

Libros de **Cátedra**

Anatomía e histología de invertebrados

Atlas descriptivo

Francisco Brusa - Cristina Damborenea
-Lisandro Negrete (coordinadores)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

ANATOMÍA E HISTOLOGÍA DE INVERTEBRADOS

ATLAS DESCRIPTIVO

Francisco Brusa
Cristina Damborenea
Lisandro Negrete
(coordinadores)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Índice

Introducción	6
Capítulo 1	
<i>Phylum</i> Porifera	7
<i>Francisco Brusa, Lisandro Negrete y Cristina Damborenea</i>	
Capítulo 2	
<i>Phylum</i> Cnidaria. Anthozoa	19
<i>Daniel Laurretta, Jessica Risaro, Rodrigo Calderón y Nadia Cerino</i>	
Capítulo 3	
<i>Phylum</i> Cnidaria. Medusozoa	38
<i>Cristina Damborenea, Francisco Brusa y Lisandro Negrete</i>	
Capítulo 4	
<i>Phylum</i> Gastrotricha	55
<i>Cristina Damborenea, Lisandro Negrete, Francisco Brusa</i>	
Capítulo 5	
<i>Phylum</i> Entoprocta	61
<i>Lisandro Negrete, Francisco Brusa y Cristina Damborenea</i>	
Capítulo 6	
<i>Phylum</i> Platyhelminthes. Turbellarios	64
<i>Lisandro Negrete, Cristina Damborenea y Francisco Brusa</i>	
Capítulo 7	
<i>Phylum</i> Platyhelminthes Neodermata: Aspidogastrea y Digenea	
74 <i>Verónica Núñez y Fabiana B. Drago</i>	
Capítulo 8	
<i>Phylum</i> Platyhelminthes Neodermata: Monogenea. Cestoda	85
<i>Fabiana B. Drago y Verónica Núñez</i>	

Capítulo 9

Phylum Annelida _____ 96

Francisco Brusa, Lisandro Negrete y Cristina Damborenea

Capítulo 10

Phylum Nemertea _____ 108

Lisandro Negrete, Francisco Brusa y Cristina Damborenea

Capítulo 11

Phylum Mollusca. Solenogastres y Polyplacophora _____ 114

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Capítulo 12

Phylum Mollusca. Bivalvia _____ 127

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Capítulo 13

Phylum Mollusca. Gastropoda _____ 133

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Capítulo 14

Phylum Mollusca. Cephalopoda _____ 142

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Capítulo 15

Lofoforados: *Phylum Bryozoa*, *Phylum Brachiopoda* _____ 151

Lisandro Negrete, Cristina Damborenea y Francisco Brusa

Capítulo 16

Phylum Dicyemida _____ 162

Cristina Damborenea, Francisco Brusa y Lisandro Negrete

Capítulo 17

Gnathifera de vida parásita (Acantocephala) y *Phylum Chaetognatha* _____ 168

Julia Inés Díaz y Francisco Brusa

Capítulo 18

Phylum Nematoda y *Phylum Nematomorpha* _____ 179

Julia Inés Díaz, Francisco Brusa y Lisandro Negrete

Capítulo 19

Phylum Echinodermata. Echinoidea y Holoturoidea _____ 191

Mariano I. Martinez y Renata M. Pertossi

Capítulo 20

Phylum Echinodermata. Crinoidea, Ophiuroidea y Asteroidea _____ 211

Mariano I. Martinez y Renata M. Pertossi

Autores _____ 227

Introducción

Para la enseñanza de la diversidad morfológica y funcional de los animales en general y de los invertebrados no artrópodos (de ahora en adelante invertebrados) en particular, es necesario contar con fuentes de información actualizada de la diversidad, como la presentada en la literatura clásica sobre los invertebrados (e.g., Brusca et al., 2023; Ruppert et al., 2004). Sin embargo, para lograr un aprendizaje significativo es de suma importancia que la diversidad morfo-funcional se explique y ejemplifique sobre la base de la fauna de la región, aquella de Sudamérica, Antártida y regiones marinas circundantes. En la bibliografía actual, la utilización de la fauna local como objeto didáctico es esporádica y se suelen encontrar en fuentes aisladas, fundamentalmente publicaciones en internet, muchas de ellas sin aval científico comprobado.

Se propone una herramienta visual y descriptiva como recurso para la enseñanza, que ayude a los estudiantes a comprender la diversidad y complejidad de los grupos de animales tratados, a través de ilustraciones detalladas, fotografías y descripciones de las características anatómicas e histológicas de diferentes especies de invertebrados, ofreciendo una visión completa de la variación en la morfología a partir de ejemplos locales, lo que facilitará la identificación y comprensión de sus características únicas.

Se utilizan como disparadores imágenes de alta calidad de disecciones o preparaciones totales, según sea el caso. Además, se incluyen reconstrucciones o ilustraciones esquemáticas de la morfología interna y externa que resuman y colaboren en la interpretación morfológica e histológica. La información está organizada de acuerdo con los aspectos evolutivos y funcionales de la anatomía a fin de contextualizar y favorecer la comprensión de la diversidad morfológica y funcional. Se trabaja sobre aproximadamente 16 *phyla* de animales invertebrados presentes en el territorio argentino y que los estudiantes de las carreras de biología y orientaciones afines deben afrontar durante el transcurso de sus carreras de grado. Estos últimos se organizan considerando la diversidad morfológica de cada *phylum*. En consecuencia, algunos capítulos abarcan un único *phylum*, mientras que otros incluyen más de un *phylum* (e.g., los lofoforados). Asimismo, debido a su elevada diversidad morfológica, algunos *phyla* se desarrollan en varios capítulos (e.g., Mollusca).

Esta contribución no aspira a sustituir obras que son utilizadas habitualmente por los estudiantes de grado de diversas universidades sino, por el contrario, pretende ser un complemento de dicha literatura de referencia, ejemplificando formas de vida en su mayor parte nativas del Cono Sur.

Referencias

- Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates*. London: Oxford University Press.
- Ruppert E. E., Fox R.S. y Barnes R. D. (2004). *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach*, 7th Ed Brooks/Cole Thompson, Belmont, 962 pp.

CAPÍTULO 1

Phylum Porifera

Francisco Brusa, Lisandro Negrete y Cristina Damborenea

Introducción

Las esponjas (Porifera) son metazoos sésiles, marinos, aunque algunos habitan aguas continentales, con un sistema acuífero en el que una capa interna de células flageladas (coanocitos) genera una corriente de agua unidireccional a través del cuerpo. Poseen células móviles con capacidad de diferenciación (totipotentes), que les confieren plasticidad morfológica. Tienen un esqueleto interno de sílice o de calcita en forma de espículas, en la mayoría de las especies (Hooper et al., 2002), aunque otras especies pueden tener esqueletos orgánicos o incluir elementos externos, como granos de arena.

Las esponjas adultas son sésiles, con tamaños diversos desde 3-10 mm a 1,5-2 metros. Tienen diversos modos de crecimiento, entre ellos hay formas erectas ramificadas, columnares, palmadas, amorfas, perforantes, entre muchas otras (Figura 1.1).

Las esponjas son animales filtradores que utilizan este medio para alimentarse, reproducirse, eliminar desechos, etc. Si bien los coanocitos, generadores de la corriente de agua, son los principales encargados de la captura del alimento en suspensión, la mayoría de las células en contacto con el agua pueden participar de este proceso (Hahn-Keser y Stockem, 1997). Hay esponjas carnívoras, que atrapan pequeños invertebrados por medio de filamentos que poseen espículas a modo de ganchos. Lo atrapado es digerido en el mesohile de la esponja.

El *phylum* cuenta con más de 10.400 especies actuales distribuidas en las clases Calcarea, Demospongiae, Homoscleromorpha y Hexactinellida.

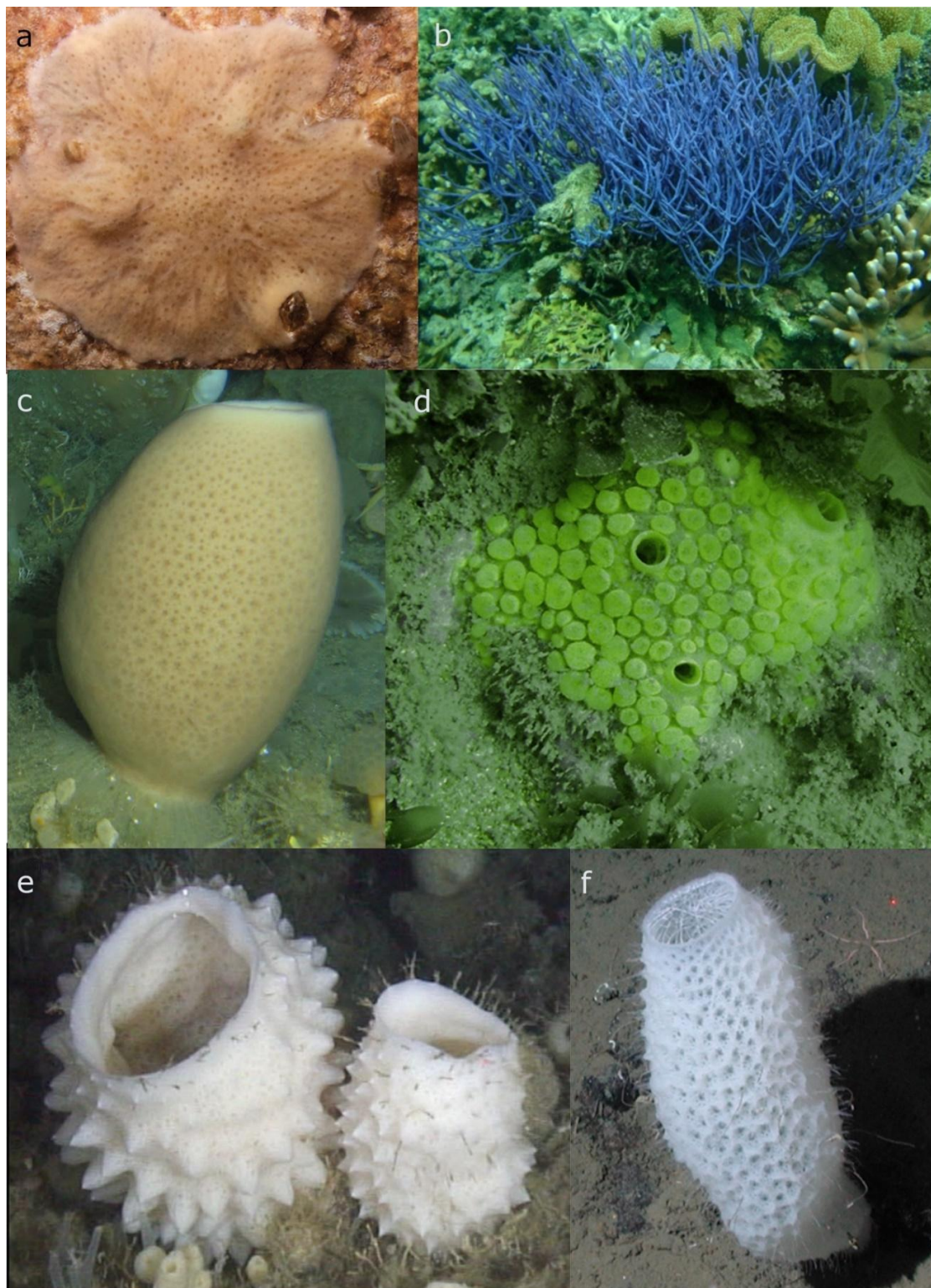
Anatomía general

La superficie del cuerpo de las esponjas está formada por pinacocitos. El mesohile (capa intermedia) está desprovisto de cualquier elemento acuífero. Los coanocitos se ubican en un continuo de tubos ramificados de forma variable entre los ostíolos y el o los ósculos (Figura 1.2).

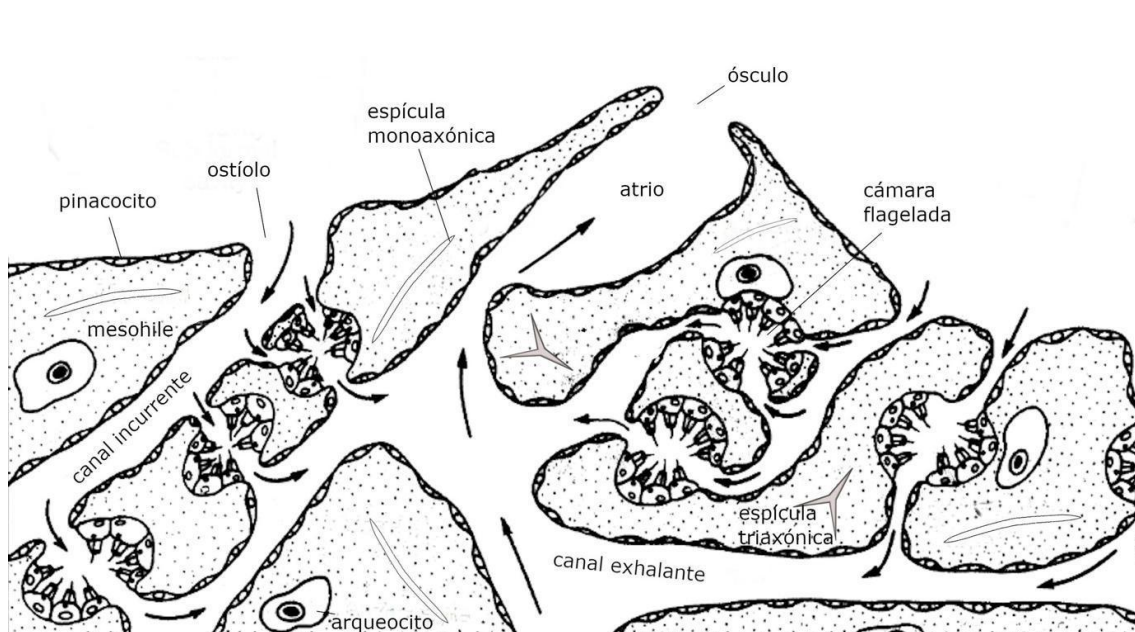
El esqueleto de las esponjas está compuesto por elementos inorgánicos de carbonato de calcio (Calcarea, algunas Demospongiae) o sílice (Hexactinellida, Demospongiae, Homoscleromorpha). Los componentes inorgánicos pueden disponerse sueltos a modo de espículas, fusionarse varias de ellas o formar un esqueleto continuo. Pueden tener esqueletos orgánicos de colágeno o fibras de espongina (algunas Demospongiae). Los elementos esqueléticos se ubican en el mesohile.

