadios (principalmente *furcilia* I). El objetivo (Pertsova 1976) de esta clasificación es introducir un ordenamiento de los estadios que se corresponda con la edad de los individuos.

Juveniles

Las formas juveniles comprenden individuos que poseen las características morfológicas de los adultos pero que no presentan caracteres sexuales maduros; se corresponde con la definición de post-larva (Sars 1885) citada más arriba. Es posible observar en machos todos los estadios de desarrollo del petasma, correlacionados con el progresivo desarrollo de las gónadas (Bargmann 1937). Al menos en *E. superba*, el grupo de individuos que responde a estas características podría tener un doble origen.

Por una parte se incluyen los individuos que acaban de culminar su desarrollo larval y aún no han alcanzado la madurez sexual. En aquellas especies que presentan un período de reproducción anual limitado (las especies en estudio pertenecen a esta categoría) la fase juvenil puede extenderse durante todo el invierno si la última *furcilia* fue alcanzada a fines del período reproductivo: fines de verano y comienzos del otoño (Bargmann 1945, Marr 1962).

Por otra parte existen individuos que luego de finalizado el ciclo reproductivo readquieren las características externas juveniles. En general, estos dos grupos solamente pueden ser diferenciados por su tamaño ya que no presentan características sexuales secundarias claras (Bargmann

1937, Einarsson 1945).

Por el momento, resulta imposible distinguir entre juveniles que acaban de alcanzar este estadio a partir de la última larva y adultos que han regresado a este estadio luego del período reproductivo en base a características morfológicas exclusivamente.

La ontogenia de las distintas especies de eupausiáceos es semejante en cuanto a sus aspectos morfológicos. Sin embargo aparecen importantes diferencias en su vinculación con el ambiente. Estas diferencias se dan principalmente en lo que hace a las épocas de reproducción, duración de los distintos estadios larvales, aspecto y comportamiento de los estadios y disposición vertical de los mismos.

La fecundación es siempre externa, nunca han sido observados espermatozoides dentro del cuerpo de la hembra. Se ha comprobado en cambio que los espermatóforos adheridos contienen efectivamente espermatozoides. No se conoce aún el mecanismo de transferencia de los espermatóforos aunque se supone que el espermatóforo producido por el macho es tomado por su segundo par de pleópodos, pasado al primero (ambos pares están modificados en forma variable según las especies) y ubicado en el *thelycum* de la hembra (Mauchline y Fisher 1969). Esta transferencia se produce antes de la maduración de los huevos y se desconoce si se encuentra vinculada con ésta. En el momento de la puesta los óvulos entran en contacto con la masa de espermatozoides ahora contenida en el *thelycum* y los huevos quedan libres en el agua.

Una serie de características de la producción de huevos son comunes a todas las especies en el área, a excepción de *Nematoscelis megalops* cuyos huevos permanecen adheridos a la hembra de los que eclosiona una larva más desarrollada: la *pseudometanauplius*.

- i) Las hembras desovan a cierta profundidad dentro de la capa de los 200 metros superiores.
- ii) Inmediatamente después del desove los huevos se hunden hasta su eclosión, a una velocidad que depende de su morfología lo que da lugar a importantes diferencias a nivel específico. Además, las condiciones físicas del sitio de desove, tales como la estabilidad de la columna de agua, densidad, temperatura (que regula la velocidad del desarrollo y por ende el tiempo de incubación).



- ción), movimientos verticales del agua, etc. tienen influencia en la profundidad a la que se produce la eclosión.
- iii) El desove, así como el hundimiento, ocurre en períodos de tiempo relativamente cortos para cada uno de los individuos y agregaciones; lo que resulta en la aparición de agregaciones de larvas en estadios de desarrollo muy semejantes. Se da durante un período dentro del año y un mismo individuo puede llegar a desovar más de una vez.
 - iv) El ascenso subsiguiente es acompañado por el desarrollo de la larva. A este proceso se lo conoce como ascenso durante el desarrollo y es común a todas las especies aunque con particularidades en cada una de ellas.

A partir de la eclosión, la larva comienza a ascender, pasando por los estadios *nauplius* y *meta-nauplius*, alcanzando la superficie en el estadio *calyptopis* I. La larva *calyptopis* I es el primer estadio que cuenta con un sistema digestivo funcional; es decir que sólo a partir de este momento la larva está en condiciones fisiológicas de alimentarse.

Una vez llegadas a la superficie las larvas se mantienen dentro de la capa superficial; por encima de 200 metros en todos los casos y más frecuentemente por encima de los 100 metros hasta los estadios *furciliae*. A partir de este momento se ha descripto para algunas especies la existencia de migraciones verticales que determinarían que durante períodos más o menos prolongados se encuentren sometidas a distintas corrientes sub-superficiales.

IMPORTANCIA ECONÓMICA

La mayoría de las especies de eupausiáceos forman agregaciones sumamente densas. Este comportamiento que ya fuera observado tempranamente es el que permite su explotación comercial (Komaki, 1967) y el desarrollo de varias pesquerías alrededor del mundo. De menor escala son las que tienen por objeto a *E. pacifica* cuya distribución abarca el Océano Pacífico Norte pero es explotada en Japón y Canadá; *E. nana* y *T. inermis* en Japón y en Canadá *T. inermis*, *T. raschii* y *Meganyctiphantes norvegica* (Nicol y Endo, 1997), que rondan las 1000 toneladas anuales. Las capturas son utilizadas principalmente como alimento en acuicultura y en menor medida para consumo humano directo.

Al sur del Frente Polar se encuentra la especie *E. superba*, de distribución circumpolar y con una gran biomasa, en el orden de las decenas de millones de toneladas. Esta especie fue reconocida desde el siglo XIX como el alimento primario de las ballenas que antes de ser diezmadas por la explotación comercial consumían al menos 50 millones de toneladas anuales (Holdgate, 1970).

La posibilidad de explotar comercialmente las poblaciones de *E. superba* despertó un gran interés a principios de la década de 1970, que fue disminuyendo paulatinamente a medida que las dificultades para su utilización y el alto costo de explotación se ponían de manifiesto.

Simultáneamente con el interés por *E. superba* se produjo una rápida expansión en las capturas de peces demersales y bentónicos hacia fines de la década de 1960 y comienzos de la del 70, con resultados desastrosos en todos los fondos explotables al sur de la Convergencia Antártica y muy especialmente en la región de Islas Georgias del Sur. La rápida expansión de la actividad de las flotas soviética y de países del este europeo fue seguida con alarma por los miembros del Tratado Antártico que percibieron el vacío normativo en el cual se desarrollaba la explotación de recursos antárticos y el riesgo de repetir los errores cometidos en la explotación ballenera.

Esta circunstancia llevó a la organización de una Conferencia sobre Recursos Vivos del Océano Sur en Woods Hole (EEUU) en 1976. En esa conferencia se pusieron claramente de manifiesto las dificultades existentes para la administración racional de los recursos dentro del sistema del Tratado Antártico y la necesidad de un marco político que permitiera el desarrollo e implementación de soluciones técnicas apropiadas. El resultado principal fue la adopción, en mayo de 1980 de la “Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos” (CCRV-MA) a la que se llegó luego de una negociación iniciada en 1978.

El área de aplicación de esta Convención es probablemente la mayor extensión del planeta sujeta a un único sistema de administración de recursos. En ella no se incluye solamente el krill sino que alcanza a todos los recursos vivos, a excepción de aquellos que se encuentran regulados por acuerdos particulares (Convención para la Conservación de las Focas Antárticas y Comisión Ballenera Internacional).

El objetivo de la Convención es la conservación



de los recursos vivos, admitiendo la “utilización racional”, siempre y cuando se respeten determinados principios de conservación enunciados en el artículo II - 3 de la Convención que requiere de la actividad extractiva que los cambios producidos en los ecosistemas antárticos sean reversibles en 2 ó 3 décadas.

La administración queda a cargo de una Comisión que recibe asesoramiento técnico de un Comité Científico, ambos órganos integrados por representantes de los 26 miembros entre los que – a diferencia de las organizaciones pesqueras – se encuentran representantes de países no involucrados en la pesca. Sumado a la necesidad de obtener el consenso de los miembros para la toma de decisiones y su estrecha relación con el Sistema del Tratado Antártico, esta organización es única en relación con los sistemas de administración de recursos compartidos.

En sus 30 años de funcionamiento la CCRVMA introdujo una serie de ideas novedosas en la administración de recursos vivos que luego fueron recogidas en la FAO y en acuerdos de pesquerías. Es importante notar que el objetivo de la Convención va más allá de garantizar la sustentabilidad de los recursos bajo explotación sino que requiere la conservación del ecosistema en su conjunto. De este modo la explotación de krill se regula teniendo en cuenta además el estado de las poblaciones de especies dependientes del krill para su alimento.

En la actualidad las capturas de krill se realizan atendiendo no sólo a los límites de captura que se fijan anualmente sino también a su distribución y al impacto que producen sobre las colonias de predadores. En este sentido se han fijado valores de captura para regiones determinadas a fin de asegurar un excedente suficiente para los predadores dependientes del krill. Más allá de esta limitación se ha establecido un programa de monitoreo de parámetros de predadores en una serie de colonias a partir del cual se espera detectar tempranamente los posibles efectos negativos de la captura de krill en los parámetros poblacionales de los predadores.

En 2012 las capturas totales en el sector atlántico al sur del Frente Polar alcanzaron 220.000 toneladas con lo que *E.superba* es considerada la especie de invertebrados con mayores capturas. Se lo utiliza principalmente para la elaboración de alimentos utilizados en acuicultura y una fracción menor se destina al consumo humano directo. Históricamente las capturas de krill han sufrido marcadas oscilaciones dependiendo de las condiciones económicas de los países que lo explotan, en la década de 1980 las capturas alcanzaron las 400.000 toneladas. La magnitud de esta explotación se aprecia mejor si se tiene en cuenta que los adultos de krill apenas alcanzan un peso de aproximadamente un gramo, con lo que, en números, las capturas actuales ascienden a 220.000.000.000 de ejemplares (unas 30 veces la población humana actual).



BIBLIOGRAFÍA

- Bargmann H.E. 1937. The reproductive system of *Euphausia superba*. *Discovery Reports*, 14:325-350.
- Bargmann H.E. 1945. The development and life-history of adolescent and adult krill, *Euphausia superba*. *Discovery Reports* (23): 103-176.
- Beklemishev K. 1958. Zonacion latitudinal y distribución del fitoplancton Antártico. *Informativnyie Buletin Sovetskaya Antarktichieskaia Ekspeditsiiia* 3:35-36. (En ruso)
- Boden B.P. 1955. Euphausiacea of the Benguela Current, First Survey R.R.S. "William Scoresby", March 1950. *Discovery Report* 27:337-376.
- Boden B.P., Johnson M.W. y Brinton E. 1955. Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 6:287-400.
- Brinton E. y Townsend A. 1984. Regional relationship between development and growth in larvae of antarctic krill (*Euphausia superba*), from field samples. *Journal of Crustacean Biology* 4 sp.nr.1:224/246
- Brinton E. 1987. A New Abyssal Euphausiid, *Thysanopoda minyops*, with Comparisons of Eye Size, Photophores, and Associated Structures among Deep-Living Species *Journal of Crustacean Biology* 7(4):636-666.
- Casanova B. 2003. *Ordre des Euphausiacea Dana, 1852. Crustaceana* 76 (9):1083- 1121
- Curtolo L.M., Dadón J.R. y Mazzoni H.E. 1990. Distribution and abundance of euphausiids off Argentina in spring 1978. *Nerítica, Pontal do Sul, PR* 5(1):1-14.
- Dadón J.R. y Boltovskoy D. (1982). Zooplanktonic recurrent groups (Pteropoda, Euphausiacea, Chaetognatha) in the southwestern Atlantic ocean. *Physis* 41(100): 63-83.
- Dillaman R.M., George R.Y. y Stromberg J.O. 1985. Ultrastructure of the fertilized egg of the antarctic krill - *E.superba* *Journal of Crustacean Biology* 5(3):430-438.
- Einarsson H. 1945. Euphausiacea I. Northern Atlantic Species. *Dana-Report* 27: 1-191.
- Ettershank G. 1984. A new approach to the assessment of longevity in the antarctic krill (*Euphausia superba*). *Journal of Crustacean Biology* 4:295-305.
- Ettershank G. 1985. Population age structure in males and juveniles of the antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. *Polar Biology* 4:199-201.
- Fraser F.C. 1936. On the development and distribution of the young stages of Krill *Euphausia superba*. *Discovery Reports* (XIV): 1-192.
- Gloeden I.M. y Montú M.A. 1998. Malacostraca. Eucarida. Euphausiacea. En: Young, P.S. *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional (Série Livros n. 6): 303-310.
- Harrington S.A. y Thomas P.G. 1987. Observations on Spawning by *Euphausia crystallorophias* from waters adjacent to Enderby Land (East Antarctica) and speculations on the early ontogenetic ecology of neritic Euphausiids. *Polar Biology* 7:93-95.
- Hirota Y.T. Nemoto y Marumo R. 1984a. Vertical distribution of larvae of *Euphausia nana* and *Euphausia similis* in Sagami Bay and Suruga Bay, central Japan. *Marine Biology* 81 (1):131-138.
- Hirota Y., Nemoto T. y Marumo R. 1984b. Larval development of *Euphausia nana* *Marine Biology* 81(3):311-317.
- Hirota Y., Nemoto T. y Marumo R. 1984c. Larval development of *Euphausia similis* (Crustacea, Euphausiacea) in Sagami Bay, central Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 40(1):57-66.
- Holdgate M.W. 1970. *Antarctic Ecology*. London - New York. Academic Press (I) pp 604.
- Ikeda T. y Dixon P. 1982a. Observations on moulting in Antarctic Krill *Euphausia superba* Dana. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 33:71-76.
- Ikeda, T. y Dixon P. 1982b. Body shrinkage as a possible over-wintering mechanism of the antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 62:143-151.
- Ikeda, T. y Thomas P.G.. 1987. Longevity of the antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) based on laboratory experiment. *National Institute of Polar Research Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology* (1):56-62.
- Komaki, Y. 1967. On the early metamorphosis of *Nematoscelis difficilis* Hansen (Euphausiacea, Crustacea). *Information Bulletin of Planctology of Japan* (Sp. Num.):101-108.
- Lebour M. 1926. A general survey of larval euphausiids with a scheme for their identification. *Journal of the Marine Biological Association* 14(2):519-557.
- Lomakina, N.B. 1964. Fauna de eufausiáceos (Euphausiacea) de regiones australes y antárticas. Resultados de Investigaciones Biológicas de las Expediciones Antárticas Soviéticas. Academia de Ciencias de la URSS 254-334. (En ruso)
- Makarov R.R. 1971. Características generales del ciclo de vida de los eufausiáceos. *Zoologicheskii Zhurnal* 50:193-198. (En ruso)
- Makarov, R.R. 1979. Estudios larvales tempranos de los eufausiáceos antárticos. *Zoologicheskii Zhurnal* 58(3):314-327
- Makarov R.R. y Maslennikov V.V. 1981. Ecology of larval development of the Crustacean *Euphausia superba*. Change in dominant larvae forms as a function of environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series* 4:265-271.
- Marr J.W.S. 1962. The natural history and geography of the Antarctic Krill *Euphausia superba*. *Discovery Reports* 32:33-464.



Euphausiacea

- Marschall H.P. 1983. Sinking speed of krill eggs and timing of early life history stages. Berichte zur Polarforschung, Sonderheft 4:70-73.
- Marschoff E. 1996. Estrategias reproductivas de eufausíacos (Euphausiacea, Crustacea) antárticos como mecanismo regulador de la distribución. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. <http://digital.bl.fcen.uba.ar> pp 185
- Marschoff E.R., Calcagno J.A. y Aimiero P. 1998. Diel variation in catches of *Euphausia superba* Dana 1854 early larvae: Vertical migration or avoidance reaction?. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 228 (1):107-115.
- Mauchline J y Fisher L. 1969. The biology of euphausiids. Advances in Marine Biology vol. 7. Academic Press pp 454.
- Meinardus W. 1923. Meteorologische Ergebnisse der Deutschen Südpolarexpedition 1901-1923. Deutsche Südpolarexpedition III Meteor. 1(1) Berlin.
- Menshenina L.L. 1990. Some correlations of limb development in *Euphausia* larvae (Euphausiacea). Crustaceana 58: 1-16.
- Metschnikov E. 1869. Ueber ein Larvenstadium von *Euphausia*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XIX, Viertes Heft 479-482.
- Metschnikov E. 1871. Ueber den Naupliuszustand von *Euphausia*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XXI Viertes Heft 397-401.
- Miller D.G.M. y Hampton I. 1989. Biology and ecology of the antarctic krill. Biomass Scientific Series (9) pp 166.
- Montú M. 1977. Eufáusidos de la plataforma argentina y adyacencias. I. Distribución estacional en el sector patagónico. Ecosur 4 (8):187-225.
- Nicol S y Endo Y. 1997. Krill Fisheries of the World, FAO Fisheries Technical Paper 367 pp 100.
- Nicol S y Brierley A.S. 2010. Through a glass less darkly: New approaches for studying the distribution, abundance and biology of Euphausiids. Deep-Sea Research II 57:496-507.
- Pertzova K.N. 1976. Larvas de eufausíacos antárticos. Trudyi Institut Okeanologiyia URSS. 105:147-170.(En ruso)
- Quetin L.B. y Ross R.M. 1984. Depth distribution of developing *Euphausia superba* embryos, predicted from sinking rates. Marine Biology 79(1):47-56.
- Ramírez F.C. 1971. Eufáusidos de algunos sectores del Atlántico Sudoccidental. Physis 81:385-406.
- Ramírez F.C. 1973. Eufáusidos de la campaña Walther Herwig 1966. Physis 84:105-114.
- Ramirez F.C. y Dato C. 1983. Seasonal changes in population structure and gonadal development of three Euphausiid species. Oceanologica Acta 6(4):427:433.
- Ross R.M. y Quetin L.B. 1989. Energetic cost to develop to the first feeding stage of *Euphausia superba* Dana and the effect of delays in food availability. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 133:103-127.
- Sars G.O. 1885. Report on the Schizopoda collected by HMS "Challenger" during the years 1873-76. The Voyage of HMS "Challenger". Zoology XII:1-228.
- Sars G.O. 1898. On the propagation and early development of Euphausiidae. Archiv fur Mathematik og Naturvid 20 (11):1-41.
- Tomo A. P. y Marschoff E. 1976. El Krill y su importancia. Publicación del Instituto Antártico Argentino N 12. 1-58.
- Trégouer P. y Jacques G. 1992. Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean. Polar Biology 12:149-162.
- Ullrich B. y Storch V. 1993. Development of the stomach in *Euphausia superba* Dana (Euphausiacea). Journal of Crustacean Biology 13:423-431.
- Visbeek J.G. y Fontana R. 1987. Factors regulating the distribution patterns of seabirds. BIOMASS Scientific Series 7:117-124.
- Veronina N.M. 1968. The distribution of zooplankton in the southern ocean and its dependence on the circulation of water. Sarsia 34:277-284.
- Veronina N.M. 1974. An attempt at a functional analysis of the distributional range of *Euphausia superba*. Marine Biology 24:347-352.
- Veronina N.M. 1984. El ecosistema pelágico del océano austral. Nauka, Moscú: 3-206. (En ruso)
- Wang R. 1965. On the larval stages of *Pseudeuphausia sinica* Wang & Chen (Euphausiacea). Oceanologia et Limnologia Sinica 7 (1):35-58.

CHAETOGNATHA

María Cristina Daponte



INTRODUCCIÓN

El phylum Chaetognatha (o gusanos flecha) está integrado por más de 100 especies que se encuentran en todos los ambientes marinos, desde zonas costeras a mar abierto. Aunque la mayoría son planctónicas, hay algunas especies bentónicas y otras que viven en ambientes particulares como las cuevas marinas.

Debido a sus características morfológicas y embriológicas particulares no se han podido establecer afinidades claras con otros phyla. Trabajos recientes muestran que tienen un desarrollo parecido al de los deuterostomados mientras que otros estudios los ubican como una rama temprana de los protostomados, corroborando las palabras de Darwin sobre este grupo como “remarkable for the obscurity of its affinities”.

TAXONOMÍA

La clasificación es compleja y en la actualidad quedan por resolver muchas incógnitas, Ritter-Záhony (1911) consideró la existencia de 27 especies distribuidas en 6 géneros, más tarde, Tokioka (1965) reconoció 58 especies en 23 géneros omitiendo 5 géneros y 31 especies consideradas por Kassatkina (1982). Bieri (1991) realizó una minuciosa revisión de la clasificación incluyendo 107 especies distribuidas en 22 géneros a la que diferentes autores propusieron agregar 6 géneros y 9 especies más. Recientemente se incrementó el número de especies conocidas debido a la descripción de ejemplares abisales e hiperabiales.

De acuerdo a la revisión de Bieri (1991) se reconocen los géneros: *Aidanosagitta*, *Archetekrohnia*, *Bathyspadella*, *Bathybelos*, *Caecosagitta*, *Eukrohnia*, *Ferosagitta*, *Flaccisagitta*, *Heterokrohnia*, *Krohnitta*, *Krohnittella*, *Mesosagitta*, *Parasagitta*, *Paraspadella*, *Pseudosagitta*, *Pterokrohnia*, *Pterosagitta*, *Sagitta*, *Serratosagitta*, *Solidosagitta*, *Spadella*, *Zonosagitta*, y se encuentra en discusión la incorporación de

Calispadella, *Decipisagitta*, *Hemispadella* y *Xenokrohnia*.

En el Atlántico sur se conocen aproximadamente treinta y nueve especies, pero se espera que este número aumente si se utilizan métodos de muestreo que permitan capturar ejemplares de ambientes bento-planctónicos y batipelágicos que están muy poco estudiados en este océano.

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA

El nombre de quetognatos (Chaeta = χαῖτς = espina y gnathos = γνάθος = mandíbula) hace referencia a los notorios ganchos que presentan en la cabeza, mientras que el nombre común de “gusanos flecha” describe los movimientos rápidos y la forma firme del cuerpo. La mayoría son completamente transparentes pero hay algunos translúcidos y otros pueden tener pigmentos de diversos colores. Son alargados, simétricos bilateralmente y la sección del cuerpo es aproximadamente circular. El cuerpo se divide en cabeza, tronco y cola pudiéndose distinguir uno o dos pares de aletas laterales y una aleta caudal (Figura 1 A).

Una epidermis simple reviste todo el cuerpo excepto en la superficie dorsal de la cabeza y sobre el tronco donde es estratificada (característica inusual para un invertebrado). En algunas especies, esta epidermis se modifica produciendo un tejido alveolar denominado “collarete” que puede cubrir algunas porciones del cuello, de la cola, del tronco o extenderse en todo el cuerpo. Debajo de la epidermis se encuentra una membrana basal continua y la musculatura del cuerpo que en conjunto forman parte del esqueleto hidrostático. Una cutícula gruesa (material amorfó con filamentos finos) cubre la cabeza, el tronco y en algunas especies también parte de las vesículas seminales.

CABEZA

En la cabeza se destacan unos ganchos o espinas largas y una o dos hileras de dientes (anteriores y posteriores) constituidos por α -quitina.

Chaetognatha

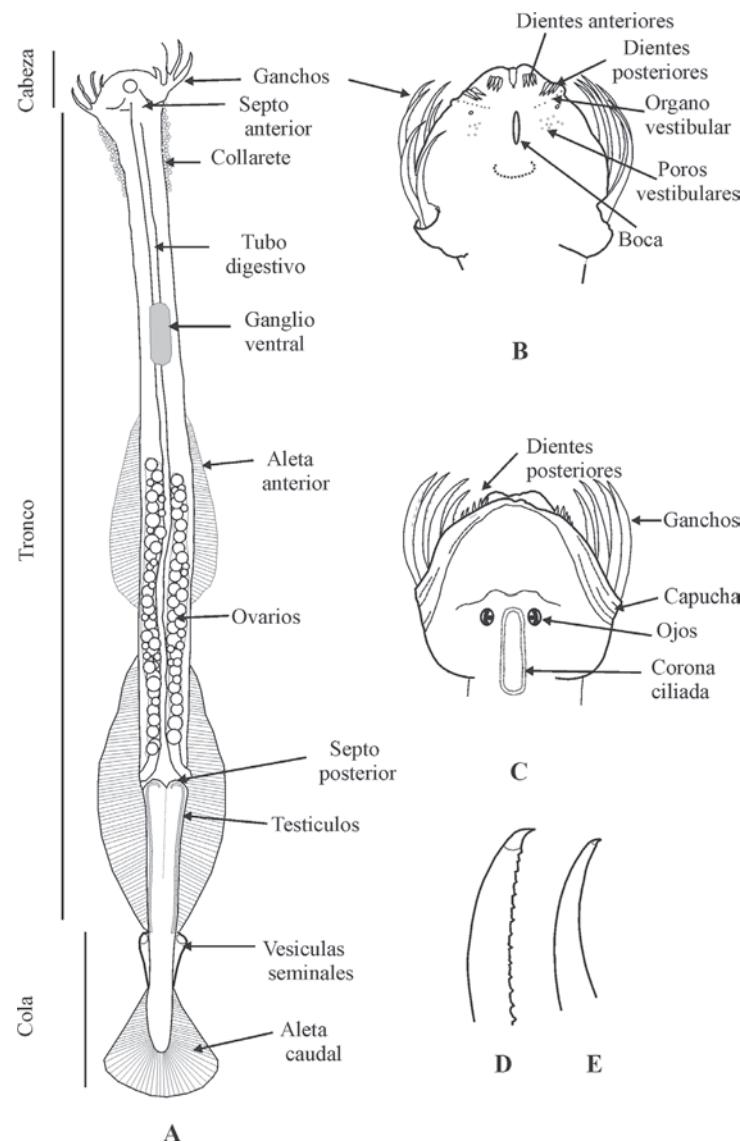


Figura 1. Morfología general de un quetognato. A: aspecto general en vista ventral. B: cabeza en vista ventral. C: cabeza en vista dorsal. D: aspecto de un gancho con su cara interna dentada. E: gancho con cara interna lisa.

La boca se aloja en una depresión en la región medio ventral de la cabeza denominada vestíbulo. Por encima del vestíbulo, justo detrás de los dientes posteriores hay una serie de crestas con pípulas (órganos vestibulares) y unas fosetas (fosetas vestibulares) que producen secreciones pegajosas y tóxicas con las que enredan y paralizan sus presas (Figura 1 B).

Dorsalmente se observa un par de ojos característicos, una corona ciliada y una capucha (exten-

sión de la epidermis), que cuando está extendida cubre completamente la cabeza (excepto por una abertura a la altura de la boca) y cuando se retrae permite la extensión rápida de los ganchos. Ventralmente esta capucha está sujeta al borde entre la cabeza y el tronco.

La corona ciliada tiene forma variable, es aproximadamente ovalada y puede encontrarse en la cabeza, en el cuello o extenderse en grado variable sobre el tronco. Su función es poco clara

aunque hay evidencias de que puede ser sensorial (Figura 1C).

Ganchos y dientes pueden variar en forma y número según las especies y la edad de los individuos. En algunas especies los juveniles presentan una serie de dentículos en la cara interna de los ganchos mientras que en los adultos esta cara es lisa, en otras especies los dentículos se encuentran tanto en juveniles como en adultos (Figura 1D y E).

TRONCO

Está separado de la cabeza y de la cola por septos, en él se encuentra un ganglio nervioso de posición ventral (Figura 1 A), un número variable de receptores sensoriales, el intestino y el sistema reproductor femenino.

El ganglio nervioso ventral forma parte del sistema nervioso central compuesto además por 6 ganglios localizados en la cabeza y relacionados entre si por una serie de comisuras y conectivos. Nervios sensoriales llevan la información desde los ojos y desde una serie de abanicos de cílios distribuidos en el tronco, la cabeza y la cola. Una única especie, *Bathybelos typhlops* no tiene ganglio ventral, en su lugar tiene un ganglio en el

cuello, entre la cabeza y el tronco del lado dorsal.

La complejidad y eficiencia del sistema nervioso está relacionado con la predación activa de estos organismos.

El tubo digestivo comienza en la boca, localizada en el fondo de una depresión (vestíbulo) del lado ventral de la cabeza, se continúa en una corta faringe y un esófago, seguido por un intestino ciliado localizado enteramente en el tronco y sujeto a las paredes dorsal y ventral del cuerpo mediante un mesenterio. En la porción anterior del intestino de algunas especies puede encontrarse un corto divertículo digestivo que se extiende lateralmente. La porción posterior del intestino se diferencia en el recto que se abre ventralmente al exterior mediante el ano, localizado sobre el septo posterior. A lo largo del tubo digestivo se encuentran varios tipos de células secretoras y de células especializadas en la absorción de macromoléculas.

El sistema reproductor femenino (Figura 2 A). está formado por dos ovarios de forma tubular, más o menos alargados que se localizan en la parte posterior del tronco entre el intestino y la pared del cuerpo. Cada ovario presenta un receptáculo seminal en forma de un tubo fino que recorre toda la longitud del ovario y que se ubica entre el ova-

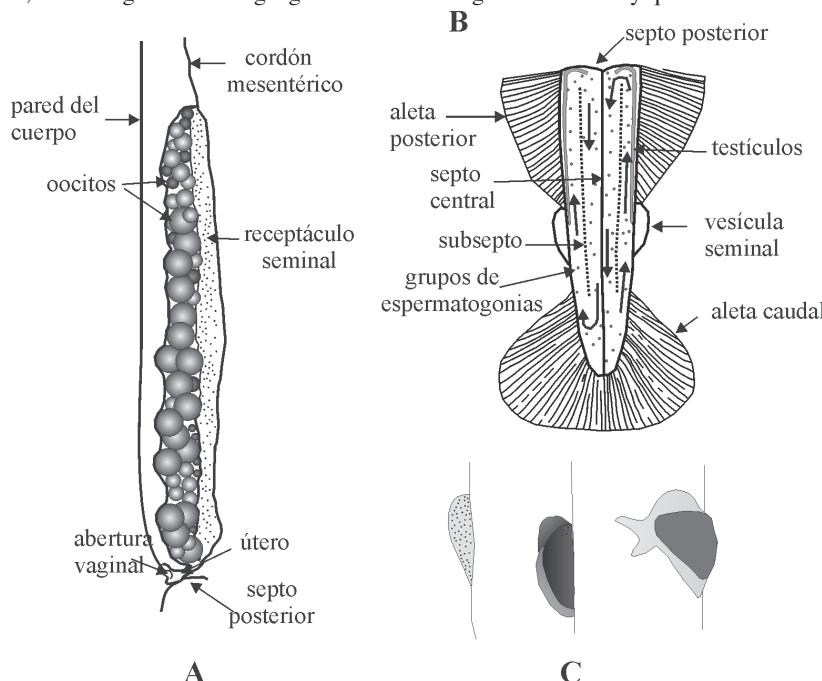


Figura 2. Morfología del sistema reproductor de un quetognato. A: Sistema reproductor femenino. B: Sistema reproductor masculino. Las flechas indican la dirección del movimiento de los grupos de espermatogonias en el segmento caudal. C: Diferentes tipos de vesículas seminales.

rio y la pared del cuerpo. La porción terminal del receptáculo seminal llega a la cavidad vaginal que se abre al exterior en una papila genital (Alvariño, 1983). Durante la maduración de los ovarios se pueden ver oocitos de distintos tamaños alineados en un número variable de hileras y que cuando están maduros son de tamaño equivalente. La longitud de los ovarios completamente maduros, así como el número de hileras de oocitos, varían considerablemente en las distintas especies.

COLA

La región de la cola (Figura 1 A) está separada del tronco por el septo posterior y este sector está dividido en dos partes por un septo central continuo, a la vez cada mitad se divide por un subsepto longitudinal incompleto (Figura 2 B). Todas las paredes están revestidas por un epitelio ciliado.

Pegados a la pared lateral de la cola hay un par de testículos sujetos por un mesenterio y flotando en los espacios delimitados por los septos se encuentran grupos de espermatogonias que se mueven continuamente en un recorrido fijo mientras maduran. Una vez maduros, los espermatozoides se mueven hacia las vesículas seminales que almacenan el esperma a medida que madura. La morfología de estas vesículas varía en las distintas especies, las formas más simples tienen aspecto de saco glandular mientras que las más complejas pueden presentar una protuberancia terminal con secreciones glandulares, ser bipartitas y/o presentar ornamentaciones externas (Figura 2 C).

REPRODUCCIÓN

Los quetognatos son hermafroditas protádricos no conociéndose hasta el momento casos de reproducción asexual. El consenso entre los investigadores es que la fertilización es cruzada para la mayoría de las especies, pero habría casos de autofecundación en las especies hiper-bénticas o las que viven en cuevas marinas. La fecundación es interna pero no se conoce exactamente el proceso que sigue el esperma en el quetognato receptor debido al conocimiento incompleto de la anatomía de los ovarios.

En el momento de la fecundación un individuo aproxima la abertura de sus vesículas seminales hacia la abertura de los ductos femeninos (o a zonas cercanas) de otro ejemplar transfiriéndole los espermatozoides que luego se acumularán en los receptáculos seminales. Una vez fecundados, los

huevos son liberados y comienza a desarrollarse un embrión, que eclosiona con el aspecto de un juvenil de pequeño tamaño, parecido al adulto, que termina de desarrollarse y continúa creciendo alométricamente (el peso crece proporcionalmente a la talla elevada a un exponente distinto de 3) hasta alcanzar la forma adulta. Si bien en la mayoría de las especies el desarrollo de los huevos se realiza en el mar, algunas especies de *Eukrohnia* poseen marsupios donde se desarrollan las larvas.

Los períodos de reproducción son variables, algunas especies se reproducen en una época determinada en el año mientras que otras lo hacen continuamente como en el caso de *P. friderici* que en el Mar Argentino se observan juveniles durante todo el año mostrando un pico de mayor actividad en verano (diciembre a febrero) y otro un poco menor en otoño (abril a mayo) (Daponte et al, 2004).

ECOLOGÍA

Son típicamente los predadores planctónicos más abundantes, y representan más del 10% de la biomasa zooplanctónica, a veces su abundancia se ve superada sólo por los copépodos que son su presa principal. Su dieta está integrada también por anfípodos, apendicularias, quetognatos y hasta de materia orgánica disuelta en el agua de mar (DOM) (Casanova et al. 2012) producto de restos de plancton y de la lisis de bacterias y microalgas que ingieren junto con las presas. Los quetognatos a su vez, forman parte de la dieta de larvas y adultos de peces. Su posición en la trama trófica de ser a la vez predadores y presas y la capacidad de migrar verticalmente desde el fondo a profundidades cercanas a la superficie, ubica a estos organismos como hospedadores alternativos de diversos helmintos cuyos hospedadores definitivos son en su mayoría peces adultos. En un estudio realizado a lo largo de un año en una población de *P. friderici* del Mar Argentino se encontraron numerosos individuos parasitados por ejemplares de *Derogenes* sp., *Ectenurus virginicus*, *Monascus filiformis*, metacercarias de *Lepocreadiidae*, *Parahemiurus merus* y metacestodes tetrafilídeos. Algunos quetognatos presentaban un parásito mientras que otros mostraban dos o tres de la misma o diferentes especies. Las prevalencias más elevadas de la mayoría de las especies se encontró en otoño-invierno (abril - agosto). (Daponte et al. 2008)

Algunas especies de quetognatos son buenas indicadoras de masas de agua debido a su estrecha relación con variables ambientales tales como salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, etc. de manera tal que la distribución horizontal y vertical en muchos casos es especie-específica (Casanova, 1999). Algunas especies presentan una distribución casi global encontrándose en las mismas bandas latitudinales en todas las cuencas oceánicas, mientras que otras tienen distribución disyunta y en algunos casos la misma especie (aparentemente) se encuentra en ambos polos, pero no entre ellos. Hay especies epipelágicas y mesopelágicos que se encuentran típicamente en aguas cálidas como *Pterosagitta draco*, *Mesosagitta minima* (=*Sagitta minima*), *Pseudosagitta lyra* (=*Sagitta lyra*), *Serratosagitta serratodentata* (=*Sagitta serratodentata*) o en aguas frías como por ejemplo *Serratosagitta tasmanica* (=*Sagitta tasmanica*) y *Pseudosagitta gazellae* (=*Sagitta gazellae*).

DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE LAS ESPECIES EN LA PLATAFORMA CONTINENTAL ARGENTINA.

Distintas campañas realizadas a lo largo de diez años sobre la plataforma continental desde los 32° S hasta 55° S mostraron la presencia recurrente

de 5 especies siendo las más abundantes y frecuentes *Parasagitta friderici* (= *Sagitta friderici*) y *Serratosagitta tasmanica* alcanzando valores de 20,1 ind. m⁻³ y 66,8 ind. m⁻³ respectivamente. Sin embargo *P. friderici* es más abundante al norte de los 41° S y en plataforma media e interna, mientras que *S. tasmanica* es más abundante al sur de los 41° S y en plataforma media y externa, aunque es frecuente encontrarla al norte de esa latitud pero con menores abundancias (Daponte et al 2012). En condiciones oceánicas es posible encontrar otras especies típicas de aguas de origen subantártico como por ejemplo *Pseudosagitta gazellae* y *Eukrohnia hamata* cuya distribución hacia el norte depende de la extensión de la Corriente de Malvinas. *E. hamata* tiene una distribución muy amplia (es bipolar), es epiplanctónica hasta los 40-45° S y más hacia el norte se hunde buscando aguas frías. Su presencia en la superficie al norte de los 40° S se relaciona con surgencia de aguas profundas. Con menor frecuencia y en la parte norte de la zona del talud se pueden encontrar ejemplares de *Serratosagitta serratodentata* y *Pterosagitta draco*. La distribución de estas especies depende de la extensión hacia el sur de aguas de la Corriente de Brasil ya que son típicas de aguas más cálidas.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvariño, A. 1983. Chaetognatha en: Reproductive Biology of Invertebrates. Vol.I: Oogenesis, Oviposition and Oosorption. (Eds.) K.G. Adiyodi and R.G. Adiyodi. pp 585-609.
- Bieri, R. 1991. Systematics of the Chaetognatha. En : The biology of Chaetognaths. Bone, Q., Kapp, H., Pierrot-Bults, A. (eds.), pp 122-136.
- Casanova, J-P. 1999. Chaetognatha. En: South Atlantic Zooplankton. Vol. 2. Boltovskoy, D. (ed.), pp 1353-1374.
- Casanova, J-P., Barthélémy, R-M., Duvert, M. y Faure, E. 2012. Chaetognaths feed primarily on dissolved and fine particulate organic matter, not on prey: implications for marine food webs. Hypotheses in the Life Sciences 2(1):20-29.
- Daponte, M. C., F. L. Capitanio, D. E. Nahabedian, M. D. Viñas, R. M. Negri.(2004). "Sagitta friderici" Ritter-Záhony (Chaetognatha) from South Atlantic waters. Annual distribution of maturity stages". ICES Journal of Marine Science, 61: 680-686
- Daponte, M. C., Gil de Perterra, A. A., Palmieri, M. A. y M. Ostrowski de Nuñez. 2008. Monthly occurrence of parasites of the chaetognath *Sagitta friderici* off Mar del Plata, Argentina. Jouranal of Plankton Research 30: 567-576
- Daponte, M. C., Calcagno, J. A., Acevedo Luque, Martos, P., Machinandiarena, L., Esnal, G.B. 2012. Composition, Density, and Biomass Of Salpidae And Chaetognatha In The Southwestern Atlantic Ocean (34.5°S-39°S). Bulletin of Marine Science, 87(3):
- Kassatkina,, A. P. (1982). Chaetognaths in the seas of the URSS and adjacent waters..pp. 136. Nauka Press, Leningrad (en Ruso)
- Ritter-Záhony, R. von. 1911. Revision der Chaetognathen. Deustche Südpolar Expedition 1901-3, 12(1):1-72
- Tokioka, T. 1965. The taxonomical outline of chaetognaths. Publications of Seto Marine Biological Laboratory, 12,335-57.

ECHINODERMATA

Analía Fernanda Pérez,
Damián Gaspar Gil (*)
y Tamara Rubilar (*)

(*) Ambos autores contribuyeron de igual manera
en la elaboración del presente trabajo.



INTRODUCCIÓN Y CARACTERÍSTICAS GENERALES

Los equinodermos (*ekhinos*, erizo; *derma*, piel) comprenden un grupo exitoso de organismos exclusivamente marinos conocidos vulgarmente como estrellas de mar, ofiuras, erizos de mar, pepinos de mar y lirios de mar. Estos presentan, en su gran mayoría, hábitos bentónicos y se distribuyen desde ambientes intermareales hasta fondos profundos y en diferentes latitudes.

Presentan características anatómicas únicas entre los invertebrados, entre ellas podemos citar una simetría radial pentámera secundaria, puesto que en muchas especies sus larvas poseen simetría bilateral. Los equinodermos carecen de una cabeza definida, por lo tanto se identifica en general una zona oral, donde se halla ubicada la boca y una zona opuesta denominada aboral que suele estar en contacto con el sustrato.

Otras características relevantes del grupo incluyen la presencia de un celoma bien desarrollado (de origen enterocélico); un endoesqueleto formado por osículos calcáreos que puede proyectar hacia fuera en forma de espinas y otros apéndices; un tejido conectivo mutable que les permite cambiar la consistencia del cuerpo y está involucrado en procesos como la fisión y autotomía; y un sistema vascular acuífero, a menudo denominado sistema ambulacral, que representa un sistema de canales hidráulicos internos que se visualizan externamente por la proyección de pies ambulacrales y conecta hacia el exterior a través de una placa porosa denominada madreporito. Los pies ambulacrales pueden ser utilizados para diversas funciones como locomoción y alimentación, entre otras. Algunas clases presentan el cuerpo cubierto por pequeños apéndices mandibulados denominados pedicelarios, que colaboran principalmente con la limpieza de la superficie corporal. No presentan órganos excretores y el sistema circulatorio, si está presente, forma un sistema hemal

generalmente reducido derivado de cavidades celomáticas.

Existen cerca de 7.300 especies de equinodermos distribuidas en cinco clases: Crinoidea (lirios de mar y estrellas plumosas o comátulas), Asteroidea (estrellas de mar), Ophiuroidea (ofiuras), Echinoidea (erizos de mar) y Holothuroidea (pepinos de mar). La clase Crinoidea se encuentra dentro del subfilo Pelmatozoa, mientras que el resto se ubica en el subfilo Eleutherozoa (Figura 1). Las clases Echinoidea y Holothuroidea poseen afinidades entre sí. Sin embargo, actualmente se sigue debatiendo si las clases Ophiuroidea y Asteroidea formarían un solo clado (Kondo y Aka-saka, 2012).

Se han descrito más de 13.000 especies fósiles. Los primeros fósiles aparecen en el Cámbrico temprano hace ~520 millones de años, siendo el orden Stylophora el primero en presentar esteroides. El sistema vascular acuífero apareció en el orden Soluta del Cámbrico. Las clases Eocrinoidae, Edrioasteroida y Heliocoplacoidea aparecieron posteriormente hace 420 millones de años. La simetría radial pentámera aparece en los eocrinoides. Los equinodermos actuales aparecen en el Ordovícico hace 485 millones de años en forma de primitivos crinoideos del subfilo Pelmatozoa. Los fósiles del subfilo Eleutherozoa aparecen en el mismo período Ordovícico hace 475 millones de años (Benavides Serrano *et al.*, 2011) (Figura 1).

En Argentina se registran más de 130 especies, en su mayoría pertenecientes a las clases Asteroidea y Ophiuroidea. Éstas son un componente habitual e importante en zonas costeras, plataforma continental y zona de talud de Argentina. La mayoría de los estudios taxonómicos sobre los equinodermos actuales de Argentina fueron realizados gracias a los trabajos pioneros de la Profesora Irene Bernasconi (Bernasconi, 1941, 1953, 1965, 1969) del Museo de Ciencias Naturales Bernandino Rivadavia (1896-1989). Su obra incluye más de 40 trabajos sobre diversidad de asteroideos,



ofiuroideos y equinoideos. En los últimos años se han realizado avances significativos en el estudio de la biología y ecología de equinodermos del Mar Argentino (Brögger *et al.*, 2013).

CLASE ASTEROIDEA

DIVERSIDAD

La clase Asteroidea presenta una alta diversidad con cerca de 1900 especies, agrupadas en 36 familias y ~370 géneros extintos (Mah y Blake, 2012). Las estrellas de mar se encuentran presentes en todos los océanos, desde el intermareal hasta fosas abisales (6000 m), y en diferentes tipos de sustratos. La mayor diversidad se registra en la

región tropical del Océano Atlántico y del Indo-pacífico. Actualmente se reconocen siete órdenes: Forcipulatida, Brisingida, Spinulosida, Valvatida, Paxillosida (+ Notomyotida), Velatida y Concentricycloidea (Mah y Foltz, 2011). En Argentina, los numerosos estudios de diversidad iniciados por la Profesora Irene Bernasconi han sido continuados, principalmente, por Tablado (1982) y Romanelli y Tablado, (2011).

Hasta el momento se registran en el Mar Argentino un total de 58 especies, pertenecientes a diferentes órdenes con excepción de Brisingida y Concentricycloidea. Las estrellas pertenecientes al orden Forcipulatida son las especies más estudiadas mundialmente y habitan principalmente aguas frías, siendo un orden diverso en el océano Ár-

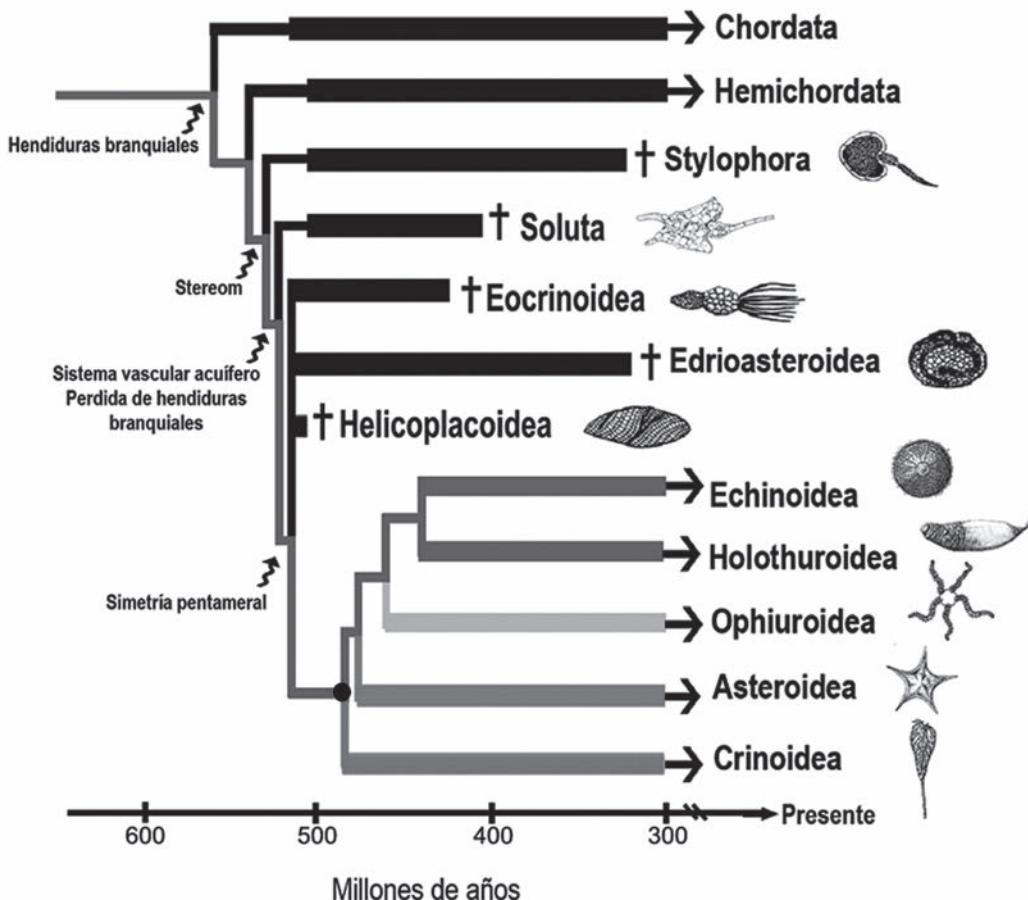


Figura 1. Historia evolutiva de los principales grupos de equinodermos. Todos los linajes extintos se indican con cruces. El último ancestro común de los linajes actuales se indica con el punto negro. (Tomado de Benavides Serrano *et al.*, 2011).



tico y Antártico. En nuestro país se registran 14 especies pertenecientes a los géneros *Anasterias*, *Comasterias*, *Diplasterias*, *Lethasterias*, *Lysasterias*, *Neosmilaster*, *Perissasterias*, *Psalidaster*, *Labidiaster*, *Smilasterias* y *Allostichaster*. El orden Brislingida presenta especies que son exclusivas de fondos profundos (100-6000 m), presentan por lo general brazos elongados (hasta 20) que son utilizados para alimentarse de material en suspensión. No hay representantes de este orden en el Mar Argentino. Los asteroideos del orden Spinulosida presentan generalmente brazos alargados y disco de pequeño diámetro. Existen tres especies dentro de este orden en el Mar Argentino, *Hemicrinia obesa*, *H. studeri* y *Echinaster brasiliensis*. El orden Valvatida comprende al grupo más diverso, habitan diferentes ambientes y profundidades, por ende sus hábitos y formas de vida son muy variados. Consecuentemente es el orden con mayor número de especies en el Mar Argentino con 19 especies pertenecientes a los géneros *Asterrina*, *Tremaster*, *Cycethra*, *Ganeria*, *Perknaster*, *Vermaster*, *Ceramaster*, *Hippasterias*, *Peltaster*, *Tosia*, *Acodontaster*, *Diplodontias*, *Odontaster*, *Porania* y *Porianopsis*. Las estrellas del orden Paxillida se encuentran en profundidades desde 0 a 5000 metros, si bien la mayoría son de aguas frías, presentan una alta diversidad en aguas templadas y tropicales. Estas especies, en general, viven enterradas en sustratos blandos y son de hábitos predadores o detritívoros. Hay 13 especies descritas para el Mar Argentino que pertenecen a los siguientes géneros: *Astropecten*, *Luidia*, *Ctenodiscus*, *Bathybiaster*, *Dytaster*, *Letychaster*, *Psilaster*, *Luidia*, *Eremicaster*, *Pseudarchaster*, *Cheiraster* (*Luidiaster*) y *Gaussaster*. El orden Velatida, presenta casi todos sus representantes de aguas frías y se caracterizan por presentar paxillas cubriendo el cuerpo y carecen de pedicelarios. En el Mar Argentino se distribuyen 9 especies pertenecientes a los géneros *Diplopteraster*, *Pterobolaster*, *Remaster*, *Phytonaster*, *Hymenaster* y *Pteraster*. El orden Concentricycloidea, representa un grupo de equinodermos denominados “margaritas de mar”, fueron encontrados por primera vez en 1986 asociado a zonas profundas (>1000 m) en maderas sumergidas. Hasta el momento se han descrito tres especies en todo el mundo que pertenecerían a este orden. Estos organismos, originalmente fueron incluidos en una clase nueva y actualmente los estudios morfológicos y moleculares los ubican entre los Asteroidea.

MORFOLOGÍA

Las estrellas de mar se caracterizan por poseer cuerpos aplizados con un disco central del que irradian cinco o más brazos. El cuerpo está cubierto de espinas, pedicelarios y pápulas. Las espinas, entre las que se disponen las pápulas, forman una red que cubre completamente la superficie del cuerpo. En la superficie aboral de disco central se encuentra el ano y el madreporito. La boca se sitúa en el centro de la superficie oral y está rodeada por el peristoma y espinas; del peristoma emerge un surco ambulacral abierto que contiene dos o cuatro filas de pies ambulacrales con una ventosa terminal. El tamaño de las estrellas de mar es variable, desde unos pocos centímetros hasta 60 cm de largo de brazo, aunque existen excepciones (Hyman, 1955; Chia y Koss, 1994; Hickman *et al.*, 2001) (Figura 2).

ANATOMÍA

Pared corporal. La pared corporal está organizada en tres capas de tejido: la epidermis, la dermis, y el epitelio celómico. La epidermis consiste en un epitelio, un plexo nervioso y una lámina basal. La dermis es la capa más gruesa de la pared corporal, incluye músculos, tejido conectivo, endoesqueleto y sistema nervioso. El endoesqueleto consiste en dos capas compuestas por calcita rica en magnesio; como suele estar dentro de la dermis no es visible externamente. La capa superficial del endoesqueleto está compuesta por espinas que se proyectan hacia afuera y están cubiertas por epidermis. La segunda capa está compuesta por osículos grandes que proveen una base para las espinas. Los osículos producen una armadura para el cuerpo y están unidos entre sí por tejido conectivo mutable y músculos, formando una red interna llamada estereoma. En algunas especies, rodeando las espinas hay pedicelarios sésiles. Éstos poseen musculatura que regula su movimiento (Hyman, 1955; Chia y Koss, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Sistema vascular acuífero y hemal. Este sistema les permite hacer un gran aprovechamiento de los mecanismos hidráulicos. Su función es la locomoción, captura de alimento, excreción y respiración. En el disco central, el sistema comienza en el madreporito, formado por un osículo perforado que abre al exterior; se extiende por el conducto pétreo hacia el anillo circumoral (alrededor de la boca). Este anillo da origen a divertículos conocidos como cuerpos de Tiedemann, que tie-



nen como función almacenar fluido. El conducto pélvico está formado por pequeños osículos y su función es absorber nutrientes y bombear el fluido interno. En los brazos, el sistema vascular acuifero continúa por un canal radial a lo largo de surco ambulacral, se ramifica en canales laterales para finalizar en los pies ambulacrales y las ampollas. Cada pie ambulacral abre en el poro de un osículo ambulacral con una válvula muscular en las ampollas que controla el volumen del fluido en el mismo. El sistema hemal está constituido por un sistema de canales poco desarrollados que corren a lo largo del tejido conectivo de la pared corporal (Hyman, 1955; Chia y Koss, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Soporte y locomoción. El movimiento del cuerpo está determinado por grupos de músculos discretos dentro del tejido conectivo y por los músculos que interconectan y penetran las espinas y osículos. Los músculos están localizados en la pared corporal y se extienden a lo largo del brazo. Están organizados por fibras longitudinales y circulares acompañadas de inervaciones nerviosas. Los asteroideos, y equinodermos en general, solo poseen células musculares lisas. Sin embargo, poseen un tejido conectivo mutable único entre los invertebrados. Este tejido conectivo se encuentra en la dermis del endoesqueleto y forma los ligamentos interosículares y los tendones. El tejido conectivo mutable tiene la capacidad de cambiar rápidamente, de forma reversible, sus propiedades mecánicas (viscosidad, resistencia y rigidez) bajo control nervioso. Este tejido, además de tener las funciones asociadas a estructuras de colágeno convencionales (almacenamiento de energía, transmisión, disipación, etc.), es responsable de la autotomía de apéndices en respuesta a enfermedades, trauma o ataque de depredadores, así como también para la fisión y autotomía (liberación voluntaria de un brazo) y el mantenimiento de posturas corporales fundamentales para la alimentación y reproducción (Hyman, 1955; Chia y Koss, 1994; Hickman *et al.*, 2001; Wilkie, 2002).

La locomoción se lleva a cabo mediante el uso de los pies ambulacrales. Las válvulas de las ampollas regulan la cantidad de fluido en los pies ambulacrales; cuando ingresa fluido al pie ambulacral impulsado por la válvula, este se vuelve turgente y se alarga; cuando el tejido conectivo de los pies se contrae el fluido vuelve a la válvula. Los músculos longitudinales del pie ambulacral producen el movimiento hacia los lados

de los mismos y los músculos de la base del pie ambulacral producen el efecto ampolla al elevar el centro del disco terminal. La coordinación de todos o muchos de los pies ambulacrales se utiliza para la locomoción, puede subir superficies verticales o trepar rocas, permanecer sujetos firmemente al sustrato o ejercer presión sobre una presa y abrir su valva. En especies que habitan fondos arenosos, las ventosas son menos eficaces, y el individuo avanza mediante pasos de los pies ambulacrales (Hyman, 1955; Chia y Koss, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Alimentación y digestión. La mayoría de las estrellas de mar dependen de su estómago evitable para la obtención del alimento. Los asteroideos extienden su estómago sobre la fuente de alimento, segregan enzimas digestivas y absorben el alimento parcialmente digerido (digestión extraoral). El sistema digestivo de las estrellas de mar se extiende desde la boca, en la cara oral, hasta el ano, en el centro de la cara aboral. La boca está rodeada por una superficie flexible llamada membrana peristomial, la que facilita la eversión del estómago. La boca se continúa con un corto esófago que da paso al estómago cardíaco, porción que es evertida durante la alimentación. El estómago se vuelve a introducir al cuerpo por la acción de una serie de músculos dispuestos radialmente. Hacia la zona aboral se encuentra el estómago pilórico, del que surge un par de ciegos pilóricos hacia cada brazo. Un corto intestino con sacos rectales, se dispone desde el estómago pilórico hasta el ano. Los ciegos pilóricos y el estómago cardíaco son sitios de producción de las enzimas digestivas. La digestión se completa en el interior del cuerpo de las estrellas de manera extracelular, luego de la ingestión del alimento “licuado”. El alimento se absorbe y almacena en los ciegos pilóricos. Los sacos rectales toman el alimento que se encuentra en el intestino, impiéndole que se pierdan por el ano (Brusca y Brusca, 2003).

Circulación, intercambio gaseoso y excreción. Dependen del líquido celomático para el transporte interno de gases y algunos nutrientes (Ruppert y Barnes, 1996). Este contiene celomocitos fagocitarios y circula dentro de la cavidad corporal y pápulas por la acción de las cílios del peritoneo. El intercambio gaseoso y excreción se producen por difusión a través de las delgadas paredes de las pápulas y pies ambulacrales (Hickman *et al.*, 2001).

Sistema nervioso y sentidos. El sistema nervio-



so central está formado por un anillo circumoral y cordones nerviosos radiales que se extienden hacia los brazos. Lo conforman dos componentes: el ectoneural y el hiponeural, conectados entre sí de forma regular, que inervan diferentes órganos. El componente ectoneural está mucho más desarrollado que el hiponeural y es sensorial, motor y neuromodulador; en cambio el componente hiponeural es de naturaleza motora. Ambos componentes poseen neuronas y células gliales radiales. Los equinodermos son los únicos invertebrados que poseen células gliales. Las estrellas de mar presentan el cordón nervioso radial expuesto al medio ambiente al tener el surco ambulacral abierto, por esta razón el cordón tiene una típica forma de V y una gruesa cutícula externa de protección. En los asteroideos el cordón ectoneural posee agrupamientos de células simil-ganglionar sobre cada pie ambulacral, que coordinarían el movimiento de los pies ambulacrales (Heinzeller y Welsch, 2001; Rubilar, 2010).

Reproducción y desarrollo. La biología reproductiva de los asteroideos es diversa, son generalmente dioicos y con fecundación externa. Algunas especies se reproducen asexualmente mediante fisión, como por ejemplo *Allostichaster capensis*. Muchas especies de estrellas de mar son capaces de regenerar las partes perdidas, incluso formar un individuo completo a partir de un brazo conteniendo una porción del disco central. También presentan la capacidad de autotomía, que les permite desprender un brazo lesionando y regenerar uno nuevo (Hickman *et al.*, 2001). La mayoría de las especies presentan fecundación externa y desarrollo indirecto como *Cosmasterias lurida*, *Astropecten brasiliensis*, *Cycethra verrucosa*, donde los huevos son fecundados externamente en la columna de agua y desarrollan en larvas que nadan libremente. Algunas especies, predominantemente de aguas frías, son incubadoras como *Anasterias minuta*, los huevos fecundados y juveniles son incubados en la boca (Gil *et al.*, 2011). Existen otras especies que incuban en el estómago, las gónadas o la superficie aboral.

El comienzo de la embriogénesis sigue el patrón primitivo de los deuteróstomos. La larva bipinnaria de vida libre presenta bandas ciliadas en los brazos, posteriormente adquiere tres brazos adhesivos y una ventosa, llamándose larva braquiorilaria la que se fija al sustrato y sufre metamorfosis. La metamorfosis implica una gran reorganización, ya que se pasa de una larva de

simetría bilateral a un juvenil de simetría radial (Ruppert y Barnes, 1996) (Figura 2).

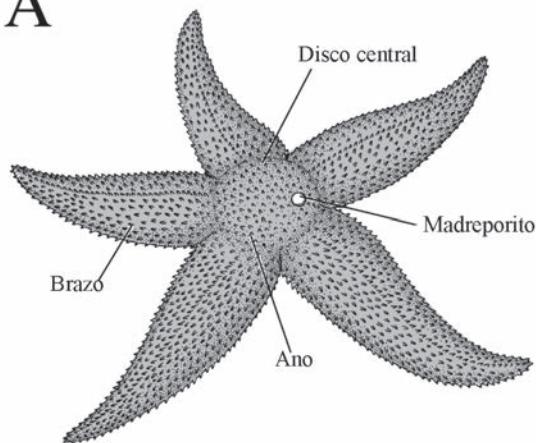
ECOLOGÍA

Los asteroideos presentan una amplia distribución geográfica, son de hábitat bentónico en diferentes tipos de fondos marinos en los que pueden ser numerosos y conspicuos. La mayoría son depredadores oportunistas o carroñeros. Muchas especies presentan hábitos alimenticios generalistas y juegan un rol importante como depredadores tope en la estructura y función de comunidades marinas. *Pisaster ochraceus*, que habita en el Océano Pacífico, es una especie modelo del concepto de especie clave (*keystone*) al diezmar poblaciones de mejillones en experimentos de campo (Paine, 1969). Otras especies, como *Acanthaster planci* (corona de espinas), son depredadores especialistas, que se alimentan casi exclusivamente de corales y contribuyen a la destrucción de los arrecifes de coral en el Indo Pacífico. Las estrellas de mar presentan diferentes estrategias de alimentación. En general, se pueden alimentar de microorganismos presentes en el sedimento, partículas de detritos o de presas grandes como bivalvos u otros invertebrados. En estos casos adoptan una típica posición arqueada sobre la presa. En Argentina, se han realizado estudios de hábitos alimenticios en varias especies que presentan digestión extraoral, entre ellas, *Anasterias minuta*, *Allostichaster capensis*, *Comasterias lurida* y *Asterina stellifera*. *A. minuta* es un depredador generalista muy abundante en el intermareal de costas patagónicas, donde consume una amplia diversidad de presas, con prevalencia del mejillón *Perumytilus purpuratus*. Asimismo se encontró un ciclo de alimentación anual influenciado por la temperatura, con máximas tasas de alimentación durante el verano (Gil y Zaixso, 2007; 2008). Por su parte los hábitos alimenticios de *Allostichaster capensis* fueron estudiados por Pucheta y Urban (1989) y encontraron en su dieta al caracol *Tegula patagonica*, y los mitílidos *Lithophaga patagonica* y *Aulacomya atra*. Se han realizado algunas observaciones sobre *Comasterias lurida* y *Aulacomya atra* que sería la presa principal en la franja infralitoral. La dieta de *Asterina stellifera* fue estudiada en el submareal de Mar del Plata, y se la definió como omnívora y carroñera que se alimenta de macroalgas, briozos, tunicados y cnidarios, entre otros (Farias *et al.*, 2012). En zonas de la plataforma continental Argentina

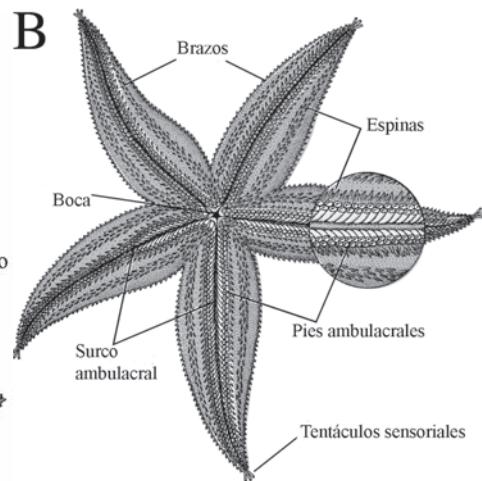


Echinodermata

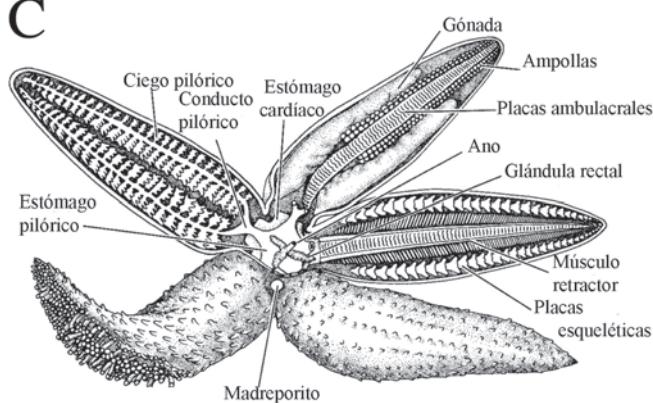
A



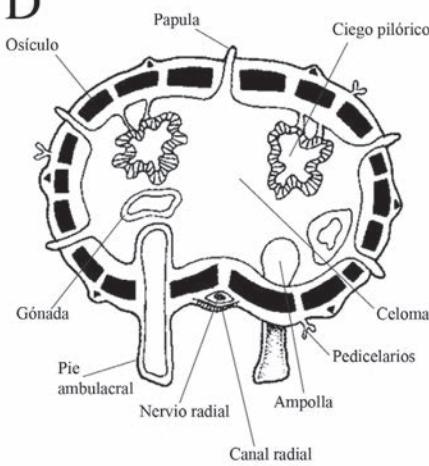
B



C



D



E

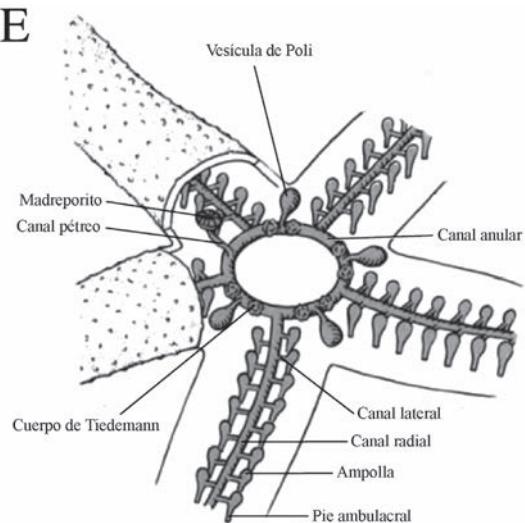


Figura 2. Asteroidea. A y B, vista externa oral y oral, respectivamente. C, Anatomía interna con 3 brazos disecados. D, corte transversal de un brazo de una estrella de mar. E, sistema vascular acuifero. (Figs. A, B y E tomadas de Hickman *et al.*, 2001; C de Brusca y Brusca, 2003 y D de Moore, 2006)



Diplopteraster clarki es un predador tope, se alimenta de *Ctenodiscus australis*, y varias especies de caracoles como *Odontocymbiola* sp., *Adelomelon* sp. y *Fusitron* sp. (Botto *et al.*, 2006).

Si bien la digestión extraoral es la más extendida, algunas especies carnívoras no evierten su estómago por lo que deben digerir a sus presas enteras luego de haber sido ingeridas (digestión intraoral). Este es el caso de *Astropecten brasiliensis* y *Luidia lugwigi scotti* cuyo comportamiento depredador ha sido estudiado en Argentina. Estas especies habitan principalmente sustratos arenosos y arenofangosos siendo capaces de localizar presas enterradas y de excavar el sustrato para encontrarlas. *A. brasiliensis* ha sido señalada como el principal depredador de juveniles de mejillón en bancos circalitorales (Penchaszadeh, 1973). En la zona de Puerto Quequén *A. brasiliensis* coexiste con *L. lugwigi scotti*, y la presencia de diferencias en la dieta y tamaño de las especies presas entre ellas sugiere una repartición de recursos (Brögger y Penchazadeh, 2008).

Algunas estrellas de mar son suspensívoras estrictas (como especies del orden Brisingida) mientras que otras son facultativas y se alimentan de plancton y detritos. En este tipo de alimentación, las partículas alimenticias quedan adheridas a la superficie del cuerpo mediante un mucus y son transportados por cilios hasta los surcos ambulacrales hasta la boca.

IMPORTANCIA

Los asteroideos juegan un rol ecológico de gran importancia en todas las franjas latitudinales, al ocupar diversos niveles de las cadenas tróficas y en especial actúan como depredadores tope en arrecifes rocosos y coralinos. El éxito ecológico del grupo se atribuye a varias de sus características morfológicas y de historia de vida, que incluyen su crecimiento indeterminado, la ocurrencia de digestión extra e intraoral (que les da la posibilidad de acceder a una dieta muy diversa), la rapidez de detección y respuesta ante la presa, y la capacidad de sujeción al sustrato mediante los pies ambulacrales (Salguero y Bonilla, 2010).

El impacto económico y ecológico ocasionado por *Asterias amurensis*, es de gran magnitud dado que se alimenta vorazmente de organismos marinos como sobre mejillones, vieiras y almejas e incluso sobre peces muertos. Esta especie presenta una gran capacidad de establecer grandes poblaciones en nuevas áreas, lo que ocasiona un

fuerte impacto sobre la fauna nativa, como por ejemplo la declinación de las poblaciones del pez *Brachionichthys hirsutus*, en Tanzania, dado que depredan sobre las masas de huevos y/o a las ascidias sobre las que los peces desovan. Así mismo esta especie genera grandes pérdidas económicas en maricultura (ISSG, 2011). Los asteroideos han sido utilizados como modelos en ecología experimental, biología experimental y del desarrollo. Han sido usados en estudios de contaminación y de toxicología, bioquímica, calentamiento global y acidificación oceánica (Collard *et al.*, 2013; Gonzalez-Bernat *et al.*, 2013).

CLASE OPHIUROIDEA

DIVERSIDAD

La clase Ophiuroidea es la más diversa dentro del phylum Echinodermata. Actualmente existen cerca de 2064 especies, agrupadas en dos órdenes (Euryalida y Ophiuridae) y 16 familias, siendo el orden Ophiuridae y las familias Amphiuridae, Ophiuridae y Ophiacanthidae las de mayor diversidad (Sthör *et al.*, 2012). Los estudios sobre diversidad de ophiuroideos en Argentina fueron comenzados por Bernasconi (1965) y Bernasconi y D'Agostino (1971). Actualmente se reconocen 32 especies en el Mar Argentino. El orden Euryalida, conocidos como cestas de mar, esta solo representado por la familia Gorgonocephalidae con dos especies (*Gorgonocephalus chilensis* y *Astrotoma agassizzi*) y el orden Ophiurida con 8 familias, siendo la familia Amphiuridae la más diversa (Brögger *et al.*, 2013).

MORFOLOGÍA

Las ofiuras se caracterizan por poseer un disco central aplanado del que irradian cinco brazos largos y finos. Debido que muchas especies autotomizan partes del brazo y luego lo regeneran, también son conocidas como "estrellas frágiles". La boca está rodeada de cinco placas que cumplen la función de mandíbulas, éstas se construyen por osículos especializados. La mayoría de las ofiuras tienen brazos simples, sin embargo las ofiuras en canasta poseen brazos con ramificaciones imbricadas. Los brazos son articulados y consisten en una serie de segmentos. Cada segmento posee una vértebra, y alrededor de ella se ubican placas dorsales, ventrales y laterales. Los segmentos están articulados en las vértebras mediante músculos y ligamentos. En la cara oral la vértebra posee una hendidura



Echinodermata

en la que se ubica el canal hemal, el canal acuífero y el cordón nervioso radial. En la parte oral, un par de pies ambulacrales emerge por un poro presente en las placas ventrales laterales. Las placas laterales poseen espinas. El tamaño de las ofiuras llamadas “serpientes de mar” es variable desde pocos milímetros hasta 70 cm (Hyman, 1955; Byrne, 1994; Hickman *et al.*, 2001) (Figura 3).