Figura 1.1

Diversidad de modos de crecimiento de esponjas



Nota. a, Adaptado de Robert et al., 2022. b, Adaptado de Van Soest et al., 2012. c y e, Adaptado de Federwisch et al., 2020. d, Adaptado de Chris Moody. CC BY-NC-SA 2.0. f, Adaptado de <https://www.inaturalist.org/taxa/908110-Euplectella-aspergillum>. NOAA/Monterey Bay Aquarium Research Institute. PD.

Figura 1.2*Anatomía generalizada del cuerpo de una esponja*

La figura no está en escala.

Nota. Adaptado de Reiswig et al., 2010.

Las clases de esponjas difieren en su organización. Esponjas de las clases Calcarea, Demospongiae y Homoscleromorpha tienen un nivel celular de organización. En contraste, el cuerpo de esponjas de la clase Hexactinellida está construido principalmente por una voluminosa red de formaciones sincitiales.

La clase Calcarea se caracteriza por un esqueleto de espículas de carbonato de calcio que pueden tener un eje (diactinas), tres radios (triactinas), cuatro radios (tetractinas), y/o espículas multirradiadas (Figura 1.3). Esta clase incluye aproximadamente 770 especies. Algunas con un esqueleto basal denso, donde las espículas están cementadas juntas. El sistema acuífero puede tener varias organizaciones, desde formas denominadas asconoides, solenoides, syconoides, sylleibide o leuconoide. Las esponjas calcáreas son vivíparas, con una larva hueca (calcioblástula y anfiblástula). Todas las esponjas de la clase Calcarea son marinas.

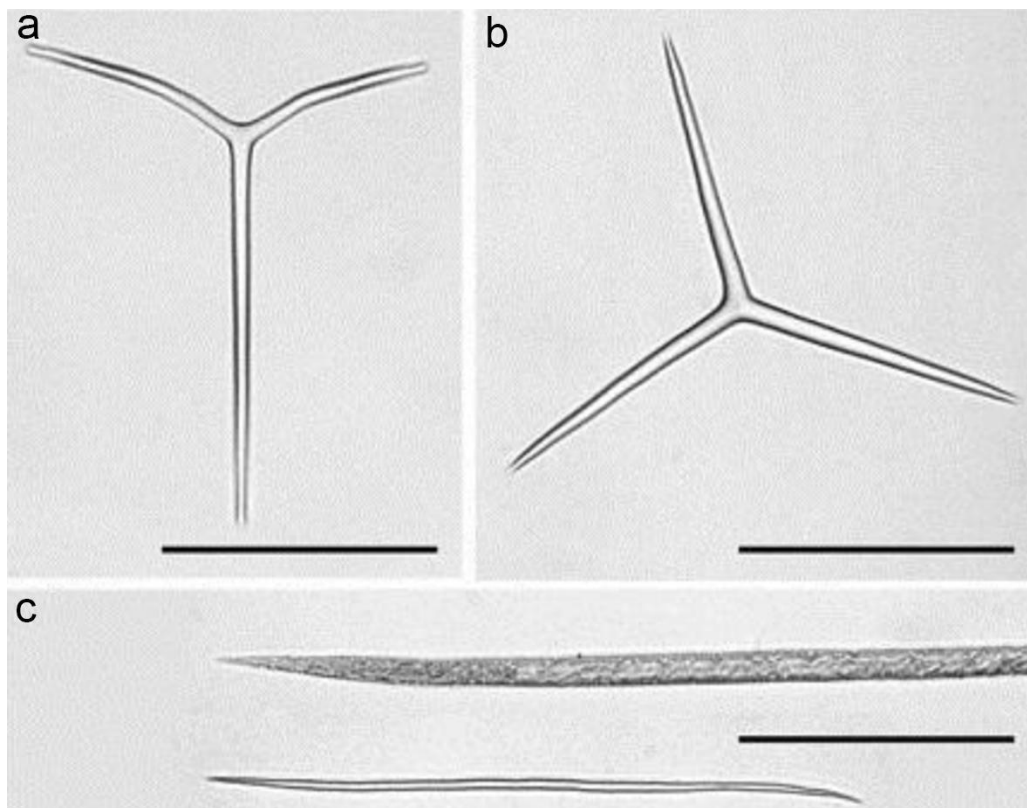
La clase Hexactinellida, con aproximadamente 670 especies, comúnmente llamadas esponjas de vidrio, son de forma variada. Poseen espículas hexactinas (seis radios), con tres ejes. Las espículas se dividen en micro y megascleras que a menudo se fusionan formando redes esqueléticas rígidas (Figura 1.4). Existen sincitios llamados membranas dermales y membranas atriales, sin células diferenciadas en esas capas. Grandes cámaras flageladas se organizan de acuerdo con el tipo leuconoide. Todas las esponjas vítreas son vivíparas, con larva trichimella (larva con zona mediana ciliada con células mononucleadas, multiciliadas, con estructuras sincitiales y esqueleto especial larval). Hexactinellida son esponjas marinas, principalmente de aguas profundas.

La clase Demospongiae posee alrededor de 8850 especies y comprende esponjas cuyo esqueleto consiste de fibras de espongina solamente, o de fibras de espongina combinadas con espículas silíceas (generalmente, mega y microescleras). Las megascleras, más grandes que las microescleras, en su mayoría son monoaxonas y tetraxonas (Figura 1.5). El sistema acuífero es leuconoide. Algunas esponjas son carnívoras sin sistema acuífero. Algunas especies son horadoras y viven en sustratos calcáreos, contribuyendo a su bioerosión. Las larvas son en su mayoría parenquimelas. Son ovíparas y vivíparas. Las demosponjas son marinas y de aguas continentales.

La clase Homoscleromorpha incluye 120 especies. El esqueleto inorgánico, si está presente, consiste en pequeñas caltropas silíceas (espículas tetraxonas, equiangulares de radios iguales) y/o sus derivados (Figura 1.6). El sistema acuífero es sylleibide o leuconoide. Las cámaras de coanocitos son grandes. Membrana debajo del coanodermo y el pinacodermo. Los pinacocitos son flagelados. Todos los Homoscleromorpha son vivíparos con larvas huecas de tipo cinctoblástula (larvas huecas, completamente ciliadas, con un cinturón de células con cuerpos paracristalinos intranucleares en la región posterior). Pueden ser gonocóricos y hermafroditas simultáneos. Todos los homoscleromorfos son esponjas marinas.

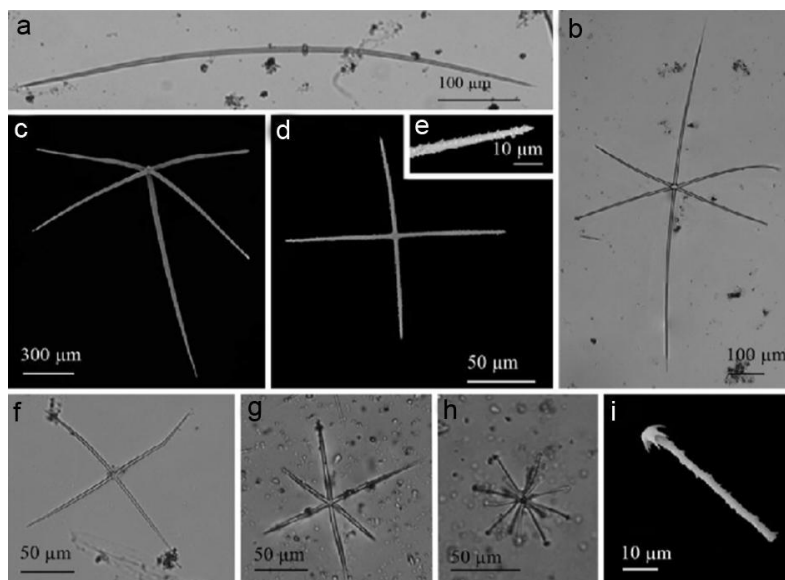
Figura 1.3

Espículas de esponjas de la Clase Calcarea



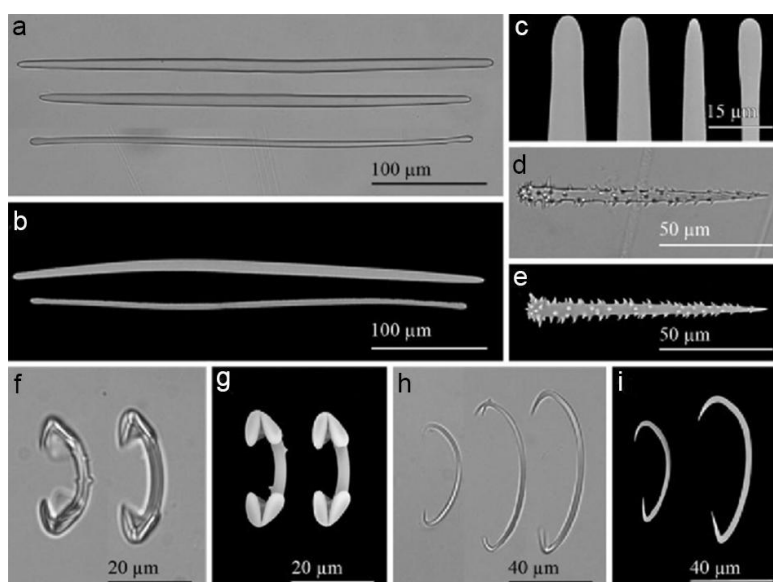
Escala 100 μm. a y b, espículas triactinas; c, espículas monoaxonas (diactinas).

Nota. Adaptado de Rapp, 2015.

Figura 1.4*Espículas de esponjas de la Clase Hexactinellida*

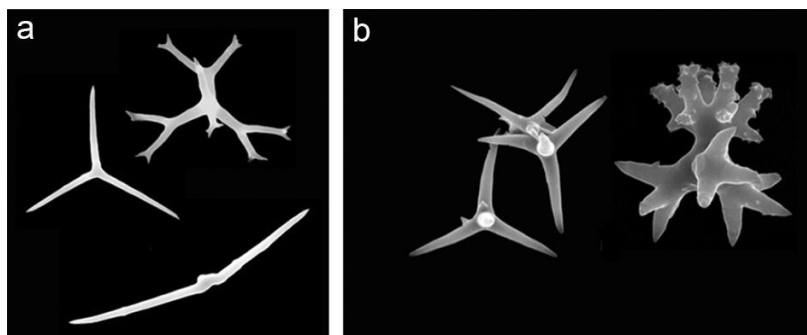
a, espícula monoaxona (diactina); b, espícula hexactina; c, espícula pentactina; d, estauractina (hexactina modificada); e, detalle de las espinas en uno de los radios de la estauractina; f, estauractina (hexactina modificada), con uno de sus radios anormal; g, espícula hexactina; h, microesclera (discohexáster); i, detalle de uno de los radios del discohexáster donde se observan microespinas.

Nota. Adaptado de Sitjà et al., 2019 Licencia CC-BY-4.0.

Figura 1.5*Espículas de esponjas de la Clase Demospongiae*

a y b, espículas monoaxonas (estróngilos); c, detalles de los extremos distales de diferentes estróngilos; d y e, microscleras (acanthostilos); f-i, diferentes tipos de microscleras curvadas de tipo quela (f y g), y de tipo sigmoide (h e i).

Nota. Adaptado de Sitjà et al., 2019 Licencia CC-BY-4.0.

Figura 1.6*Espículas de esponjas de la Clase Homoscleromorpha*

a, espículas caltropas y sus modificaciones con dos y tres puntas y; b, diferentes formas de caltropas.

Nota. Adaptado de Van Soest et al., 2012.

Histológicamente, el cuerpo de la esponja se divide en tres partes: la capa externa (pinacodermo), las capas internas (coanodermo y endopinacodermo) y el mesohile, el espacio interno del cuerpo de la esponja que está encerrado por las demás capas (Figura 1.2).

El pinacodermo está representado por el exo-, baso- y endopinacodermo. El exopinacodermo forma la cubierta externa de la esponja. El basopinacodermo se desarrolla en la base de la esponja y la fija al sustrato. El endopinacodermo forma las paredes de las cavidades subdérmicas y los canales del sistema acuífero (Figura 1.2), excluyendo las regiones de las cámaras de los coanocitos. Existen varios tipos de pinacocitos.

Los exopinacocitos, ubicados en el exopinacodermo, son las células que recubren la esponja y pueden tener forma de T o ser fusiformes en sección transversal. El exopinacodermo contiene ostíolos, numerosas estructuras microscópicas, de 4 a 100 μm de diámetro, a través de las cuales se atrae el agua hacia el sistema acuífero de la esponja (Figura 1.7).

Los endopinacocitos, ubicados en el endopinacodermo, son células poligonales aplanadas, ahusadas en sección transversal. Los endopinacocitos recubren los canales inhalantes y exhalantes del sistema acuífero (Figura 1.7). La superficie externa de los endopinacocitos está cubierta por una capa de glicocálix (Boury-Esnault et al., 1984). La superficie basal a menudo forma numerosas proyecciones (pseudópodos) para el anclaje en la matriz extracelular. En todos los Homoscleromorpha y en algunos Demospongiae, los endopinacocitos portan flagelos (Boury-Esnault et al., 1984). La presencia de flagelos parece estar asociada con la participación de los endopinacocitos en la generación de corrientes de agua a través del sistema acuífero. Sin embargo, en algunas demosponjas, los endopinacocitos que recubren el ósculo tienen cilios cortos no móviles, presumiblemente con función sensorial, que pueden estar involucrados en la coordinación del comportamiento simple de las esponjas (Ludeman et al., 2014).

Los coanocitos son el único tipo celular del coanodermo, y forman las cámaras de coanocitos (o canales). A diferencia del pinacodermo, el coanodermo es una capa cúbica o en empalizada. Los coanocitos pueden ser cilíndricos, cúbicos, trapezoidales o ligeramente aplanados. Estas

células tienen un flagelo rodeado de un collar de microvellosidades citoplasmáticas interconectadas por puentes de glicocáliz (Figura 1.8).

Diversas células ocupan el espacio interno de las esponjas en el mesohile. Este contiene elementos celulares y esqueléticos, macromoléculas y, a menudo, bacterias, arqueas y cianobacterias.

Los colencitos (lofocitos) son células móviles que participan en la secreción de colágeno y la formación de sus fibrillas. Estas células se pueden encontrar en todo el mesohile. Su actividad secretora es evidente a partir de la deposición de fibrillas de colágeno orientadas cerca de las células, a veces adheridas a la membrana celular (Bonasoro et al., 2001).

Los espongocitos son células ameboides responsables de la secreción de espongina en diferentes formas. Los espongocitos siempre forman grupos de varias células durante la secreción de espongina. Un tipo especial de espongocitos participan en el desarrollo de las gémulas en las esponjas de agua dulce de la familia Spongillidae. Las gémulas son estructuras resistentes compuestas por una masa interna de arqueocitos [tesocitos] cargados con reservas y encerrados en una envoltura protectora no celular. Estos espongocitos forman una estructura a modo de empalizada alrededor de la gémula en desarrollo y secretan una cubierta de colágeno y quitina (Ehrlich et al., 2013).

Los esclerocitos son células móviles que secretan elementos del esqueleto mineral: espículas. Dependiendo del tamaño y, por lo tanto, del tipo de espícula producida (megaesclera o microesclera), los esclerocitos se dividen en megaesclerocitos y microesclerocitos, siendo estos últimos de menor tamaño.

Las microescleras y microesclerocitos son característicos sólo de Demospongiae y Hexactinellida. El esqueleto mineral de Homoscleromorpha y Calcarea está formado por megaescleras de diferente tamaño, por lo que los representantes de estas clases tienen solo megaesclerocitos.

Las espículas de sílice de Demospongiae, Hexactinellida y Homoscleromorpha se sintetizan intracelularmente en vacuolas alrededor de un filamento axial orgánico (Uriz et al., 2003).

En las esponjas calcáreas las espículas siempre son sintetizadas extracelularmente por el grupo (2–6 células) de esclerocitos que forman una vacuola extracelular, donde se produce una mayor concentración de iones calcio (Uriz, 2006).

Los amebocitos son células móviles comunes del mesohile y a menudo son el principal tipo celular en él.

Los arqueocitos son amebocitos con una alta relación núcleo/citoplasma (Figura 1.2.). Se encuentran en Demospongiae y Hexactinellida (en los que son los únicos elementos celulares independientes de los principales tejidos sincitiales) y representan una de las líneas madre en las esponjas de estas clases (Funayama, 2008).

Los miocitos son las células contráctiles del mesohile de muchas demosponjas y esponjas calcáreas. En algunas esponjas, los miocitos pueden aparecer en grandes estructuras concéntricas de múltiples capas (esfínteres), alrededor de grandes canales exhalantes y ósculos, mientras que en otras especies se encuentran dispersas en el mesohile cerca de los canales del

sistema acuífero (Bagby, 1966). Los miocitos son células fusiformes con un núcleo ovóide, que se encuentra en la parte central de la célula.

Figura 1.7

Anatomía de esponjas asconoide, siconoide, sylleibide y leuconoide

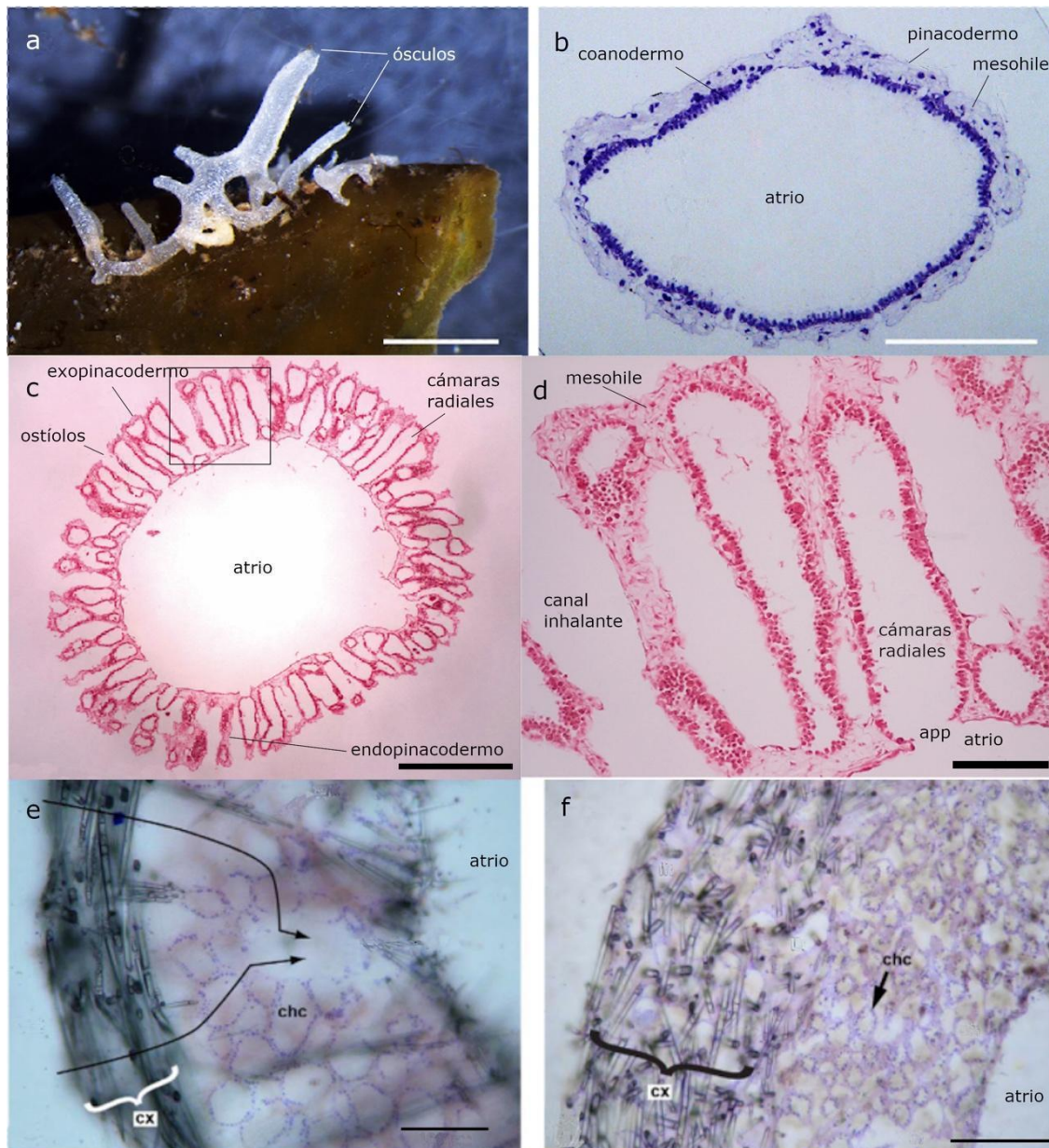


Imagen a, es una vista general de una esponja asconoide; b, corte histológico de una esponja asconoide; c, corte histológico de una esponja siconoide; d, detalle (recuadro en b) de la pared corpora de una esponja siconoide; e, detalle de una esponja sylleideide; f detalle de una esponja leuconoide. Abreviaturas, app: apópilo, cx región cortical de la esponja (cortex), chc: cámaras de coanocitos. Las flechas negras de e muestran la circulación del agua. Escalas a: 2mm, b, d: 100 μ m, c: 1mm, e: 150 μ m, f: 300 μ m.

Nota. a y b adaptado de Lavrov et al. 2022. c y d adaptado de M. Perkins, <https://marcperkins.photoshelter.com> e y f adaptado de Voigt et al., 2012.

Figura 1.8
Anatomía de esponjas solenoide

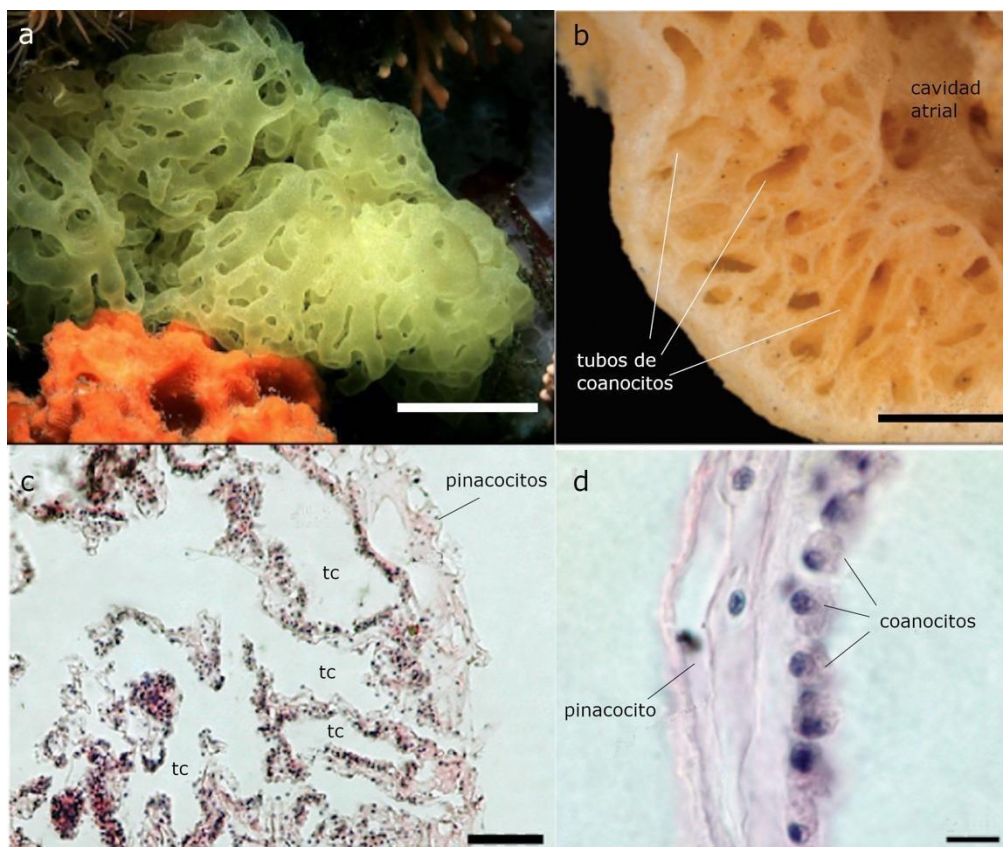


Imagen a, aspecto externo de una esponja solenoide; b, sección gruesa mostrando anatomía interna; c y d, cortes histológicos de la esponja solenoide. Escalas, a: 5mm, b: 2,5mm, c: 50 μm y d: 2 μm .

Nota. a, adaptado de National Museums Northern Ireland. b-d, adaptado de Cavalcanti y Klautau 2011.

El sistema de canales acuíferos es el rasgo más característico de la organización de los poríferos.

El agua que ingresa a los canales inhalantes a través de los ostíolos se mueve por los canales inhalantes hasta las cámaras de los coanocitos y luego, a través del sistema de canales exhalantes, hasta la gran abertura exhalante, el ósculo. El sistema acuífero lleva agua a través de la esponja hasta las células responsables de la recolección de alimentos y el intercambio de gases. Al mismo tiempo, los desechos metabólicos son expulsados por medio de las corrientes de agua.

El flujo unidireccional del agua está asegurado por el batido coordinado de los flagelos de los coanocitos. El sistema acuífero es un sistema modular, fácilmente reorganizable (Ereskovsky, 2003).

En las esponjas se dan cinco tipos de sistemas acuíferos:

1) asconoide: los ostíolos conducen directamente a las cavidades internas completamente revestidas de coanodermo, que se abren a través de un ósculo (Figura 1.9).

2) solenoide: los ostíolos se abren a una red de tubos anastomosados completamente revestidos de coanodermo (es decir, tubos de coanocitos), que conducen a un atrio revestido de endopinacodermo, que se abre a través de un ósculo (Figura 1.10).

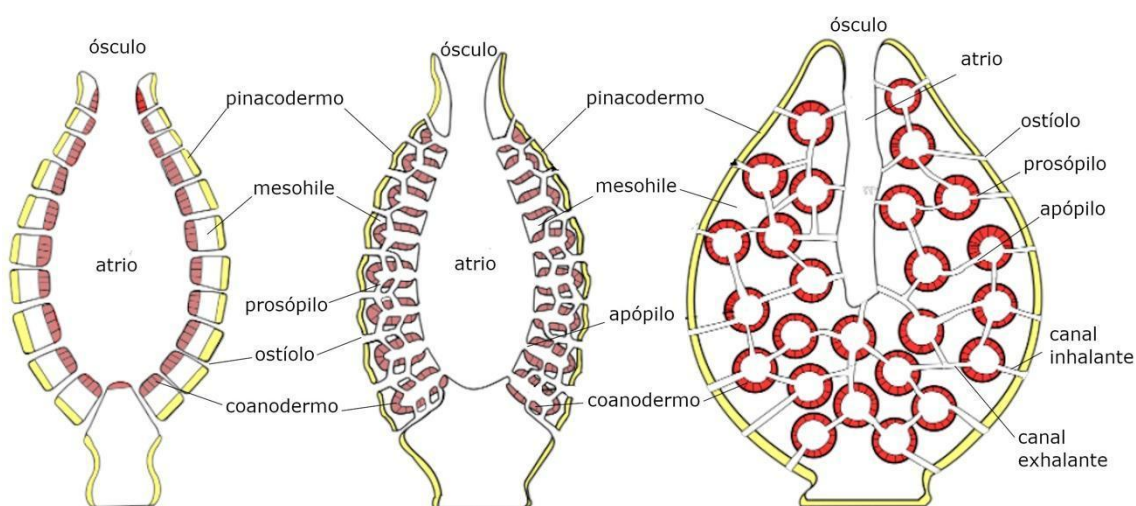
3) siconoide: los ostíolos se abren directamente a cámaras de coanocitos alargadas radialmente o a canales inhalantes cortos, que están conectados a cámaras de coanocitos alargadas a través de prosópilos; las cámaras de coanocitos están conectadas a un único atrio a través de apópilos; el atrio, revestido con endopinacodermo, se abre a través de un ósculo (Figura 1.9).

4) sylleibide: los ostíolos conducen a canales inhalantes cortos que se conectan a prosópilos de cámaras de coanocitos, dispuestas radialmente alrededor de grandes canales exhalantes; las cámaras están conectadas a los canales exhalantes a través de apópilos; los canales exhalantes conducen al atrio, abierto a través de ósculos (Figura 1.10).

5) leuconoide: ostíolos abiertos a canales inhalantes cortos o a grandes cavidades subdérmicas, que conducen a canales inhalantes; los canales inhalantes están conectados a través de prosópilos a numerosas cámaras de coanocitos pequeñas, dispersas en el mesohile; las cámaras de coanocitos conducen a canales exhalantes a través de apópilos; Los canales exhalantes se abren a los atrios que conducen a los ósculos (Figura 1.9).

Figura 1.9

Esquemas de los tipos morfológicos asconoide, siconoide y leuconoide



Nota. Adaptada de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Porifera_Types-fr.svg#file.