ANATOMÍA

Pared corporal. Las ofiuras poseen una pared corporal organizada en dos partes: el tegumento y el epitelio celómico. El tegumento está altamente calcificado y está formado por una cutícula externa, la epidermis y la dermis. La cutícula brinda protección a la epidermis, la dermis incluye el endoesqueleto, fibras musculares y tejido nervioso. El endoesqueleto difiere mucho entre especies y es de carácter taxonómico. El tejido conectivo y la calcita son los dos compuestos mayoritarios del endoesqueleto. Las espinas de las placas laterales presentan una gran variedad morfológica. Son feneestradas y poseen inervación nerviosa. El tejido

conectivo cumple la función convencional de ligamentos para unir osículos adyacentes y como tendones para unir los músculos al endoesqueleto. El tejido conectivo mutable está relacionado con la autotomía típica de porciones de brazos de este grupo de organismos (Hyman, 1955; Byrne, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Sistema vascular acuífero y hemal. El sistema vascular acuífero está compuesto por los canales radiales que se ubican en la hendidura en la cara oral de la vértebra y cubierto por placas ventrales. De esta forma las ofiuras tienen ambulacros cerrados en contraste con las estrellas de mar que tiene ambulacros abiertos. El anillo acuífero origina el canal pétreo que se conecta con una placa mandibular que se modifica y funciona como madreporito. En los brazos, los canales radiales dan origen a dos canales laterales con pies ambulacrales, en general sin ventosas, que emergen por los poros ventrales. Los pies ambulacrales pueden estar involucrados en la alimentación, intercambio gaseoso, locomoción y percepción sensorial. El sistema hemal

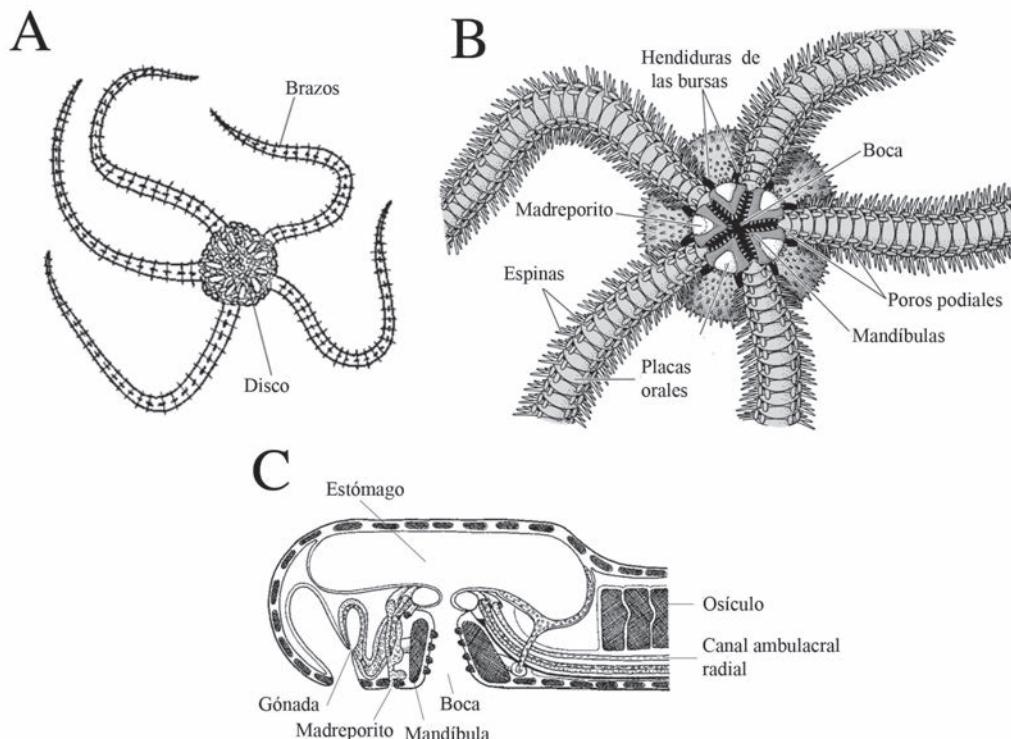


Figura 3. Ophiuroidea. A, vista general aboral de una ofiura. B, Vista oral. C, disco y base un brazo (Figs. A y C tomadas de Moore, 2006 y B de Hickman *et al.*, 2001).



está compuesto por canales y senos hemiales. Se encuentra poco desarrollado y aporta poco a la circulación. Aparentemente su función es la de almacenar nutrientes ya que se han encontrado depósitos de grasas en ella (Hyman, 1955; Byrne, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Soporte y locomoción. Las ofiuras se trasladan moviendo los brazos de a pares hacia adelante y fijándolos en el sustrato, avanzan a tirones con apariencia de serpiente. Los músculos se ubican en bandas de forma regular a lo largo del brazo en las articulaciones por lo que se llaman músculos intervertebrales y son los responsables del movimiento de los brazos. Algunas especies nadadoras tienen los brazos muy flexibles y el endoesqueleto es más poroso, alivianando el peso y facilitando la natación (Hyman, 1955; Byrne 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Alimentación y digestión. El tubo digestivo es sencillo e incompleto. Las mandíbulas rodean una pequeña cavidad prebucal, en donde se encuentra la membrana peristomial y la boca. El esófago continúa hasta un estomago en forma de saco ocupando la mayor parte del interior del disco. No hay intestino, ano, ni extensiones del tubo digestivo hacia el interior de los brazos. La digestión extracelular e intracelular, así como la absorción se producen principalmente en el interior del estómago (Ruppert y Barnes, 1996). Las espinas de los brazos colaboran en la alimentación al proveer una superficie pegajosa para atrapar la comida. Las especies suspensívoras usan el mucus entre las espinas como una tela de araña para atrapar comida.

Circulación, intercambio gaseoso y excreción. El intercambio gaseoso se produce en los pies ambulacrales y en diez sacos internos (bursas) que representan invaginaciones de la superficie oral del disco. El batido de los cilios en las bursas genera circulación de agua y facilita el intercambio gaseoso. Otras especies levantan y bajan la superficie aboral del disco con el mismo fin. Solo unas pocas especies de ofiuras poseen celomocitos con hemoglobina en el sistema ambulacral. Las paredes de las bursas son el principal sitio de eliminación de desechos. El celoma se encuentra muy reducido (Ruppert y Barnes, 1996).

Sistema nervioso y sentidos. El sistema nervioso está formado por un anillo circumoral y cordones nerviosos radiales. A diferencia de los asteroideos, las ofiuras no tienen el cordón nervioso radial expuesto por poseer surcos ambulacrales cerrados. A su vez, los ganglios presentes en el

cordón nervioso radial se observan engrosados y conectados por finos segmentos de tejido nervioso en cada segmento de los brazos (Heinzeller y Welsch, 2001).

Reproducción y desarrollo. La mayoría son dioicos aunque no es extraño encontrar formas hermafroditas. Las gametas maduras son liberadas a las bursas y luego expulsadas al exterior. Presentan desarrollo indirecto pero algunas especies incuban sus crías en el interior de las bursas, dentro de los ovarios o en el celoma. En aquellas especies no incubadoras, el desarrollo embionario es a través de la larva ofiopluteus. La metamorfosis no presenta una etapa sésil y ocurre cuando la larva es aun nadadora (Ruppert y Barnes, 1996) (Figura 3).

ECOLOGÍA

Los ofiuroideos presentan una amplia distribución geográfica, son de hábitos bentónicos y se han adaptado a vivir en diferentes ambientes. Se distribuyen desde el intermareal hasta zonas abisales y desde los trópicos hasta los polos, incluso se han encontrado en chimeneas hidrotermales submarinas y en fondos con filtraciones frías de metano. La mayoría de las especies suelen estar asociadas a sustratos blandos. Pueden ser carnívoros, carroñeros, consumidores de materia sedimentada o filtradores. La mayoría utiliza varios procedimientos de alimentación, aunque siempre hay uno que predomina sobre los otros. La mayoría son carnívoras y se alimentan principalmente de poliquetos, moluscos y pequeños crustáceos. (Ruppert y Barnes, 1996).

Suelen ser notoriamente abundantes y en algunos casos llegan a tapizar casi la totalidad del fondo marino. La influencia de la depredación es considerada un factor importante en la formación de masas densas de ofiuroideos. Son especies altamente susceptibles a la depredación, principalmente de peces, crustáceos decápodos y estrellas de mar. Evitan el contacto con sus depredadores al percibir exudados químicos de los depredadores o de ofiuras lastimadas. La mayoría habita zonas cripticas, manteniéndose ocultos, ya sea cubiertos de sedimento en fondos lodosos, o en grietas, debajo de rocas, en corales o entre algas. Muchas especies viven asociadas a otros organismos (epizoicas) como corales, erizos de mar, lirios de mar, esponjas e incluso medusas de mar. Muchas de estas relaciones, por ejemplo aquellas con esponjas, han sido descriptas como comensalismo, donde



la ofiura se beneficia con la protección física y a la vez se alimenta de materia depositada sobre la misma. También se ha observado una simbiosis heteroespecífica entre ofiuras, donde los juveniles se hallaron asociadas a adultos de otra especie. No obstante esta relación no se mantendría en animales adultos.

La distribución y ecología de ofiuras de Argentina han sido estudiadas en diferentes zonas costeras y golfos, entre ellas se destacan los trabajos realizados en el golfo San José y Golfo San Matías (Zaixso y Lizarralde, 2000), aunque también se han realizado observaciones de índole general en Puerto Deseado y Bahía San Sebastián (Bernasconi, 1969). Para los golfos San José y Golfo Nuevo, se encontró que *Amphiura crassipes* presenta una fuerte asociación a sustratos de granulometría muy fina; *Ophiactis asperula* fue la especie más abundante en ambos golfos, con agregaciones asociadas a zonas con altas velocidades de corrientes superficiales y menor aporte de material fino; *Amphiura magellanica* se encontró asociada a sedimentos poco consolidados siendo más abundante en zonas de alta velocidad de corrientes superficiales. Por su parte, *Ophiothrix januarii* presentó la máxima abundancia en zonas costeras, asociado a sedimentos poco consolidados con mayor densidad hacia el verano (Zaixso y Lizarralde, 2000). También ha sido señalada como una especie micrófaga suspensívora (Brögger, 2011).

IMPORTANCIA

Representan un eslabón muy importante en las cadenas tróficas debido a su gran variedad de estrategias alimenticias. No presentan interés comercial como otros grupos de equinodermos. No obstante dada su gran abundancia pueden ser utilizadas como indicadores de impacto ambiental. El incremento sostenido en la abundancia poblacional de *Amphiura filiformis* en sustratos blandos del Mar del Norte, estaría asociado a la eutrofización resultando en un mayor aporte de alimento hacia esta especie. Asimismo, es importante el efecto de la sobre pesca del lenguado, su principal depredador. La remoción de materia orgánica por parte de estos suspensívoros podría haber aliviado los efectos negativos de la eutrofización y condiciones anóxicas asociadas (Uthicke *et al.*, 2009). Asimismo son consideradas un grupo taxonómico clave para estudios macroecológicos o de biogeografía debido a que ocurren en diferentes

hábitats marinos, son abundantes y presentan formas de vida variadas (Stöhr *et al.*, 2012).

CLASE ECHINOIDEA

DIVERSIDAD

Los erizos de mar se encuentran representados por cerca de 1000 especies actuales y más de 10.000 especies ya extintas (Kroh y Mooi, 2011; Appeltans *et al.*, 2012). Usualmente, se los clasificaban en erizos regulares o irregulares en función de la morfología de su caparazón o testa, pero actualmente se las clasifica en dos Subclases: Cidaroidea y Euechinoidea, de acuerdo a criterios evolutivos. La subclase Cidaroidea es la menos diversa con un único orden Cidaroida. Este orden incluye a especies primitivas caracterizadas por presentar espinas primarias desprovistas de epidermis, muy distanciadas entre sí y carecer de branquias. La subclase Euechinoidea comprende a los erizos regulares e irregulares, está compuesta por catorce órdenes, entre los que se destacan, entre otros, los órdenes de erizos regulares Diadematoidea, Arbacioida, Echinothurioida y Camarodontida, y los órdenes de erizos irregulares Holasteroida, Spatangoidea y Clypeasteroida (Kroh y Mooi, 2011).

En el Mar Argentino existen registros de 16 especies. Dos pertenecen a la subclase Cidaroidea, representados por especies del género *Austrocidaris* y el resto a la subclase Euechinoidea. La mayor diversidad se registra en los erizos irregulares, siendo el orden Spatangoidea (erizos acorazonados) el de mayor diversidad con ocho especies, representados por los géneros *Trypilus*, *Abatus* y *Trypilaster*, seguido por Camarodontida que incluye a erizos regulares como *Pseudechinus magellanicus*, *Loxechinus albus*, *Sterechinus neumayeri* y *S. agassizii*. El orden Arbacioida se encuentra representado por *Arbacia dufresnii*, y el orden Clypeasteroida representado por el dólar de mar *Encope emarginata* (Bernasconi 1953; Brögger *et al.*, 2013).

MORFOLOGÍA

Los erizos de mar se caracterizan por tener un caparazón rígido formado por placas calcáreas estrechamente yuxtapuestas. Los equinoides carecen de brazos pero mantienen la simetría pentámera en el caparazón ya que poseen cinco áreas ambulacrales que alternan con áreas interambulacrales. Los pies ambulacrales surgen de poros



en las placas más angostas, mientras que otros apéndices como pedicelarios y espinas móviles se encuentran en placas más anchas. Los erizos regulares presentan una forma globosa y de simetría radial. Los erizos irregulares (dólares de mar y acorazonados) presentan una simetría bilateral secundaria. En la cara oral se ubica un aparato masticador complejo formado por cinco dientes denominado linterna de Aristóteles. Alrededor de la boca en la membrana peristomial se encuentran diez pies ambulacrales modificados que tendrían funciones sensoriales y de colaboración en la captura y agregación del alimento. En la cara aboral esta el periprocto, donde se ubica el ano, cinco pequeñas placas ocelares y cinco placas genitales con sus gonoporos, siendo una de estas placas la que funciona además como madreporito. En los erizos irregulares, el periprocto y el ano se ha desplazado del centro de la cara aboral, alcanzando en algunas especies la cara oral. Las placas ambulacrales se encuentran modificadas en la cara aboral formando un patrón similar a una flor (ambulacros petaloideos). Los pies ambulacrales ubicados en estas placas presentan funciones respiratorias. El tamaño de los erizos de mar es variable desde pocos centímetros hasta los 15 cm de diámetro. Algunos poseen espinas diminutas

y otros poseen espinas largas y puntiagudas (Hyman 1955; Cavey y Markel, 1994; Hickman *et al.*, 2001) (Figura 4).

ANATOMÍA

Pared corporal. El caparazón o testa está formado por 10 hileras de placas calcáreas dobles unidas firmemente entre sí que convergen en la cara oral y aboral del cuerpo. El tegumento de los erizos de mar consiste únicamente en la epidermis. La dermis posee el endoesqueleto que es similar al de otros equinodermos en estructura y composición. Sin embargo, los dientes de la linterna de Aristóteles están altamente calcificados. Las espinas pueden ser primarias, secundarias o milarias. Las espinas primarias y secundarias son utilizadas para la protección, locomoción y excavación. Mientras que las milarias secretan mucus para atrapar materia particulada. Algunas especies poseen espinas secundarias pigmentadas, estas espinas pueden contener veneno utilizadas como defensa. Los pedicelarios suelen ser tridentados y pedunculados, y su función es mantener el cuerpo limpio y colaborar con la captura de alimento (Hyman, 1955; Cavey y Markel, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Sistema vascular acuífero y hemal. Los surcos

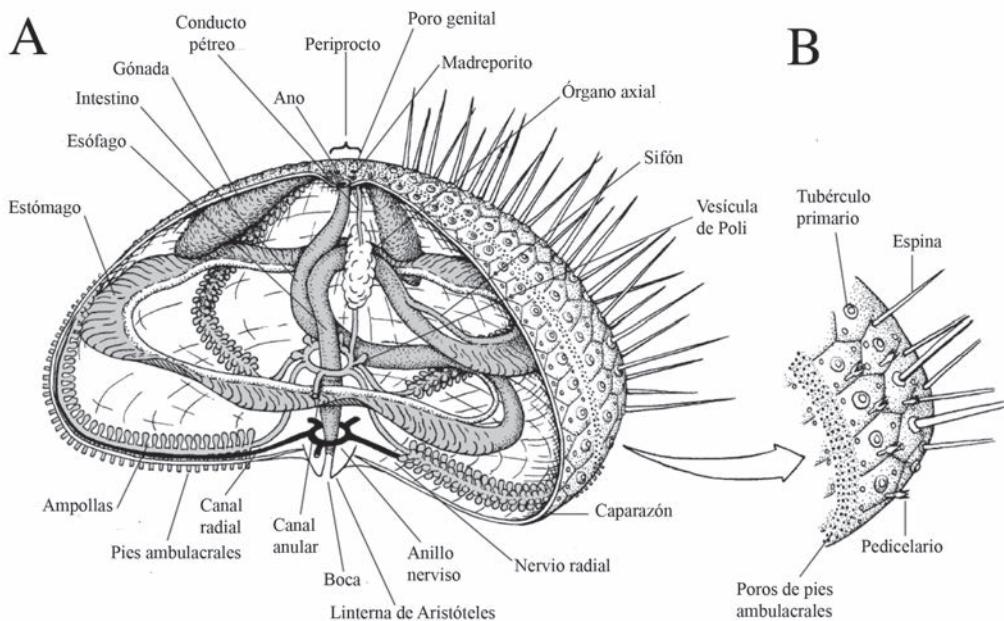


Figura 4. Echinoidea. A, anatomía interna de un erizo de mar. B, detalle de una parte del endoesqueleto (Figuras A y B tomadas de Hickman *et al.*, 2011).



ambulacrales son cerrados, por lo tanto los canales radiales del sistema vascular acuifero corren justo por debajo del caparazón en las placas ambulacrales. El sistema es muy similar al de los asteroideos, los canales se ramifican del canal circumoral y terminan en el tentáculo terminal. Los pies ambulacrales están provistos de ampolillas terminales y están involucrados en la respiración, quimiorrecepción y locomoción. El sistema hemal es muy similar al de los asteroideos, corre a lo largo del estómago e intestino desde el anillo oral hacia el conducto axial y el canal pétreo hacia la superficie aboral de la testa o caparazón (Hyman, 1955; Cavey y Markel, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Soporte y locomoción. La locomoción de los erizos se realiza por la combinación de los pies ambulacrales y las espinas. Poseen una coordinación muy fina que le permite caminar sobre distintos tipos de sustratos, inclusive en superficies verticales. Cada espina posee músculos en la base de la misma y los pies ambulacrales se mueven de manera muy similar a los de las estrellas de mar (Hyman, 1955; Cavey y Markel, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Alimentación y digestión. Los equinoideos pueden clasificarse en herbívoros, suspensívoros, detritívoros y unas pocas especies depredadoras. La mayoría de los erizos regulares dependen de la linterna de Aristóteles para alimentarse. El mismo está constituido por un complejo de músculos y placas calcáreas que controlan la protacción, retracción y movimiento de raspado de los cinco dientes, que asoman por la boca. A medida que los dientes son desgastados por el uso, son regenerados a partir de los sacos dentarios. La mayoría de las especies que presentan linternas bien desarrolladas utilizan sus dientes para rae algas del sustrato o material de origen animales, cortándolo en porciones de tamaño adecuado.

La mayoría de los erizos irregulares, excavan galerías en sedimentos blandos y se alimentan de partículas orgánicas y porciones de algas o detritos en suspensión o material orgánica en sedimento. Muchas especies utilizan los podios recubiertos de moco para la captura de alimento, el que es transportado por los surcos alimentarios hacia la boca.

El sistema digestivo es un tubo simple que se extiende desde la boca, ubicada en centro de la cara oral, hasta el ano, situado aboralmente. En algunas especies de erizos irregulares, como los

erizos acorazonados, la boca ha migrado en sentido anterior. Desde la boca se prolonga el esófago que se continúa en un intestino largo. En la zona de transición entre el esófago y el intestino, en algunas especies, se prolongan ciegos. El intestino se estrecha en un corto recto que desemboca en el ano. Las paredes del intestino y los ciegos producen enzimas digestivas y la degradación del alimento es principalmente extracelular (Brusca y Brusca, 2003). Existen diferentes especializaciones del tracto digestivo en función de los distintos hábitos alimenticios (Lawrence, 1987).

Circulación, intercambio gaseoso y excreción. El líquido celomático es el principal medio circulatorio y presenta abundantes celomocitos. En los erizos regulares las branquias peristomiales (evaginaciones muy ramificadas de la pared del cuerpo) son el sitio principal de intercambio gaseoso. Los pies ambulacrales también intervienen en la respiración. En los erizos irregulares los pies de los ambulacros petaloideos desempeñan esta función. Los celomocitos participan activamente en la excreción (Brusca y Brusca, 2003).

Sistema nervioso y sentidos. El sistema nervioso está formado por una anillo circumoral y cordones nerviosos radiales. Al igual que las ofiuras, tienen el cordón nervioso radial interno por poseer ambulacros cerrados. El sistema nervioso de los equinoideos no ha sido estudiado en tanto detalle como el de otras clases, sin embargo se presume que posee una morfología similar al resto (Heinzeller y Welsch, 2001).

Reproducción y desarrollo. Generalmente, los equinoideos son dioicos. Los erizos regulares presentan cinco gónadas en las zonas interambulacrales mientras que algunos erizos irregulares, como los acorazonados, han perdido dos de ellas. En general la fertilización es externa y el desarrollo indirecto, aunque hay especies de aguas frías incubadoras que presentan desarrollo directo. La larva planctónica de los erizos se conoce como equinopluteus. Esta larva presenta seis pares de brazos alargados y a diferencia de lo que ocurre con los asteroideos, no hay una fase fija y la metamorfosis a juveniles ocurre muy rápido (Ruppert y Barnes, 1996).

En Argentina, el erizo regular *Arbacia dufresnii*, en Golfo Nuevo, presenta dos períodos reproductivos uno en primavera y otro en verano. Tanto la gametogénesis como el desove son sincrónicos entre sexos (Brögger *et al.*, 2010). De manera similar, *Pseudechinus magellanicus* en el Canal

Beagle (54°O, 50°S) presenta dos períodos reproductivos, el mayor se observa entre finales del invierno y principios de la primavera seguido por un nuevo periodo de proliferación y maduración de gametas que se extiende entre la primavera y el verano (Orler, 1992). La población de Golfo Nuevo presenta un desove principal en invierno y otro menor en verano (Marzinelli *et al.*, 2006). La biología reproductiva de las poblaciones de *Loxechinus albus* de Canal Beagle han sido intensamente estudiadas (Orler, 1992; Pérez *et al.*, 2010). Sus ciclos reproductivos se encuentran influenciados por el fotoperiodo y la productividad primaria. Presenta dos máximos, el primero de ellos se corresponde con la maduración gonadal (invierno), y el segundo con el incremento de fagocitos nutritivos (células de reserva) en otoño (Pérez *et al.*, 2010). El erizo irregular *Abatus cavernosus* presenta dimorfismo sexual e incuba a los embriones dentro de cuatro ambulacros petaloideos excavados ubicados en la cara aboral. En la ría Deseado, esta especie presenta un ciclo anual, con desoves entre mayo y julio. El periodo de incubación es de 9 meses, y los juveniles son liberados durante el verano (Gil *et al.*, 2009) (Figura 4).

ECOLOGÍA

Los equinoideos presentan una amplia distribución geográfica y batimétrica, se encuentran desde el intermareal hasta los 5000 metros. Habitán diferentes fondos, la mayoría de los erizos regulares habitan fondos rocosos y/o de sustratos móviles, y los irregulares como los dólares de mar y erizos acorazonados entre otros, son exclusivos de fondos blandos donde suelen enterrarse. Muchas de las diferencias morfológicas entre erizos regulares e irregulares están asociadas a diferencias en la forma de vida y de alimentación. Algunas poblaciones de erizos regulares expuestos al oleaje han desarrollado hábitos excavadores para enterrarse levemente, mientras que aquellas especies no expuestas suelen presentar hábitos crípticos (Lawrence, 1987). Muchas especies, como *Pseudechinus magellanicus*, han desarrollado un comportamiento cobertor, colocándose algas u otros elementos en su cara aboral.

Algunos erizos regulares presentan hábitos sedentarios y obtienen su alimento de materiales alimenticios que están a la deriva en corrientes de agua, mientras que otros son raspadores activos, tanto herbívoros u omnívoros, pudiendo combinar ambas estrategias. Algunas especies también han

desarrollado hábitos carroñeros y pueden presentar tendencia a la carnivoría. Estos mecanismos de alimentación variados han propiciado la presencia de altas densidades en algunas poblaciones y la ocupación de diversos ambientes marinos. Los erizos irregulares, en cambio, se alimentan de materia orgánica particulada capturada por pies ambulacrales y luego llevada hacia la boca a través de canales alimenticios (como *Encope marginata*), o a través de la ingesta de sedimento como en el erizo acorazonado *Abatus cavernosus*.

Los estudios ecológicos sobre erizos de mar en Argentina se han centrado en el estudio de poblaciones de aguas someras, aunque se han realizado observaciones en especies que habitan profundidades de hasta 100 metros. Se han estudiado aspectos de su distribución, estructura poblacional, comportamiento trófico y asociaciones ecológicas. Las especies más estudiadas corresponden a los erizos regulares *Pseudechinus magellanicus* y *Arbacia dufresnii*. El erizo *Pseudechinus magellanicus* habita desde el intermareal en pozas de mareas, hasta los 340 metros de profundidad. En Patagonia Central y sur de Argentina es muy abundante, y su distribución se asocia con bosques de cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*). Presenta una dieta principalmente omnívora, influenciada por la comunidad en la que se haya presente (Penchaszadeh *et al.*, 2004). Por su parte el erizo verde *A. dufresnii* presenta tendencia a la carnívora en ambientes de aguas moderadamente profundas como los bancos circalitorales de mejillón donde esta especie presenta un rol ecológico importante consumiendo intensamente los reclutas del mismo (Penchaszadeh y Lawrence, 1999). Esta especie también ha sido descrita como herbívora en el sur de Chile, observándose así la plasticidad que presenta la especie en su comportamiento trófico (Newcombe *et al.*, 2012).

Los erizos irregulares más estudiados en Argentina son el dólar de mar *Encope emarginata*, sobre el que se han realizado estudios demográficos en fondos frente a Mar del Plata, y los erizos acorazonados *Trypilaster philippii* y *Abatus cavernosus* que habitan fondos arcillosos y arenos arcillosos de la mayoría de gulfos patagónicos.

IMPORTANCIA

Los erizos pueden alterar la abundancia, distribución y la composición de ensambles de algas e invertebrados, y a raíz de ello pueden afectar la productividad de ecosistemas marinos. En tal



sentido, se han registrado cambios en ecosistemas costeros dominados por corales debido a mortalidades masivas del erizo tropical *Diadema* (Uthicke *et al.*, 2009). Otro caso peculiar se refiere al erizo boreal *Strongylocentrotus* el que es el principal responsable de cambios demográficos del bosque de cachiyuyo. El incremento en la densidad de estos erizos herbívoros forman verdaderas áreas desprovistas de bosque. Este fenómeno no ha sido corroborado en los bosques de cachiyuyo de las costas de Sudamérica, a pesar de presentar varias especies de erizos de mar asociadas (Vásquez y Buschmann, 1997). La bioerosión de arrecifes coralinos es otra consecuencia de algunas especies de erizos tropicales. Los incrementos sostenidos de *Echinometra mathaei*, generan competencia con otras especies de erizos, reducen la cobertura de corales, y esto se traduce en una menor abundancia de peces, aumento de la bioerosión y disminución de la complejidad esstructural (McClanahan *et al.*, 1996).

Las góndadas de los erizos regulares han sido consumidas durante los últimos milenios como delicatessen o simplemente por necesidad. *Loxechinus albus* es una de las especies económicamente más importantes en el sistema bentónico costero del sur de Argentina y Chile. El primer desembarco se realizó en 1957, con una extracción de 4000 Tm, de la línea de costa chilena, y desde entonces se han ido incrementando. Esta pesquería se ha expandido y es mantenida por desembarcos realizados entre 42°-56° S. Este erizo ha sido explotado esporádicamente en el Canal Beagle, siendo especialmente destinado al mercado local, al turismo proveniente de Oriente y ocasionalmente exportado a Chile (Pérez, 2009).

CLASE HOLOTHUROIDEA

DIVERSIDAD

Los pepinos de mar se encuentran representados por cerca de 1680 especies, y es la clase con mayor potencial de encontrar especies nuevas (Appeltans *et al.*, 2012). La clase se encuentra subdividida en cinco órdenes: Apodida, Aspidochirotida, Dendrochirotida, Elasipodida y Molpadiida.

Los estudios sobre diversidad de holothuroideos en Argentina fueron comenzados por expediciones extranjeras en el siglo XIX y continuados por y luego por Bernasconi (1941) y Hernández (1981). Recientemente se han descrito nuevas es-

pecies y géneros (Martínez *et al.*, 2013). Hasta la fecha se han descrito para el Mar Argentino 28 especies de pepinos de mar, con un predominio de especies de aguas frías. El orden Dendrochirotida es la más diversa con 20 especies, representadas por los géneros *Cladodactyla*, *Hemioedema*, *Heretocucumis*, *Pseudocnus*, *Pseudrotasfer*, *Tachyhyone*, *Pentamera*, *Neopsolidium*, *Psolidium*, *Psolus*, *Thandarum* y *Havelockia*. Le sigue en importancia el orden Apodida con cinco especies de los géneros *Chiridota*, *Taeniogyrus*, *Trochadota*, y *Adapta*, y por último el orden Molpadiida que presenta tres especies pertenecientes a los géneros *Paracaudina* y *Molpadia* (Brögger *et al.*, 2013; Martínez *et al.*, 2013). No hay representantes de los órdenes Elasipoda y Aspidochirotida en Argentina, siendo estos órdenes típicos de aguas profundas y mares tropicales respectivamente.

MORFOLOGÍA

Los pepinos de mar presentan un cuerpo blando alargado con la boca y el ano en posiciones opuestas, ligeramente ventrales. Estos organismos presentan simetría bilateral secundaria, donde se distingue: el trivio en la zona ventral y en contacto con el sustrato, y el bivio en la zona dorsal. Hay tres áreas ambulacrales en el trivio y dos en el bivio. Los pies ambulacrales del bivio suelen estar ausentes o estar modificados como papillas sensoriales.

Los tentáculos orales son de 10 a 20 pies ambulacrales altamente modificados totalmente retráctiles que rodean la boca y colaboran en la alimentación. La cavidad celomática es espaciosa y llena de líquido. Este brinda soporte hidrostático puesto que el endoesqueleto está poco desarrollado. El tamaño puede variar de unos pocos centímetros hasta un metro de longitud (Hyman, 1955; Smiley, 1994; Hickman *et al.*, 2001) (Figura 5).

ANATOMÍA

Pared corporal. El tegumento de los pepinos de mar posee una cutícula delgada y la epidermis; bajo éste se ubica la dermis. La dermis es similar al de otros equinodermos en estructura y composición. Los osículos del endoesqueleto, son microscópicos están inmersos en la dermis, y no brindan soporte como en otras clases. Al ser tan variados y complejos estos osículos poseen carácter taxonómico. Bajo la dermis se encuentra la musculatura circular y bandas musculares longitudinales en las zonas interambulacrales que son



las responsables de distender y contraer el cuerpo.

Sistema vascular acuifero y sistema hemal. El sistema vascular acuifero es similar al de los otros equinodermos. Sin embargo el madreporito no posee contacto con el exterior y se abre en el interior del cuerpo, de esta forma el líquido dentro del sistema es de origen celomático. El sistema hemal está mejor desarrollado que en las otras clases. Del anillo hemal irradian los vasos radiales a las zonas ambulacrales. Existen dos vasos, uno ventral y otro dorsal que se encuentran paralelos al intestino y están relacionados con la absorción de nutrientes. En el vaso dorsal existen expansiones que bombean el líquido desde el vaso al intestino, sin embargo la circulación es lenta (Hyman, 1955; Smiley, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Soporte y locomoción. La locomoción se lleva a cabo utilizando los pies ambulacrales, en algunas especies los pies ambulacrales locomotores están distribuidos por igual en los cinco ambulacros o por todo el cuerpo pero la mayoría los posee únicamente en el trivio. Las especies excavadoras pueden perder todos los pies ambulacrales excepto los tentáculos orales (Hyman, 1955; Smiley, 1994; Hickman *et al.*, 2001)

Alimentación y digestión. Los pepinos de mar extienden sus tentáculos ramificados y los agitan sobre el fondo o los mantienen dentro de una corriente de agua. Las partículas alimenticias quedan retenidas en las papillas adhesivas de la superficie de los tentáculos, para luego introducirlas en su faringe. El sistema digestivo es completo. La boca está situada en el centro de la membrana bucal que hay entre la base de la corona de tentáculos. La boca se continúa con la faringe, cuya porción más anterior está rodeada por un anillo de osículos calcáreos. Este anillo sirve de apoyo a la faringe y al canal anular, y también actúa como zona de inserción muscular. Continúa un esófago y luego un estómago, aunque en algunas especies puede estar ausente. Presentan un intestino largo y enrollado donde se produce la digestión y la absorción (Ruppert y Barnes, 1996). En el Mar Argentino, se ha estudiado la alimentación sedentaria y la evisceración de *Chiridota pisani* (Hernández, 1985).

Circulación, intercambio gaseoso y excreción. Presentan un amplio celoma revestido de peritoneo ciliado que contribuye a la circulación interna. Algunos celomocitos contienen hemoglobina.

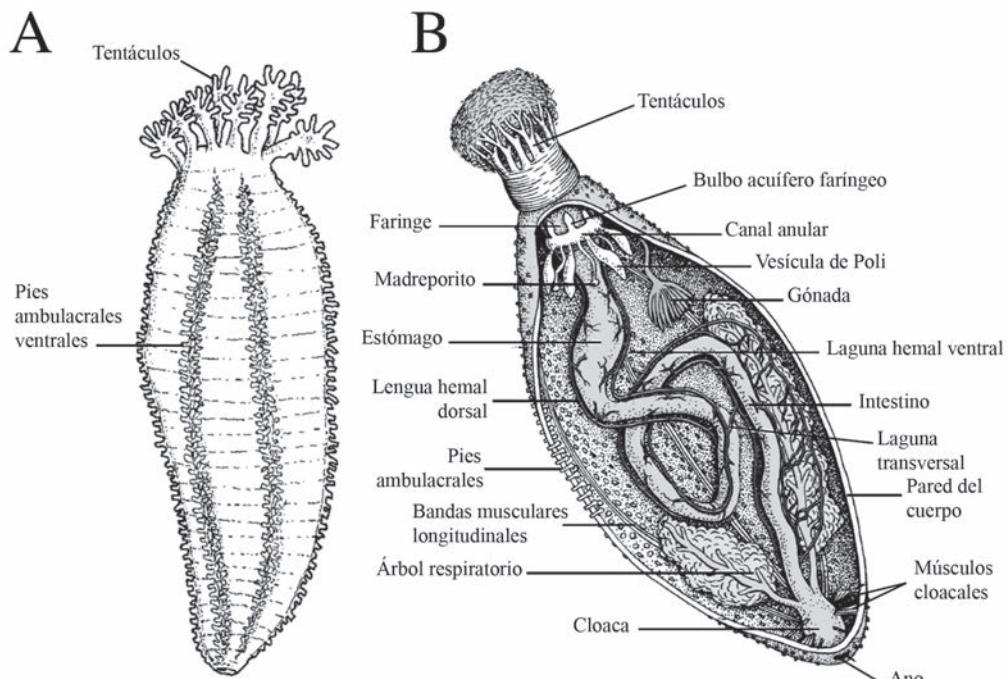


Figura 5. Holothuroidea. A, anatomía externa. B, anatomía interna. (Fig. A tomado de Moore, 2006 y B de Hickman *et al.*, 2001)



Echinodermata

El intercambio gaseoso ocurre en los árboles respiratorios, ubicados en el celoma y unidos a la cloaca. Las especies que carecen de árboles respiratorios obtienen el oxígeno a través de la superficie corporal y pies ambulacrales. El amoniaco se elimina a través de los árboles respiratorios. Las partículas de desecho se transportan por los celomocitos a los árboles respiratorios, intestino y conductos genitales por donde salen al exterior (Ruppert y Barnes, 1996).