Figura 1.10

Esquemas de los tipos morfológicos sylleibide y solenoide

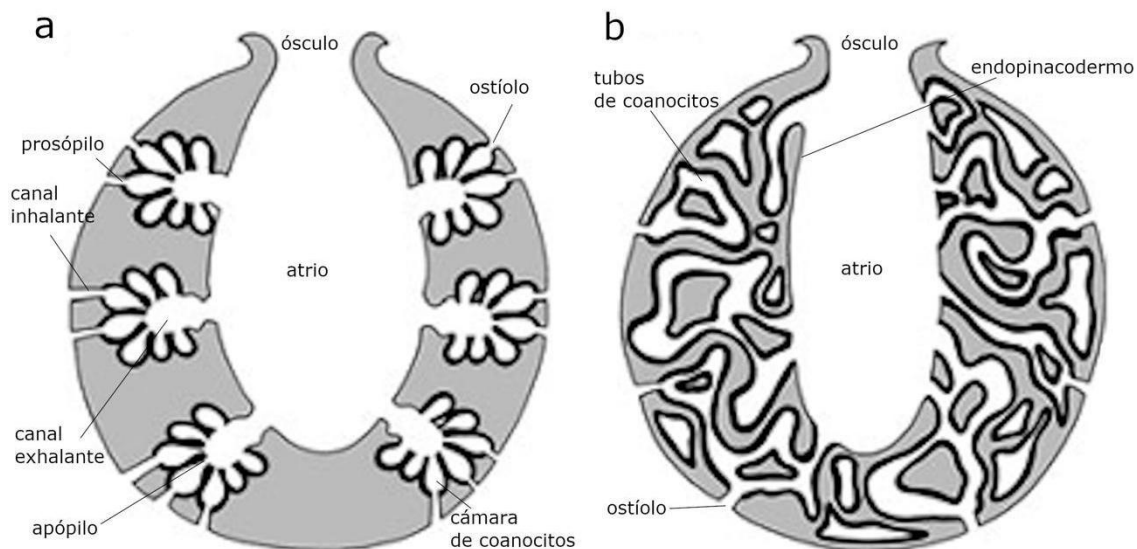


Imagen a, forma sylleibide; b, forma solenoide.

Nota. Adaptado de Cavalcanti y Klautau, 2011.

Referencias

- Bagby, R. M. (1966). The fine structure of myocytes in the sponges *Microciona prolifera* (Ellis and Sollander) and *Tedania ignis* (Duchassaing and Michelotti). *Journal of Morphology*, 118, 167-182.
- Bonasoro, F., Wilkie, I. C., Bavestrello, G., Cerrano, C. y Candia, D. (2001). Dynamic structure of the mesohyl in the sponge *Chondrosia reniformis* (Porifera, Demospongiae). *Zoomorphology*, 121, 109-121.
- Boury-Esnault, N., de Vos, L., Donadey, C. y Vacelet, J. (1984). Comparative study of the choanosome of Porifera: 1. The Homoscleromorpha. *Journal of Morphology*, 180, 3-17.
- Cavalcanti, F. F. y Klautau, M. (2011). Solenoid: a new aquiferous system to Porifera. *Zoomorphology*, 130, 255-260.
- Ehrlich, H., Kaluzhnaya, O. V., Tsurkan, M. V., Ereskovsky, A., Tabachnick, K. R., Ilan, M., Stelling, A., Galli, R., Petrova, O. V., Nekipelov, S. V., Sivkov, V. N., Vyalikh, D., Born, R., Behm, T., Ehrlich, A., Chernogor, L. I., Belikov, S., Janussen, D., Bazhenov, V. V. y Wörheide, G. (2013). First report on chitinous holdfast in sponges (Porifera). *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 280 (1762), 20130339.
- Ereskovsky, A.V. (2003). The problem of colonial, modular and individual nature of the sponges and special features of their morphogeneses during growth and asexual reproduction. *Russian Journal of Marine Biology*, 29 (Suppl. 1), 46-56.

- Federwisch, L., Janussen, D. y Richter, C. (2020). Macroscopic characteristics facilitate identification of common Antarctic glass sponges (Porifera, Hexactinellida, Rossellidae). *Polar Biology*, 43, 91-110.
- Funayama, N. (2008). Stem cell system of sponge. En T.C.G. Bosch (Ed.), *Stem Cells* (pp 17-35). Springer.
- Hahn-Keser, B. y Stockem, W. (1997). Detection of distinct endocytotic and phagocytotic activities in epithelial cells (pinacocytes) of freshwater sponges (Porifera, Spongillidae). *Zoomorphology*, 117, 121-134.
- Hooper, J. N. A., Van Soest, R. W. M. y Debrenne, F. (2002). Phylum Porifera Grant, 1836. En J.N.A. Hooper y R.W.M. Van Soest (Eds.), *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* (pp 9-13). Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Lavrov, A. I., Bolshakov, F. V., Tokina, D. B. y Ereskovsky, A. V. (2022). Fine details of the choanocyte filter apparatus in asconoid calcareous sponges (Porifera: Calcareia) revealed by ruthenium red fixation. *Zoology*, 150, 125984.
- Ludeman, D., Farrar, N., Riesgo, A., Paps, J. y Leys, S. P. (2014). Evolutionary origins of sensation in metazoans: functional evidence for a new sensory organ in sponges. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 3.
- Rapp, H. T. (2015). A monograph of the calcareous sponges (Porifera, Calcareia) of Greenland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95(7), 1395-1459.
- Reiswig, H. M., Frost, T. M. y Ricciardi, A. (2010). Porifera. En J. H. Thorp y A. P. Covich (eds.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (pp 91-123). Elsevier.
- Robert, C., Pereira, R. y Thollessen, M. (2022). Addition to Sweden's freshwater sponge fauna and a phylogeographic study of *Spongilla lacustris* (Spongillida, Porifera) in southern Sweden. *European Journal of Taxonomy*, 828(1), 138-167.
- Sitjà, C., Maldonado, M., Farias, C. y Rueda, J. L. (2019) Deep-water sponge fauna from the mud volcanoes of the Gulf of Cadiz (North Atlantic, Spain). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99, 807-831.
- Uriz, M. J. (2006). Mineral skeletogenesis in sponges. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 322-356.
- Uriz, M. J., Turon, X. y Becerro, M. (2003). Silica deposition in Demosponges. En W. E. Müller (Ed.), *Silicon Biomineralisation* (pp 163-193). Springer.
- Van Soest, R., Boury-Esnault, N., Vacelet, J., Dohrmann, M., Erpenbeck, D., De Voogd, N., Santodomingo, N., Vanhoorne, B., Kelly, M. y Hooper, J. (2012). Global Diversity of Sponges (Porifera). *PLoS ONE*, 7(4), e35105.
- Voigt, O., Wülfing E. y Wörheide, G. (2012). Molecular Phylogenetic Evaluation of Classification and Scenarios of Character Evolution in Calcareous Sponges (Porifera, Class Calcareia). *PLoS ONE*, 7(3), e33417.

CAPÍTULO 2

Phylum Cnidaria. Anthozoa

Daniel Laurretta, Jessica Risaro, Rodrigo Calderón y Nadia Cerino

Phylum Cnidaria

El *Phylum Cnidaria* corresponde a un grupo de invertebrados exclusivamente acuáticos ampliamente distribuido en el mundo. Según el grupo es posible encontrarlos desde la región intermareal hasta las aguas profundas, desde los polos hasta el ecuador, tanto en agua dulce como salada. Incluye dos *subphyla* y siete Clases (Tabla 2.1): Medusozoa, que incluye organismos con dos formas corporales (pólipo y medusa, aunque no en todos los grupos incluidos) y Anthozoa, que solo presentan forma pólipo. Poseen una única cavidad interna llamada celenterón y una boca rodeada (generalmente) por tentáculos. La organización es de tipo tisular (i.e. no forman órganos) y son diploblásticos (i.e., poseen solo dos capas embrionarias), por lo que el cuerpo de un cnidario está formado básicamente por tres capas de tejidos: una capa externa (epidermis, derivada del ectodermo), una capa interna (gastrodermis, derivada del endodermo) y una capa intermedia de matriz extracelular (mesoglea) con diferente grado de desarrollo según el grupo. La simetría en el grupo es radial, al menos primariamente, y frecuentemente está modificada. A pesar de las diferencias morfológicas que presentan los grupos de cnidarios, la característica que los une es la presencia de un tipo especial de células llamadas **cnidocitos**, que tienen la capacidad de producir **cnidocistos**.

Tabla 2.1

Clasificación de los grandes grupos de cnidarios

<i>Phylum Cnidaria</i>
<i>Subphylum Medusozoa</i>
Clase Cubozoa
Clase Hydrozoa
Clase Myxozoa
Clase Scyphozoa
Clase Staurozoa
<i>Subphylum Anthozoa</i>
Clase Hexacorallia
Clase Octocorallia

Nota: tomado de McFadden et al., 2022.

Subphylum Anthozoa

Los antozoos presentan únicamente fase pólipo, y son casi exclusivamente marinos, aunque existen algunas especies que viven en aguas salobres. Los pólipos son generalmente de mayor tamaño que en el caso de Medusozoa, pudiendo alcanzar más de 1 m de diámetro de **disco oral**, y pueden ser solitarios o coloniales; en este último caso las colonias pueden ser **monomórficas** o **polimórficas**. Poseen una faringe que se proyecta hacia el **celenterón**, pero que no llega al **disco pedal**, y la cavidad interna del pólipo se encuentra dividida además por **mesenterios**. Este grupo de cnidarios incluye a las anémonas de mar, corales duros, corales negros y octocorales.

Clase Hexacorallia

Este grupo incluye a los corales duros, corales negros y anémonas de mar. Existen formas solitarias y coloniales, pero en todos los casos los pólipos son **monomórficos**. Los pólipos tienen simetría hexámera (aunque las variaciones a dicho esquema son frecuentes) y presentan cnidocistos del tipo espirocisto.

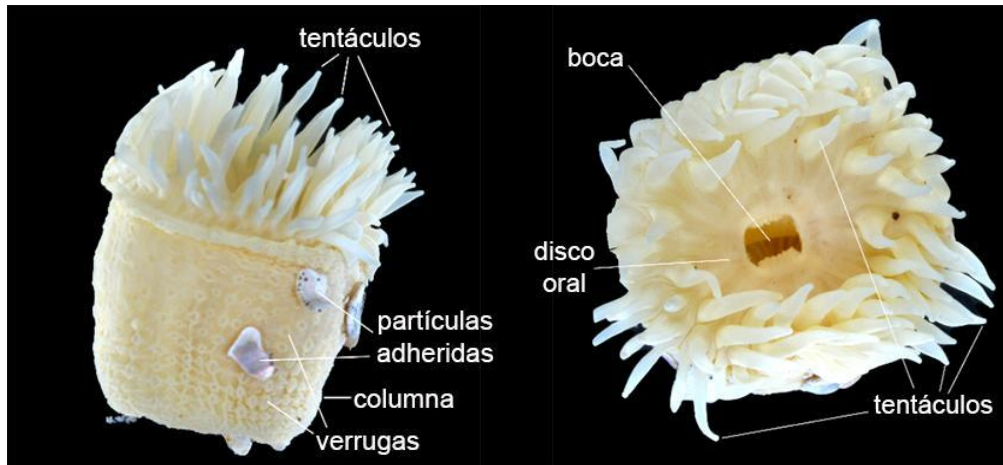
Orden Actiniaria (anémonas de mar)

Las anémonas de mar son pólipos solitarios que no presentan esqueleto. En general poseen pares de mesenterios múltiples de seis, aunque existen especies cuyos mesenterios son múltiples de ocho, diez o no presentan un patrón claro. La anatomía general del pólipo de una anémona de mar puede usarse de base para entender los pólipos de todos los hexacorales, aunque los diferentes grupos presentan diferencias en su morfología.

El pólipo es en principio un cilindro hueco cerrado en un extremo por el **disco pedal** (que usualmente se adhiere al sustrato) y abierto en el otro extremo por el **disco oral** (Figura 2.1b). El **disco oral** se encuentra cubierto en mayor o menor medida por tentáculos huecos y perforado en el centro, dando lugar a la boca (Figura 2.1b). La columna, que corresponde a los laterales del cilindro, es usualmente la mayor parte del individuo. La forma más sencilla es lisa y cilíndrica, sin diferenciaciones desde el disco oral hasta el disco pedal, aunque puede presentar especializaciones de la pared del cuerpo, como las **ventosas** y las **vesículas** (Figura 2.1a). Desde la boca, extendiéndose por el interior del cuerpo hacia el disco pedal, se encuentra la **faringe** (Figura 2.2). La cavidad interna (**celenterón**) queda entonces dividida verticalmente en dos: una parte superior en donde se extiende la **faringe** y una parte inferior sin ella. A su vez el espacio interno se encuentra dividido por láminas radiales longitudinales (**mesenterios**), generando pequeños compartimentos de diferentes tamaños (**endocela** y **exocela**) (Figuras 2.3 y 2.4).

Figura 2.1

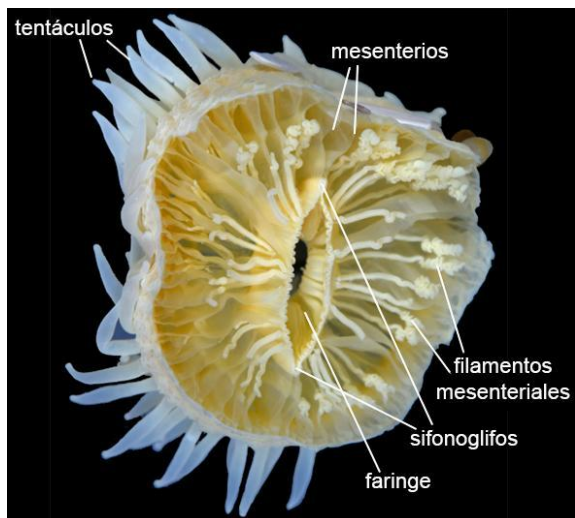
Aulactinia marplatensis



A la izquierda, vista lateral; a la derecha vista oral.

Figura 2.2

Aulactinia marplatensis



Corte transversal a nivel de la faringe.

Figura 2.3

Harenactis argentina. Corte transversal a nivel de la faringe

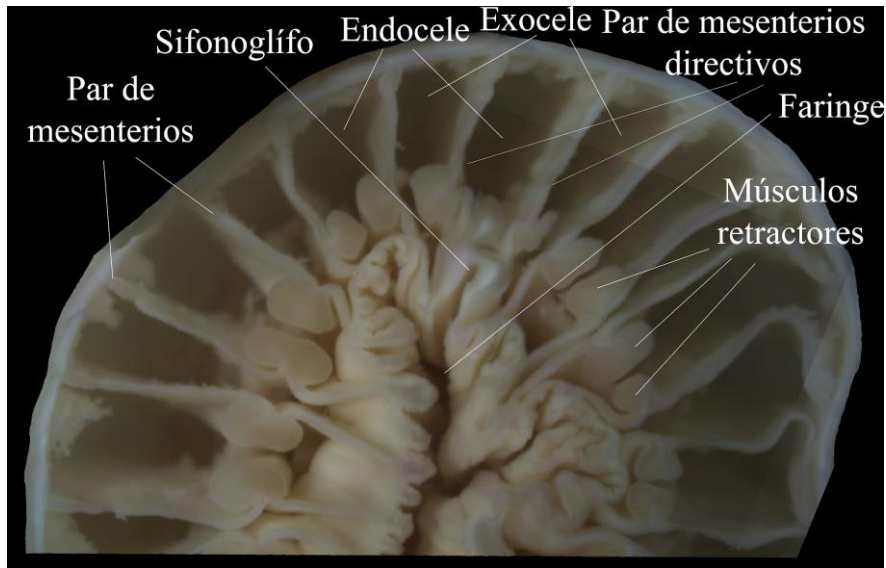
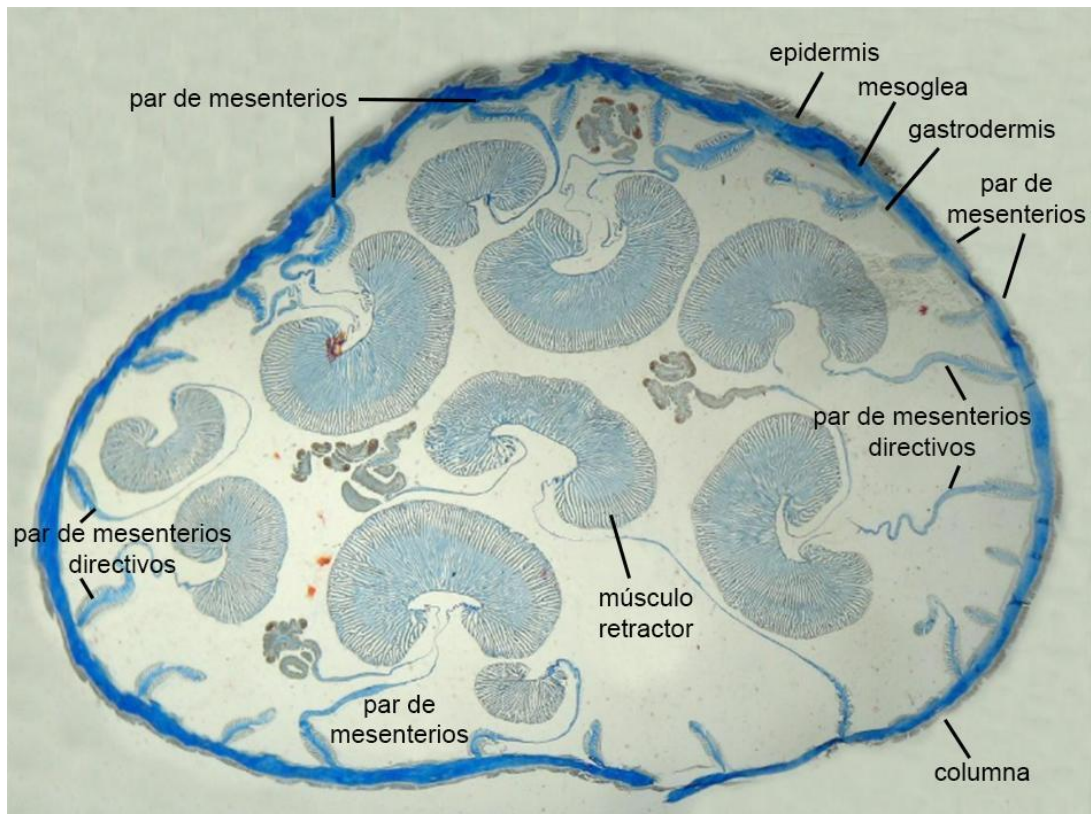


Figura 2.4

Harenactis argentina

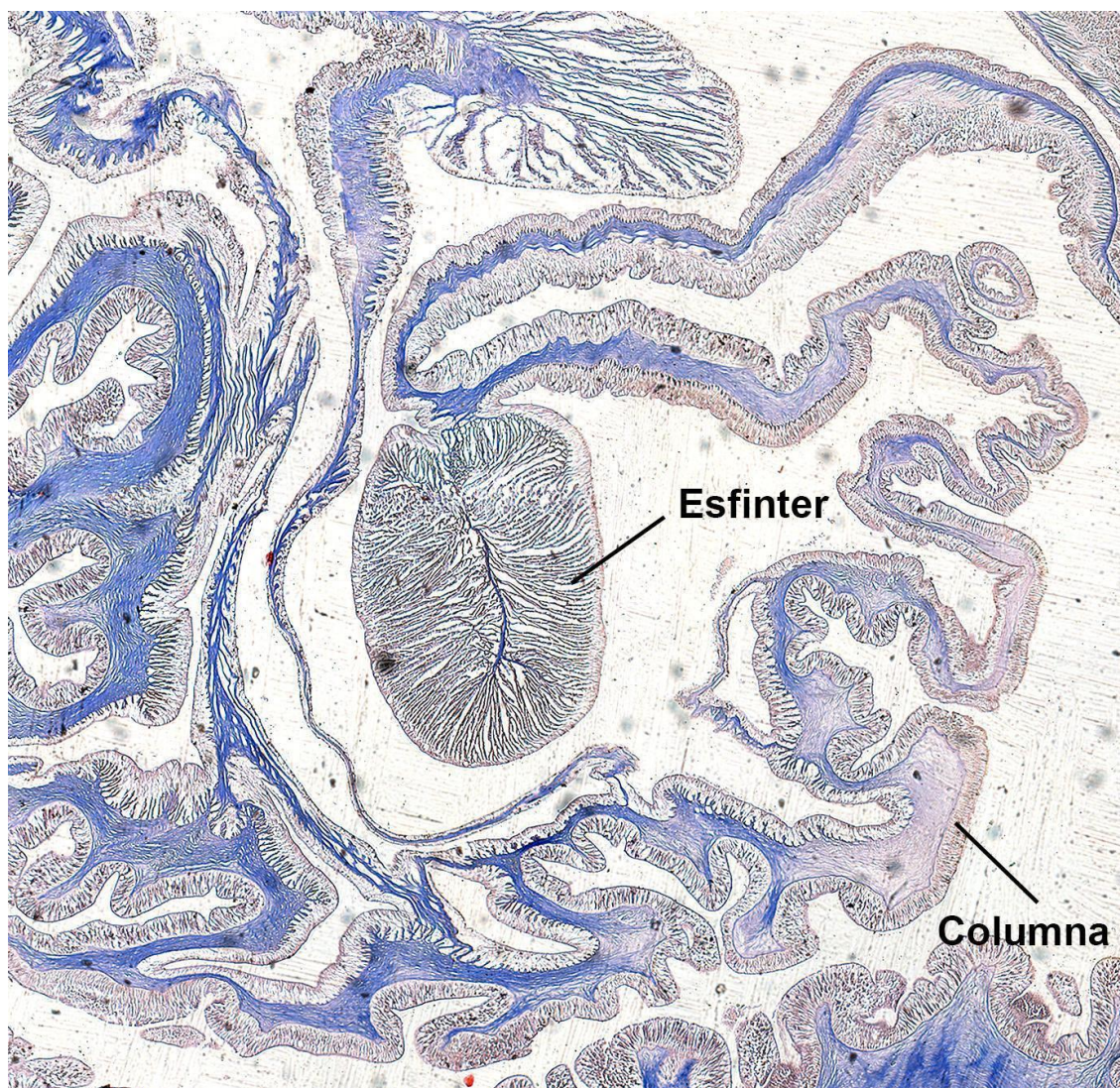


Corte histológico transversal por debajo del nivel de la faringe.

La estructura interna de la mayoría de las partes del cuerpo de un pólipo está compuesta por las tres capas (epidermis, mesoglea y gastrodermis) (Figura 2.4). La columna, el disco oral y pedal, la faringe y los tentáculos están conformados por las tres capas, pero los mesenterios no presentan componente epidérmico: son evaginaciones de la mesoglea recubiertas a ambos lados por gastrodermis. El **esfínter** (Figura 2.5), si está presente, se ubica por debajo del margen. Este músculo permite envolver con el margen el disco oral y los tentáculos durante la retracción (aunque varía según la especie).

Figura 2.5

Corte histológico longitudinal mostrando el esfínter endodermal en una anémona de mar



La estructura típica de un mesenterio puede verse en la Figura 2.4. La parte más próxima a la pared del cuerpo es generalmente delgada y lisa, mientras que hacia el extremo puede

ensancharse por la presencia del músculo retractor, las gametas y, finalmente, por la presencia del **filamento mesenterial**. Los mesenterios tienen un arreglo típico y particular que varía según la especie. Aparecen en pares, donde un par de mesenterios es cualquier par de mesenterios (típicamente) de igual tamaño ubicados adyacentemente, y que comúnmente tienen los músculos retractores enfrentados. Si el primer ciclo tiene seis pares de mesenterios perfectos, cuatro de los pares corresponden a la descripción anterior, pero dos pares se diferencian porque los músculos retractores apuntan hacia afuera del **endocole**. Estos dos pares se conocen como los pares de mesenterios directivos (Figuras 2.3 y 2.4). Usualmente los mesenterios directivos están asociados a los **sifonoglifos** (Figura 2.3), y los cuatro pares restantes se ubican simétricamente respecto a la línea imaginaria que une a los dos **sifonoglifos** y pasa por el espacio formado entre los mesenterios del par directivo. El espacio delimitado por los mesenterios que integran un mismo par se conoce como **endocole**, mientras que el espacio delimitado entre los mesenterios de distintos pares (o, lo que es lo mismo, el espacio entre dos pares de mesenterios) recibe el nombre de **exocole** (Figuras 2.3 y 2.4). Además de los mesenterios anteriores, comúnmente existen otros mesenterios imperfectos, que se agrupan en ciclos (normalmente múltiplos de seis), cada vez de menor tamaño. Dado que los mesenterios generalmente surgen en el espacio entre dos pares de mesenterios, el segundo ciclo de mesenterios se ubica entre los seis espacios delimitados por los seis primeros pares, mientras que el par siguiente se ubica entre los 12 espacios delimitados por los 12 pares de mesenterios anteriores, y el próximo ciclo se ubica entre los 24 espacios delimitados, etc. Esta forma de crecimiento de los mesenterios da lugar a las típicas fórmulas de pares de mesenterios: $6+6+12+24+48=96$. Cada **endocole** y **exocole** es continuo con los tentáculos correspondientes (un tentáculo por endo o **exocole** generalmente).

Orden Antipatharia (corales negros)

El grupo está formado por organismos exclusivamente coloniales que presentan un eje proteico con espinas (i.e. no tienen esqueleto de carbonato de calcio) (Figuras 2.6 y 2.7). Las colonias presentan diferentes morfologías, que van desde formas lineales hasta muy ramificadas, generalmente adheridas al sustrato por un disco de adhesión (Figura 2.6). Sobre el eje se ubican los pólipos (Figura 2.8), que son todos iguales y se caracterizan por tener seis tentáculos que no se retraen (Figura 2.8). El eje suele presentar ramificaciones llamadas pínulas, que se van numerando en función de su posición respecto al eje principal de la colonia (pínula primaria o de primer orden, secundaria o de segundo orden, etc.) (Figura 2.6).

Figura 2.6

Esqueleto proteico de Dendrobathypathes grandis

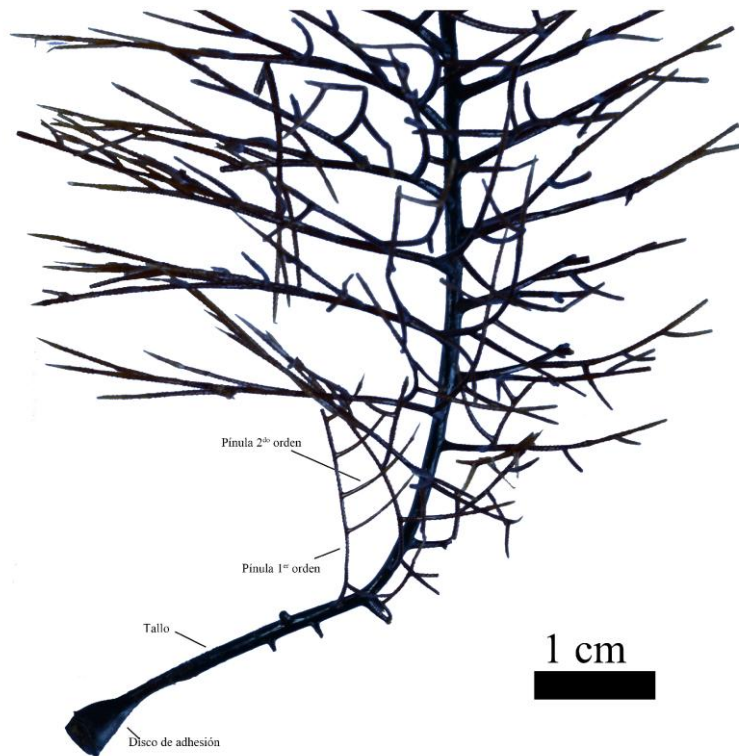


Figura 2.7

Imagen de microscopio electrónico de barrido mostrando el detalle de espinas sobre una pínula