Sistema nervioso y sentidos. El sistema nervioso de esta clase ha sido ampliamente estudiado. Al igual que el resto de las clases está formado por una anillo circumoral y cordones nerviosos radiales y posee variados tipos de células neuronales así como también células gliales radiales de al menos dos tipos. Al igual que las oñuras y los erizos, los pepinos de mar poseen ambulacros cerrados, por lo tanto los cordones nerviosos radiales son internos (Heinzeller y Welsch, 2001).

Reproducción y desarrollo. Son dioicos aunque hay especies hermafroditas. Son los únicos equinodermos que presentan una única gónada. En general, presentan fecundación externa y desarrollo indirecto a través de una larva denominada auricularia (Hickman *et al.*, 2001). Algunas especies incuban sus crías en la superficie del cuerpo, mientras que otras lo hacen en el interior del celoma (Ruppert y Barnes, 1996). En Argentina, se han estudiado aspectos reproductivos de la especie incubadora *Psolus patagonicus*. Esta especie exhibió un ciclo reproductivo anual con un evento de desove en el verano tardío/otoño (Martínez *et al.*, 2011) (Figura 5).

ECOLOGÍA

Los pepinos de mar se presentan principalmente asociados a los fondos marinos (bentónicos), desde la zona litoral hasta zonas abisales. Se encuentran ampliamente distribuidos en todos los océanos, siendo particularmente abundante en los arrecifes coralinos. Son principalmente detritívoros, tanto de partículas en suspensión como de aquellas que se encuentran en el sedimento. En general, el tipo de sustrato, en conjunto con otras variables ambientales como corrientes dominantes, temperatura, salinidad del agua y profundidad, influencian la distribución de los pepinos de mar. La diversidad de fondos que podemos encontrar en las costas de Argentina, como así también en la plataforma continental Argentina propicia el hábitat de muchas especies de holoturias (Hernández, 1981; Brögger

et al., 2013). Éstas, presentan en general hábitos nocturnos y pueden ser reptantes, excavadoras o incluso algunas especies presentan adaptaciones a la natación. Aquellas especies que son de hábitos reptantes están asociadas a fondos duros y desarrollan una superficie ventral con musculatura que colabora con el desplazamiento o a menudo funcionan como ventosas. Los representantes de los órdenes Aspidochirotida y Dendrochirotida presentan podias con ventosas que colaboran en la movilidad. En tal sentido, *Psolus patagonicus* habita fondos rocosos e incluso se la puede encontrar adherida a las frondes del cachiyuyo *Macrocystis pyrifera* en el sur de nuestro país. Otras especies son sedentarias y viven enterradas en fondos blandos asomando solo los podia bucales que los emplean para capturar alimento como *Hemoiedema spectabilis* de Puerto Deseado. Las especies del género *Chiridota* presentan hábitos excavadores y su distribución está condicionada por el tipo de sedimento. *Chiridota pisani* habita sustratos móviles limo-arcillosos con canto rodado e incluso es frecuente en grampones de *M. pyrifera*. La distribución de *Chiridota marenzelli* y *Pentamera chiloensis* ha sido estudiada en el Golfo San José y sur del Golfo San Matías por Zaixso y Lizzaralde (2000) y se encontró una fuerte asociación de estas especies con sedimentos finos.

Los pepinos de mar son presa de peces y estrellas de mar entre otros. No obstante, han desarrollado estrategias para disminuir la presión de la depredación como son los mecanismos de escape a través de evisceración, o de defensa como los túbulos de Cuvier (típico de especies del orden Aspidochirotida), e incluso han desarrollado defensas químicas (toxinas) efectivas. Existen muchas especies que viven como comensales o parásitas en los pepinos de mar, sobre todo en la región de la cloaca, entre ellas podemos citar a gusanos planos, cangrejos, tanaidaceos, poliquetos y algunos peces. No se han descrito hasta la fecha relaciones de comensalismo en holoturias del Mar Argentino.

IMPORTANCIA

La importancia ecológica de los pepinos de mar está relacionada a la bioturbación (movilidad) de materia orgánica en los sedimentos y en la transferencia de energía y material en la interfase agua/sedimento.

La importancia económica de los pepinos de mar, radica en la comercialización de la pared del



cuerpo, también conocida como *beche de mer* o *trepang*. Su pesca se basa principalmente en una treintena de especies, entre las más de mil existentes. Esta actividad tiene una larga historia en la tradición culinaria y la medicina china y japonesa. Se valoran más aquellas especies que alcanzan gran tamaño. La pared del cuerpo sufre un proceso de curación llamado *trepang*, obteniendo un producto con alto valor nutritivo debido al alto contenido de proteínas y bajo contenido de grasas. Adicionalmente, contienen compuestos biológicamente activos que son utilizados en patologías tales como HIV, cáncer, artrosis, entre otros (Chen, 2003).

CLASE CRINOIDEA

DIVERSIDAD

La clase Crinoidea, es la más antigua y menos diversa con cerca de 623 especies actuales (Appeltans *et al.*, 2012) y más de 5000 especies fósiles. Los representantes actuales se encuentran dentro de la Subclase Articulata y en los órdenes Comatulida, Cyrtocrinida, Hyocrinida e Isocrinida (Messing, 2013). Los comatúlidos incluyen principalmente a especies libres, sin pedúnculos y constituyen el grupo dominante en la actualidad. Son las más diversas (~ 500 especies) y típicas en aguas cálidas de los océanos Pacífico e Índico y se las puede encontrar en aguas someras, como arrecifes coralinos o intermareales, y zonas profundas. El resto de los órdenes incluye crinoideos pedunculados denominados vulgarmente “lirios de mar”. Estos se encuentran fuertemente asociados a zonas batiales (Ameziane y Roux, 1997). La ausencia de crinoideos pedunculados en zonas litorales ha llevado a pensar que tanto una intensa presión de depredación o competencia ha sido la responsable de la actual distribución restringida a aguas profundas.

En el Mar Argentino, la diversidad de crinoideos es baja y se registra la presencia de tres especies de comatúlidos: *Phrixometra nutrix*, *Isonetra vivipara* (Mortensen, 1920), y *Bathycrinus australis* recientemente encontrada en el talud continental argentino (Eléaume *et al.*, 2012).

MORFOLOGÍA

Los crinoideos pueden ser sésiles con un cuerpo formado por un pedúnculo basal de fijación y la corona (lirios de mar) o de vida libre con brazos largos muy ramificados (comatólulas). El pedúnculo puede medir hasta 1 m de longitud y

está formado por placas articuladas unidas entre sí por medio de ligamentos. En la base del pedúnculo se encuentran los cirros, también articulados que fijan al organismo al sustrato. Las comatólulas conservan los cirros y se movilizan y adhieren al sustrato con ellos. Del disco central o cáliz irradian cinco brazos flexibles que se ramifican en muchos otros cada uno con pínnulas laterales con una morfología similar a una pluma. Las pínnulas son articuladas y dentro de ellas se prolonga un surco ambulacral abierto que posee placas móviles llamadas lóbulos que pueden cerrar en parte el surco ambulacral. La boca se encuentra en el centro del cáliz, de esta forma la boca no se encuentra hacia el sustrato. El ano se encuentra en una prominencia sobre una placa oral llamada cono anal. La cavidad interna está dividida por mesenterios calcificados en cinco espacios comunicados entre sí en la cara oral de los brazos, el pedúnculo y los cirros (Hyman, 1955; Heinzeller y Welsch, 1994; Hickman *et al.*, 2001) (Figura 6).

ANATOMÍA

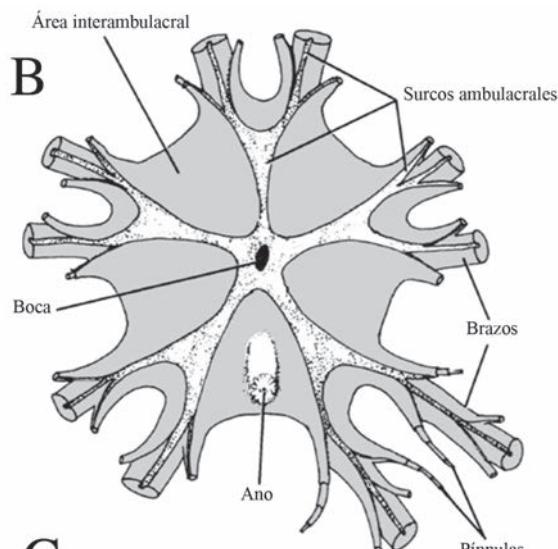
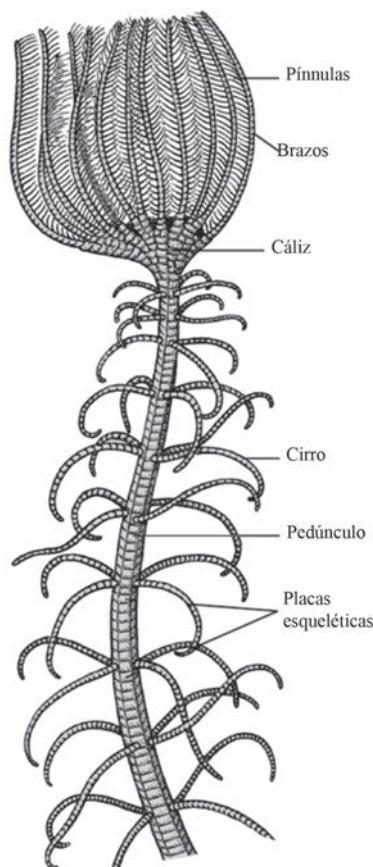
Pared corporal. En los crinoideos la epidermis está muy poco desarrollada, bajo ella se encuentra la dermis con el endoesqueleto denominado tegmen por su alta calcificación. El endoesqueleto es similar al de las otras clases de equinodermos en función y estructura (Hyman, 1955; Heinzeller y Welsch, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Sistema vascular acuifero y hemal. El sistema vascular acuifero es similar al de los otros equinodermos. Sin embargo no poseen madreporito, en cambio poseen numerosos poros en el tegmen conectados con el celoma. Del anillo surgen los canales radiales que recorren los brazos por el surco ambulacral y se comunican con los pies ambulacrales que carecen de ampollas y canales laterales. Los pies ambulacrales colaboran en la alimentación junto con el epitelio ciliado que cubre los surcos ambulacrales. El sistema hemal está muy poco desarrollado y consiste en un anillo oral conectado con vasos que corren en los mesenterios y con dos vasos radiales que surgen hacia cada brazo (Hyman, 1955; Heinzeller y Welsch, 1994; Hickman *et al.*, 2001).

Soporte y locomoción. Los lirios de mar pueden únicamente realizar oscilaciones del pedúnculo y ligeras flexiones en los brazos. Las comatólulas son capaces de reptar con los cirros basales (Hyman, 1955; Heinzeller y Welsch, 1994; Hickman *et al.*, 2001).



A



C

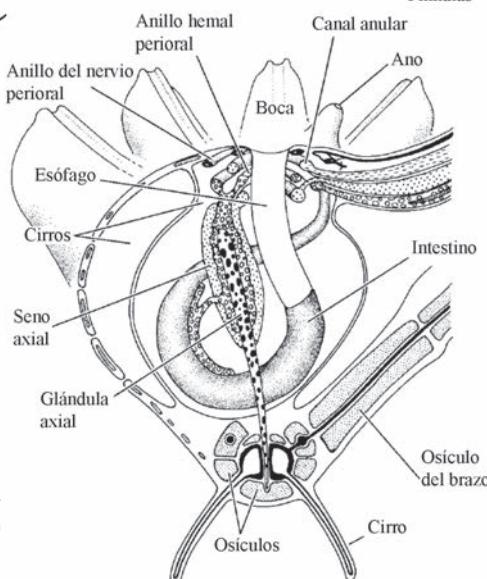


Figura 6. Crinoidea. A, vista externa de un crinoideo pedunculado. B, vista oral del cáliz. C, anatomía interna del disco central y la base de un brazo (Figs. A y B tomadas de Hickman *et al.*, 2001 y C de Brusca y Brusca, 2003)

Alimentación y digestión. Los crinoideos son suspensívoros y mientras colectan su alimento mantienen los brazos y pínnulas extendidos y los pies ambulacrales erectos. Los pies presentan papilas productoras de moco y forman triadas compuestas por tres pies ambulacrales ubicadas a lo largo de las pínnulas. La función de las triadas durante la alimentación varía en función de su localización en las pínnulas. El alimento se transporta a los largo del surco ambulacral por la acción de las cilias. Mientras se encuentran filtrando, las

pínnulas y los pies ambulacrales forman una malla relativamente compacta que permite una proceso de filtrado eficiente.

La boca se continúa en un esófago corto y luego al intestino. El tramo final del intestino gira hacia arriba y a través de un corto recto se abre al exterior mediante el ano ubicado en un cono anal (Ruppert y Barnes, 1996).

Circulación, intercambio gaseoso y excreción. El celoma presenta varios espacios intercomunicados. Los pies ambulacrales y la superficie de



los brazos son los principales sitios de intercambio gaseoso. Los desechos son transportados por los celomocitos hasta unos sáculos próximos a los surcos ambulacrales y se cree que periódicamente son vaciados al exterior (Ruppert y Barnes, 1996).

Sistema nervioso y sentidos. El sistema nervioso está formado por el anillo circumoral y los cordones nerviosos radiales en los brazos. Este sistema ha sido poco estudiado (Heinzeller y Welsch, 1994).

Reproducción y desarrollo. Presentan un alto grado de regeneración similar al de los asteroideos y ofiuroideos. Pueden regenerar las partes perdidas en pocas semanas. Se cree que este mecanismo los permite sobrevivir a la depredación. Todos son dioicos, no presentan góndadas sino que las gametas se forman en el epitelio germinal ubicado en el celoma localizado en las pínulas. La fecundación es externa y el desarrollo indirecto a través de larva vitelaria. La larva no se alimenta por un tiempo hasta que se fija y comienza una larga metamorfosis que da como resultado un pequeño crinoideo sésil. Algunas especies de aguas frías incuban sus huevos en las paredes de los brazos o pínulas (Ruppert y Barnes, 1996). Se han estudiado los hábitos de incubación de *Isometra vivipara* en el Mar Argentino (Mortensen, 1920) (Figura 6).

ECOLOGÍA

Los crinoideos son animales bentónicos, sésiles o de vida libre y de hábitos micrófagos fil-

tradores. Algunos comatúlidos presentan hábitos alimenticios diurnos, mientras otros extienden las puntas de los brazos para alimentarse o se movilizan solo de noche cuando hay menos depredadores. Algunas formas prefieren y buscan zonas con corrientes para alimentarse (reofílicas) mientras que otras no (reofóbicas). Se los puede encontrar en diversos lugares como adheridos al sustrato usando sus brazos o cirros o ambos, en el interior de cuevas o pequeños orificios, debajo de rocas, o adherirse con cirros a otros invertebrados (epizoicos) como por ejemplo, corales. En zonas poco profundas y dado que presentan numerosos brazos, suelen ofrecer protección a otros invertebrados pero también están sometidos a una intensa depredación principalmente por parte de peces. Se ha descrito además una relación de simbiosis obligada entre crinoideos y mizostómidos, un grupo de anélidos parásitos. No hay antecedentes de estudios ecológicos en especies del Mar Argentino posiblemente debido a la dificultad en su hallazgo.

IMPORTANCIA

Son importantes en el estudio de la biología del desarrollo ya que son los únicos de los equinodermos que retienen el celoma tripartito primitivo (Mooi y David, 1998). Presentan relevancia paleontológica ya que se han originado en el Cámbrico y fueron un componente dominante y diverso en la fauna bentónica del Paleozoico (Hess y Messing, 2011).



GLOSARIO

Espinás: Proyecciones calcáreas externas largas, mas o menos cilíndricas o cónicas y frecuentemente afiladas; pueden tener diferentes formas y tamaños. Son móviles, articuladas y ligadas al endoesqueleto, algunas veces parecen fundidas a él. En los asteroideos están presentes en todo el cuerpo.

Estereoma: red o cavidad interna ubicada en las perforaciones de los osículos. Generalmente ocupados por fibras y células dérmicas.

Madreporito: Poro o placa cribosa del sistema vascular acuifero que comunica el canal pétreo con el exterior.

Osículo: Cada unidad calcárea que compone el endoesqueleto a excepción de los ornamentos superficiales los cuales reciben nombres específicos (espinas, espínulas, pedicelarios, etc.). Cada osículo está formado a partir de un cristal único de calcita.

Papilas: Pequeñas estructuras que se presentan sobre alguna parte del cuerpo. Pueden ser clasificadas según la región donde se localicen.

Pies ambulacrales/podios: Parte terminal del sistema vascular acuifero. Órganos musculares, suaves, extensibles y en forma de dedo que se proyectan entre los osículos.

Membrana peristomial/peristoma: Área que rodea la boca.

Pápulas: Proyecciones en forma de dedo o de guante, suaves, hundidas y retractiles a través de los poros intersticiales de la pared del cuerpo; la mayoría de las veces se encuentran confinadas hacia el área abactinal. Tienen función respiratoria.

Pedicelarios: Pequeños apéndices articulados, situados sobre la superficie externa del cuerpo. Se pueden presentar de muchas formas y con un número variado de valvas.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameziane N.Y, y Roux M. 1997. Biodiversity and historical biogeography of stalked crinoids (Echinodermata) in the deep sea. *Biodiversity and Conservation* 6:1557-1570
- Appeltans W., Ahyong S.T., Anderson G., Angel M.V., Artois T., Bailly N., ... y Hopcroft R.R: 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology* 22:2189-2202
- Benavides Serrano M., Borrero Pérez G.H. y Diaz Sánchez C.M. 2011. Equinodermos del Caribe colombiano I: Crinoidea, Asteroidea y Ophiuroidea. Serie de Publicaciones Especiales de Invemar 22. Santa Marta. Colombia. pp 384
- Bernasconi I. 1941. Los equinodermos de la expedición del buque Oceanográfico "Comodoro Rivadavia" ARA. *Physis* 19:37-49
- Bernasconi I. 1953. Monografía de los equinoideos argentinos. *Anales del Museo de Historia Natural, Montevideo* 6:1-58
- Bernasconi I. 1965. Ophiuroidea de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Physis* 25:143-152
- Bernasconi I. 1969. Equinodermos argentinos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 9: 197-210
- Bernasconi I. y D'Agostino M.M. 1971. Ophiuroideos argentinos. Claves para los órdenes, subórdenes, familias, subfamilias y géneros. *Physis* 30:447-469
- Botto F., Bremec C., Marecos A., Schejter L., Lasta M. y Iribarne O. 2006. Identifying predators of the SW Atlantic Patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* using stable isotopes. *Fish Research* 81:45-50
- Brögger M.I. y Penchazadeh P. 2008. Infaunal mollusk as main prey for two sand bottoms sea stars off Puerto Quequén (Argentina). *Revista de Biología Tropical* 56:329-334
- Brögger M.I., Martínez M.I. y Penchazadeh P.E. 2010. Reproduction of the sea urchin *Arbacia dufresnii* (Echinoidea: Arbaciidae) from Golfo Nuevo, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90:1405-1409
- Brögger M.I. 2011. Crecimiento, reproducción y alimentación del ophiuroideo *Ophioplacus januarii* (Lutken, 1856) (Echinodermata: Ophiuroidea) en las costas de Patagonia, Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. pp 154
- Brögger M.I., Gil, D.G., Rubilar T., Martínez M.I., Díaz de Vivar M.E., Escolar M., Epherra L., Pérez A.F. y Tablado A. 2013. Echinoderms from Argentina: Biodiversity, Distribution and Current State of Knowledge. En: Echinoderm Research and Diversity in Latin America Alvareado y Solis (eds). Springer. Berlín. pp 359-402
- Brusca R.C. y Brusca G.J. 2003. Invertebrates (2da ed). Sinauer Associates. Massachusetts. USA. pp 936
- Byrne M. 1994. Ophiuroidea. En: *Microscopy Anatomy of Invertebrate*. Adiyodi (ed). Wiley-Liss, Inc. New York. pp 247-343
- Cavey M.J. y Markel K. 1994. Echinoidea. En: *Microscopy Anatomy of Invertebrate*. Adiyodi (ed). Wiley-Liss, Inc. New York. pp 345-400
- Chen J. 2003. Overview of sea cucumber farming and sea ranching practices in China. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 18:18-23
- Chia F.S. y Koss R. 1994. Asteroidea. En: *Microscopy*



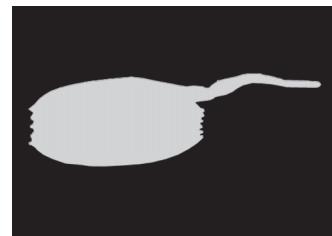
- Anatomy of Invertebrate. Adiyodi (ed). Wiley-Liss, Inc. New York. pp 169-245
- Collard M., Catarino A.I., Bonnet S., Flammang P. y Dubois P. 2013. Effects of CO₂-induced ocean acidification on physiological and mechanical properties of the starfish *Asterias rubens*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 446:355-362
- Eléaume M., Bohn J.M., Roux M. y Ameziane N. 2012. Stalked crinoids (Echinodermata) collected by the R/V Polarstern and Meteor in the south Atlantic and in Antarctica. Zootaxa 3425:1-22
- Farias N.E., Meretta P.E. y Cledón M. 2012. Population structure and feeding ecology of the bat star *Asterina stellifera* (Möbius, 1859): Omnivory on subtidal rocky bottoms of temperate seas. Journal of Sea Research 70:14-22
- Gil D.G. y Zaixso H.E. 2007. The relation between feeding and reproduction in *Anasterias minuta* (Asteroidea: Forcipulata). Marine Biology Research 3:256-264
- Gil D.G. y Zaixso H.E. 2008. Feeding ecology of the subantarctic sea star *Anasterias minuta* within tide pools in Patagonia Argentina. Revista de Biología Tropical 56:311-328
- Gil D.G., Zaixso H.E. y Tolosano J.A. 2009. Brooding of the sub-Antarctic heart urchin, *Abatus cavernosus* (Spangula: Schizasteridae), in southern Patagonia. Marine biology 156:1647-1657
- Gil D.G., Escudero G. y Zaixso H.E. 2011. Brooding and development of *Anasterias minuta* (Asteroidea: Forcipulata) in Patagonia, Argentina. Marine Biology 158:2589-2602
- Gonzalez-Bernat M.J., Lamare M. y Barker M. 2013. Effects of reduced seawater pH on fertilisation, embryogenesis and larval development in the Antarctic seastar *Odontaster validus*. Polar Biology 36:235-247
- Heinzeller T. y Welsch U. 1994. Crinoidea. En: Microscopic anatomy of invertebrates. Harrison y Chia (eds). Wiley-Liss, Inc. New York. 14, 9-148
- Heinzeller T. y Welsch U. 2001. The echinoderm nervous system and its phylogenetic interpretation. En: Brain Evolution and Cognition. Roth (ed). Wiley & Sons Spektrum Akademischer Verlag, Berlín. pp. 41-75
- Hernández D.A. 1981. Holothuroidea de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Hidrobiol) 4:151-168
- Hernández D.A. 1985. Holothuroidea del Mar Argentino. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. pp 153
- Hess H. y Messing C.G. 2011. Treatise on invertebrate paleontology. En: Echinodermata 2. Selden (ed). The University of Kansas Paleontological Institute. Lawrence, Kansas. Vol. 3, pp 373
- Hickman C.P., Roberts R. y Parson A. 2001. Integrated Principles of Zoology. 11ra ed. McGraw-Hill College St. Augustine, Florida. USA. pp 899
- Hyman L. 1955. Echinodermata: The coelomate bilateria. McGraw-Hill, New York. pp 763
- ISSG, 2011. Global Invasive Species Database (GISD). Invasive Species Specialist Group of the IUCN Species Survival Commission. <http://www.issg.org/database>.
- Kondo M y Akasaka K. 2012. Current Status of Echinoderm Genome Analysis-What do we Know?. Currents Genomics 13:134-43
- Kroh A. y Mooi R. 2011. World Echinoidea Database. Available online at <http://www.marinespecies.org/echinoidea>
- Lawrence J.M. 1987. A functional biology of echinoderms. Croom Helm, London. pp 340
- Mah C.L. y Blake D.B. 2012. Global diversity and phylogeny of the Asteroidea (Echinodermata). PloS ONE 7:e35644
- Mah C. y Foltz D. 2011. Molecular phylogeny of the Forcipulataceae (Asteroidea: Echinodermata): systematics and biogeography. Zoological Journal of the Linnean Society 162: 646-660
- Martinez M.I., Jiménez J.y Penchaszadeh P.E. 2011. Reproductive cycle of the sea cucumber *Psolus patagonicus* (Ekman 1925), off Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Invertebrate reproduction and Development 55:124-130
- Martinez M.I., Thandar A.S. y Penchaszadeh P.E. 2013. A new species of *Havelockia* Pearson, 1903 from the Argentine Sea (Holothuroidea: Dendrochirotida: Sclerodactylidae). Zootaxa 3609:583-588
- Marzinelli E.M., Bigatti G., Giménez J. y Penchaszadeh P.E. 2006. Reproduction of the sea urchin *Pseudechinus magellanicus* (Echinoidea: Temnopleuridae) from Golfo Nuevo, Argentina. Bulletin of Marine Science 79:127-136
- McClanahan T.R., Kamukuru A.T., Muthiga N.A., Yebio M.G. y Obura D. 1996. Effect of sea urchin reductions on algae, coral, and fish populations. Conservation Biology 10:136-154
- Messing C. 2013. World List of Crinoidea. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=213331>
- Mooi R. y David B. 1998. Evolution within a bizarre phylum: homologies of the first echinoderms. American Zoology 38:965-974
- Moore J.J. 2006. An introduction to the invertebrates. 2da ed. Cambridge University Press. Cambridge. pp 340
- Mortensen T. 1920. The Crinoidea. Wiss Ergebni Schwed Südpolar Exp 6:1-24
- Newcombe E.M., Cárdenas C.A. y Geange S.W. 2012. Green sea urchins structure invertebrate and macroalgal communities in the Magellan Strait, southern Chile. Aquatic Biology 15:135-144
- Orler P.M. 1992. Biología reproductiva comparada de *Pseudechinus magellanicus* y *Loxechinus albus*, equinoideos



- del Canal Beagle. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. pp 371
- Paine R.T. 1969. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist* 103:91-93
- Penchaszadeh P.E. 1973. Comportamiento trófico de la estrella de mar *Astropecten brasiliensis*. *Ecología* 1:45-54
- Penchaszadeh P.E. y Lawrence J.M. 1999. *Arbacia dufresnei* (Echinodermata: Echinoidea): A carnivore in Argentinian waters. En: Echinoderm Research. Carnevali, Bonasoro y Bonasoro (eds). AA Balkema. Róterdam 525-530
- Penchaszadeh P.E., Bigatti G. y Miloslavich P. 2004. Feeding of *Pseudechinus magellanicus* (Philippi, 1857) (Echinoidea: Temnopleuridae) in the SW Atlantic Coast (Argentina). *Ophelia* 58:91-99
- Pérez A.F. 2009. Reproducción, energética y metabolismo oxidativo del erizo comestible *Loxechinus albus* en el Canal Beagle, extremo sur de su distribución. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. pp 232
- Pérez A.F., Boy C., Morriconi E. y Calvo J. 2010. Reproductive cycle and reproductive output of the sea urchin *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) from Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Polar Biology* 33:271-280
- Pucheta E. y Urban G. 1989. Estudio sobre la alimentación del asteroideo *Allostichaster inaequalis* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. pp 50.
- Romanelli M.V. y Tablado A. 2011. *Leptychaster kerguelensis* (Echinodermata: Asteroidea) from Southwest Atlantic: Redescription and geographic distribution. *Zootaxa* 2971:59-68
- Rubilar T. 2010. Morfología del sistema nervioso y regeneración en el asteroideo fisíparo *Allostichaster capensis*. Universidad Nacional del Comahue. pp 183
- Ruppert E.E. y Barnes R.D. 1996. *Zoología de los invertebrados*. 6ta ed. McGraw-Hill Interamericana Editores S.A. México. pp 1114
- Salguero B.M.L y Bonilla H.R. 2010. Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) en arrecifes rocosos de Loreto, Golfo de California, México. *Hidrobiología* 20:127-134
- Smiley S. 1994. Holothuroidea. En: *Microscopy Anatomy of Invertebrate*. Adiyodi (ed). Wiley-Liss, Inc. New York. pp 401-471
- Stöhr S., O'Hara T.D. y Thuy B. 2012. Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS one* 7:e31940
- Tablado A. 1982. Asteroideos argentinos. Familia Poranidae. *Comunicación del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Hidrob)* 2 (8):87-106
- Uthicke S., Schaffelke B. y Byrne M. 2009. A boom-bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecological Monographs* 79:3-24
- Vásquez J.A. y Buschmann A.H. 1997. Herbivore-kelp interactions in Chilean subtidal communities: A review. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:41-52
- Wilkie I.C. 2002. Is muscle involved in the mechanical adaptability of echinoderm mutable collagenous tissue?. *The Journal of Experimental Biology* 205:159-165
- Zaixso H.E. y Lizarralde Z.I. 2000. Distribución de equinodermos en el golfo San José y sur del golfo San Matías (Chubut, Argentina). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 35:127-145

TUNICATA

**Marcos Tatián,
María C. Daponte,
Ricardo Sahade
y Graciela B. Esnal**



INTRODUCCIÓN

El subphylum Tunicata (Phylum Chordata) incluye a las clases Ascidiacea, Thaliacea y Appendicularia. El estatus incierto de un cuarto grupo de tunicados bentónicos carnívoros, para algunos autores considerado como pertenecientes a la clase Sorberacea (Monniot, Monniot y Gaill, 1975), fue resuelto recientemente por técnicas moleculares que incluyeron a estos organismos dentro de Ascidiacea (Tatián *et al.*, 2011). Balfour (1881) reemplazó Tunicata por Urochordata con la intención de subrayar la afinidad de estos animales con los cordados. Sin embargo Urochordata es un sinónimo junior (posterior) de Tunicata por lo que debería desecharse.

Tradicionalmente, Tunicata constituyó un grupo de interés como modelo para explicar el origen de los cordados, ya que ocupó una posición basal dentro de este grupo. Sin embargo estudios moleculares demostraron que los tunicados (y no los cefalocordados) son el grupo más relacionado a los vertebrados (Delsuc *et al.*, 2008). Asimismo, la sistemática molecular ha aportado nuevas pruebas en relación a la filogenia de estos organismos: análisis de secuencias del gen 18S rRNA no coinciden en líneas generales con la clasificación tradicional de los tunicados y específicamente sugieren un origen parafilético de Ascidiacea. Con algunas limitaciones debidas a una baja resolución de la herramienta molecular, desde este punto de vista, los tunicados se dividen en tres clados: 1) Phlebobranchia (Ascidiacea)+Thaliacea; 2) Appendicularia; 3) Stolidobranchia (Ascidiacea). Aunque relacionado al primer clado, la exacta posición filogenética de Aplousobranchia (Ascidiacea), es difícil de determinar debido a su alta tasa evolutiva (Tsagkogeorga *et al.*, 2009). Nuevos marcadores moleculares aportarán información complementaria para confirmar esta clasificación.

La denominación de “tunicados” que reciben estos animales refiere a la túnica que reviste y

protege al cuerpo, que puede ser gruesa y opaca como en la mayoría de los tunicados de vida bentónica o fina y transparente como en las formas planctónicas. La túnica está constituida fundamentalmente por un polisacárido afín a la celulosa de las plantas llamado “tunicina”, infrecuente en el reino animal.

La túnica presenta típicamente dos orificios o sifones: oral (inhalante o branquial) y cloacal (exhalante o atrial), que se encuentran generalmente próximos (Ascidiacea) u ocupan los dos polos opuestos del cuerpo (Thaliacea y algunas formas de Ascidiacea).

Los tunicados son cordados muy particulares: en la mayoría de las especies sólo la forma larval, con aspecto de un pequeño renacuajo, presenta caracteres comunes (homologías) a los cordados, que sugieren un origen monofilético en este último grupo. Ellos son la cola post anal que contiene la notocorda, esqueleto interno semirrígido y el cordón nervioso dorsal, precursor del cerebro y la espina neural; con diferente nivel de desarrollo, las larvas presentan hendiduras faríngeas, de futura función trófica y respiratoria. Estas características comunes a los estadios larvales de Ascidiacea y Thaliacea se mantienen durante todo el desarrollo de Appendicularia, organismos que conservan la apariencia larval en el adulto y por lo tanto, la cola post anal, la notocorda y el cordón nervioso dorsal persisten durante toda la vida. En cuanto a las hendiduras faríngeas, persisten y adquieren su mayor funcionalidad en el estadio adulto en todos los tunicados.

CLASE ASCIDIACEA

SISTEMÁTICA

Las ascidias acapararon la atención desde la antigüedad pero debido a su complejidad estructural, fueron identificadas erróneamente con otros grupos tales como celenterados, briozoarios y moluscos. Por las similitudes entre sus larvas y



los renacuajos de anfibios, Kowalevsky (1866) asoció por primera vez a estos organismos con los cordados, promoviendo a partir de allí estudios evolutivos relativos al origen y diversificación de este último grupo.

Un punto de vista tradicional de clasificación basado en caracteres morfológicos, incluye tres órdenes dentro de la clase Ascidiacea. Ellos fueron propuestos por Lahille (1886) de acuerdo principalmente a diferencias en el saco branquial: Aplousobranchia (saco branquial simple o provisto de papilas), Phlebobranchia (saco branquial con vasos longitudinales o papillas bifurcadas) y Stolidobranchia (saco branquial con pliegues y vasos longitudinales). Teniendo en cuenta la posición de las góndadas, Perrier (1898) propuso los órdenes Enterogona (góndadas en un racimo) y Pleurogona (dispuestas a ambos lados del cuerpo), quedando aquellos como subórdenes. La clasificación de Lahille tiene precedencia sobre la de Perrier; asimismo, las afinidades evolutivas de esta última clasificación son dudosas, por lo que muchos autores (Van Name, 1945; Monniot, Monniot y Laboute, 1991; Ruppert y Barnes, 1996) conservaron los órdenes de Lahille, criterio asimismo adoptado en este capítulo.

En la actualidad se han descripto alrededor de 2.500 especies de ascidias, distribuidas en todos los océanos (Tsagkogeorga *et al.*, 2009). Para la clasificación e identificación de ejemplares, la *Clé*

Mondiale des genres d'Ascidies (Monniot y Monniot, 1972) constituye una herramienta útil que combina la observación de diferentes caracteres según el nivel de clasificación hasta género. En ella se incluyeron 14 familias y 156 géneros de distribución mundial. Más recientemente, el libro *Coral Reef Ascidiants of New Caledonia* (Monniot, Monniot y Laboute, 1991) provee, a la vez que una clara explicación de diferentes aspectos de la biología y ecología (incluye simbiosis con algas y diversos usos e impactos de estos organismos), una clasificación actualizada de las ascidias tanto como consejos para su preservación y observación.

MORFOLOGÍA

En su estado adulto, las ascidias son animales bentónicos sésiles, coloniales o solitarios. Su denominación deriva del griego *askidion* (antiguo recipiente de cuero donde se guardaba el vino), así llamada por la forma de saco de la túnica. Las especies solitarias son característicamente sacciformes, midiendo desde pocos hasta varios centímetros en su diámetro mayor. El sifón oral y el sifón cloacal constituyen lo más relevante de su apariencia externa. Las especies coloniales por el contrario se presentan como masas de forma indefinida, depri- mida o esférica las cuales incluyen a los individuos o zooides cuya morfología es similar a la de los ejemplares solitarios (Figura 1: A, B y C).