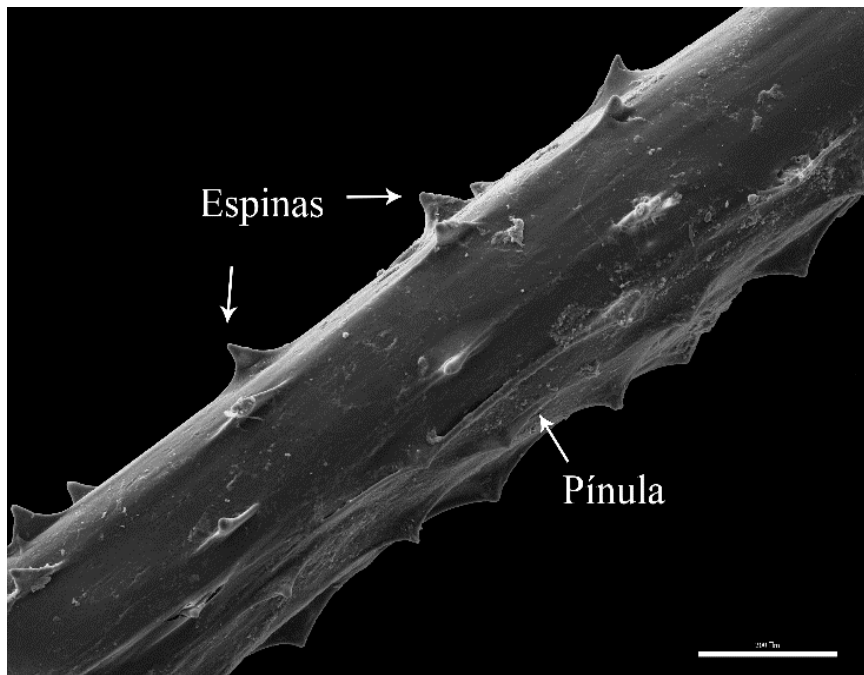
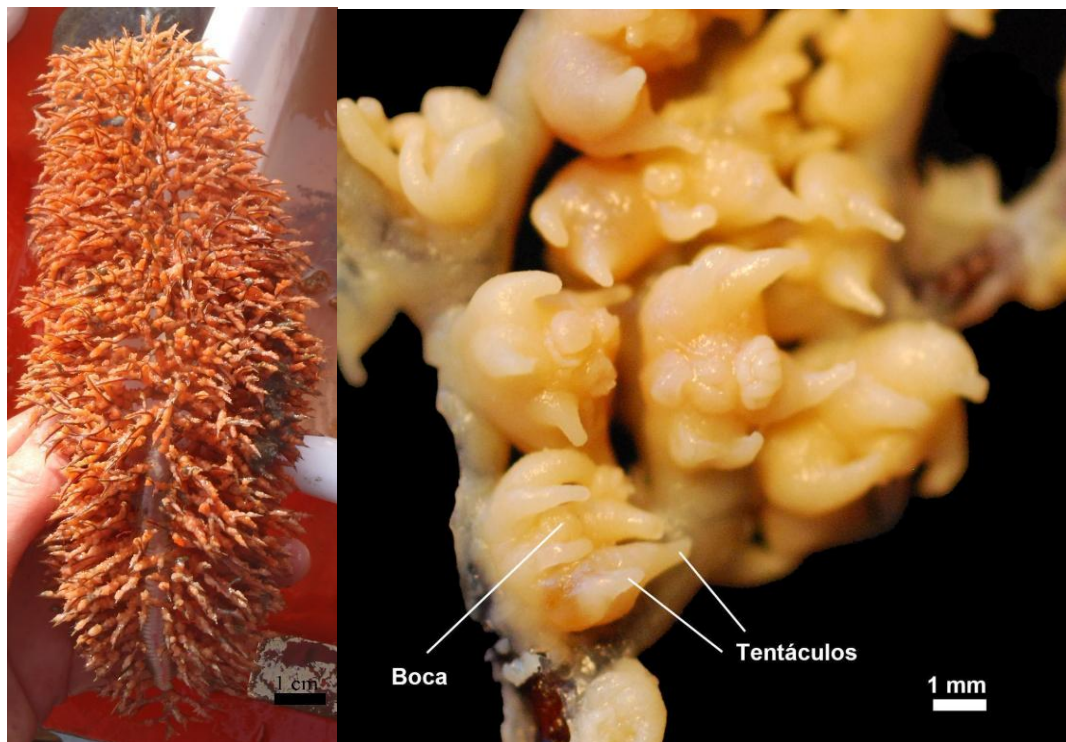


Figura 2.8

Colonia de Dendrobathypathes grandis



A la izquierda, imagen de una vista general de la colonia; a la derecha, un detalle de los pólipos.

Orden Scleractinia (corales duros)

Los miembros del Orden Scleractinia son conocidos como corales duros, corales pétreos, corales verdaderos o madreporarios. A diferencia de otros grupos pueden ser solitarios o coloniales. En caso de ser coloniales las colonias son monomórficas. Los pólipos se asemejan en gran medida a las anémonas de mar, pero difieren en que presentan un exoesqueleto continuo de carbonato de calcio en forma de aragonita, llamado *corallum*, que es secretado por la epidermis. La estructura esquelética formada por un pólipo individual, ya sea de una especie colonial o solitaria, se denomina coralito. Por otro lado, la estructura esquelética que se encuentra entre coralitos dentro de una colonia se denomina coenosteum (Figura 2.9 A).

Figura 2.9

Colonia de Bathelia candida

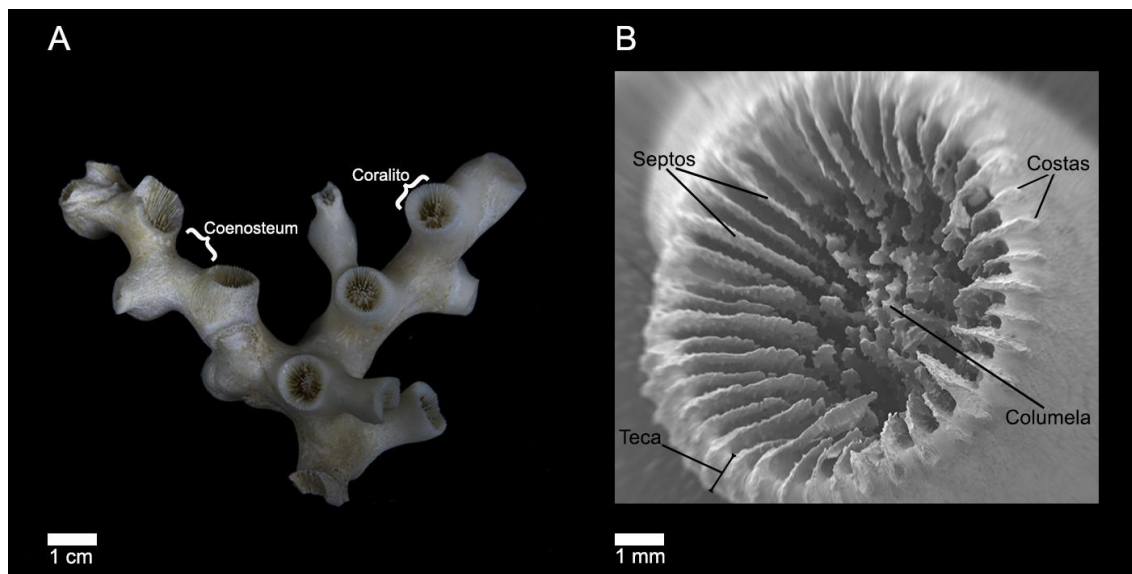


Imagen A, corallum colonial de *Bathelia candida*; B, coralito de *Bathelia candida* en vista calicular.

La parte superior de cada coralito consta de una cavidad llamada cáliz en donde se ubica el póliipo. El cáliz está tabicado por láminas o **septos (escleroseptos)** que se disponen radialmente proyectándose desde la base y las paredes. Durante el desarrollo, los septos van apareciendo en ciclos sucesivos, siendo cada vez de menor extensión. Las paredes del cáliz conforman la teca, y las continuaciones extratecales de los septos se denominan costas. La longitud de los septos es variable entre especies: la Figura 2.9 B muestra un coralito de *Bathelia candida*, que presenta 4 ciclos poco extensos, con una **columela** central.

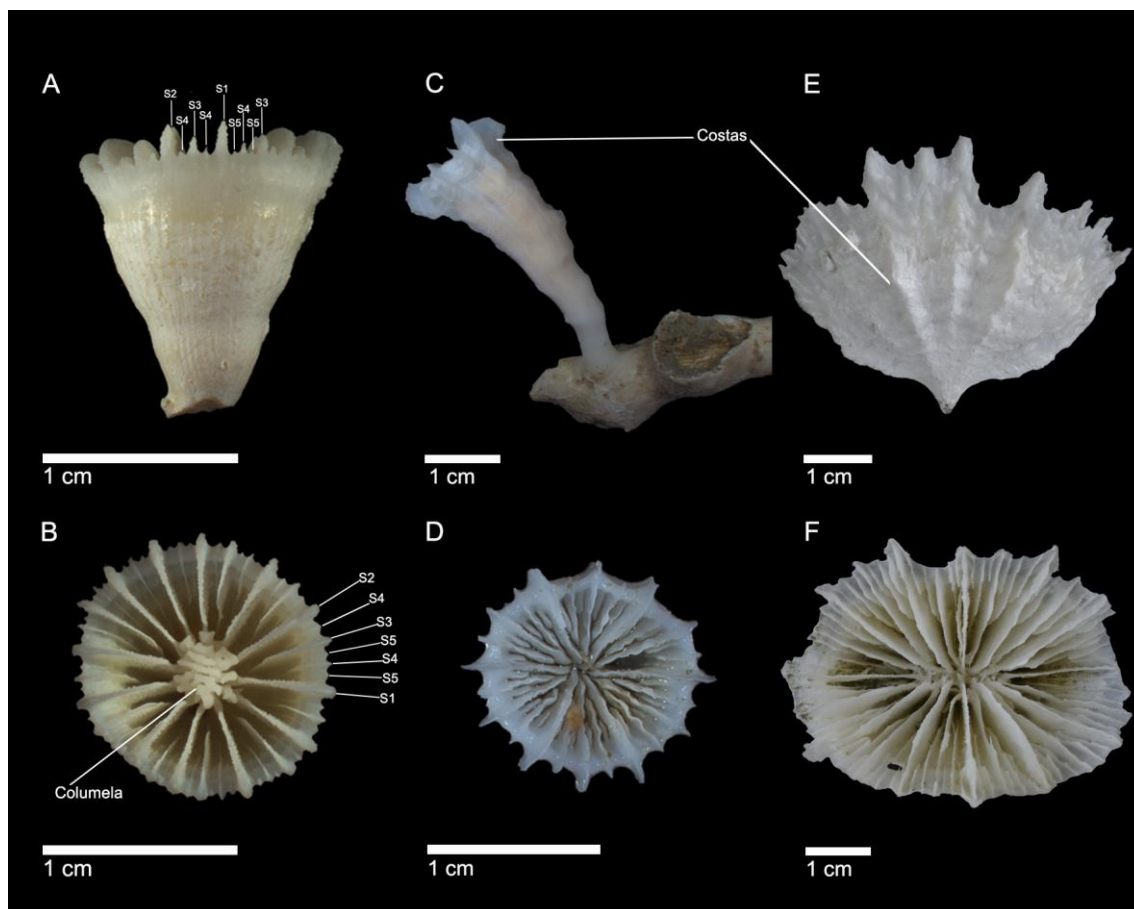
Figura 2.10*Diferentes morfologías de exoesqueletos (corallum) de corales solitarios*

Imagen A, vista lateral; B, vista calicular del *corallum* de *Monohedotrochus capitoli*; C, vista lateral; D, vista calicular del *corallum* de *Javania cristata*; E, vista lateral; F, vista calicular del *corallum* de *Flabellum apertum*. Los septos del ciclo un ciclo (x) se indican Sx.

La Figura 2.10 A, B muestra el *corallum* de *Monohedotrochus capitoli*, que cuenta con septos dispuestos en 5 ciclos. Los bordes axiales de S1 y S2 alcanzan la columela, S3 se extiende aproximadamente hasta 4/5 de la distancia a la columela, S4 aproximadamente hasta 1/3 de la distancia a la columela y S5 es rudimentario, solo observable cerca del borde calicular. Para resumir esta información detallada se suelen utilizar fórmulas como $S1=S2>S3>S4>S5$. Cuando los septos se elevan por encima del perfil calicular (Figura 2.10 A) se denominan exsertos.

Para los corales solitarios hay una clasificación en base a la forma del *corallum* en vista lateral. Muchos tienen forma de cono invertido, si los bordes del cono divergen en un ángulo basal hipotético de 10-40°, este coral se llama ceratoide; si el ángulo es de 40-60°, entonces es trocoide; si el ángulo es de 60-80°, es turbinado; y si el ángulo es de 160-180°, es discoidal. También pueden ser cilíndricos o tener formas irregulares, llamándose escolecoides (Figura 2.11).

Figura 2.11

Diferentes morfologías de exoesqueletos (corallum) de corales solitarios

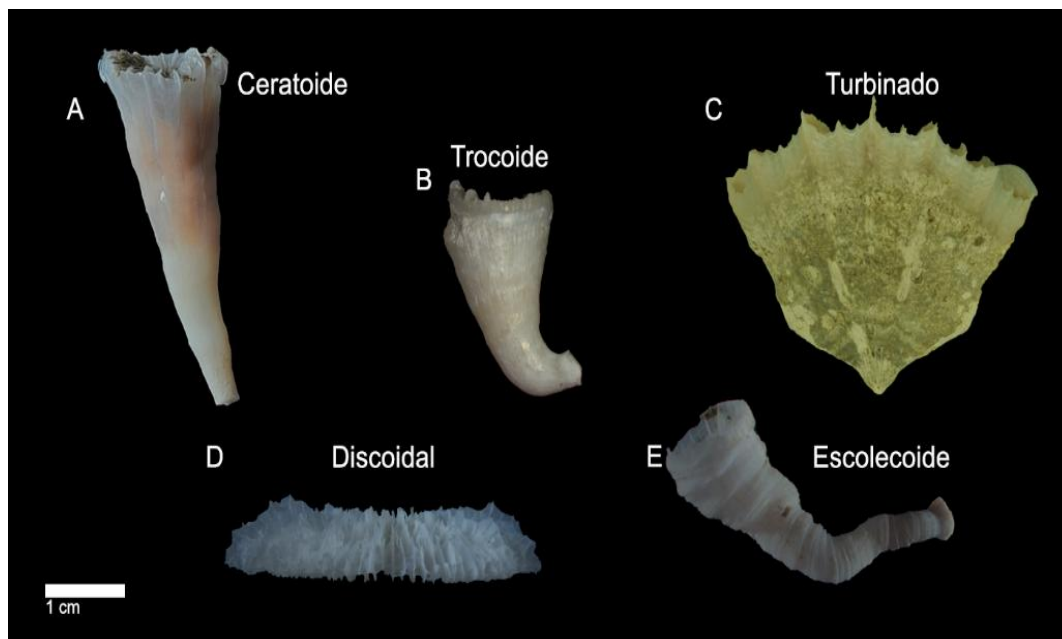


Imagen A, corallum ceratoide de *Javania cristata*; B, corallum trocoide de *Monohedotrochus capitoli*; C, corallum turbinado de *Flabellum apertum*; D, corallum discoidal de *Fungiacyathus fragilis*; E, corallum escolecoide de *Flabellum cintutum*.

El diámetro del **pedicelo** es un importante indicador del modo de vida de la especie, ya que puede reflejar si los organismos están fijados a un sustrato duro o si están libres sobre un sustrato blando. En la Figura 2.10 C y D se observa un ejemplar de *Javania cristata* fijado al corallum de *Bathelia candida* muerto (sustrato duro), el pedicelo se expande en una base laminar que mejora la adhesión. En la Figura 2.10 E y F se observa un ejemplar de *Flabellum apertum* con el pedicelo desprendido del sustrato. El pedicelo, que originalmente está unido a un objeto (generalmente una pequeña piedra o fragmento de concha), se desprende tempranamente durante la ontogenia, lo que permite que se erosione gradualmente.

Clase Octocorallia

Los octocorales son casi exclusivamente coloniales. Se caracterizan por poseer, como su nombre lo indica, ocho mesenterios y por lo tanto ocho **tentáculos pinnados** (Figura 2.12), además pueden presentar piezas calcáreas embebidas en sus tejidos que actúan como esqueleto interno y pueden estar más o menos fusionadas entre sí. Gran parte de las especies pertenecientes a este grupo presentan pólipos **polimórficos**. Los pólipos de los octocorales suelen ser más pequeños que los de los hexacorales, y en general más simples.

Figura 2.12

Tentáculos pinnados de octocorales

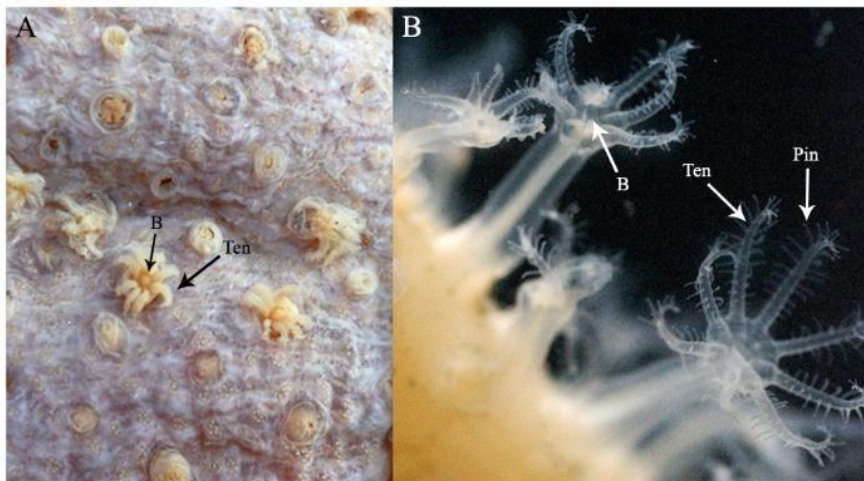


Imagen A, Vista dorsal de una región de *Renilla* sp. con pólipos relajados mostrando la boca y los ocho tentáculos pinnados; B, Detalle de pólipos de octocoral mostrando la boca, los tentáculos pinnados y las pínulas en cada uno de los tentáculos. Abreviaturas. B: boca, Ten: tentáculo, Pin: pínula.

Figura 2.13

Diversidad morfológica de diferentes colonias de octocorales

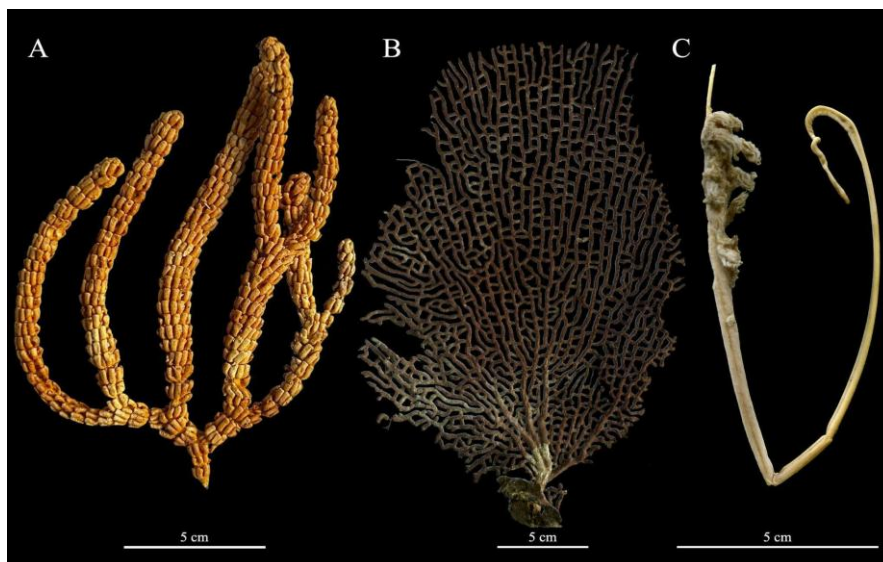


Imagen A, *Armadillologorgia cyatella*; B, *Gorgonia flabellum*; C, *Kophobelemnon stelliferum*.

La Clase Octocorallia está dividida en dos grandes órdenes, Malacalcyonacea: especies sin piezas esqueléticas internas y con un eje interno proteico, y Scleralcyonacea: especies con una

suerte de esqueleto interno formado por pequeñas piezas calcáreas que pueden o no estar fusionadas y pueden o no tener un eje calcáreo interno. Las colonias presentan gran diversidad de formas, y alta variabilidad en cuanto a la complejidad morfológica y funcional de cada uno de los pólipos que las forman (Figura 2.13), siendo la Superfamilia Pennatuloidea la más diversa y compleja en cuanto a sus pólipos y la familia Primnoidea una de las más diversas.

Familia Primnoidae (Primnoideos)

Es una de las familias más grande entre los octocorales. Las colonias poseen gran variabilidad en su forma de crecimiento, pudiendo ser flageliformes o estar ramificadas, y en este caso pueden estar ramificadas en un solo plano o en varios, dando lugar a colonias en escobilla o arborescentes (Figura 2.14). Las colonias se fijan al sustrato mediante un disco de adhesión (Figura 2.14), y presentan un eje calcificado (generalmente continuo) sobre el que se sitúan los pólipos (Figura 2.15), que se organizan de diferente manera según la especie: comprimidos, aislados, biserials, de a pares, verticilados o en hojas. Los pólipos están recubiertos por una serie de piezas calcáreas (escamas) (Figura 2.16), que usualmente cubren la totalidad del pólipo, aunque en la parte cercana al eje (adaxial) son muy pequeñas y a veces pueden desaparecer. Existen diferentes morfologías y cantidad de escamas en función de su ubicación (Figura 2.16). En la parte distal del cáliz, formando el opérculo, se encuentran las escamas operculares que recubren la región tentacular del pólipo, normalmente son ocho y pueden tener escamas accesorias suboperculares más pequeñas. Las escamas marginales (o circumoperculares) rodean las escamas operculares y pueden plegarse sobre estas. Las escamas en la pared del cuerpo generalmente cuentan con ocho filas longitudinales, 3 de escamas abaxiales (opuestas al eje), 2 de escamas laterales y 3 de escamas adaxiales. Presentan un número variable de escamas en cada fila abaxial que va desde 5 hasta 70 y pueden estar ordenadas o sin un patrón definido.

Superfamilia Pennatuloidea

Este grupo incluye a los penatuláceos, conocidos generalmente como plumas de mar. Las colonias están formadas por pólipos de morfología y funcionalidad muy diversa: cuando la larva plánula se ancla al sustrato para comenzar la metamorfosis hacia su forma adulta desarrolla el **oozoide**, que se transforma en un **pedúnculo** muscular que se sujeta al sustrato para desarrollar en segundo lugar el **raquis**, desde el cual comienzan a crecer los pólipos secundarios: en principio, **autozoides** y **sifonozoides**, los cuales están presentes en todas las plumas de mar. En algunas especies se pueden encontrar también **mesozoides** y **acrozoides**. Los pólipos pueden presentar un **cáliz** dentro del cual pueden retraerse, el cual puede presentar o no espinas en sus márgenes (Figura 2.17).

Las colonias presentan diversas morfologías. Algunas especies son alargadas y delicadas como látigos con pólipos sobre el raquis o con los pólipos creciendo en el extremo distal (Figura

2.19), dándole a la colonia forma de flor. Otras especies son achatadas y todos sus pólipos se ubican en el lado superior o dorsal de la colonia, dejando libre el lado ventral en el cual se encuentra el pedúnculo (Figura 2.18). Finalmente, pueden o no presentar un eje a lo largo del **raquis** o en parte de este (Figura 2.19 A-C) y además pueden o no tener **escleritos** (Figura 2.19 D) embebidos en sus tejidos, que le dan sostén a la colonia.

Figura 2.14

Diversidad de formas de colonias en la familia Primnoidae

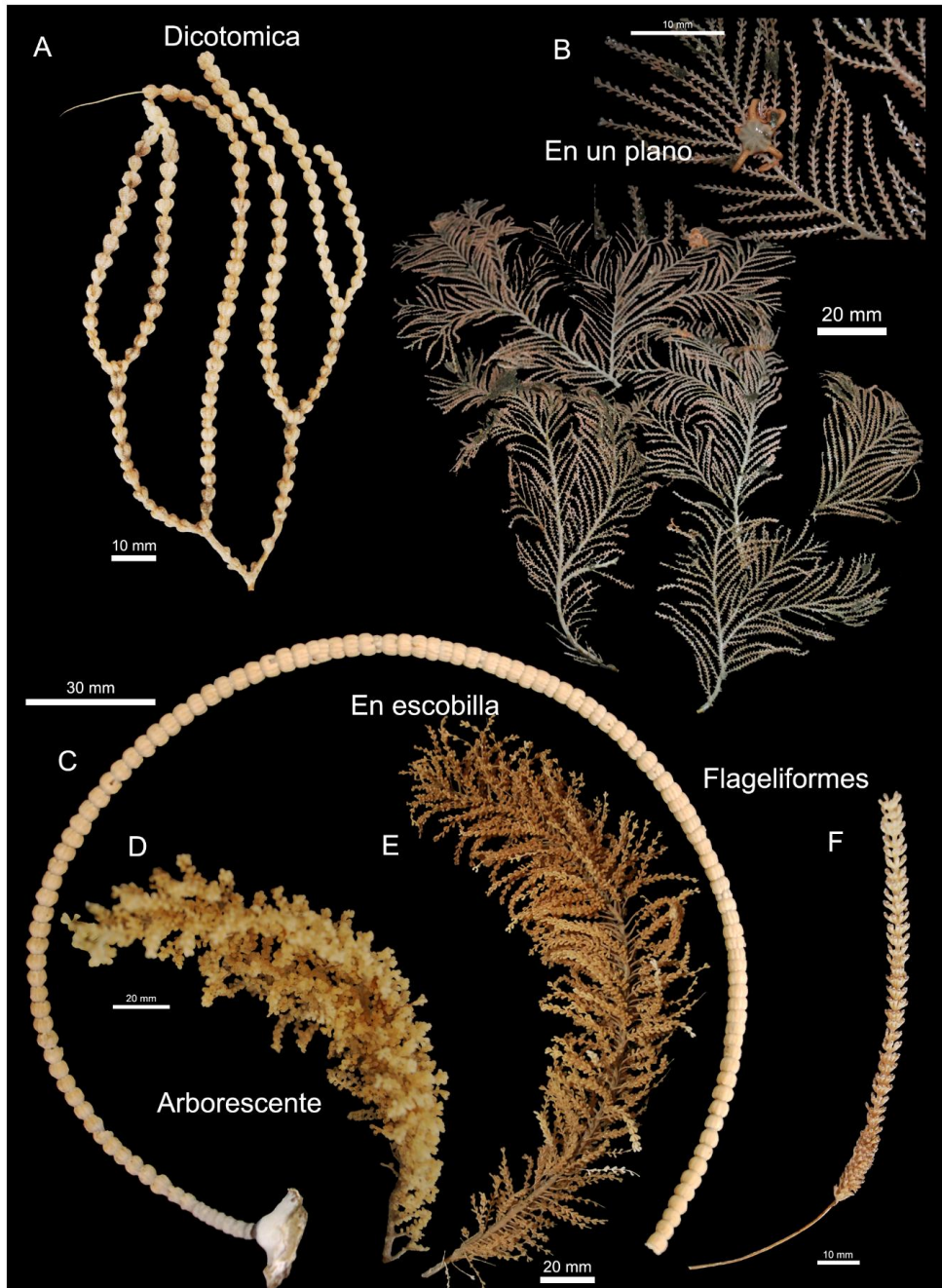


Figura 2.15

Diferentes formas de organización de los pólipos de los primnoideos

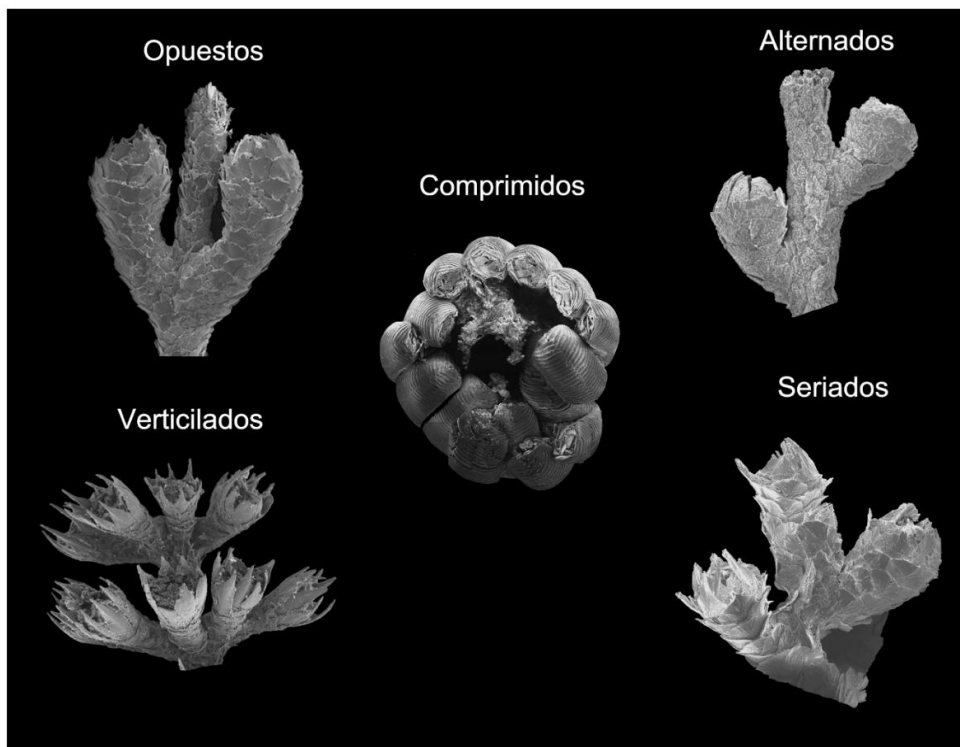
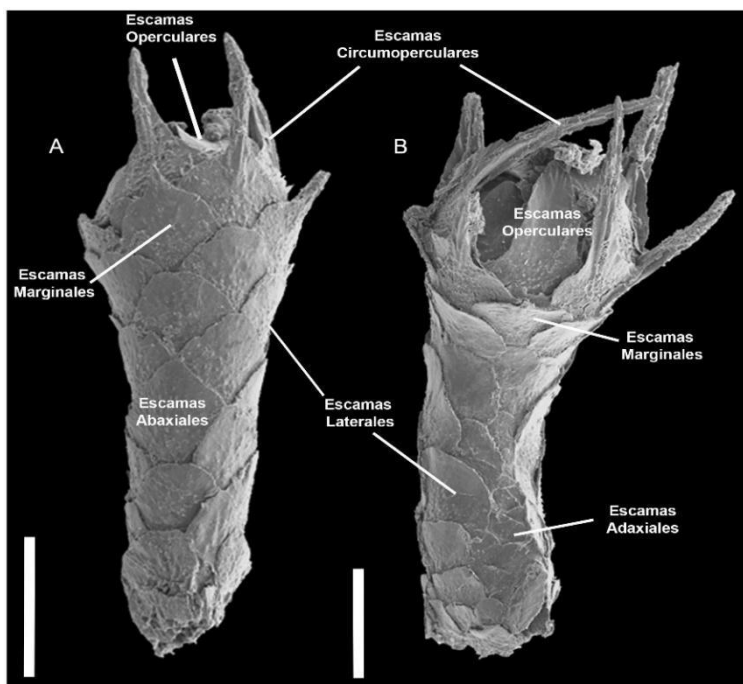