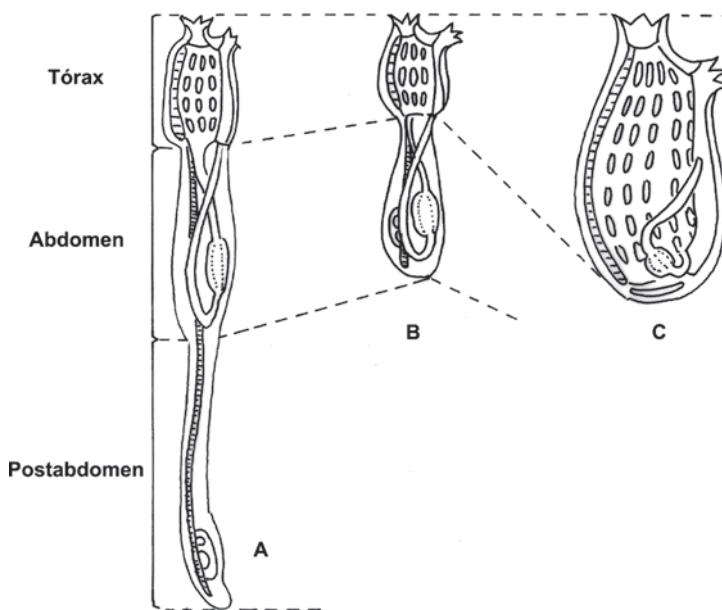


Figura 1. Plan corporal de Ascidiacea. A, B, tipos de zooides en ascidias coloniales. C, ascidia solitaria y zooides de ascidias coloniales (Styelidae). Modificada de Ruppert y Barnes, 1996.



Las colonias pueden tener diferentes grados de organización: en algunos casos los zooides están comunicados por medio de estolones o están completa o parcialmente incluidos en la matriz de la colonia; asimismo, cada individuo de la colonia puede abrir separadamente al medio o bien estar reunidos, presentando aperturas cloacales comunes.

La túnica es transparente, opaca o presenta una amplia variedad de colores. Asimismo, su textura y consistencia es variable, alcanzando diferentes niveles de espesor, rugosidad y resistencia. La disposición de la tunicina en láminas delgadas orientadas en ángulos diferentes proporciona resistencia y elasticidad, constituyendo un soporte para el animal. A menudo la túnica incluye material propio del zoide (espículas calcáreas) o externo a él, desde arena hasta organismos epibiontes (invertebrados, huevos, micro y macroalgas o comúnmente otras ascidias, Figura 2).

Además de tunicina, la túnica contiene proteínas, carbohidratos, agua, células sanguíneas y vasos. No muda con el crecimiento, crece y se repara por acción de las células sanguíneas y la epidermis.

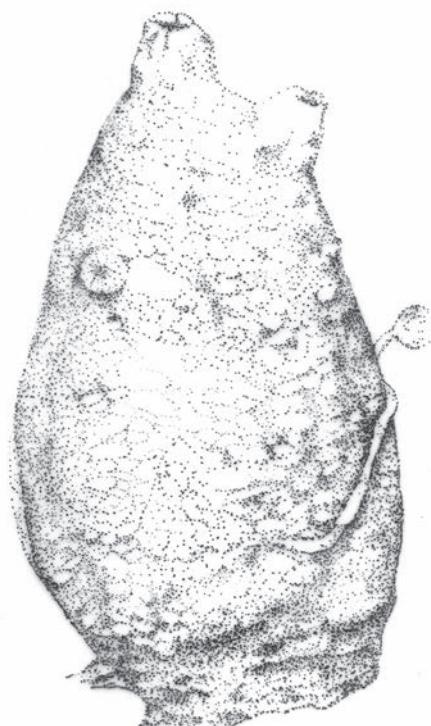


Figura 2. Ascidia solitaria.

Los zooides presentan el cuerpo entero o dividido en dos (tórax, que contiene el saco branquial y abdomen, que contiene el tracto digestivo y las gónadas) o incluso tres partes (tórax, abdomen y post-abdomen, que contiene las gónadas), como se observa en la Figura 1. El estado embrionario es generalmente una larva de unos pocos milímetros de tamaño: en ella pueden advertirse el cordón nervioso y la notocorda a lo largo de la cola post anal mientras que en la "cabeza" se ubica el centro nervioso embrionario (un ocelo y un estatocisto) y la faringe branquial, no abierta al medio hasta tanto la larva se fije y ocurra la metamorfosis que derivará, entre otros cambios profundos, en el comienzo de la alimentación suspensívora.

Para la función trófica existe un órgano, la faringe o saco branquial, constituido por una malla con perforaciones (estigmas) y cubierto internamente por una red mucosa adhesiva que se regenera continuamente. El mucus es producido en un surco ubicado ventralmente en el saco branquial llamado endostilo (antecesor de la glándula tiroideas: libera proteínas yodadas aumentando la tasa metabólica y el crecimiento). El paso de agua a través del saco branquial y la red mucosa adhesiva (con aperturas de poro entre 0,1 y 0,3 μm) posibilita, al mismo tiempo que la retención de partículas que sirven de alimento, el intercambio gaseoso. El movimiento de agua y de la red mucosa se asegura por el batido de cilios laterales (en los estigmas), frontales (en los vasos sanguíneos) y de flagelos (en el endostilo). Para una función óptima, el saco branquial se desarrolla asimismo mediante la presencia de un variado número y forma de vasos sanguíneos y de pliegues longitudinales (todos los cuales constituyen caracteres considerados para la clasificación de Ascidiacea y la identificación de los ejemplares). Una vez retenidas, las partículas en suspensión junto con el mucus, son conducidos hacia el tracto digestivo (esófago-estómago-intestino) donde son asimilados y se producen los desechos.

Los vasos sanguíneos transportan los gases en solución en el plasma, que no posee pigmentos respiratorios (probablemente debido al bajo metabolismo de estos animales, al tamaño de la branquia y los grandes volúmenes de agua procesada). La sangre posee linfocitos (importantes en la gemación producida durante la reproducción asexual de ascidias coloniales), amebocitos (participan en la regeneración de zooides), nefrocitos



Tunicata

(almacenan uratos) y células en mórula. Éstas son las responsables de la acumulación de metales pesados como hierro y vanadio, en éste último caso en concentraciones de hasta 100 millones de veces respecto al agua de mar. El vanadio participa en la regulación de la bomba Na-K, en la motilidad ciliar y en la contracción muscular. Asimismo es un agente reductor (en estado de oxidación +3, estable a bajo pH) permite la polimerización de los filamentos de tunicina (reparación y crecimiento de la túnica) y posee un efecto antipredatorio y antiepibiosis.

El corazón es un cilindro con la pared externa (pericardio) plegada formando un tubo interno (seno cardíaco) que transporta la sangre. La pared del seno cardíaco (miocardio) presenta filamentos contráctiles que producen contracciones en el tubo, con reversión del sentido del flujo cada pocos minutos, característica única en estos organismos. Esto posibilita un sistema sanguíneo en serie, alternando el transporte de oxígeno y nutrientes en los diferentes órganos.

Las ascidias eliminan el nitrógeno proteico (amoníaco) directamente en el agua. Los uratos y el ácido úrico se almacenan en células especiales, los nefrocitos, que se acumulan en el manto, tubo digestivo y góndolas. Los uratos son también liberados en el pericardio, epicardio (prolongación del saco branquial) y el saco renal (presente sólo en Molgulidae) en donde pueden ser rotos por bacterias simbiontes.

El sistema nervioso está constituido en el estado adulto, por un ganglio nervioso ubicado entre ambos sifones en la región dorsal del animal, desde donde inerva el sifón oral y cloacal, la musculatura, vísceras y faringe. Próxima al ganglio nervioso y asociada a la faringe, se encuentra la glándula neural (probable antecesora de la hipófisis), que regula procesos importantes como la gemación y liberación de gametos y de larvas. Junto con los vasos sanguíneos presentes en la faringe regula asimismo el volumen sanguíneo.

ECOLOGÍA

Las ascidias prefieren vivir sobre sustratos duros naturales o artificiales, donde se fijan fuertemente por una amplia superficie del cuerpo del zoide o de la colonia (por ejemplo, Didemnidae) aunque en sustratos blandos (arena, lodo) pueden vivir enterrados parcialmente (por ejemplo, Molgulidae). Algunas especies desarrollan un pedúnculo de fijación que les permite disminuir el área

de anclaje y alimentarse de partículas a cierta distancia del fondo (por ejemplo, Holozoidae, Pyuridae y especies de ambientes profundos) reduciendo así la competencia con otros organismos.

La dispersión y la obtención de un sustrato adecuado para fijarse dependen de un corto período embrionario (aún más reducido en especies que viven sobre fondos blandos) representado por la larva nadadora, que es lecitotrófica (se alimenta de sustancias de reserva). Los ejemplares adultos, por el contrario, típicamente filtran material en suspensión de diferente tamaño y de manera no selectiva, desde bacterias hasta microalgas y detritos orgánicos.

Esta actividad es de importancia a nivel ecológico, debido a la capacidad para procesar importantes volúmenes de agua de mar y a la densidad que a menudo alcanzan estos organismos. En algunos ecosistemas someros se ha ponderado su capacidad para controlar las poblaciones de fitoplancton (Riisgård *et al.*, 1995). En ambientes profundos, la estrategia filtradora a menudo es reemplazada por la carnivoría (Octacnemidae y algunas especies de Ascidiidae y Molgulidae). Esta estrategia supone la regresión de la faringe filtradora y el desarrollo en el tamaño de la apertura oral o bien el reemplazo de los lóbulos de dicha apertura por tentáculos, adaptaciones que le permiten atrapar organismos pluricelulares. En los contenidos estomacales de Octacnemidae se detectaron presas tales como poliquetos, anfípodos, celenterados y equinodermos (Monniot y Monniot 1983; Lescano *et al.*, 2011).

En los últimos años se ha prestado especial atención a especies no nativas y particularmente a aquellas invasoras: estas últimas poseen entre otras características, una alta capacidad de colonización y adaptación a un amplio rango de condiciones ambientales. En la actualidad, son materia de estudio la detección de especies no-nativas e invasoras y los procesos ecológicos por ellas ocasionados en los ecosistemas receptores (entre los más importantes, cambio en el hábitat y en la estructura de las comunidades, extinciones).

Facilitado por la ampliación de las rutas de navegación y el incremento del tráfico naval, las especies invasoras se desplazan por sus larvas a través del agua de lastre de los buques o bien adheridas como adultos a la superficie de todo tipo de embarcaciones. En el caso de las ascidias, cuyas larvas son de vida relativamente corta, la segunda alternativa parece ser la más habitual. Se



presume que el fenómeno de transporte accidental de organismos no es nuevo y en Sudamérica existe desde la llegada de los conquistadores en el siglo XVI. Las áreas portuarias son centros de recepción de estas especies a partir de los cuales se produce, con el tiempo, su dispersión ocupando áreas mayores.

En una recopilación sobre este problema Orensan *et al.* (2002) detectaron en el área del Atlántico sudoccidental (Mar Argentino), un total de 31 especies exóticas; entre ellas, las ascidias estuvieron representadas por 6 especies exóticas o bien criptogénicas, esto es, especies cuyo carácter de exótica es controversial y sujeto a futuros estudios.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Las ascidias son hermafroditas (Lambert, 2005), por lo que la autofecundación es posible. Algunas especies, por ejemplo las de la familia Pyuridae, disponen de mecanismos histoquímicos para evitarla. La protandria es otro mecanismo presente en el grupo y que evitaría la autofecundación. Por otra parte hay especies, en especial de las familias Styelidae y Ascididae, en que la autofecundación, al menos en laboratorio, se produce sin inconvenientes. La gran mayoría de las especies solitarias presentan fecundación externa, las gametas son liberadas al medio y allí ocurre la fecundación. Mientras que en las especies coloniales la fecundación tiene lugar internamente; las larvas (Figura 3) se alojan en cámaras incubadoras especializadas (Holozoidae), en el atrio (Polyclinidae) o bien externamente en la matriz de la colonia (Didemnidae).

En general, las especies que presentan fecundación externa producen un gran número de oocitos, de menor tamaño que aquellas que incuban, las que producen además, un menor número de huevos. En todos los casos las larvas son lecitotróficas, no se alimentan hasta haberse fijado y completada la metamorfosis. Esto sugiere que serían de vida corta como en la mayoría de las especies con larvas lecitotróficas, debiendo encontrar un hábitat adecuado y fijarse lo más rápidamente posible, tiempo que está determinado por la energía contenida en los oocitos.

La sincronización en la liberación de las gametas es sumamente importante a fin de favorecer el encuentro entre las mismas evitando su dilución en el medio. Numerosos factores se han indicado como desencadenantes del desove: entre ellos, el

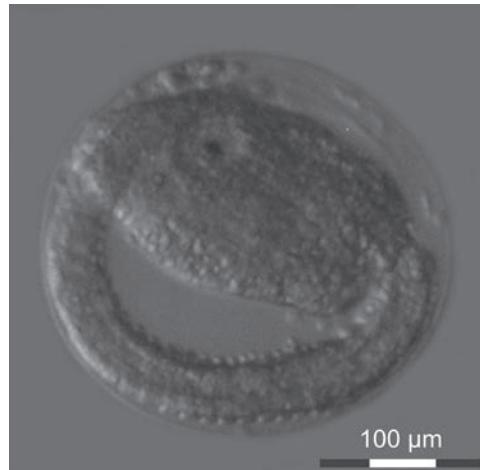


Figura 3. Larva de *Corella eumyota*. Modificada de Alurralde *et al.*, 2013.

fotoperiodo, la temperatura, la presencia de fitoplancton y las fases lunares.

La estacionalidad reproductiva de las ascidias va de un ciclo continuo a una marcada estacionalidad, con uno o dos picos anuales: esto sigue un patrón latitudinal que se observa en la mayoría de las especies o incluso, en una misma especie con un rango amplio de distribución (Sahade *et al.*, 2004).

En las especies coloniales, la reproducción sexual se complementa con la asexual que asegura el crecimiento de la colonia mediante la multiplicación de nuevos zooides a partir de yemas. El primer zoode de una colonia se desarrolla a partir de un óvulo fecundado, posteriormente transformado en larva nadadora que se fija en el sustrato (oozooide). A partir de esta primera unidad en la colonia, la reproducción asexual se produce por gemación, originando un zoode nuevo (blastozoide). La gemación involucra a diferentes partes del cuerpo del zoode, siendo frecuentes la gemación de estolones (Perophoridae), la gemación recto-esofágica (Didemnidae), la segmentación (estrobilación) del cuerpo en dos o más partes (Polyclinidae y Polycitoridae) o la gemación peribranchial (*Botryllus*, Styelidae).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Las ascidias son organismos comunes a lo largo de todos los océanos del mundo, desde el intermareal hasta profundidades abisales. Son particularmente abundantes en áreas del sublitoral somero, sobre superficies duras, tanto naturales (rocas y



conchas) como artificiales (estructuras portuarias y cascos de embarcaciones). El área correspondiente al Atlántico sudoccidental (Mar Argentino) es comparativamente menos conocida que otras áreas mundiales e incluso que áreas adyacentes como la correspondiente al sector antártico sudamericano y a Brasil. Un relevamiento de la escasa literatura específica (Van Name 1945; Amor 1964; Monniot C., 1970; Diehl 1977; Tatián *et al.*, 2010; Lagger y Tatián, 2013) revela la existencia de unas 80 especies de ascidias distribuidas desde Uruguay hasta Tierra del Fuego, tanto en plataforma continental como en áreas profundas. Entre estas especies, se encuentran representantes de los 3 órdenes, Aplousobranchia (coloniales), Phlebobranchia (coloniales y solitarias) y Stolidobranchia (coloniales y solitarias). La profundización de estos estudios revelará seguramente nuevas especies y la ampliación del área de distribución de otras actualmente desconocidas para el Mar Argentino.

Los ensambles de ascidias del Mar Argentino son particularmente afines a los correspondientes al sector subantártico representado por las islas del Arco de Escocia (Georgia, Orcadas y Shetland del Sur), como lo demuestran algunos estudios (Ramos-Esplá *et al.*, 2005; Tatián *et al.*, 2005). Las plataformas de estas islas constituyen al parecer un puente biogeográfico entre la Península Antártica y el sur de Sudamérica, dos áreas aisladas por la existencia de grandes profundidades, de corrientes marinas y del Frente Polar o Convergencia Antártica, que constituye un cambio brusco en las condiciones físicoquímicas entre los océanos Atlántico y Antártico y por ello, una barrera eficiente para la dispersión de las especies. En la actualidad, un cambio en las condiciones ambientales podría favorecer una mayor conexión entre estas y otras áreas y el flujo de genes y de especies. La permanente y certera identificación de los ejemplares es fundamental para evaluar dichas conexiones. Recientemente, un estudio de variabilidad morfológica entre poblaciones de Sudamérica y Antártida (Alurralde *et al.*, 2013) reveló que la ascidia invasora *Corella eumyota*, que actualmente se distribuye en zonas alejadas de su presunta área original (latitudes templadas del hemisferio sur) no habría alcanzado a colonizar la Península Antártica como se creía; en dicho lugar habita *Corella antarctica*, considerada sinónimo de aquella hasta la publicación de ese estudio.

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Al igual que otros organismos marinos de vida sésil como las esponjas, las ascidias presentan una activa acumulación y elaboración de compuestos citotóxicos, o bien los mismos derivan de la simbiosis con otros organismos como el alga *Prochloron*. Estos compuestos previenen primariamente la predación y asimismo la epibiosis sobre las ascidias. En este sentido, una amplia variedad de compuestos derivados de ascidias tropicales (didemninas, dendrodoinas, eudistominas) fueron incorporados a la industria farmacológica como precursores de drogas antitumorales, antivirales y antibacterianas. En el Mar Argentino, la especie *Aplidium meridianum* elabora un alcaloide indólico (meridianina) cuya composición y posible actividad ha sido asimismo estudiada (Hernández Franco *et al.*, 1998).

La presencia de ascidias es indicadora de la calidad ambiental ya que contribuyen, a través de la filtración activa, a la remoción del medio de sustancias tóxicas tales como metales pesados e hidrocarburos o de bacterias en el caso de áreas fuertemente contaminadas por desagotes cloacales.

Conjuntamente con otros organismos, las ascidias forman ensambles bentónicos de variada riqueza principalmente en áreas tropicales, constituyendo un importante recurso desde un punto de vista turístico.

En algunas áreas las ascidias han sido incorporadas a la cultura culinaria desde tiempos lejanos, tal el caso de Chile en donde la especie *Pyura chilensis* es uno de los platos típicos elaborados con “frutos de mar” o en algunas zonas del Mediterráneo donde se puede degustar comidas elaboradas a partir de la ascidia *Microcosmus*.

Desde la perspectiva de las consecuencias negativas, la proliferación de algunas ascidias origina perjuicios en áreas destinadas a la maricultura debido a la competencia por el sustrato y el alimento con otras especies filtradoras sésiles de importancia económica.

Finalmente, la colonización de áreas portuarias y naturales por parte de ascidias invasoras ocasiona alteraciones a nivel ecosistémico cuyos perjuicios indirectos (por ejemplo, pérdida de biodiversidad) son de difícil estimación.

CLASE THALIACEA

Comprende tres órdenes de animales exclusivamente planctónicos: Pyrosomatida, Doliolida

y Salpida. Se caracterizan por presentar alternancia entre una generación asexual y una sexual. El ciclo de vida que puede ser simple (Salpida) o muy complejo (Doliolida), puede resumirse de la siguiente manera: el huevo fecundado se desarrolla originando un individuo asexuado llamado oozoide, el cual formará un estolón prolífero que dará origen, por gemación, a los blastozoides. Estos vivirán agrupados de forma permanente (Pyrosomatida) o temporaria (Doliolida, Salpida) y desarrollarán órganos sexuales.

ORDEN PYROSOMATIDA

SISTEMÁTICA

Estos organismos son bien conocidos por la producción de luminescencia, de ahí su nombre que deriva del griego *pyros* (fuego). Neumann (1913) estableció las bases de la clasificación al estudiar las colecciones de la *Deutschen Tiefsee Expedition*. No obstante, la sistemática del grupo permaneció muy confusa hasta que Van Soest (1979, 1981) revisó la clasificación. El orden está representado por una sola familia (Pyrosomatidae) y dos subfamilias: Pyrostremmatinae, con un único género y Pyrosomatinae con dos. Se han reconocido sólo 8 especies en total, 6 de las cuales han sido citadas en el Atlántico sur (Esnal, 1999b).

MORFOLOGÍA Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

Los blastozoides constituyen colonias permanentes de forma generalmente tubular. El tubo está cerrado por un extremo y abierto por el otro, y los blastozoides se encuentran en su pared con el sifón oral dirigido hacia afuera y el cloacal hacia la cavidad interna del tubo. La región ventral está dirigida hacia el extremo cerrado de la colonia (Figura 4 A, B).

El agua que sale por el sifón cloacal de cada blastozooide es impulsada al interior de la cavidad de la colonia y el chorro común que se proyecta por el extremo abierto del tubo (que puede presentar o no un esfínter o diafragma) mueve la colonia a retropropulsión.

Morfología del blastozooide (Figura 4 C): debido a su plan estructural, semejante a una ascidia, se lo denomina ascidiozooide. El cuerpo es aproximadamente tubular, la faringe es una canastilla perforada por hendiduras transversales con bordes ciliados. En la parte ventral se extiende longitudinalmente el endostilo. El agua penetra a la faringe por el sifón oral, pasa a través de las hendiduras a la cavidad peribranchial situada entre la pared de la faringe y la pared del cuerpo, sigue hacia la cavidad cloacal subfaríngea y sale por el sifón cloacal hacia la cavidad común de la colonia. Entre el piso de la faringe y la cavidad

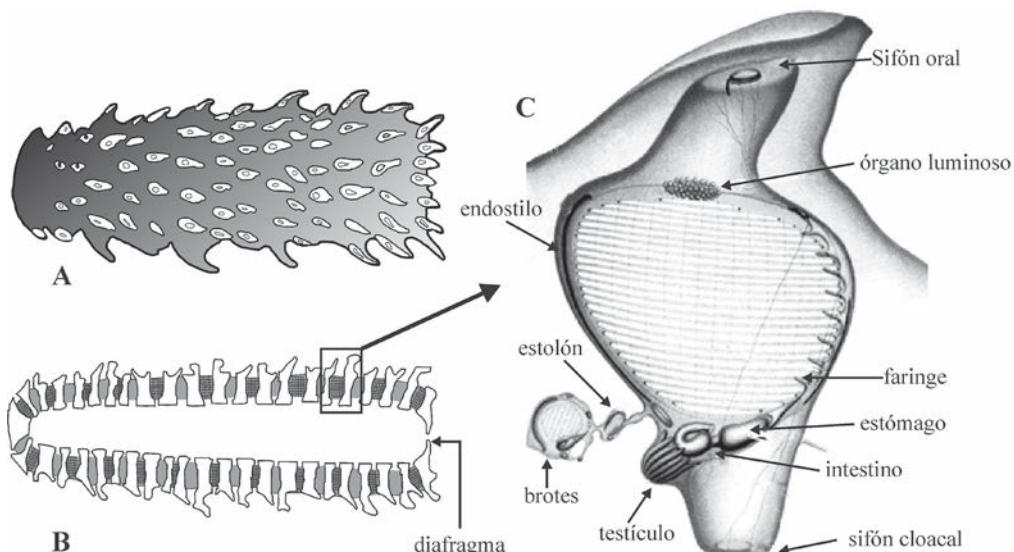


Figura 4. Morfología general de Pyrosomatida. A, esquema de una colonia de *Pyrosoma atlanticum*. B, sección longitudinal de la misma colonia. C, detalle de un ascidiozooide. Modificada de Esnal, 1999b.



Tunicata

cloacal se encuentran los demás órganos del aparato digestivo: estómago, intestino y recto, que desemboca en la cavidad cloacal. También se encuentran allí el corazón y las gónadas.

Son hermafroditas, presentan un testículo y un ovario en el cual se desarrolla un solo oocito que es fecundado *in situ*. Dependiendo de la especie, el desarrollo sexual puede ser protándrico, protogino o sincrónico (Godeaux, 1990). Ventralmente, por debajo de la extremidad posterior del endostilo, se desarrolla un estolón que forma, por gemación, otros blastozoides (ascidiozoides), llamados secundarios, que se intercalarán en la túnica común de la colonia contribuyendo al crecimiento de ésta.

Dorsalmente a la faringe, en la parte anterior del cuerpo, se sitúa el ganglio cerebroide del que parten nervios periféricos. Este ganglio está estrechamente asociado a una glándula neural que presenta un conducto cuya extremidad distal se abre en la faringe por medio de un órgano vibrátil. Incluido en el ganglio se encuentra un ojo rudimentario y se presentan células sensoriales en el borde del sifón oral y en los tentáculos orales. Por detrás del ganglio existe generalmente un par de órganos hematopoyéticos y, en el techo de la cavidad faríngea, se encuentran comúnmente órganos luminiscentes que alojan bacterias fosforescentes simbióticas.

Morfología del oozooide: el huevo fecundado origina un oozooide cuya estructura puede ser rudimentaria, en algunas especies no llega a formarse el sistema digestivo. Su función consiste en producir, por gemación (llamada primaria), a los blastozoides (ascidiozoides) iniciales de una nueva colonia, que se liberarán de la colonia madre. Esta colonia primaria puede estar formada por sólo cuatro ascidiozoides o por un número que va de 30 a 80, lo que diferencia a las subfamilias.

Los ascidiozoides de la colonia primaria desarrollan estolones, que a su vez originan ascidiozoides secundarios. En algunos casos, estos ascidiozoides pueden moverse gracias a la ayuda de células ameboidales de la túnica que los transportan hacia su ubicación definitiva en la colonia. El ordenamiento de los individuos en la colonia puede ser muy regular, ubicándose en pisos sucesivos, o irregular. Primeramente la gemación se produce sólo en los estolones de los ascidiozoides primarios, pero luego también los estolones de los secundarios comienzan a proliferar y la co-

lonia puede crecer muy rápidamente (hasta 20m de longitud y más de 1m de diámetro en *Pyrosoma spinosum*).

ECOLOGÍA

Pyrosoma atlanticum, la especie más común de Pyrosomatida, puede formar periódicamente inmensos enjambres en varias áreas del océano mundial (Andersen, 1998). Debido a que son grandes consumidores de fitoplancton y microzooplancton, que atrapan en la red mucosa secretada en el endostilo, y a que producen grandes cantidades de pellets fecales, es probable que jueguen un papel importante en el flujo del carbono orgánico en los ambientes en que son abundantes.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La distribución es aún poco conocida. Las 8 especies reconocidas se han encontrado en aguas cálidas y templadas de los diferentes océanos del mundo pero existen muy pocas citas de la mayoría de ellas, con excepción de *Pyrosoma atlanticum*, que es la única especie que había sido citada en el Mar Argentino y en el Atlántico sudoccidental (Esnal, 1999b) hasta que Freitas de Carvalho y Costa Bonecker (2008) citaron a *Pyrosomella verticillata* en las costas de Brasil.

ORDEN DOLIOLIDIDA

SISTEMÁTICA

Garstang (1933) estableció las bases de la clasificación. Las revisiones más recientes dividen al orden en dos subórdenes teniendo en cuenta la forma del cuerpo y el número de bandas musculares: Doliolidina incluye las especies más comunes con cuerpo cilíndrico y 8 o 9 bandas musculares, cuya morfología general se describirá a continuación, y Doliopsidina que comprende formas globulares y 5 bandas musculares (Robison *et al.*, 2005). Once especies han sido citadas en el Atlántico sur (Esnal y Daponte, 1999a). Solamente en unas pocas especies de la familia Doliolidae se conoce el ciclo de vida completo y cada una de las formas de este ciclo tiene sus propios problemas de identificación.

Particularmente los oozoides de la mayoría de las especies son muy semejantes por lo que su identificación es difícil. Los gonozoides y los forozoides son los que permiten una identificación más segura y sobre ellos se basa principalmente la clasificación.

MORFOLOGÍA Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

Presentan la alternancia de generaciones característica de Thaliacea, pero entre los blastozoides se dan varias formas diferentes sucesivas que complican el ciclo (Figura 5)

El huevo se desarrolla libremente en el mar dando lugar a una larva que presenta una cola provista de notocorda. Al continuar su desarrollo la cola desaparece, originando un joven oozooide. Éste posee un estolón ventral que prolifera originando brotes que se desprenden y migran hacia un apéndice dorsal posterior sobre el cual se fijan formando tres filas. La migración se produce debido a la presencia de células ameboïdales producidas en la base del estolón. Los brotes que se ubican en las dos filas externas originan una

primera generación de blastozoides de forma aberrante, llamados gastrozooídes o trofozoídes, que permanecen fijos al apéndice y a los cuales se les atribuye la función de proveer la nutrición a la colonia en formación. Mientras tanto, el oozooide ha ido perdiendo sus órganos internos aumentando su musculatura y convirtiéndose en la llamada nodriza, que transporta a la colonia.

La fila central de brotes que se fija al apéndice dorsal origina la segunda generación de blastozoides, llamados forozooídes. Estos individuos se separan de la colonia llevando vida libre. Presentan un pedúnculo ventral sobre el cual se han fijado brotes, provenientes del estolón del oozooide, que darán lugar a una tercera generación de blastozoides, los gonozooídes, que también se desprenden para vivir libremente. Los gonozooí-

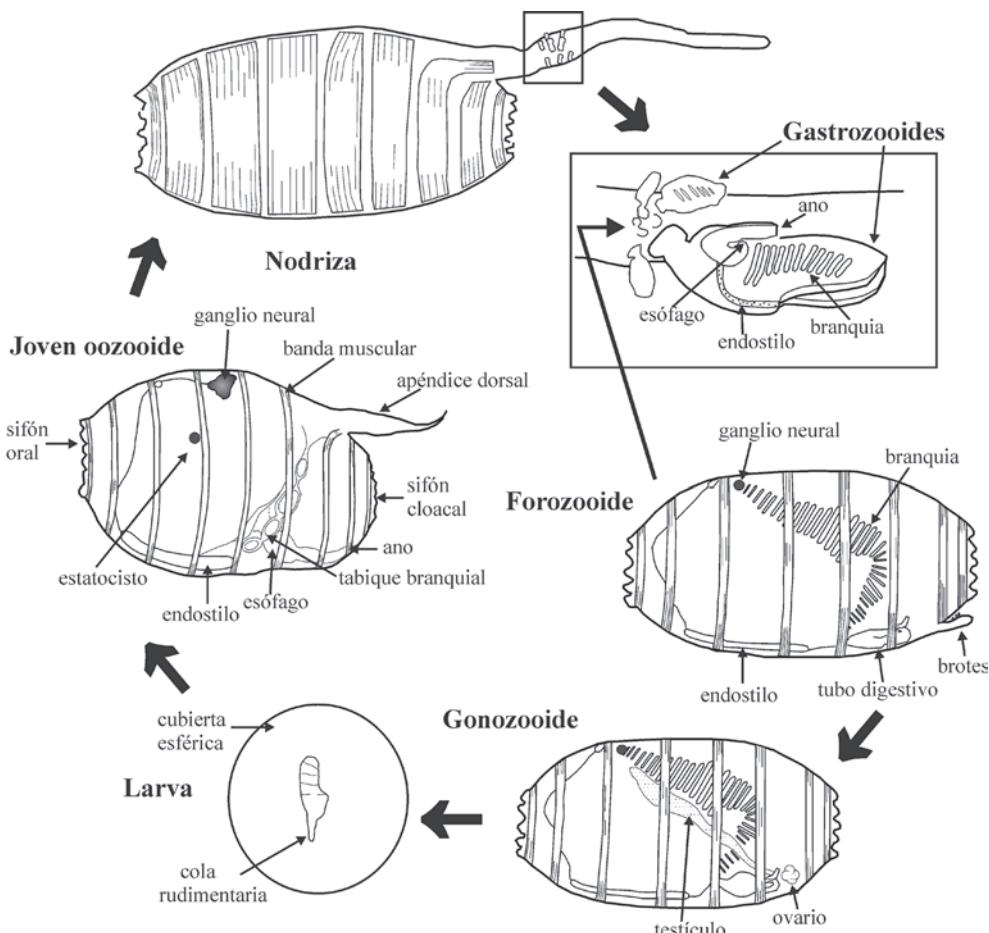


Figura 5. Morfología general de Dolioletida. Ciclo ontogenético de *Dolioletta gegenbauri*. Modificada de Esnal y Daponte, 1999a.



Tunicata

des son sexuados y hermafroditas protoginos. Producirán los huevos que reiniciarán el ciclo.

En la especie *Doliolum nationalis*, común en aguas cálidas y templadas de todos los océanos, se ha observado un ciclo algo diferente al descrito, en el cual los forozooídes forman en su apéndice ventral otros forozooídes, y también se han encontrado gonofozooídes que presentan al mismo tiempo gónadas y un pedúnculo ventral con brotes.

Morfología de los diferentes estadios (Figura 5):

Larva: está rodeada de una cubierta anhista formada a partir de las células foliculares que rodean al huevo cuando es liberado. Esta cubierta es de forma alargada cuando la cola se encuentra bien desarrollada, o esférica cuando la cola está reducida (*Dolioletta*). La parte anterior de la larva, llamada cefaloenterón, es la que dará origen al oozooíde.

Oozooíde: tiene la forma típica de barrilito abierto en los extremos por la presencia de los sifones oral y cloacal. Presenta un apéndice dorsal posterior sobre el cual se ubicarán los blastozooídes, producidos por gemación del estolón ventral. La túnica es muy delgada y transparente observándose, a través de ella, las bandas musculares de la pared del cuerpo aplicadas contra la cara interna de la epidermis. Hay nueve bandas que, en la mayoría de las especies, forman anillos completos y paralelos entre sí. La primera y la última banda actúan como esfínteres en los sifones. Internamente, en la parte anterior, se encuentra la cavidad faríngea y, en la posterior, la cavidad atrial o cloacal. Las paredes en contacto de ambas cavidades forman un tabique oblicuo en sentido dorso-ventral. El tabique está perforado por hendiduras con bordes ciliados, constituyendo la branquia. A través de estas hendiduras pasa el agua desde la faringe a la cloaca. En la región ventral, la doble pared se separa dejando un espacio en el que se sitúan el resto del aparato digestivo y el corazón. La anatomía sigue el patrón general de los tunicados. En el costado izquierdo del cuerpo se destaca un estatocisto.

Nodriza: el oozooíde evoluciona para transformarse en la nodriza que transporta a los blastozooídes en el apéndice dorsal. La degeneración de los órganos internos es progresiva, primero desaparece la branquia, luego el endostilo, y posteriormente el resto del tubo digestivo. Paralelamente las bandas musculares se ensanchan (en *Doliolum* llegan a fusionarse formando una

cubierta muscular continua). Subsisten el corazón y el sistema nervioso. Las nodrizas de mayor tamaño pueden llegar a medir, aproximadamente, 100mm de longitud sin el apéndice dorsal (éste puede medir 150-200mm).

Gastrozooíde o trofozooíde: comienzan a desarrollarse cuando el oozooíde no ha perdido aún todas sus vísceras. Tienen una musculatura reducida, no hay cavidad atrial y la branquia tiene desde unas pocas hasta 40 hendiduras que se abren en la región dorsal, directamente hacia el exterior. El aparato digestivo está muy desarrollado. El ano desemboca también hacia el exterior.

Forozooíde: posee la forma típica de barrilito. Su estructura es semejante a la del oozooíde pero más simplificada. Tiene un pedúnculo ventral sobre el que se fijan los brotes provenientes del estolón del oozooíde (generalmente uno solo por forozooíde) que generarán, por gemación, a los gonozooídes. La morfología del forozooíde es la misma que la del gonozooíde, pero sin gónadas (excepción hecha de los gonofozooídes de *Doliolum nationalis*).

Gonozooíde: mantiene la estructura general del oozooíde pero la talla es menor. Hay, en general, 8 bandas musculares y falta el estatocisto. La branquia se arquea en mayor o menor grado hacia la cavidad atrial. Presenta dos series de hendiduras estrechas que pueden llegar a 200. Ventralmente, a la izquierda del aparato digestivo, se encuentran las gónadas: un testículo y un ovario que desembocan independientemente en la cavidad cloacal, por detrás del ano. El ovario es piriforme y el testículo tiene forma de clava, pudiendo alcanzar un gran desarrollo, extendiéndose hasta el nivel de la extremidad anterior del endostilo.

ECOLOGÍA

Los doliolidos pueden atrapar partículas dentro de un amplio rango de tamaños, desde bacterias a flagelados, diatomeas y otras especies del fitopláncton que capturan con la red mucosa secretada por el endostilo, red que también es ingerida (Esnal y Daponte, 1999a). El agua se mueve a través de este filtro por acción ciliar a diferencia de la acción muscular usada por las salpas. Consecuentemente la filtración y la natación son funciones separadas en estos animales que pueden permanecer prácticamente estacionarios mientras filtran (Alldredge y Madin, 1982).

En varias áreas del océano mundial se han citado con frecuencia enjambres de doliolidos cu-



briendo cientos de kilómetros cuadrados (Deibel, 1998). Este fenómeno es consecuencia de la reproducción asexual que permite una rápida multiplicación y un aumento explosivo de la densidad poblacional, probablemente en relación con condiciones ambientales favorables. Si a este patrón reproductivo se suman los ritmos de alimentación altos de estos animales, la consecuencia es una drástica disminución de partículas del plancton en grandes áreas del océano. Con respecto al flujo de materia y energía hacia otros niveles tróficos, se conoce muy poco sobre predadores de doliolídos ya que es muy difícil reconocerlos en los contenidos digestivos de otros animales y los resultados de los estudios basados en el destino de los pellets fecales son escasos (Paffenhöfer y Köster, 2005; Lee *et al.*, 2012). De lo anterior resulta obvio que son necesarias más investigaciones para dilucidar el papel de estos animales en los ecosistemas pelágicos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La mayoría de las especies tienen una distribución cosmopolita en aguas cálidas, de modo que las zonas tropicales son las de mayor diversidad. Sólo una especie, *Doliolina intermedia*, se ha citado en el Océano Antártico y en el Ártico. Recientemente se ha encontrado en el Pacífico NE una especie batipelágica muy modificada (Robison *et al.*, 2005). La especie que se encuentra con mayor frecuencia en el Mar Argentino es *Doliolina muelleri*, aunque también aparecen *Doliolum na-*

tionalis, *D. denticulatum* y *Dolioletta gegenbauri* en áreas próximas a la desembocadura del Río de la Plata.

ORDEN SALPIDA

SISTEMÁTICA

Salpida es el orden más diversificado de la clase Thaliacea. Comprende una sola familia (Salpidae) y dos subfamilias (Cyclosalpinae, con dos géneros y Salpinae, con once). De las 45 especies reconocidas actualmente, 29 han sido citadas en el Atlántico sur (Esnal y Daponte, 1999b).

MORFOLOGÍA Y DESARROLLO

ONTOGENÉTICO

El ciclo de vida es simple, existiendo una alternancia entre oozooides (también llamados individuos o formas solitarias) y blastozooides (individuos o formas agregadas) que se encuentran unidos temporalmente en cadenas. Los blastozooides son hermafroditas protoginos. El huevo es fecundado e incubado en el blastozoide, se desarrolla unido al individuo materno por una placenta y se convierte en el joven oozoide que se libera y lleva una vida autónoma. Este individuo posee un estolón que sufre gemación liberando blastozooides encadenados. La unión entre ellos no es muy firme ni indispensable, separándose con facilidad, por lo que no se considera un estado colonial.

Morfología del oozoide (Figura 6 A): El cuerpo es aproximadamente cilíndrico y está cubierto

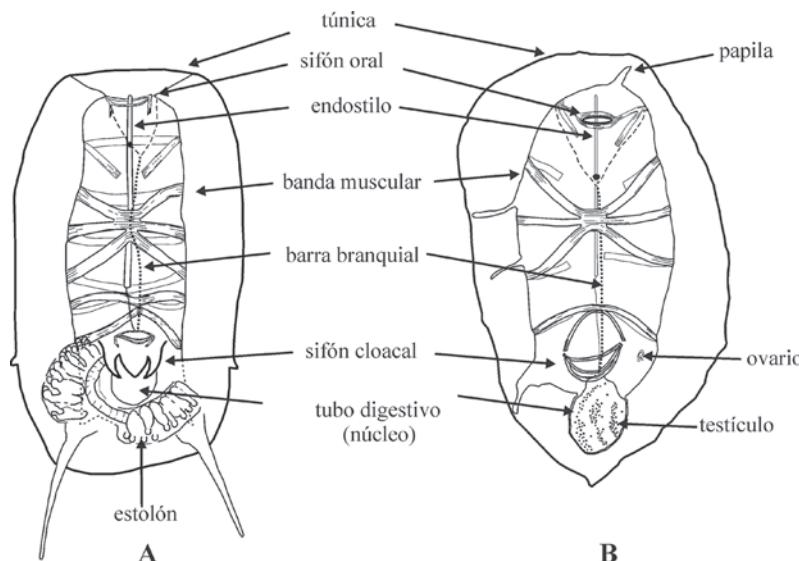


Figura 6. Morfología general de Salpida. A, oozoide y B, blastozoode de *Thalia democratica* (Vistas dorsales). Modificada de Esnal y Daponte, 1999b.



por una túnica transparente que suele presentar prolongaciones laterales o caudales, surcos, crestas y protuberancias espinosas de posición variable.

En el extremo anterior se abre el sifón oral y en el posterior el cloacal, cuyos orificios se encuentran, en general, desplazados hacia la región dorsal. La longitud del cuerpo, entre sifón y sifón, oscila entre 10 y 100mm, excepcionalmente pueden darse mayores tamaños. La faringe ocupa la mitad anterior y ventral del cuerpo. La mitad posterior y dorsal corresponde a la cavidad atrial o cloacal. La cavidad faríngea y la cloacal se superponen según un plano inclinado desde la región antero-dorsal a la póstero-ventral. El contacto de ambas cavidades en este plano determina un tabique branquial doble. Este tabique presenta sólo dos grandes orificios laterales, de modo que la faringe y la cloaca se comunican ampliamente, sin un límite claro entre ellas. Lo único que subsiste del tabique branquial es una barra situada en el plano sagital. En el piso de la faringe se extiende el endostilo. La boca del esófago se abre a la derecha del ángulo formado por la base de la barra branquial. Le siguen el estómago y el intestino, que a su vez desemboca dorsalmente en la cavidad cloacal. Salvo unas pocas excepciones, en las cuales el tubo digestivo es recto o sólo curvado, en la mayoría de las especies el tubo digestivo forma una masa compacta, globosa, llamada núcleo, que contiene, además, al corazón. De este núcleo parte, a nivel cardio-pericárdico, el estolón, que por gemación origina a los blastozoides. El estolón crece, ya sea en línea recta o rodeando en espiral al núcleo, dentro de una cavidad de la túnica, saliendo al exterior por un orificio que se abre en ésta. El sistema nervioso sigue el patrón general ya descrito.

En la pared del cuerpo se encuentran las bandas musculares transversales, que por lo general no son paralelas como en Dolioidea, sino que se fusionan parcialmente formando grupos. El número, disposición y cantidad de fibras por banda, varían según la especie y entre el oozoide y el blastozooide de la misma especie. Las bandas pueden formar anillos completos o, como ocurre en la mayoría de los casos, estar interrumpidas en la región ventral. Excepcionalmente, la interrupción ocurre también en la parte dorsal. Existe, además, una musculatura propia de los sifones, de disposición más compleja. En algunas especies existen órganos luminiscentes que pueden estar situados

en el núcleo o dorsalmente a lo largo del cuerpo; probablemente se trate de órganos hematopoyéticos. La luminiscencia se debe a la presencia y acción de bacterias fosforescentes.

Cuando comienza la gemación, los brotes (futuros blastozoides) se disponen en una hilera simple, pero luego se reordenan formando una doble hilera y se agrupan generalmente en bloques de individuos de la misma edad, siendo el grupo más viejo el situado en el extremo distal, que será el primero en desprenderse. En el género *Cyclosalpa* las cadenas comienzan también siendo lineales, pero luego un pequeño grupo de blastozoides (no más de 14) se reúnen formando un círculo, unidos en el centro de este por prolongaciones de sus túnicas que se disponen como los radios de una rueda.

Morfología del blastozooide (Figura 6 B): la estructura es semejante a la del oozoide, aunque más simplificada. En general es más pequeño, con forma ovoide o fusiforme y asimétrico. La túnica presenta papillas que mantienen unidas entre sí a los individuos de la misma cadena. El número de bandas musculares es menor que en el oozoide correspondiente. El endostilo y la barra branquial son más cortos. El sistema nervioso está más reducido pero, por el contrario, los ojos son más complejos. La diferencia fundamental con respecto al oozoide está dada por la ausencia del estolón blastogenético y la presencia, en cambio, de góndolas y embriones vivíparos. El testículo, a menudo bilobulado o digitado, se ubica en el núcleo, sobre el asa digestiva. El canal deferente desemboca en la cavidad cloacal, cerca del ano. El ovario se sitúa sobre la pared de la cavidad atrial entre el núcleo y el sifón cloacal, contiene en general un solo oocito, pero puede haber más, y por lo tanto formarse más de un embrión. La fecundación se realiza *in situ*, originándose el oozoide que, una vez liberado, recomenzará el ciclo.

ECOLOGÍA

Algunas de las características del ciclo ontogenético, principalmente la capacidad de producir asexualmente cientos de descendientes por individuo, que en algunas especies puede ir acompañada de tasas de crecimiento altas y de tiempos generacionales cortos, les permiten lograr rápidos incrementos de la densidad de población en respuesta a cambios, generalmente impredecibles, en las condiciones ambientales (Esnal y Daponte, 1999b; Daponte *et al.*, 2011, 2013).



Las salpas pueden filtrar un amplio rango de tamaño de partículas del plancton (desde más pequeñas que 1µm hasta aproximadamente 1mm) que atrapan con la red mucosa secretada por el endostilo, la cual es ingerida junto con las partículas. En este caso, a diferencia de los doliolídos, el agua no se mueve a través del filtro mucoso por acción ciliar sino por acción muscular. Consecuentemente, la filtración y la natación no son funciones separadas en estos animales que nadan y filtran continuamente. No obstante, la alimentación puede interrumpirse en condiciones especiales. Purcell y Madin (1991) observaron que *Cyclosalpa bakeri*, que migra verticalmente, cesa de filtrar en la superficie durante la noche, fenómeno probablemente relacionado con la reproducción. Otras especies no migradoras interrumpen la natación, y por lo tanto la filtración, a bajas temperaturas (Harbison y Campenot, 1979). Algunas especies, como *Thalia democratica*, podrían regular el ritmo de filtración de acuerdo a la concentración de las partículas del medio, lo que les habría permitido vivir en ambientes neríticos. La mayoría no puede hacerlo y al continuar con su ritmo de filtrado en condiciones de altas concentraciones de partículas acaban taponando los filtros y el esófago. En ambientes antárticos se ha observado gran mortandad de salpas (*Salpa thompsoni*) con sus esófagos taponados debido a la alta concentración de partículas provenientes del derretimiento glaciar (Pakhomov *et al.*, 2003).

Con respecto a la contribución de estos animales al flujo del carbono orgánico en los ecosistemas, puede agregarse que las salpas forman parte importante de la dieta de algunos peces mesopeágicos (Fortier *et al.*, 1994). Además, producen grandes pellets fecales rectangulares (de 1 a 10mm de longitud) que se hunden rápidamente y que contienen partículas de su dieta, en gran proporción indigeridas.

Desde mediados de la década del 80, se han mencionado frecuentemente “años de salpas” en las aguas circundantes a la Península Antártica, durante los cuales estos tunicados dominan las comunidades planctónicas. Este fenómeno implica a menudo la exclusión de otros competidores, principalmente el crustáceo *Euphausia superba*, conocido comúnmente como “krill”. Estas grandes concentraciones de salpas están compuestas principalmente por cadenas de individuos sexuales de *Salpa thompsoni*, la especie más común en las altas latitudes del Océano Austral. La abun-

dancia de salpas en aguas antárticas, a diferencia de lo que ocurre con el krill, está correlacionada negativamente con la existencia de una extensa cobertura de hielo marino. La tendencia a un calentamiento global, que lleva a una alta frecuencia de inviernos más cálidos y a un consiguiente desarrollo escaso de la cobertura de hielo, puede promover explosiones de las poblaciones de salpas, acompañadas de la disminución de las poblaciones de krill, con el resultado de efectos negativos sobre los vertebrados que se alimentan de estos crustáceos. Sin embargo, un aspecto positivo que merece ser considerado, es el desplazamiento en el destino del carbono fijado que será incorporado en mayor proporción en los pellets fecales de las salpas y, de este modo, será transportado hacia el fondo del mar contribuyendo a la disminución de la concentración de carbono en la atmósfera y, por consiguiente, del efecto invernadero.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Son más abundantes en las aguas oceánicas que en las neríticas, pero su presencia es generalmente esporádica y en manchones, como consecuencia de su tipo de reproducción. La mayoría de las especies son cosmopolitas de aguas cálidas, unas pocas presentan una distribución más restringida y sólo dos se consideran limitadas al Océano Antártico. Algunas realizan extensas migraciones verticales lo que contribuye al transporte de la materia fecal a las profundidades. Obviamente las salpas son más conspicuas cuando forman ejambres que pueden cubrir grandes áreas, tanto en latitudes altas como bajas, con densidades de cientos de individuos por m³.

CLASE APPENDICULARIA

SISTEMÁTICA

Gegenbaur (1855) usó el término Copelata para designar a estos organismos y Balfour (1881) el de Perennichordata. Lahille (1890) los llamó Appendicularia y Herdman (1891) Larvacea. Actualmente estos términos se suelen usar indistintamente para referirse a la clase. Se trata de animales exclusivamente planctónicos cuya primera mención en la literatura data de 1821 (Chamisso y Eysenhart) quienes pensaron que se trataba de un celenterado (*fide* Fenaux, 1967). Más de un siglo después, Lohmann (1931) estableció las bases de la clasificación actual. Dividió la clase en dos familias: Oikopleuridae y Fritillariidae. Posterior-



Tunicata

mente la mayoría de los autores reconocieron una tercera familia, Kowalevskiidae. Actualmente se reconocen poco más de 60 especies de las cuales 43 han sido citadas en el Atlántico sur (Esnal, 1999a).

MORFOLOGÍA

Se caracterizan por la conservación de la notocorda en el estado adulto y la carencia de cavidad atrial. El cuerpo consta de un tronco cuya longitud sobrepasa excepcionalmente los 5mm, y de una cola que es generalmente varias veces más larga que el tronco y que contiene la notocorda y el cordón nervioso dorsal. Aunque difieren mucho en apariencia del resto de los tunicados, el patrón estructural básico del tronco conserva las tres partes características: faríngeo-branquial, digestiva y genital. La anatomía de estas partes varía en las tres familias de la clase.

En Oikopleuridae (Figura 7 A, B) el tronco es aproximadamente piriforme. La boca comunica con la cavidad faríngea que se abre latero-ventralmente al exterior por dos conductos que terminan en aberturas redondeadas ciliadas, los espiráculos.

En la región anterior del piso de la faringe se

encuentra el endostilo. A la faringe sigue el esófago que se curva y desemboca en la parte superior del estómago o lateralmente. El intestino se dirige hacia la región anterior y el ano se abre entre los espiráculos o un poco hacia adelante de ellos. El corazón se sitúa bajo el estómago. La región genital se ubica en la parte posterior del tronco. El sistema nervioso comprende un ganglio cerebroide, situado en el extremo anterior del tronco, que está unido por un cordón nervioso dorsal al cordón de la cola situado paralelo a la notocorda. Incorporado al ganglio cerebroide se encuentra un estatocisto y, a la derecha del ganglio, el órgano vibrátil que se abre en la faringe.

En Fritillariidae el tronco es alargado y comprimido dorso-ventralmente. Los espiráculos pueden ser redondeados, ovalados o con forma de hendiduras y se encuentran en la parte anterior de la cavidad faríngea. El esófago se dispone horizontalmente y penetra en el estómago frontalmente, el resto del tubo digestivo presenta un aspecto compacto. El corazón se ubica transversalmente por debajo del esófago. La disposición de las gónadas es más variada que en Oikopleuridae y la cola más corta.

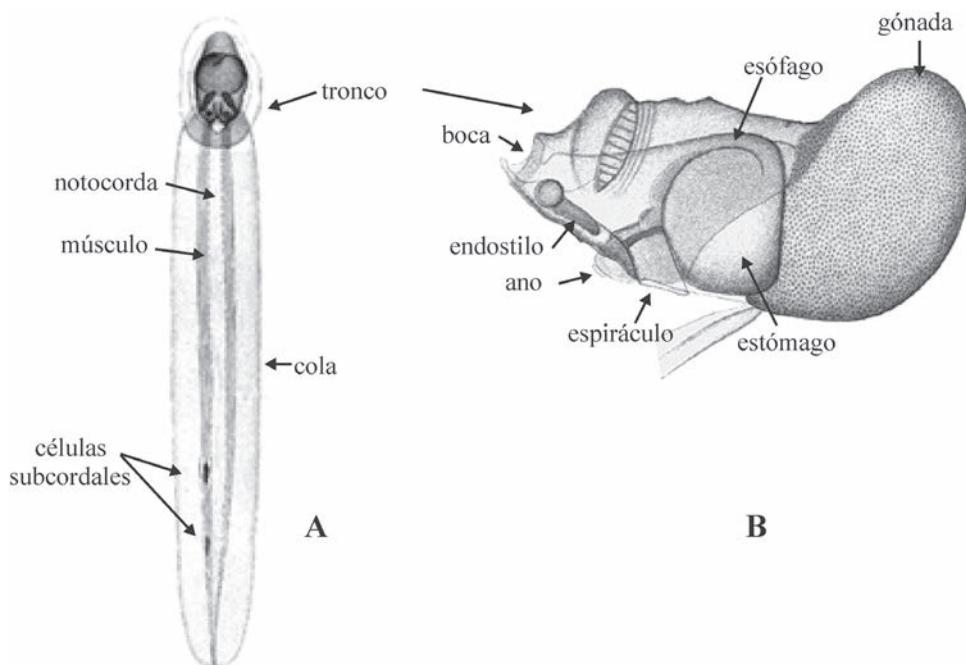


Figura 7. Morfología general de Appendicularia, familia Oikopleuridae. A, ejemplar de *Oikopleura dioica*. B, detalle del tronco. Modificada de Esnal, 1999a.



En Kowalevskiidae el tronco está comprimido dorso-ventralmente en la región anterior y es globoso en la posterior. Las principales diferencias se encuentran en la región faríngeo-branquial que carece de endostilo y está dividida longitudinalmente en tres partes por hileras de peines ciliados. No presentan corazón, siendo la sangre propulsada por los movimientos de la cola que, por otra parte, también influye en la circulación sanguínea en las otras familias.

La característica más notoria de las apendiculares es que parte del tronco está recubierto por una epidermis capaz de secretar una cubierta gelatinosa, estructuralmente muy compleja, que rodea al animal y se denomina comúnmente “casa”, sin la cual el animal no puede alimentarse (Figura 8).

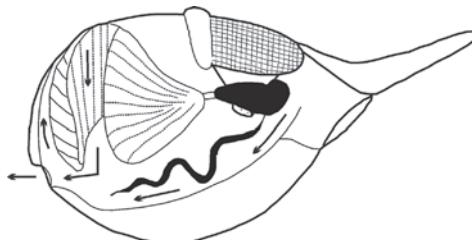


Figura 8. Ejemplar de la familia Oikopleuridae dentro de su “casa”. Las flechas indican la dirección del flujo de agua. Modificada de Esnal, 1999a.

Estas cápsulas o “casas” son abandonadas al sufrir perturbaciones mecánicas, lo que determina su general ausencia en las muestras de plancton. Poseen un complicado sistema de filtros que las convierten en las estructuras secretadas más complejas que se conocen. En estos filtros se seleccionan y concentran las partículas de alimento que luego son llevadas a la boca donde sufren el tratamiento común a todos los tunicados.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Salvo en el caso de *Oikopleura dioica*, las apendiculares son hermafroditas protándricas. La fecundación es externa, los espermatozooides son evacuados al exterior por un espermiducto muy conspicuo en algunas especies. Después de la emisión de los espermatozooides, los oocitos continúan su desarrollo y acaban por ocupar casi totalmente la región genital. La evacuación de los oocitos se hace por ruptura de la pared del cuerpo, lo que determina la muerte del individuo. La fecundidad es alta, un único individuo puede producir cientos de huevos. El desarrollo es directo

y los tiempos generacionales son cortos y dependientes de la temperatura (de uno a quince días).

ECOLOGÍA

Son muy abundantes, generalmente ocupan el segundo lugar en las pescas planctónicas, después de los copépodos, y su sistema de filtración les permite acceder a un recurso no disponible para el zooplancton competidor. La “casa” es capaz de agregar y concentrar hasta unas mil veces las partículas suspendidas en el agua de mar antes de que sean ingeridas. Pueden consumir material en un rango de tamaño que va desde partículas coloidales a pico y nanoplancton. Esta capacidad, combinada con altas tasas de filtración, hace que puedan ejercer un efecto de pastoreo significativo sobre la fracción microbiana en el ambiente pelágico. Como muchos peces (larvas y adultos) se alimentan de apendiculares, éstas transfieren directamente materia orgánica disuelta o finamente particulada a los niveles tróficos superiores. En el Mar Argentino *Oikopleura dioica* forma una parte muy importante de la dieta de la anchoita (Capitano *et al.*, 1997).

Las apendiculares descartan y renuevan sus casas, en Oikopleuridae lo hacen hasta 16 veces por día. Las casas descartadas constituyen un sustrato en el que se desarrolla una rica comunidad de organismos asociados, principalmente bacterias y protozoos. La casa descartada contiene el 30% de la materia filtrada secuestrada en los filtros, parte de los pellets fecales que quedan retenidos, además del ecosistema microbiano. En total la concentración de carbono excede por lo menos en tres órdenes de magnitud a la del agua circundante. Las velocidades de hundimiento de las casas descartadas, así como las de los pellets fecales, son semejantes a las de los copépodos, de modo que permanecen un tiempo relativamente largo en la columna de agua, por lo que son utilizados como alimento por otros metazoos incluyendo larvas y adultos de peces. Las casas descartadas y los pellets fecales de las poblaciones de aguas mesopelágicas pueden contribuir significativamente al secuestro del carbono en aguas profundas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Se encuentran en todos los océanos, de un polo al otro, siendo más abundantes en los ambientes neríticos. Las aguas cálidas presentan la mayor diversidad pero muchas especies son euritérmicas y aparecen también en aguas templadas y



Tunicata

frías. *Oikopleura dioica* es una especie cosmopolita que predomina en las aguas costeras y es muy abundante en áreas próximas a la desembocadura del Río de La Plata. En el Atlántico sudoccidental, la mayor diversidad y abundancia se encuentra desde Río de Janeiro hasta el Golfo San Matías, al sur del cual la abundancia baja drásticamente, con excepción de algunas áreas de alta concentración alrededor de las Islas Malvinas y

el Cabo de Buena Esperanza. En la Antártida se han citado varias especies pero algunas de estas citas son dudosas y el status taxonómico de otras debe aún resolverse.

Las apendiculares son más abundantes en las aguas superficiales, hasta los 200m, pero en los últimos años se han descrito nuevas especies en ambientes meso y batipelágicos gracias a las exploraciones con vehículos submarinos.

BIBLIOGRAFÍA

- Alldredge A.L. y L.P. Madin. 1982. Pelagic tunicates: Unique herbivores in the marine plankton. *Bioscience* 32: 655-663.
- Alurralde G., Torre L., Schwindt E., Castilla J.C. y Tatián M. 2013. A re-evaluation of morphological characters of the invasive ascidian *Corella eumyota* reveals two different species at the tip of South America and in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology* DOI 10.1007/s00300-013-1319-3.
- Amor A. 1964. Ascidiás nuevas para la fauna Argentina. *Physis*, XXIV (68): 351.
- Andersen V. 1998. Salp and pyrosomid blooms and their importance in biochemical cycles. En: *The Biology of Pelagic Tunicates*. Bone Q. (ed.). Oxford University Press. pp. 125-137.
- Balfour F. M. 1881. A treatise on comparative embryology. Mc Millan, Londres, 655 pp.
- Capitanio F.L., Pájaro M. y Esnal G.B. 1997. Appendicularians (Chordata, Tunicata) in the diet of anchovy (*Engraulis anchoita*) in the Argentine Sea. *Scientia Marina* 60 (1): 9-15.
- Daponte M.C., Calcagno J.A., Acevedo Luque M.J.J., Martos P., Machinandiarena L. y Esnal G.B. 2011. Composition, density, and biomass of Salpidae and Chaetognatha in the southwestern Atlantic Ocean (34.5°S-39°S). *Bulletin of Marine Science* 87 (3): 437-461.
- Daponte M.C., Palmieri M.A., Casareto B.E. y Esnal G.B. 2013. Reproduction and population structure of the salp *Iasis zonaria* (Pallas, 1774) in the southwestern Atlantic Ocean (34° 30' to 39° 30'S) during three successive winters (1999-2001). *Journal of Plankton Research* 35 (4): 813-830.
- Deibel D. 1998. The abundance, distribution, and ecological impact of doliolids. En: *The Biology of Pelagic Tunicates*. Bone, Q. (ed.). pp. 171-186.
- Delsuc F., Tsagkogeorga G., Lartillot N. y Philippe H. 2008. Additional Molecular Support for the New Chordate Phylogeny. *Genesis* 46: 592-604.
- Diehl M. 1977. Ascidien des Argentinischen Schelfs aus den Grundtrawl-Fangen des FFS «Walter Herwing» auf seiner dritten Südamerika-Expedition. Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 74: 139-153.
- Esnal G.B. 1999a. Appendicularia. En: *South Atlantic Zooplankton*. D. Boltovskoy (ed.) Backhuys Publisher. pp. 1375-1399.
- Esnal G.B. 1999b. Pyrosomatida. En: *South Atlantic Zooplankton*. D. Boltovskoy (ed.) Backhuys Publisher. pp. 1401-1408.
- Esnal G.B. y Daponte M.C.. 1999a. Doliolida. En: *South Atlantic Zooplankton*. D. Boltovskoy (ed.) Backhuys Publisher. pp. 1409-1422.
- Esnal G.B. y Daponte M.C. 1999b. Salpidae. En: *South Atlantic Zooplankton*. D. Boltovskoy (ed.) Backhuys Publisher. pp. 1423-1444.
- Fenau R. 1967. Les Appendiculaires des mers d'Europe et du Bassin Méditerranéen. En: *Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen*, 2, Masson (ed.). pp. 1-116.
- Fortier L., Le Févre J. y Legendre L. 1994. Export of biogenic carbon to fish and to the deep ocean: the role of large planktonic micropaghetes. *Journal of Plankton Research* 16: 809-839.
- Freitas de Carvalho P. y Costa Bonecker S.L. 2008. Tunicata, Thaliacea, Pyrosomatida, *Pyrosomella verticillata* (Neumann, 1909): First record from the southwest Atlantic Ocean. *Check List* 4: 272-274.
- Garstang W. 1933. Report on the Tunicata. I. Doliolida. En: *British Antarctic Terra Nova Expedition 1910*. Natural History Report, Zoology 4: 195-252.
- Gegenbaur, A. 1855. Bemerkungen über die Organisation der Appendicularien. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 6: 406-427.
- Godeaux J. 1990. Urochordata-Thaliacea. En: *Reproductive Biology of Invertebrates*. Adiyodi, K. G. y Adiyodi, R. G. (eds.). Oxford and IBH Publ. Co. pp. 453-469.
- Harbison G.R. y Campenot R.B.. 1979. Effects of temperature on the swimming of salps (Tunicata, Thaliacea): implications for vertical migration. *Limnology and Oceanography* 24: 1081-1091.
- Herdman W.A. 1891. A revised classification of the Tunicata, with definitions of the orders, suborders, families, subfamilies and genera, and analytical keys to the species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 23: 558-652.
- Hernández Franco L., Bal de Kier Joffé E., Puricelli L., Tatián M., Seldes A. y Palermo J. 1998. Indole Alkaloids from the Tunicate *Aplidium meridianum*. *Journal of Natural Products* 61 (9): 1130-1132.
- Kowalevsky A. 1866. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences St. Pétersbourg VII Série X* (15): 1-19.
- Lagger C. y Tatián M. 2013. Two new species of *Distaplia* (Tunicata: Ascidiacea) from the SW Atlantic, Argentina. *Zootaxa* 3620 (2): 192-200.
- Lahille M.F. 1886. Sur la classification des Tuniciers. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l' Académie des Sciences, Paris* 102: 1573-1575.
- Lahille M.F. 1890. Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Ph. D. Diss., Université de Paris. pp 330.
- Lambert C.C. 2005. Historical introduction, overview and reproductive ecology of the protochordates. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1-7.
- Lee R.F., Köster M. y Paffenhofer G.A. 2012. Ingestion and defecation of dispersed oil droplets by pelagic tunicates.

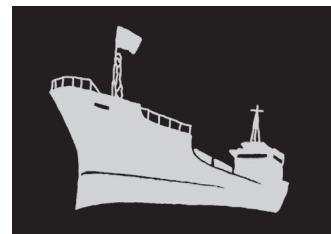


Tunicata

- Journal of Plankton Research 34 (12): 1058-1063.
- Lescano N., Fuentes V.L., Sahade R. y Tatián M. 2011. Identification of gut contents and microscopical observations of the gut epithelium of the macrophagous ascidian *Cibacapsa gulosa* Monniot & Monniot, 1983 (Phlebobranchia, Octacnemidae). *Polar Biology* 34 (1): 23-30.
- Lohmann H. 1931. Tunicata. Appendicularien der Deutschen Tiefsee-Expedition. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899, 21: 1-158.
- Monniot C. 1970. Ascides Phlebobranches et Stolidobranches. Campagne de la Calypso au large des côtes Atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). Annales de l'Institut Océanographique 47: 33-59.
- Monniot, C. y Monniot F. 1972. Clé mondiale des genres d' Ascidiés. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale 113: 311-367.
- Monniot C. y Monniot F. 1983. Ascidiés Antarctiques et Subantarctiques: Morphologie et Biogéographie. Mémoires du Muséum National D' Histoire Naturelle, (A). 125: 50-53.
- Monniot C., Monniot F. y Gaill F. 1975. Les Sorberacea: une nouvelle classe des tuniciers. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale 116 (1): 77-122.
- Monniot C., Monniot F. y Laboute P. 1991. Coral Reef Ascidiants of New Caledonia. Ed de l'ORSTOM. Collection Faune tropicale, Paris pp 247.
- Neumann G. 1913. Die Pyrosomen der Deutschen Tiefsee Expedition. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899, 12: 291-421.
- Orensan J.M., Schwindt E., Pastorino G., Bortolus A., Casas G., Darrigran G., Elías R., López Gappa J.J., Obena S., Pascual M., Penchaszadeh P., Piriz M.L., Scarabino F., Spivak E.D. y Vallarino E.A. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions* 4: 115-143.
- Paffenhofer G.A. y Köster M. 2005. Digestion of diatoms by planktonic copepods and doliolids. *Marine Ecology Progress Series* 297: 303-310.
- Pakhomov E.A., Fuentes V., Schloss I., Atencio A. y Esnal G.B. 2003. Beaching of the tunicate *Salpa thompsoni* at high levels of suspended particulate matter in the Southern Ocean. *Polar Biology* 26: 427-431.
- Perrier E. 1898. Note sur la classification des Tuniciers. Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences Paris 124: 1758-1762.
- Purcell J.E. y Madin L.P. 1991. Diel patterns of migration, feeding and spawning by salps in the subarctic Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 73: 211-217.
- Ramos-Esplá A.A., Cárcel J.A. y Varela M. 2005. Zoogeographical relationships of the litoral ascidiofauna at the Antarctic Peninsula, the Scotia Arc and in the Magellan Region. En: "The Magellan-Antarctic connection: links and frontiers at high southern latitudes- IBMANT". W. Arntz Ed. *Scientia Marina* 69 (2): 215-223.
- Riisgård H.U., Christensen P.B., Olesen N.J., Petersen J.K., Møller M.M. y Andersen P. 1995. Biological structure in a Shallow Cove (Kertinge Nor, Denmark)-Control by benthic nutrient fluxes and suspension-feeding ascidians and jellyfish. *Ophelia* 41: 329-344.
- Robison B.H., Raskoff K.A. y Sherlock R.E. 2005. Adaptation for living deep: a new bathypelagic doliolid, from eastern North Pacific. *Journal of the Marine Biological Association, U.K.* 85: 1-8.
- Ruppert E.E. y Barnes R.D. 1996. *Zoología de Invertebrados* (2º Ed), 1112 pp.
- Sahade R., Tatián M. y Esnal G.B. 2004. Reproductive Ecology of the Antarctic Ascidian *Cnemidocarpa verrucosa* at Potter Cove, South Shetland Island, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 272: 131-140.
- Tatián M., Antacli J. y Sahade R. 2005. Ascidiants (Tunicata, Asciidae): species distribution along the Scotia Arc. 2005. En: "The Magellan-Antarctic connection: links and frontiers at high southern latitudes -IBMANT". W. Arntz Editor. *Scientia Marina* 69 (2): 205-214.
- Tatián M., Lagger C., Demarchi M. y Mattoni C. 2011. Molecular phylogeny endorses the close relationship between carnivorous and filter feeding tunicates (Tunicata, Asciidae). *Zoologica Scripta* 40, 6: 603-612.
- Tatián M., Schwindt E., Lagger C. y Varela M.M. 2010. Colonization of Patagonian harbors (SW Atlantic) by an invasive sea squirt. *Spixiana* 33 (1): 111-117.
- Tsagkogeorga G., Turon X., Hopcroft R.R., Tilak M., Feldstein T., Shenkar N., Loya Y., Huchon D., Douzery E.J.P. y Delsuc F. 2009. An updated 18S rRNA phylogeny of tunicates based on mixture and secondary structure models. *BMC Evolutionary Biology* 9(1): 187.
- Van Name W.G. 1945. The North and South American Ascidiants. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 84: 1- 476.
- Van Soest R.W.M. 1979. Revised classification of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea), with the description of a new genus. *Steenstrupia* 5:197-217.
- Van Soest R.W.M. 1981. A monograph of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research* 3: 606-631.

ESPECIES INVASORAS Y CONSERVACIÓN

Gustavo Darrigran y Santiago Torres



INTRODUCCIÓN

El medio marino está en peligro: la explotación excesiva de sus recursos, la destrucción del hábitat, la contaminación y el cambio climático están impulsando la pérdida de biodiversidad (IUCN Amenaza marina). Las invasiones biológicas o bioinvasiones son consideradas actualmente como una de las más graves amenazas a la biodiversidad mundial (IUCN, 2000) y llega a esta situación a través de la exclusión competitiva, la alteración del hábitat, la depredación, etc. (Schwindt, *et al.*, 2009). Las especies invasoras son capaces de modificar el entorno en el que se introducen causando cambios drásticos en la flora y fauna nativa, tendiendo hacia la homogenización de la biodiversidad mundial (Carlton, 1989). Asimismo, a los organismos que, por su propia presencia, modifican las condiciones abióticas y bióticas de su entorno se los llaman ingenieros de ecosistemas (Jones *et al.*, 1994). Las especies invasoras pueden actuar como “ingenieros de ecosistemas”; los cambios ambientales que provocan pueden tener un fuerte efecto sobre la estructura de la comunidad como ya fue descrito para la Cuenca del Plata, tanto en su componente abiótico como biótico (Darrigran y Damborenea, 2011). Aunque la costa marítima argentina fue considerado durante mucho tiempo prística, ya se han observado y listado la presencia de numerosas especies no-nativas y también invasoras (Orensanz *et al.*, 2002). El control y, fundamentalmente, la prevención de invasiones biológicas son unos de los principales factores a considerar para la conservación del ambiente en general y del medio marino en particular.

Al hablar de especies invasoras, es prácticamente imposible no hablar de vectores. Vectores son todas aquellas vías por las cuales una especie atraviesa barreras naturales y altera su rango de distribución, ganando acceso a un nuevo hábitat distante de su región nativa o de su distribución

actual (Darrigran y Damborenea, 2006). Un ejemplo de este concepto es considerar la ruta de un barco; en ella se encuentran al menos tres vías de ingreso de organismos, a través de: (1) el agua de lastre, (2) las bioinrustaciones y (3) el transporte de carga. Cada una de estas vías actúa como vectores e independientes, lo que significa diferentes enfoques para su manejo. Cabe destacar que el primero de estos vectores es el máximo transportador mundial de especies acuáticas no nativas. Carlton y Ruiz (2004), introducen el concepto de “la ciencia de los vectores”, lo que demuestra la importancia que le otorgan a este tema. Según su postura, si los vectores fuesen interceptados, las bioinvasiones disminuirían. Para estos autores, los vectores constituyen el “Talón de Aquiles” de las invasiones biológicas; por lo tanto, es importante conocer dos aspectos sobre ellos:

- **La diversidad y los patrones de los mecanismos de transporte humano, utilizados por las especies invasoras como vectores.**
- **La potencialidad de esas especies invasoras para ser transportadas por ese medio.**

Según Ruiz *et al.* (2000), se debe considerar fecha, historia, hábitat y atributos ecológicos de las invasiones detectadas, con la finalidad de evaluar la factibilidad y efectividad del vector. Estos definen para tal fin seis categorías o tipos de vectores:

1. **Barcos.**
2. **Acuicultura.**
3. **Bio-control.**
4. **Escape de especies transportadas por los siguientes fines: ornamental, agrícola o de investigación.**
5. **Canales.**
6. **Combinación entre los mismos.**



Las especies marinas invasoras han tenido enormes impactos sobre los ecosistemas, la biodiversidad, la pesca y la maricultura (la cría y cultivo de organismos marinos para el consumo humano), la salud humana, el desarrollo industrial y la infraestructura (IUCN Amenaza marina). Por lo tanto es importante informar a la población de la existencia de las bioinvasiones, para qué tome conciencia y exija a sus gobernantes que tomen medidas sustentables para su prevención y control (Vilches *et al.*, 2010).

CRITERIOS PARA DEFINIR ESPECIE INVASORA

Para que la sociedad tome conciencia hay que formar a la sociedad. Con este fin, a través de la generación de conocimientos y su transmisión en forma apropiada, se debe llegar a la población con terminología específica y comprensible, por lo que se debe tener en claro, por ejemplo, a que se denomina especie invasora. En estos momentos, se está en los inicios de una relativa nueva disciplina científica como es la Biología de las invasiones (Figura 1) y, por ende, es común una diversificación de términos técnicos (Falk-Petersen, *et al.*, 2006) de los cuales muchos son sinónimos (Lockwood *et al.*, 2007) y la definición de especie invasora todavía está atravesando por un período de disquisición.

Las bioinvasiones son el resultado de un conjunto de fases sucesivas o proceso. Las distintas etapas del proceso de invasión, tomando como base la teoría de las barreras (geográfica, ambiental, reproductiva y de dispersión) pueden consultarse en Richardson *et al.* (2000) (Figura 2). El resultado de que una especie atravesé todas estas etapas, es la presencia de una especie invasora.

Asimismo, la definición de especie invasora, puede basarse en combinar factores que determinan tres criterios principales: *biogeográfico* o capacidad de dispersión/adaptación; *impacto ambiental* o reproducción y alteración del medio; *proceso de invasión* o etapas entre origen-introducción.

CRITERIO BIOGEOGRÁFICO

Este es un enfoque muy difundido para definir una especie invasora. Supone que una especie debe superar una barrera geográfica (*e.g.* océano, montaña) o una distancia dada (*e.g.* más de 100 km), para ser considerada invasora.

En este caso, se presta a confusión como diferenciar a las especies denominadas criptogénicas, sobre todo en regiones biogeográficas donde la riqueza de especies es todavía muy poco conocida. Se denomina especie criptogénica (Darrigran y Damborenea, 2006), a aquellas especies con distribución geográfica amplia y/o incon-

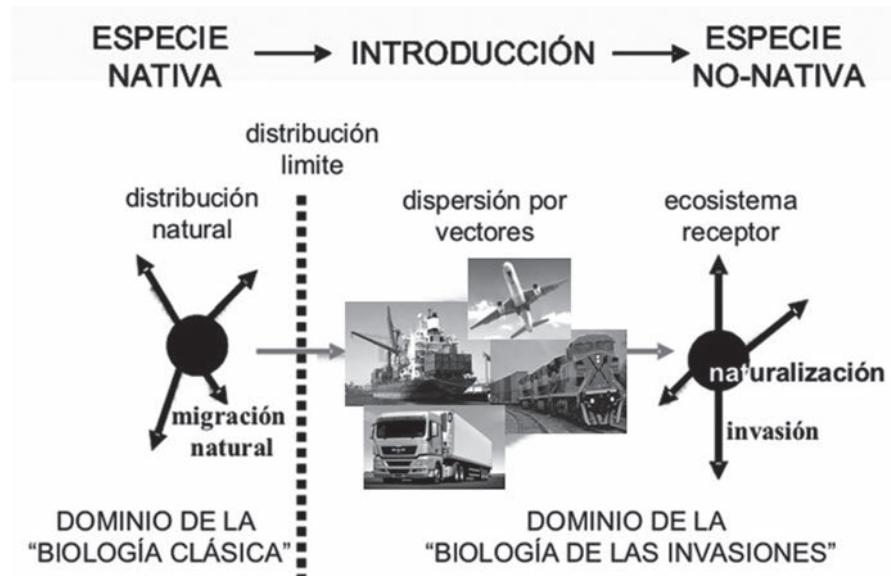


Figura 1. Esquema del proceso de invasión. (Modificado de Falk-Petersen *et al.*, 2006)

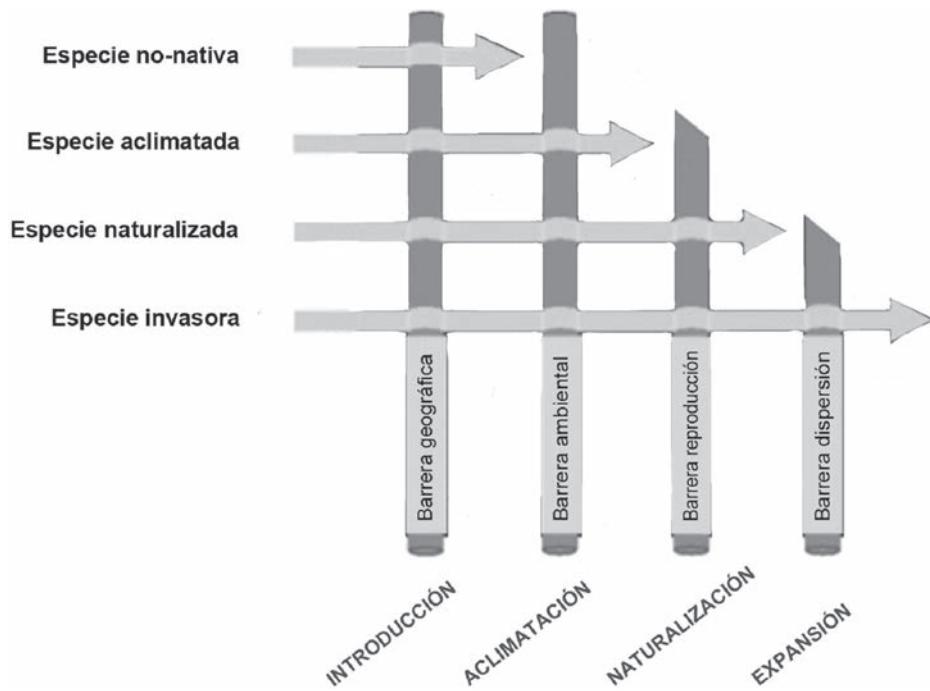


Figura 2. Barreras geográficas, ambientales, reproducción y dispersión que debe superar una especie antes de convertirse en invasoras (modificado de Branquart, 2007)

gruente y consideradas como sospechosas de ser exóticas, es decir, se desconoce su región nativa. Los ejemplos incluyen varios incrustantes y perforadores de madera comunes, tal como el bivalvo *Teredo navalis*, el percebe o diente de perro *Balanus amphitrite*, los complejos de mejillones azul (*Mytilus* sp.) y marrón (*Perna* sp.) y algunas especies de ostras. Orensanz *et al.* (2002), considera que existen 46 especies en esta condición en la costa marina argentina.

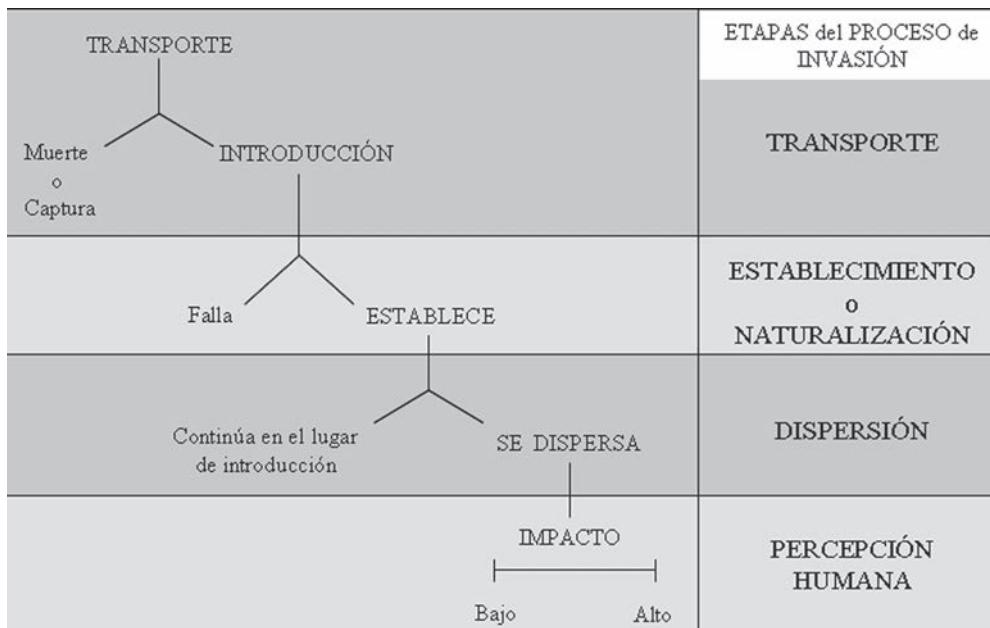
Otro tema que no contempla este criterio, son las especies que modifican su natural distribución geográfica. Por ejemplo, el límite sur del área de distribución de algunas especies subtropicales del Atlántico Sudoccidental tiene cambios en el tiempo histórico (Orensanz *et al.*, 2002). Caso *Donax hanleyano* (Philippi, 1842); esta especie estaba ausente en las playas de arena al sur del Río de la Plata durante el 1950 y 1960. Su presencia en el Holoceno es certificada por el registro fósil. La primera vez que fue citada como viviente fue por un trabajo del año 1965 (Castellanos y Fernández., 1965) Despues, sus poblaciones explotaron en densidad en la década de los '70 (Penchaszadeh y Olivier, 1975).

CRITERIO DE IMPACTO

Se refiere cuando una especie provoca un impacto mayor en el ecosistema en el que se dispersa para ser considerada invasora. Pero ¿a qué se considera “impacto mayor”? ¿al desplazamiento de una especie del ambiente? ¿a la extinción de una especie? o hace referencia cuando una especie invasora actúa como “ingeniero de ecosistema”, ya tratado en el primer párrafo de este capítulo.

CRITERIO DEL PROCESO DE INVASIÓN.

Según este criterio, para definir a una especie invasora, interesa la forma en que el proceso de invasión ocurre. Una invasión biológica, como se mencionó anteriormente, es el resultado de un proceso y consiste en una especie que adquiere una ventaja competitiva, superando obstáculos naturales simultáneamente con su proliferación, lo que le permite dispersarse rápidamente y conquistar nuevas áreas dentro del ecosistema receptor, en el que se vuelve dominante. Debido a que la capacidad invasora de una especie es el resultado de la interacción entre las especies nativas, el hábitat y la especie no-nativa en cuestión, ésta debe superar una serie de etapas para que el proceso de invasión sea exitoso (Figura 3).

Figura 3. Etapas del Proceso de Invasión (modificado de Vilches *et al.*, 2010).

Este tipo de relación se conoce como *invasiveness* o la capacidad que tiene una especie de invadir un hábitat determinado. Otro término usado en bioinvasiones es *invasibility*, el cual hace referencia a la susceptibilidad de un ambiente de ser invadido (Darrigan y Damborenea, 2006). Estos dos conceptos (*invasiveness* e *invasibility*), son los que se deben considerar al encarar el estudio de una invasión.

Es probable que la mayoría de las especies que entran en el proceso de invasión, nunca puedan superar las etapas de este proceso, o al menos no en un único intento (Lockwood *et al.*, 2007). Cuanto mayor el número de propágulos de la especie y de intentos a través del o de los vectores, mayor es la probabilidad de cumplir con todos los pasos del proceso de invasión. Se entiende como propágulo a una parte de un organismo, desde la cual otro organismo puede ser producido (semillas; raíces y rizomas para plantas; huevos, larvas, pupas, quistes para animales, como así parejas reproductivas aptas, hembra grávida o individuos de reproducción asexual). Superadas las tres primeras etapas del proceso de invasión, la especie traspasa las barreras naturales que limitaban su distribución y se transforma en no-nativa. Una especie que traspasa exitosamente las cinco etapas es considerada invasora (Kolar y Lodge, 2001). Muchas especies

pueden morir en el transporte mismo, o en su descarga en el nuevo hábitat, o en tratar de adaptarse a él. Por el contrario, la repetición de estas tentativas incrementa la probabilidad de invadir exitosamente al ambiente. Para el medio terrestres, se estima la “regla del 10”, en donde sólo un 10% de las especies que ingresan en el transporte logra establecerse, formando poblaciones sustentables en el ecosistema invadido (Darrigan y Damborenea, 2006). Pero para el medio acuático, esa regla no se cumpliría, siendo superado ese porcentaje en la mayoría de los casos (Gherardi, 2007).

Una definición de especie invasora acorde a los distintos criterios planteados y que los reúna, podría ser la siguiente: se entiende por especies invasoras, aquellas que, como resultado de la actividad humana, es introducida en el ecosistema que no es nativo, se adapta a él y se convierte así en un agente de cambio que afecta la biodiversidad nativa y a la economía de la sociedad.

CASOS DE BIOINVASIÓN

Un trabajo precursor sobre bioinvasiones marinas en el Atlántico sudoccidental, fue llevado a cabo por Orensanz *et al.* (2002) a través de un estudio exhaustivo de los conocimientos existentes sobre los organismos marinos exóticos introducidos en el sudoeste del Océano Atlántico, incluidas



las zonas costeras y de la plataforma de Uruguay y Argentina, corresponde a dos provincias biogeográficas, una de aguas templadas (Provincia Argentina) y la otra de aguas frías (Provincia Magallánica). Si bien cabe destacar que el escaso conocimiento de la biota regional hace que sea difícil rastrear a las especies invasoras, hay dos publicaciones pioneras y de base para encarar el estudio de especies marinas no-nativas del extremo sur de América del Sur, una es la mencionada Orensanz *et al.* (2002) en el Atlántico sudoccidental; la otra es Castilla *et al.* (2005) que considera el sudeste del Pacífico.

En este capítulo, se trata este tema en dos partes, una considerando a los casos de invasiones biológicas de especies de invertebrados más conspicuas en el Atlántico sudoccidental y ambientes mixohalinos asociados. La segunda parte, destacando a los casos de bioinvasiones que potencialmente pueden llegar al mar argentino, Provincia Argentina, por proximidad geográfica.

CASOS DE BIOINVASIÓN EN EL MAR DE LA ARGENTINA

-CASOS CONSPICUOS DE INVASIÓN (Orensanz *et al.*, 2002. Cuando se complementa información extra, esta señalado en cada caso).

La sistemática del listado se basa en World Register of Marine Species (2013).

Phylum Annelida.

Clase: Polychaeta,

Boccardiella ligerica (Ferroniere 1898). (Complementado con InBuy, 2013)

-Sistemática

Orden: Spionida

Familia: Spionidae

Género: *Boccardiella*

-Distribución geográfica

Presumiblemente originaria del oeste de Europa, (también en California, O India, S África, SO Atlántico).

-Distribución en Argentina:

Estuario del Río de la Plata y laguna costera de Mar Chiquita.

-Morfología

Gusanos segmentarios. El adulto no sobrepasa los 19 mm.

-Reproducción y desarrollo

Hermafroditas con fecundación cruzada. Fase

larval planctónica que pasa por 6 estadios larvales antes de fijarse como adulto.

-Ecología

Organismos tubícolas. Detritívoros

- Hábitat

Estuarino, marino, bentónico, submareal hasta 10 m de profundidad.

-Importancia económica

Sin información.

Ficopomatus enigmaticus (Fauvel 1923) (Complementado con InBuy, 2013)

-Sistemática

Orden: Sabellida

Familia: Serpulidae

Género: *Ficopomatus*

-Distribución geográfica

Área de origen incierta. Cosmopolitas de estuarios subtropicales y templados.

-Distribución en Argentina:

Estuario del Río de la Plata; Lagos salobres de Mar Chiquita; Puerto Quequén, Mar del Plata.

-Morfología

De de 1 a 2 mm de diámetro, hasta 30 mm de largo. Construyen tubos calcáreos de color blanco.

-Reproducción y desarrollo

Sexual. Fase larval planctónica.

-Ecología

Organismos tubícolas, planctívoros, detritívoros.

- Hábitat

Aguas salobres, poco profundas y con baja velocidad de corriente.

-Importancia económica

Afectan la navegación. Generan la obstrucción de canales y compuertas y otras estructuras hidráulicas en puertos, estuarios y otros sistemas costeros. También representan problema al crecer en los cascos de los navíos.

Hydroides elegans (Haswell 1883) (Complementado con Marine Species Identification Portal)

-Sistemática

Orden: Sabellida

Familia: Serpulidae

Género: *Hydroides*

-Distribución geográfica

Presumiblemente nativa del Indo-Pacífico. Ampliamente distribuido en ambientes cálidos y templados/cálidos.

-Distribución en Argentina:

Puerto de Mar del Plata.



-Morfología

Hasta 29 mm de largo, generalmente cerca de 20 mm. Tubo de pared fina, blanca, lisa o superficie con anillos débilmente segmentados.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción sexual. Desarrollo indirecto con larva planctónica.

-Ecología

Organismos tubícolas, suspensívoros.

- Hábitat

Marinos. En sustratos duros. Típicamente en zonas portuarias.

-Importancia económica

Costo de limpieza de cascos de buques y otras estructuras sumergidas. Otros costos incluyen la disminución de la eficiencia operativa de los buques debido a la incrustación de estos organismos y de las tuberías de toma de agua, debido a la obstrucción (macrofouling).

Hydroides dianthus (Verrill 1873)

-Sistemática

Orden: Sabellida

Familia: Serpulidae

Género: *Hydroides*

-Distribución geográfica

Ampliamente distribuido en regiones calidas y templadas

-Distribución en Argentina:

Puerto Belgrano.

-Morfología

Adultos hasta 5 cm de longitud.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción sexual. Desarrollo indirecto con larva planctónica

-Ecología

Organismos tubícolas, suspensívoros.

- Hábitat

Marinos. En sustratos duros. Típicamente en zonas portuarias.

-Importancia económica

Nelson & Stauber (1940) han reportado que esta especie podría matar a bivalvos juveniles (*Crassostrea virginica*) al desarrollarse los organismos en sus valvas. También es hospedador de ciertos estadios de nematodos parásitos del Este de Norte America.

Phylum Mollusca.

Clase Bivalvia

Crassostrea gigas (Thunberg, 1793)

-Sistemática

Orden: Ostreoida

Familia: Ostreidae

Género: *Crassostrea*

-Distribución geográfica

Nativo del NO del Pacífico. Introducido intencionalmente en muchas regiones por fines comerciales.

-Distribución en Argentina:

Bahía de San Blas y Bahía Anegada

-Morfología

Concha de 10 a 15 cm de longitud, alargada, ovalada, con valvas foliosas, desiguales. Charnela sin dientes y ligamento interno. Color blanco a parduzco, Interior blanco nacarado con una mancha violácea correspondiente a la cicatriz del músculo aductor.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción sexual. Desarrollo indirecto con larva planctónica

-Ecología

Organismos incrustantes. Filtradores

- Hábitat

Ambientes estuariales, en sustratos firmes del fondo en adheridos a las rocas. Desde la zona intermareal más profunda hasta profundidades de 40 m.

-Importancia económica

La comercialización de la ostra japonesa es muy importante a nivel mundial.

Limnoperna fortunei (Dunker, 1857). (Complementado con Darrigan y Damborenea, 2006; 2011)

-Sistemática

Orden: Mytiloida

Familia: Mytilidae

Género: *Limnoperna*

-Distribución geográfica

Procedentes de los ríos del sudeste de China y Korea. Introducido en Hong Kong in 1965 y

Japon y Taiwan en la década de los '90. America fue introducido por el Río de la Plata (a través de agua de lastre). Se lo encuentra en la actualidad en los siguientes países: Uruguay, Paraguay y Brasil; y, muy probable que se encuentre también en Bolivia. El mejillón dorado ha recorrido a contracorriente 240 km por año.

-Distribución en Argentina:

Cuenca del Plata.

-Morfología

Son organismos equivalvos, inequilaterales, heteromiarios. Las valvas presentan desde un color

marrón oscuro hasta amarillo dorado. El interior de las valvas es nacarado. La capa periostracal externa es delgada, engrosándose en el margen valvar donde se curva hacia el interior. Los umbos son subterminales y el ligamento es dorsal, recto o levemente curvado. El margen ventral es variable, pudiendo ser recto o arqueado. Todas las dimensiones de la valva son regulares según las poblaciones consideradas. La forma de la valva muestra una perfecta adaptación para vivir en sustratos duros. La superficie plana ventral permite al animal una mayor adhesión al sustrato, mientras que el umbo anterior le brinda mejor estabilidad.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción sexual. Dioicos. Fecundación externa. Con larva veliger planctónica.

-Ecología

Epifaunal bisado. Provoca asentamientos (“macrofouling”) que ocasionan problemas tanto en el ambiente humano (tapan filtros y tuberías de las tomas de agua para refrigeración de industrias, potabilizadoras de agua, canales de riego, etc.), como en el ambiente natural, pudiendo actuar como ingeniero de ecosistemas (Darrigran y Dam-borenea, 2011) y hasta provocar desplazamientos de especies, tendiendo a la homogenización del ambiente invadido (Darrigran, *et al.*, 2008).

- Hábitat

Cuerpos de agua continentales (ríos, embalses y estuarios).

-Importancia económica

Macrofouling en los sistemas de refrigeración de industrias, plantas generadoras de energía, riego, potabilizadoras de agua, etc. Los elementos del sistema deben limpiarse o cambiarse, por lo tanto se debe detener el funcionamiento de todo el sistema.

Clase Gastropoda

Rapana venosa (Valenciennes 1846). (Complementado con Pastorino, 2005)

-Sistemática

Orden: Neogastropoda

Familia: Muricidae

Género: *Rapana*

-Distribución geográfica

Nativa de Japón y Este de China. Introducido en el Mar Negro (Europa/Asia) y la Bahía Chesapeake (EE UU).

-Distribución en Argentina:

Estuario del Río de la Plata

-Morfología

Valva grande, superando los 16 cm de longitud máxima, protoconcha de más de dos vueltas, globosa, ornamentada con pústulas microscópicas. El color es blanquecino sucio, con líneas oscuras, a veces partidas siguiendo la ornamentación espiral.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción sexual. Dioicos. Desarrollo indirecto con larva planctotróficas.

-Ecología

Predadores de moluscos bivalvos y cirripedios.

- Hábitat

Ambientes estuariales y marinos.

-Importancia económica

Depredador activo de moluscos bivalvos. Su proliferación es un problema muy serio para las poblaciones de ostras y mejillones, tanto naturales como cultivadas. En Japón es consumido como alimento.

Phylum Artropoda

Subphylum: Crustacea

Balanus glandula (Darwin, 1854)

-Sistemática

Clase: Maxilopoda

Infraclase: Cirripedia

Familia: Balanidae

Género: *Balanus*

-Distribución geográfica

Nativa de la costa oeste de América del Norte. Introducida al Sudoeste del Atlántico.

-Distribución en Argentina:

Desde San Clemente del Tuyú (Buenos Aires) hasta Comodoro Rivadavia (Chubut).

-Morfología

Cuerpo revestido, por una serie de placas calcáreas, en número de 6 u 8. Sin pedúnculo. Usualmente 1.5 cm de diámetro, llegando hasta 2,2 cm.

-Reproducción y desarrollo

Hermafroditas. Con desarrollo indirecto con larva bivalva “ciprés”.

-Ecología

Organismos sedentes, fijos a sustratos duros. Suspensores.

- Hábitat

Ambientes marinos. Mareas y intermareales.

-Importancia económica

Sin información.

Balanus amphitrite (Darwin, 1854)

-Sistemática

Clase: Maxilopoda



Infraclase: Cirripedia	<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford 1937). (Complementado con InBUy, 2013)
Familia: Balanidae	Clase: Malacostraca
Género: <i>Balanus</i>	Orden: Amphipoda,
-Distribución geográfica	Familia: Corophiidae
Cosmopolitas en mares cálidos y templados.	Género: <i>Monocorophium</i>
-Distribución en Argentina:	-Distribución geográfica
Puerto de Mar del Plata (Buenos Aires); Quequén (Buenos Aires).	Presumiblemente nativo del atlántico norte. De la Columbia Británica (Canadá) al Sur de California (EEUU); Océano Atlántico; introducido en Chile, Hawái y el Sudoeste Atlántico
-Morfología	-Distribución en Argentina:
Cuerpo revestido, por una serie de placas calcáreas, en número de 6 u 8, con rayas verticales estrechas moradas o marrones verticales. Con opérculo en forma de diamante protegido por una tapa móvil formado a partir de dos placas triangulares. Tamaño mediano, hasta 20 mm de diámetro.	Provincia de Buenos Aires.
-Reproducción y desarrollo	-Morfología
Hermafroditas. Con desarrollo indirecto con larva bivalva "cipris".	Machos con gnatópodos relativamente pequeños. Tercer urópodo oval y aplano dorsoventralmente. Urosomitos fusionados. Adultos hasta más de 5 mm de longitud.
-Ecología	-Reproducción y desarrollo
Organismos sésiles, fijos a sustratos duros. Suspensores.	Sin información
- Hábitat	-Ecología
Ambientes marinos. Mareas y intermareales.	Planctónicos
-Importancia económica	- Hábitat
Sin información.	Ambientes estuariales, suelen asociarse con arrecifes de <i>Ficopomatus</i> (Annelida; Polychaeta)
<i>Balanus trigonus</i> (Darwin, 1854)	-Importancia económica
-Sistemática	Sin información.
Clase: Maxilopoda	<i>Ligia exotica</i> (Roux 1828)
Infraclase: Cirripedia	-Sistemática
Familia: Balanidae	Clase: Malacostraca
Género: <i>Balanus</i>	Orden: Isopoda,
-Distribución geográfica	Familia: Ligiidae
Cosmopolitas en mares cálidos y templados.	Género: <i>Ligia</i>
-Distribución en Argentina	-Distribución geográfica
Puerto de Mar del Plata (Buenos Aires)	Cosmopolitas (Excepto Europa). Costas de zonas calidas y templadas (excepto Europa).
-Morfología	-Distribución en Argentina:
Cuerpo revestido, por una serie de placas calcáreas, en número de 6. Forma cónica y de color rosa. Tamaño de 3 a 6 mm.	Puerto de Mar del Plata y Puerto Quequén.
-Reproducción y desarrollo	-Morfología
Hermafroditas. Con desarrollo indirecto con larva bivalva "cipris".	Cabeza con un par de antenas largas que excede la longitud del animal. Cuerpo aplano con siete segmentos torácicos, cada uno con un par de patas, y seis segmentos abdominales. Los primeros cinco con branquias membranosas y el sexto lleva un par urópodos bifurcados.
-Ecología	-Reproducción y desarrollo
Organismos sésiles, fijos a sustratos duros. Suspensores.	Dioicos. Desarrollo directo.
- Hábitat	-Ecología
Ambientes marinos. Mareas y intermareales.	Se alimentan de detritos y de las algas y diatomas que crecen en los sustratos duros.
-Importancia económica	
Sin información.	



- Hábitat	- Hábitat
Zona Supralitoral	Usualmente planctónico.
-Importancia económica	-Importancia económica
Sin información.	Sin información.
<i>Halophiloscia couchii</i> (Kinahan 1858)	<i>Synidotea laevidorsalis</i> (Miers 1881). (Complementado con InBUy, 2013)
-Sistématica	-Sistématica
Clase: Malacostraca	Clase: Malacostraca
Orden: Isopoda	Orden: Isopoda,
Familia: Halophilosciidae	Familia: Idoteidae
Género: <i>Halophiloscia</i>	Género: <i>Synidotea</i>
-Distribución geográfica	-Distribución geográfica
Europa y NO de África. Introducido en Norte America y SO del Atlántico.	Originario de Japón y China. Introducida en el O de Norte America y SE del Atlántico.
-Distribución en Argentina:	-Distribución en Argentina:
Necochea y San Blas (Buenos Aires).	Bahía Blanca (Buenos Aires).
-Morfología	-Morfología
Cabeza con un par de antenas de la longitud del animal Cuerpo aplanoado con siete segmentos torácicos, cada uno con un par de patas, y seis segmentos abdominales. Urópodos cortos.	Hasta 30 mm de longitud, aplanoado dorsoventralmente, de color marrón moteado.
-Reproducción y desarrollo	Cuerpo más ancho en la zona media, las hembras más que los machos. Telson cóncavo.
Sin información.	-Reproducción y desarrollo
-Ecología	Sin información.
Sin información.	-Ecología
- Hábitat	Zooplanctívoro.
Zona intermareal superior.	- Hábitat
-Importancia económica	Aguas someras, estuarinas, salobres a marinas.
Sin información.	-Importancia económica
<i>Idotea metallica</i> (Bosc 1802)	Sin información.
-Sistématica	<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius 1787)
Clase: Malacostraca	-Sistématica
Orden: Isopoda,	Clase: Malacostraca
Familia: Idoteidae	Orden: Isopoda,
Género: <i>Idotea</i>	Familia: Sphaeromatidae
-Distribución geográfica	Género: <i>Sphaeroma</i>
Ampliamente distribuido. Ausente en la Antártida.	-Distribución geográfica
-Distribución en Argentina:	NE Atlántico, desde Europa hasta el Norte de África; Mar Mediterráneo y Mar Negro; Sur de África, Oeste de Australia, SO del Atlántico.
Mar del Plata (Buenos Aires)	-Distribución en Argentina:
-Morfología	Provincia de Buenos Aires.
Cuerpo ovalado. Cefalón subcuadrado, con un surco sinuoso trasversal detrás de los ojos. Antenas 1 cortas. Antenas 2 robustas. Cuerpo aplanoado con siete segmentos torácicos, cada uno con un par de patas. Longitud de los machos de 8 a 30 mm; hembras de 9 a 18 mm.	-Morfología
-Reproducción y desarrollo	Sin información.
Sin información	-Reproducción y desarrollo
-Ecología	Sin información.
Sin información	-Ecología



Pyromaia tuberculata (Lockington 1877)

-Sistemática

Clase: Malacostraca

Orden: Decapoda

Familia: Majidae

Género: *Pyromaia*

-Distribución geográfica

NE del Pacífico, desde la costa oeste de EEUU

hasta Panamá

-Distribución en Argentina:

Provincia de Buenos Aires

-Morfología

Sin información

-Reproducción y desarrollo

Sin información

-Ecología

Sin información

- Hábitat

Marino

-Importancia económica

Sin información

Bugula neritina (Linnaeus 1758)

-Sistemática

Clase: Gymnolaemata

Orden: Cheilostomatida

Familia: Bugulidae

Género: *Bugula*

-Distribución geográfica

Cosmopolita

-Distribución en Argentina:

Registros aislados en zonas portuarias de Mar del Plata, Puerto Belgrano.

-Morfología

Colonias arbustivas de ramificación irregular, de hasta 7 cm de altura y de color pardo o violáceo. Zooides grandes, de 0.75 a 0.25 mm, dispuestos en dos series alternas, siendo más estrechos en la zona proximal. Carecen de avicularias y espinas.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción asexual por gemación y reproducción sexual. Desarrollo indirecto.

-Ecología

Coloniales. Filtradores.

- Hábitat

Marinos. Comunidad del fouling.

-Importancia económica

Sin información.

Phylum Bryozoa

Bugula flabellata (Thompson in Gray 1848)

-Sistemática

Clase: Gymnolaemata

Orden: Cheilostomatida

Familia: Bugulidae

Género: *Bugula*

-Distribución geográfica

Cosmopolita

-Distribución en Argentina:

Puertos de Mar del Plata y Puerto Belgrano

-Morfología

Colonias erectas, ramificadas, con forma de mata, densa, más ancha en el ápice, de hasta 5 cm de longitud y fijadas al sustrato por una especie de rizoides. Los zooides se disponen en series, de 3 a 8 en cada rama. Avicularias con picos o mandíbulas en forma de gancho con ángulo recto, más grandes si están en el margen de la colonia. Color anaranjado.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción asexual por gemación y reproducción sexual. Desarrollo indirecto.

-Ecología

Coloniales. Filtradores

- Hábitat

Marinos. Comunidad del fouling

-Importancia económica

Sin información

Bugula simplex (Hincks 1886)

-Sistemática

Clase: Gymnolaemata

Orden: Cheilostomatida

Familia: Bugulidae

Género: *Bugula*

-Distribución geográfica

Cosmopolitas.

-Distribución en Argentina:

Puerto Belgrano.

-Morfología

Las colonias se componen de ramas dicotómicas multiseriadas de color naranja-marrón. Las ramas se estrechan en la base y ampliar en la parte superior. Autozooides entre 0.5 - 0.8 por 0.1-0.2 mm, con espinas en la punta. Avicularia en la zona marginal únicamente.

-Reproducción y desarrollo

Reproducción asexual por gemación y reproducción sexual. Desarrollo indirecto.

-Ecología

Coloniales. Filtradores

- Hábitat

Marinos. Commanded del fouling



-Importancia económica	Phylum Chordata
Sin información	Subclase Tunicata
<i>Bugula stolonifera</i> (Ryland 1960)	<i>Ciona intestinali</i> (Linnaeus, 1767)
-Sistemática	-Sistemática
Clase: Gymnolaemata	Clase: Ascidiacea
Orden: Cheilostomatida	Familia: Cionidae
Familia: Bugulidae	Género: <i>Ciona</i>
Género: <i>Bugula</i>	-Distribución geográfica
-Distribución geográfica	Cosmopolitas. Presumiblemente nativo a una o ambas costas de Atlántico Norte.
Cosmopolitas	-Distribución en Argentina:
-Distribución en Argentina:	Mar del Plata
Zonas portuarias de Mar del Plata y Puerto Belgrano.	-Morfología
-Morfología	Cuerpo cilíndrico, generalmente más alargado en la base, alcanzando 10 cm o más. Semitransparentes, de coloración acaramelada.
Colonias erectas y ramificadas. Zooides de aproximadamente 0,78 X 0,19 mm de tamaño, con una membrana frontal en forma de U que ocupa 3/4 de la superficie frontal. Avicularia pendunculada.	-Reproducción y desarrollo
-Reproducción y desarrollo	Reproducción sexual. Hermafroditas. Desarrollo indirecto con larva de vida libre.
Reproducción asexual por gemación y reproducción sexual. Desarrollo indirecto.	-Ecología
-Ecología	Organismos filtradores
Coloniales. Filtradores	- Hábitat
- Hábitat	Marinos. Confinados a zonas portuarias. Comunidad del fouling.
Marinos. Comunidad del fouling.	-Importancia económica
-Importancia económica	Sin información.
Sin información	<i>Ciona robusta</i> (Hoshin and Tokioka, 1967)
<i>Cryptosula pallasiiana</i> (Moll 1803)	Sinónimo de <i>Ciona intestinalis</i> (Worms, 2013)
-Sistemática	<i>Molgula manhattensis</i> (DeKay, 1843). (Complementado con Jensen, 2010)
Clase: Gymnolaemata	-Sistemática
Orden: Cheilostomatida	Clase: Ascidiacea,
Familia: Cheiloporinidae	Familia: Molgulidae
-Distribución geográfica	Género: <i>Molgula</i>
Cosmopolitas	-Distribución geográfica
-Distribución en Argentina:	Desde Maine (EEUU) hasta el norte del Golfo de México. Excluyendo la península de Florida probablemente NE del Atlántico, desde el Mar Blanco hasta NO de África. Costa Oeste de Norteamérica. Japón. Australia.
Zonas portuarias de Mar del Plata, Quequén y Puerto Belgrano.	-Distribución en Argentina:
-Morfología	Puerto de Mar del Plata.
Zooides hexagonales de aproximadamente 0.6 X 0.4 mm de tamaño. Sin espinas ni avicularias.	-Morfología
Coloración clara, entre rosa y blanco.	Cuerpo globoso, con cierta compresión lateral. Puede llegar a medir 20 mm de ancho y 50 mm de alto. Ciertas zonas de la túnica pueden convertirse en pequeñas proyecciones similares a pelos llamadas papillas (función alimenticia). Típicamente de color verde oliva o verde amarillento.
-Reproducción y desarrollo	
Reproducción asexual por gemación y reproducción sexual. Desarrollo indirecto.	
-Ecología	
Coloniales. Filtradores.	
- Hábitat	
Marinos. Comunidad del fouling.	
-Importancia económica	
Sin información.	



-Reproducción y desarrollo	Mollusca
Reproducción sexual. Hermafroditas. Desarrollo indirecto con larva de vida libre.	<i>Haliotis rufescens</i> (Swainson, 1822)
-Ecología	Clase: Gastrópoda
Organismos filtradores.	Familia: Haliotidae
- Hábitat	Género: <i>Haliotis</i>
Marinos. Comunidad del fouling.	Vectores potenciales: Acuarismo.
-Importancia económica	
Sin información	
<i>Molgula robusta</i> (Van Name, 1912)	Myosotella myosotis (Draparnaud, 1801)
-Sistemática	Clase: Gastrópoda
Clase: Ascidiacea,	Familia: Ellobiidae
Familia: Molgulidae	Género: <i>Myosotella</i>
Género: <i>Molgula</i>	Vectores potenciales: Agua de lastre; Corrientes marinas.
-Distribución geográfica	
Ampliamente distribuido en mares cálidos y templados.	
-Distribución en Argentina:	Bryozoa
Mar del Plata.	<i>Membraniporopsis tubigerum</i> (Osburn, 1940)
-Morfología	Clase: Gymnolaemata
Sin información.	Orden: Cheilostomata
-Reproducción y desarrollo	Familia: Flustridae
Sin información.	Género: <i>Membraniporopsis</i>
-Ecología	Vectores potenciales: Incrustaciones; corrientes marinas.
Organismos filtradores.	
- Hábitat	
Marinos. Comunidad del fouling.	Urocordados
-Importancia económica	<i>Styela plicata</i> (Lesueur, 1823)
Sin información.	Orden: Stolidobranchia
 	Familia: Styelidae
	Género: <i>Styela</i>
	Vectores potenciales: Agua de lastre.

CASOS POTENCIALES DE BIOINVASIÓN

La fauna del mar argentino permite distinguir dos provincias biogeográficas: la Provincia Argentina y la Provincia Magallánica, que forman parte de las Regiones Subtropical y Subantártica (Balech y Ehrlich, 2008). Sobre la base de esta división biogeográfica y de la bibliografía disponible, se hará mención de algunas de las especies invasoras que se encuentran en países vecinos, y que sus características biológicas les permitirían ser consideradas como potenciales casos de bioinvasores para la Argentina.

Costas de Uruguay (fundamentado en Brugnoli *et al.*, 2006; Masciadri *et al.*, 2010). La sistemática del listado se basa en World Register of Marine Species (2013).

COSTAS DE BRASIL

Las especies consideradas, son las que poseen la categoría de especies invasoras según el Informe sobre especies marinas exóticas/invasoras de Brasil (2009). Además, se tomo en cuenta la distribución de las especies y su cercanía con los 30° S (Costas de Río Grande do Sul), que sería el límite superior de la Provincia Argentina (Balech y Ehrlich, 2008).

Porifera

Paraleucilla magna Klautau, Monteiro & Borejevic, 2004

Clase: Calcarea
Orden: Leucosolenia
Familia: Amphoriscidae
Género: *Paraleucilla*
Vectores potenciales: Incrustaciones; Acuarismo.



Mollusca

Mytilopsis leucophaeata (Conrad, 1831)

Clase: Bivalvia

Orden: Veneroidea

Familia: Dreissenidae

Género: *Mytilopsis*

Vectores potenciales: Agua de lastre; Incrustaciones.

Myoforceps aristatus (Dillwyn, 1817)

Clase: Bivalvia

Orden: Mytiloida

Familia: Mytilidae

Género: *Myoforceps*

Vectores potenciales: Acuicultura; agua de lastre; incrustaciones; corrientes marinas.

Artropoda. Crustacea.

Cancer pagurus (Linnaeus, 1758)

Clase: Malacostraca.

Orden: Decapoda.

Familia: Cancridae.

Género: *Cancer*

Vectores potenciales: Corrientes marinas; agua de lastre.

BIOINVASIONES Y CONSERVACIÓN

El mar argentino es un ecosistema diverso y rico en endemismos. Entre los invertebrados, sólo los moluscos suman más de 900 especies. Se han descrito unas 1.400 especies de organismos pertenecientes al zooplancton para las aguas de las corrientes de Brasil y Malvinas. El borde de la plataforma continental representa un ambiente con grandes agregaciones de especies marinas en el fondo, la columna de agua y la superficie. El ecosistema tiene importancia global como fuente de alimentación para especies migratorias de aves, peces, tortugas y mamíferos marinos que provienen de áreas distantes (Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia, 2008).

Por su parte, como fue mencionado oportunamente, las bioinvasiones constituyen una de las amenazas de mayor crecimiento y más significativas para la conservación de la biodiversidad global. La ignorancia en algunos casos e inconciencia del hombre en otros, determina el traslado voluntario o accidental de especies desde su hábitat nativo hacia sitios que no habrían podido alcanzar en forma natural. El desafío reside, en-

tonces, en que hay que prevenir las bioinvasiones y es, en este sentido, un rol determinante el de la educación a la sociedad (Darrigran *et al.*, 2012a).

El mar argentino no es prístico. Está expuesto a todo tipo de amenazas, originadas o potenciadas por las actividades humanas. Las especies introducidas son numerosas y causan un impacto negativo sobre las especies nativas y el funcionamiento del ecosistema. Por ejemplo, la acuicultura se sostiene especialmente en especies introducidas, favorece la sobreexplotación de especies de bajo nivel trófico e impacta las comunidades y ambientes marinos. Se espera además, una expansión de esta actividad en el corto plazo. Otro ejemplo, las ciudades costeras, descargan con frecuencia efluentes urbanos sin tratamiento o con tratamiento deficiente al medio acuático, lo que favorece la introducción de especies, al estar el ambiente impactado y con especies nativas “débiles” para repeler al invasor (Elton, 1958). La pesca no sustentable y la pesca ilegal, la captura incidental de decenas de especies de invertebrados son algunos de otros graves problemas que amenazan la abundancia y diversidad de las especies y la potencialidad económica del mar argentino (Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia, 2008).

Tanto para evitar el descontrol mencionado en el párrafo anterior, como para el manejo de la bioinvasiones en particular, se debe generar conocimiento y educar a la sociedad sobre este problema ambiental (Darrigran *et al.*, 2008). Esta actividad, a su vez, debe estar íntimamente acompañada con generación de conocimiento. En Argentina, las investigaciones abocadas a la biología de las invasiones, en general, se encuentran finalizando una etapa de Descripción de la invasión biológica, la cual es base para comenzar a desarrollar otras dos etapas necesarias para realizar un manejo sustentable de las bioinvasiones: Predicción y Análisis de Riesgo de Invasión. Se tiene un sistema de investigación bien orientado y generador de potenciales soluciones para afrontar a las bioinvasiones. En contraposición se está frente a un sistema de gestión del manejo de las bioinvasiones inconsistente, debido a que esta inconsciente de esta capacidad generadora de conocimiento o, peor aún, inconsciente de los problemas que causan las bioinvasiones y del rol de prevenirlas.

El sistema científico dedicado a la biología de las invasiones progresó y se encuentra preparado para encarar la predicción y análisis de riesgo de



invasión; por lo tanto, este avance científico debe estar acompañado de una política de integración con el sistema económico-social de la región.

El problema de las bioinvasiones no es solo local o propio de un país, es de importancia regional y el grado de potencial problema e impacto regional puede ser evaluado de una manera estándar y objetiva a través de protocolos simplificados desarrollados por especialistas; como por ejemplo, el protocolo de Evaluación del Impacto Ambiental por Especies Invasoras (ISEIA) (Segers and Branquart, 2010). Este se compone de secciones compatibles con las etapas del proceso de invasión: la potencial propagación; colonización de hábitats naturales; impactos adversos sobre las especies y los ecosistemas nativos.

Mediante este protocolo del ISEIA (ISEIA Guidelines), se propone identificar organismos con características que lo potencian como especies invasoras (para realizar su prevención y control). Este protocolo consta de 2 secciones (Figura 4):

1. El estado de invasión: capacidad potencial de propagación y colonización de los hábitats naturales.

2. Impactos ecológicos: consecuencias adversas sobre las especies y los ecosistemas nativos.

A través de puntuaciones realizadas sobre la base de la historia de organismo, los impactos causados en áreas vecinas y junto con sus perfiles ecológicos, permite clasificar a las especies en una de las tres siguientes categorías de riesgo:

Categoría A: (lista negra) incluye especies con alto riesgos ambientales.

Categoría B: (lista de vigilancia o alerta) incluye especies con un riesgo ambiental moderado sobre la base de los conocimientos existentes.

Categoría C: incluye otras especies no-nativas, que no son considerados como una amenaza para la biodiversidad y los ecosistemas nativos.

Las puntuaciones de cada sección evaluada, permiten estimar el grado de impacto que puede producir una especie todavía no ingresada a la región o ambiente a prevenir.

Sobre la base de lo planteado, la gestión integrada de las especies invasoras depende del cri-

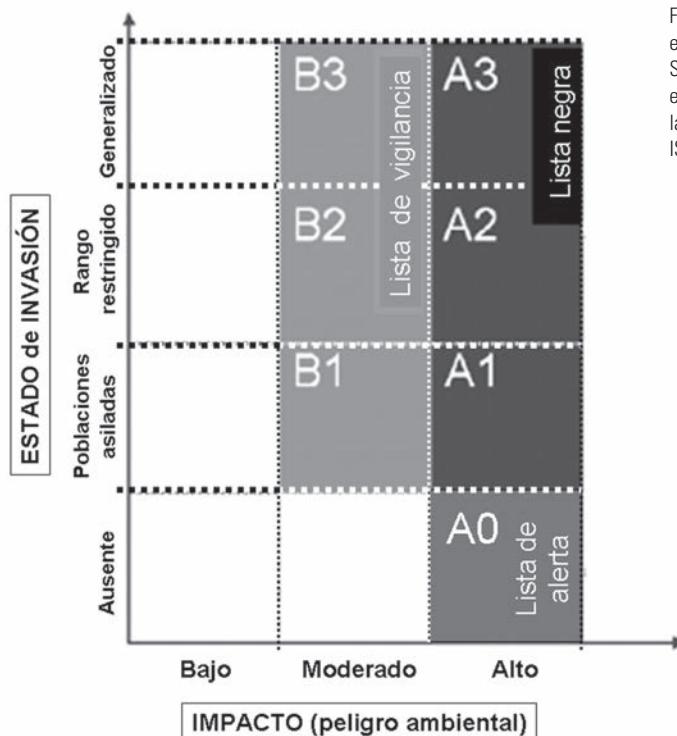


Figura 4. Protocolo adoptado por el BFIS (Belgian Forum on Invasive Species) para identificar las especies exóticas que hacen una amenaza para la biodiversidad nativa (modificado de ISEIA Guidelines)

terio adoptado para el concepto de las especies invasoras y la medición del éxito del programa de gestión desarrollado. Un segundo eje a considerar es el conocimiento de base previo que sirve de marco de referencia para la gestión, mientras que un tercer eje es representado por la generación de conocimiento, que ajusta y mantiene en interacción a los dos ejes (Figura 5).

Sin embargo, este esquema carece de un cuarto eje fundamental, que tendría el poder de hacer al programa de gestión sobre bioinvasiones sostenible en el tiempo. Para lograr una gestión de invasiones biológicas integrada y sostenible, es necesario considerar un cuarto componente, la conciencia de la existencia de invasiones biológicas y los problemas que causan (Darrigran *et al.*, 2008). Esta acción esta compuesta por dos etapas simultaneas:

(1) En la sociedad en general, través de la educación formal, no formal e informal (esta última mediante el uso de estrategias de difusión, documentales, etc.).

(2) Sobre la base del punto anterior, la sociedad exigiría a los funcionarios (gestores) de turno, la producción y ejecución de reglas y programas de gestión que garanticen un trabajo sostenible en el tiempo de las instituciones cargo del manejo de las invasiones biológicas (Figura 6).

Como conclusión, se puede afirmar que para lograr una gestión integrada de las invasiones biológicas sostenible en el tiempo, es necesario disponer de una sociedad atenta a esta cuestión; que requiera de los funcionarios de turno la actividad de generar y continuar con las acciones de manejo de las invasiones biológicas en el tiempo. Esto se consigue gracias a la incorporación



Figura 5. Etapas comunes a todas las bioinvasiones (columna izquierda), políticas y opciones de gestión (columna central), y principales recomendaciones (columna derecha) asociados a cada etapa de la invasión. Desde la parte superior a la parte inferior de la columna de la izquierda, cada flecha es más delgada que la anterior debido a que la proporción de especies que procede de una etapa a la otra es menor que el anterior. Sin embargo, debido a que el número de especies que entran en las vías está aumentando a medida que aumenta el comercio mundial, el número de especies causando impactos perjudiciales está aumentando con el tiempo. En la columna de la derecha, las recomendaciones no se corresponden exactamente con cada etapa de la invasión; y en particular, la recomendación 6 apunta a todas las opciones políticas y de gestión (modificado de Lodge *et al.*, 2006).

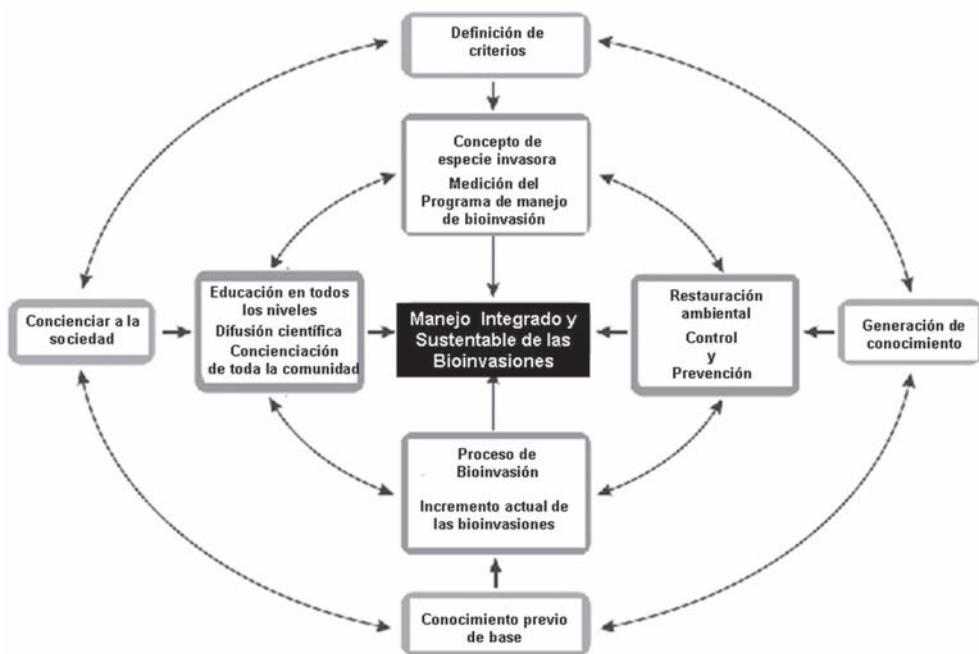


Figura 6. Los cuatro componentes del manejo integrado de especies invasoras (Darrigran *et al.*, 2012b)

del cuarto componentes más periféricos de la Figura 6, destacando a la educación de la sociedad, que mantiene a los otros tres componentes activos. Esta educación debe realizarse en todos niveles, con el objetivo de crear y mantener la

conciencia del problema de las bioinvasiones en la sociedad en su conjunto y lograr de esta forma la conservación del ambiente en general y del marino en particular.

BIBLIOGRAFÍA

- Balech E. y Ehrlich M.D. 2008. Esquema biogeográfico del Mar Argentino. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero 19: 45-75.
- Branquart E. 2007. Alert, black and watch lists of invasive species in Belgium. Harmonia version 1.2, Belgian Forum on Invasive species, accessed on 18/11/2013 <http://ias.biodiversity.be>
- Brugnoli E., Clemente J., Riestra G., Boccardi L. y Borthagaray A. 2006. Especies acuáticas exóticas en Uruguay: situación, problemática y gestión. En: Menafra R Rodríguez L Scarabino F & D Conde (Eds.). Bases para la conservación y manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay. Montevideo pp:351-362.
- Carlton J.T. 1989. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conserv. Biol.*, 3:265–273. doi: 10.1111/j.1523-1739.1989.tb00086.x
- Carlton, J.T. y Ruiz, G.M. 2004. Vector science and integrated vector management in bioinvasion ecology: conceptual frameworks. In: Monev, H.A.; McNeely, J.; Neville, L.E.; Schei, P.J.; Waage J.K. (Eds). *Invasive Alien Species: A New Synthesis*. Island Press, Covelo California pp. 369.
- Castellanos Z.A. de and Fernández D. 1965. Sobre la presencia de *Donax hanleyanus* en la costa argentina. *Neotrópica* (Argentina) 11(35): 58
- Castilla J.C., Uribe M., Bahamonde N., Clarke M., Desqueyroux-Faúndez R., Kong I., Moyano H., Rozbacylo N., Santelices B., Valdovinos C., Zavala P. 2005. Down under the Southeastern Pacific: marine non-indigenous species in Chile. *Biol Invas* 7:213–232
- Darrigran, G. y Damborenea C. 2006 Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. EDULP, La Plata. Argentina pp 220.
- Darrigran, G., S.M. Martin, B. Gullo & L. Armendariz. 1998. Macroinvertebrados associated with *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Pelecypoda, Mytilidae) in Río de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia* 367:223-230.
- Darrigran, G. y Damborenea C.. 2011. Ecosystem engineering impacts of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science* 28: 1-7.
- Darrigran G., Binni S. Legarralde T., Borgo S., Vilches A., Gabott B., Damborenea C. Tuntisi M. y Mujica L. 2012a. Estudio Ambiental de una Bioinvasión Acuática a través de la triangulación entre conocimiento científico, Instituciones educativas y comunidad. Actas 7mo Congreso de de Medio ambiente AUGM.
- Darrigran, G.; F. Archuby y M. C. Mansur. 2012b. Manejo integrado de especies invasoras. En: Maria Cristina Dreher Mansur ... [et al.]. *Moluscos líticos invasores no Brasil: biología, prevenção e controle/organizador*. Porto Alegre: Redes Editora. pp 412. https://www.academia.edu/1807539/_Moluscos_líticos_invasores_no_Brasil_biology_prevencao_e_controle.
- Darrigran G., Vilches A. y Legarralde T. 2008. Desinterés del Pasado, Decisiones del Futuro: Educación para prevenir las invasiones biológicas. *Revista Educación en Biología* 11(1):39-52
- Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by animals and plants*. Catalogue 6041/U. Methuen and CO LTD. UK, pp 181.
- Falk-Petersen, J., Bøh T. y Sandlund O. T. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* 8:1409–1424
- Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia. 2008. *Síntesis del estado de conservación del Mar Patagónico y áreas de influencia*, Puerto Madryn, Argentina, Edición del Foro. pp 336. http://www.undp.org.ar/docs/Informes_y_Documentos/sintesis-mar-patagonico.pdf
- Gherardi F. 2007. Biological invasions in inland waters: an overview. In: GHERARDI, F.(ed.) *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*, 3–25. Springer. 730pp. <http://congresos.unlp.edu.ar/index.php/CCMA/7CCMA/paper/viewFile/1078/282> http://www.alterias.be/images/stories/downloads/harmonia_ieia_en.pdf <http://www.boletinbiologica.com.ar/pdfs/N17/Vilches%28teoria17%29.pdf>
- Inbuy. 2013. Base de datos de Invasiones Biológicas para Uruguay. <http://inbuy.fcien.edu.uy>. Consultado 19/11/2013
- Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil/Ministério do Meio Ambiente; Rubens M. Lopes/ IO-USP... [et al.], Editor. Brasília: MMA/SBF, 2009. 440 p. (Série Biodiversidade, 33).
- ISEIA Guidelines. *Invasive Species Environmental Impact Assessment* . http://ias.biodiversity.be/documents/ISEIA_protocol.pdf Consultado 18/11/2013
- IUCN Amenaza marina. Especies exóticas invasoras en el entorno marino http://cmsdata.iucn.org/downloads/amenaza_marina__marine_menace_sp.pdf consultada 30/10/2013.
- IUCN, 2000. Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species, 51st Meeting IUCN Council, Gland.
- Jensen K.R. 2010: NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Molgula manhattensis* – From: Identification key to marine invasive species in Nordic waters – NOBANIS. <http://www.nobanis.org>
- Jones C.G., Lawton J.H. y Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386
- Kolar C.S. y Lodge D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Ecology & Evolution*, 16(4): 199-204.
- Lockwood J., Hoopes M. y Marchetti M. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing pp 304.
- Lodge D.M., Williams, S. MacIsaac, H.J., Hayes K.R., Leung B., Reichard S., Mack R.N., Moyle P.B., Smith M., Andow D.A., Carlton J.T. y McMichael A.. 2006.



- Biological Invasions: Recommendations for U.S. policy and management. *Ecological Applications*, 16(6): 2035-2054.
- Marine Species Identification Portal. <http://species-identification.org/about.php>. Consultado 22/11/2013.
- Masciadri S., Brugnoli E. y Muniz P. 2010. InBUy database of Invasive and Alien Species (IAS) in Uruguay: a useful tool to confront this threat to biodiversity. *Biota Neotropica* 10(4): 205-213. <http://www.biota-neotropica.org.br/v10n4/en/abstract?article+bn03910042010>.
- Nelson T.C. y Stauber L.A. 1940. Observations on some common polychaetes of New Jersey oyster beds with special reference to *Polydora*. *Anatomical Records*, 78: 102-103.
- Orensanz J., Schwindt E., Pastorino G., Bortulus A., Casas G., Darrigran G., Elias R., Lopez Gappa J.J., Obenet S., Pascual M., Penchaszadeh P., Piriz M.L., Scarabino F., Spivak E. D. y Vallarino E.A. 2002. No longer a pristine confine of the Worl Ocean-A survey of exotic marine species in the Southwestern Atlantic. *Biological Invasion* 4: 115-143.
- Pastorino G. 2005. El caracol Rapana venosa (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) en aguas sudamericanas. En *Invasores: Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña*. Pablo E. Penchaszadeh (Coord). Capítulo VI. Buenos Aires: Eudeba 2005 pp 384.
- Penchaszadeh P.E. y Olivier S.R. 1975 Ecología de una población de 'berberecho' *Donax hanleyanus* en Villa Gesell, Argentina. *Malacología* 15: 133-146
- Richardson D.M., Pys'ek P., Rejma'nek M., Barbour M.G., Panetta F.D. y West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107
- Ruiz, G.M., Fofonoff, P., Carlton, J.T., Wonham, M.J. and Hines, A.H.. 2000. Invasions of Coastal Marine Communities in North America: Apparent Patterns, Processes, and Biases. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31:481-531
- Schwindt E., Bortolus A., Idaszkin Y., Savoya V. y Mendez M.M. (Pitu). 2009. Salt marsh colonization by a rocky shore invader: *Balanus glandula* (Darwin, 1854) spreads along the Patagonian coast. *Biological Invasions* 11:1259-1265
- Segers, H and E. Branquart (Eds). 2010. *Science Facing Aliens*. Proceedings of a scientific meeting on Invasive Alien Species, Brussels, May 11 th 2009. Belgian Biodiversity Platform, 2010. https://www.academia.edu/2878580/ISEIA_a_Belgian_non-native_species_assessment_protocol
- Vilches, A., Arcarfa N., y Darrigran G.. 2010. Introducción a las invasiones biológicas. *Boletín Biológica* 17: 14-19.
- World Register of Marine Species. 2013. Search Worms. <http://www.marinespecies.org/> Consultado 22/11/2013

Nómina de autores

Alder, Viviana A. Instituto Antártico Argentino (DNA, MRECIC). Balcarce 290 C1064A- AF Buenos Aires Departamento de Ecología, Genética y Evolución IEGEBA (UBA-CONICET). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) Pabellón II, 4º Piso Ciudad Universitaria C1428EHA Buenos Aires. viviana@ege.fcen.uba.ar

Alonso, Gloria M. (†) División Invertebrados. Museo Argentino de Ciencias Naturales – CONICET. Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires C1405DJR, Argentina. galonso@macn.gov.ar

Boltovskoy, Demetrio. Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IE-GEBA), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires - CONICET, Argentina. demetrio@ege.fcen.uba.ar

Calcagno, Javier A. CEBBAD- Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas Instituto Superior de Investigaciones (ISI). CONICET. Hidalgo 775 -C1405BCK- CABA República Argentina. jkalcagno@gmail.com

Chiesa, Ignacio L. Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. DBBEA-(UBA-CONICET). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) Pabellón II, 4º Piso Ciudad Universitaria. C1428EHA Buenos Aires. ichiesa@macn.gov.ar

Correa, Nancy. Av. Montes de Oca 2124. C1270ABV Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina. ncorrea@hidro.gov.ar

Curelovich, Jessica N. CEBBAD- Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas Instituto Superior de Investigaciones (ISI). CONICET. Hidalgo 775 -C1405BCK- CABA República Argentina. jotakurelovic@gmail.com

Daponte, María C. Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. DBBEA-(UBA-CONICET). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) Pabellón II, 4º Piso Ciudad Universitaria. C1428EHA Buenos Aires. dapontemc@gmail.com

Darrigran, Gustavo. División Zoología Invertebrados. Facultad Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque sin número. La Plata (1900). Argentina. invasion@museo.fcnym.unlp.edu.ar

Diez Mariano J. Laboratorio de Biología de Crustáceos Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET)., Houssay 200, Ushuaia, Argentina. marianodiez@cadic-conicet.gob.ar

Elias, Rodolfo. Departamento de Ciencias Marinas, Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC). Dean Funes 3350, B 7602 AYL Mar del Plata. roelias@mdp.edu.ar

Esnal, Graciela B. Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. DBBEA-(UBA-CONICET). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) Pabellón II, 4º Piso Ciudad Universitaria. C1428EHA Buenos Aires. esnal@bg.fcen.uba.ar

Genzano, Gabriel N. Estación Costera Nágera, Departamento de Ciencias Marinas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Funes 3250, (7600) Mar del Plata, Argentina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), CONICET – UNMdP, Mar del Plata, Argentina. genzano@mdp.edu.ar

Nómina de autores

Gil, Damián G. Departamento de Biología General (FCN) e Instituto de Desarrollo Costero (IDC). Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Ciudad Universitaria Km. 4, Ruta N° 1 s/n (CP 9000) Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina. gil_damian@hotmail.com

Gimenez, Juliana. Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental y Aplicada (IBBEA), CONICET-UBA). Universidad de Buenos Aires. jgimenez@bg.fcen.uba.ar

Güller, Marina. División Invertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Av. Ángel Gallardo 470 (C1405DJR), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. mguller@macn.gov.ar

Liuzzi, Gabriela. Laboratorio de Comunidades Bentónicas, Museo Argentino de Ciencias Naturales – CONICET; Ángel Gallardo 470, (C1405DJR) Buenos Aires. gliuzzi@macn.gov.ar

Lo Russo, Virginia. Laboratorio Meiofauna Marina (UIDSE) Centro Nacional Patagónico, Boulevard Brown 2915 U9120ACD, Puerto Madryn, Chubut, Argentina. lorusso@cenpat.edu.ar

López Gappa, Juan. División Invertebrados. Museo Argentino de Ciencias Naturales – CONICET. Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires C1405DJR, Argentina. lgappa@macn.gov.ar

Lovrich, Gustavo A. Laboratorio de Biología de Crustáceos Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET). Houssay 200, Ushuaia, Argentina. Lovrich@cadic-conicet.gob.ar

Marschoff, Enrique R. Instituto Antártico Argentino. Balcarce 290 - Código Postal C1064AAF - Ciudad Autónoma de Buenos Aires. marschoff@dna.gov.ar

Mianzan, Hermes W. (†). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), PO Box 175, (7600) Mar del Plata, Ar-

gentina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), CONICET – UNMdP, Mar del Plata, Argentina. hermes@inidep.edu.ar.

Orensanz Lobo, J.M. Centro Nacional Patagónico, Boulevard Brown 2915 U9120ACD, Puerto Madryn, Chubut, Argentina. – CONICET. lobo@u.washington.edu

Ortiz, Nicolás. Universidad Tecnológica Nacional – Facultad Regional Chubut. Av. del Trabajo 1536, Puerto Madryn, Argentina. Centro Nacional Patagónico – CONICET. Boulevard Brown 2915, U9120ACD Puerto Madryn, Argentina. nicortiz@cenpat.edu.ar

Pastor de Ward, Catalina T. Laboratorio Meiofauna Marina (UIDSE) Centro Nacional Patagónico, Boulevard Brown 2915 U9120ACD, Puerto Madryn, Chubut, Argentina. pastor@cenpat.edu.ar

Pérez Analía F. CEBBAD- Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas Instituto Superior de Investigaciones (ISI). CONICET. Hidalgo 775 -C1405BCK- CABA República Argentina.analialfperez1@gmail.com

Perez Barros, Patricia. CEBBAD- Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas. Instituto Superior de Investigaciones (ISI). CONICET. Hidalgo 775 -C1405BCK- CABA República Argentina.patopb@yahoo.com

Ré María E. Centro Nacional Patagónico – CONICET. Boulevard Brown 2915, U9120ACD Puerto Madryn, Argentina. re@cenpat.edu.ar

Rubilar, Tamara. LAPEMAR CENPAT- CONICET, B. Brown 2915, (9120) Puerto Madryn, Chubut. rubilar@cenpat.edu.ar

Sabatini, Sebastián E. Laboratorio de Enzimología, Estrés y Metabolismo, IQUIBICEN-Dpto Química Biológica, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Pab. II, Intendente Guiraldes 2160 C1428EHA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. e-mail: sabatini@bg.fcen.uba.ar

Schejter, Laura. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC) - Subsede Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina. schejter@inidep.edu.ar

Schiariti, Agustín. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), PO Box 175, (7600) Mar del Plata, Argentina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), CONICET – UNMdP, Mar del Plata, Argentina. agustin@inidep.gob.ar

Sahade, Ricardo. Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA), CONICET y Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Avenida Vélez Sarsfield 299 (5000) Córdoba, Argentina. rsa-hade@efn.uncor.edu

Tatián, Marcos. Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA), CONICET y Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Avenida Vélez Sarsfield 299 (5000) Córdoba, Argentina. marcostatian@gmail.com

Thatje, Sven. Ocean and Earth Science, University of Southampton, European Way, Southampton SO14 3ZH, United Kingdom. svth@noc.soton.ac.uk

Torres, Santiago. División Zoología Invertebrados. Facultad Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque sin número. La Plata (1900). Argentina. santiagotorres87@gmail.com

Torroglosa, María E. Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental y Aplicada (IBBEA, CONICET-UBA). Universidad de Buenos Aires. metorroglosa@bg.fcen.uba.ar

Zaixso, Héctor E. Instituto de Desarrollo Costero, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Ciudad Universitaria Km 4, Comodoro Rivadavia, Chubut. hzaixso@gmail.com

Zelaya, Diego G. Departamento Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, Pabellón 2, 4º piso (C1428EHA), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. dzelaya@bg.fcen.uba.ar



La Fundación Azara, creada el 13 de noviembre del año 2000, es una institución no gubernamental y sin fines de lucro dedicada a las ciencias naturales y antropológicas. Tiene por misión contribuir al estudio y la conservación del patrimonio natural y cultural del país, y también desarrolla actividades en otros países como Paraguay, Bolivia, Chile, Brasil, Colombia, Cuba y España.

Desde el ámbito de la Fundación Azara un grupo de investigadores y naturalistas sigue aún hoy en el siglo XXI descubriendo especies –tanto fósiles como vivientes– nuevas para la ciencia, y en otros casos especies cuya existencia se desconocía para nuestro país.

Desde su creación la Fundación Azara contribuyó con más de cincuenta proyectos de investigación y conservación; participó como editora o auspiciante en más de doscientos libros sobre ciencia y naturaleza; produjo ciclos documentales; promovió la creación de reservas naturales y la implementación de otras; trabajó en el rescate y manejo de la vida silvestre; promovió la investigación y la divulgación de la ciencia en el marco de las universidades argentinas de gestión privada; asesoró en la confección de distintas normativas ambientales; organizó congresos, cursos y casi un centenar de conferencias.

En el año 2004 creó los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realizan cada dos años. Desde el año 2005 comaneja el Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre “Güirá Oga”, vecino al Parque Nacional Iguazú, en la provincia de Misiones. En sus colecciones científicas -abiertas a la consulta de investigadores nacionales y extranjeros que lo deseen- se atesoran más de 50.000 piezas. Actualmente tiene actividad en varias provincias argentinas: Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Chaco, Catamarca, San Juan, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz. La importante producción científica de la institución es el reflejo del trabajo de más de setenta científicos y naturalistas de campo nucleados en ella, algunos de los cuales son referentes de su especialidad.

La Fundación recibió apoyo y distinciones de instituciones tales como: Field Museum de Chicago, National Geographic Society, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, Fundación Atapuerca, Museo de la Evolución de Burgos, The Rufford Foundation, entre muchas otras.

www.fundacionazara.org.ar
www.facebook.com/fundacionazara



DELIVERY de LIBROS

Ingresá a

www.vmeditores.com.ar

comprá el libro que quieras y recibilo comodamente en tu domicilio.

Envíos a todo el mundo.



“Los Invertebrados Marinos” es una obra destinada a los interesados en el conocimiento de la invertebradofauna.

Con la participación de los más destacados especialistas en cada grupo, este libro se convierte en un valioso material de consulta para los estudiantes de nivel terciario y universitario, y una herramienta fundamental para el profesional de las ciencias naturales.

Los contenidos que se desarrollan abarcan distribución geográfica, sistemática, morfología, anatomía, reproducción, desarrollo, ecología e importancia económica de cada grupo, descriptos con textos claros y rigurosos, acompañados por gran cantidad de fotografías, gráficos e ilustraciones.

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

 www.vmedidores.com.ar

 Universidad Maimónides

CONICET


ISBN 978-987-3781-02-5

9 789873 781025