Figura 2.16

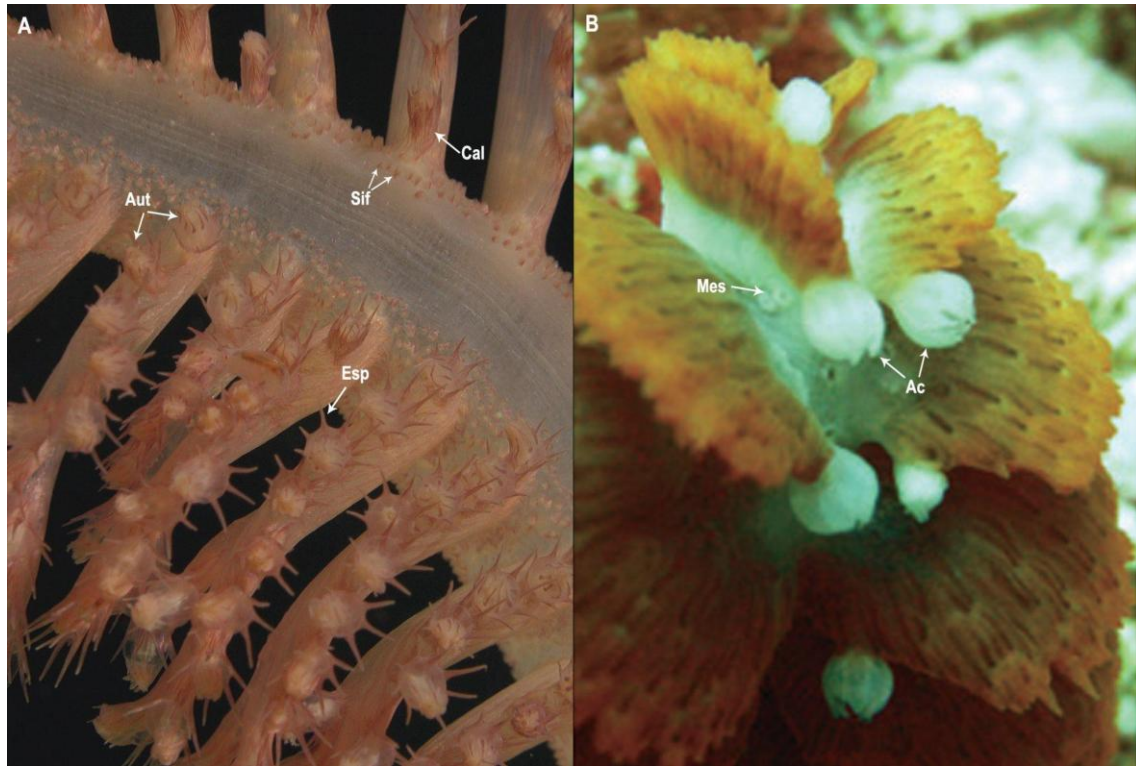
Pólipos de la Familia Primnoidae



A, pólipo vista abaxial; B, pólipo vista adaxial. Abreviaturas. AB: escamas abaxiales, AD: escamas adaxiales, CO: escamas circumoperculares, LA: escamas laterales, MA: escamas marginales, OP: escamas operculares. Escala: 0,5 mm.

Figura 2.17

Diversidad de pólipos de plumas de mar

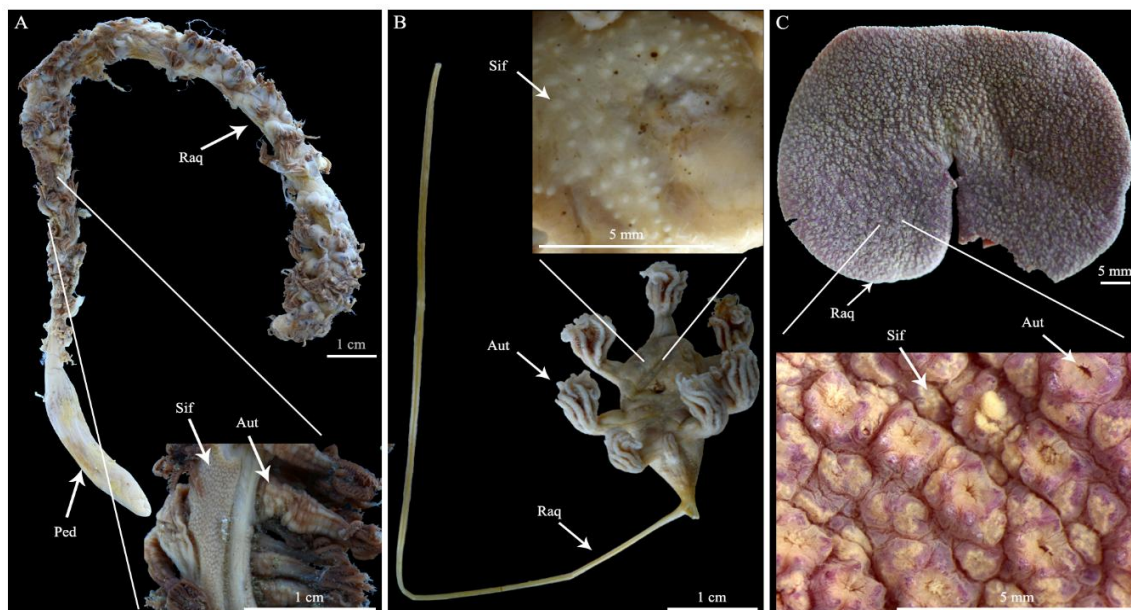


A, pólipos de una colonia del género *Pennatula*; B, pólipos de una colonia del género *Pteroeides*.
Abreviaturas. Ac: Acrozoide, Aut: autozoides, Cal: Cáliz, Esp: Espinas, Mes: Mesozoide, Sif: Sifonozoides.

Nota. Imagen B modificada de Williams et al. 2012.

Figura 2.18

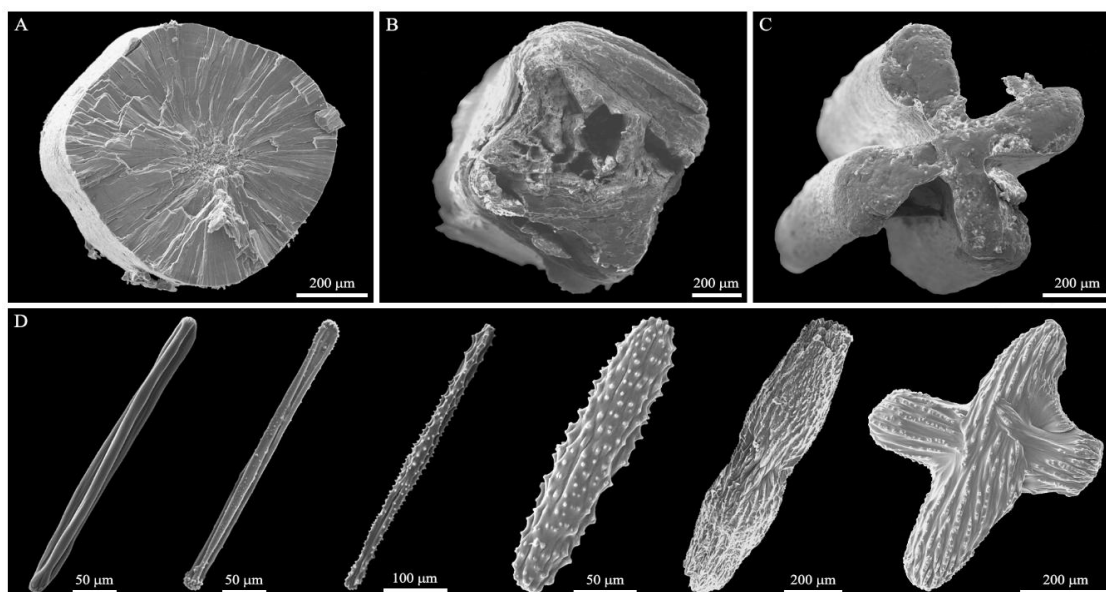
Ejemplos de diversidad morfológica de colonias de pennatuláceos



A, colonia de *Anthoptilum grandiflorum*, vista general mostrando raquis y pedúnculo, y detalle mostrando autozoides y sifonozoides; B, colonia de *Umbellula thomsoni* mostrando la vista general de la colonia con autozoides, raquis y pedúnculo, y detalle mostrando sifonozoides; C, Colonia de *Renilla musaica* mostrando morfología general de la colonia con raquis y un detalle de autozoides con cálices con espinas y sifonozoides. Abreviaturas. Ped: pedúnculo, Raq: raquis, Sif: sifonozoides, Aut: autozoides.

Figura 2.19

Diversidad morfológica de ejes calcáreos de pennatuláceos



A, eje circular; B, eje cuadrado; C, eje en X; D, diversidad de escleritos de diferentes tejidos y distintas especies de pennatuláceos.

Glosario de términos de Anthozoa

Acrozoide: Pólipo presente en algunas especies de la superfamilia Pennatuloidea. De morfología y función desconocida.

Autozoide: Pólipo típico de octocoral. Con función alimenticia y reproductiva. En colonias dimórficas o polimórficas, predomina en tamaño y número sobre los demás tipos de pólipos.

Cáliz: Estructura de sostén formada por escleritos. Generalmente rodeando autozoides y/o sifonozoides.

Celenterón: Cavidad interna de los cnidarios, que en el caso de los Anthozoa está dividida por mesenterios.

Cnidocitos: Células especializadas que producen cnidocistos.

Cnidocistos: Secreciones intracelulares secretadas por los cnidocitos. Existen tres grandes grupos: espirocistos, pticocistos y nematocistos. Solo los antozoos presentan los tres tipos de cnidocistos. Los espirocistos se encuentran exclusivamente en los hexacorales (mayormente en los tentáculos) y participan en la adhesión a presas y sustrato. Los pticocistos son exclusivos de los ceriantarios (orden Ceriantharia), se encuentran fundamentalmente en la columna e intervienen en la formación del tubo donde viven. Finalmente, los nematocistos son los únicos capaces de penetrar e inyectar toxinas y son morfológicamente muy variables.

Columela: Estructura axial que se proyecta desde el centro del cáliz.

Disco oral: disco transversal de tejido ubicado en el lado distal de un pólipo que presenta una abertura central (boca) y tentáculos hacia la periferia.

Disco pedal: disco transversal de tejido ubicado en el lado proximal de un pólipo, que se encuentra en contacto con el sustrato.

Endoceles: espacio definido por dos mesenterios adyacentes de un mismo par.

Exocelos: espacio definido por dos mesenterios adyacentes de diferente par.

Escleroseptos (septos): Láminas de carbonato de calcio que disponen radialmente y dividen parcialmente al cáliz proyectándose desde la base y las paredes del mismo. Forman parte del esqueleto.

Esclerito: Pieza de carbonato de calcio, presentes en algunas especies de octocorales. Se encuentran embebidos en la mesoglea y presentan gran diversidad morfológica. En algunos casos pueden presentar coloración y ser vistas a ojo desnudo.

Esfínter: musculatura circular más o menos concentrada.

Faringe: Continuación de la boca hacia el celenterón.

Filamento(s) mesenterial(es): Borde engrosado con forma de hilo que se encuentra en el extremo libre de los mesenterios.

Mesenterio: lámina de tejido radial que se proyecta desde la columna hacia el interior del celenterón, sobre el que se pueden desarrollar músculos, gametas y el filamento mesenterial.

Mesozoide: Pólipo presente en algunas especies de la súper-familia Pennatuloidea. De morfología y función intermedia entre un autozoide y un sifonozoide.

Monomórfico/a: Que presentan pólipos de una única forma y función.

Oozoide: Pólipo primario que se desarrolla cuando la larva plánula se asienta en un sustrato adecuado. A partir del cual se desarrolla el pedúnculo y el ráquis.

Pedicelo: Región basal de un corallum solitario que está en contacto con el sustrato.

Pedúnculo: Primer estructura que se desarrolla a partir del oozoide, mediante la cual la colonia se ancla al sustrato. Muy muscularizada, con forma de ventosa en especies ancladas a sustratos rocosos y digitiforme en especies ancladas a sustratos blandos (arenosos/fangosos).

Polimórfico/a: que presentan más de una forma y función.

Ráquis: Estructura que se desarrolla luego del pedúnculo. A partir de la cual se desarrollan los pólipos secundarios (autozoides, sifonozoides, mesozoides y acrozoides).

Sifonoglifo: Surcos lisos en la faringe que morfológicamente se diferencian de esta. Van desde la boca hasta su extremo final. Generalmente están conectado con los mesenterios directivos.

Sifonozoide: Pólipo presente en algunos octocorales. Degenerado morfológicamente, generalmente carente de tentáculos (puede presentar sólo uno en algunas ocasiones), de menor tamaño respecto a los demás pólipos. Promueve y facilita la circulación de agua dentro de la colonia.

Tentáculo pinnado: Tentáculo típico de octocoral. Con estructuras digitiformes ubicadas a ambos lados del tentáculo.

Ventosas: Estructura adherentes en la columna, visibles al ojo desnudo como puntos de diferente color al resto de la columna. Poseen una epidermis modificada, con alta concentración de células glandulares.

Vesículas: evaginaciones huecas de la columna que involucran a las tres capas del cuerpo. Pueden ser simples o compuestas.

Referencias

- McFadden, C. S., van Ofwegen, L. P. y Quattrini, A. M. (2022). Revisionary systematics of Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) guided by phylogenomics. *Bulletin of the Society of Systematic Biologists*, 1(3). <https://doi.org/10.18061/bssb.v1i3.8735>.
- Williams, G.C., Hoeksema, B.W. y van Ofwegen, L.P. (2012) A fifth morphological polyp in pennatulacean octocorals, with a review of polyp polymorphism in the Genera *Pennatula* and *Pteroeides* (Anthozoa: Pennatulidae). *Zoological Studies* 51(7): 1006 – 1017.

CAPÍTULO 3

Phylum Cnidaria. Medusozoa

Cristina Damborenea, Francisco Brusa y Lisandro Negrete

Introducción

Los cnidarios presentan una gran variedad morfológica evidenciada por los delicados sifonóforos, medusas y corales, hidroides ramificados y cubomedusas con ojos complejos. A pesar de ser metazoos relativamente simples, todos comparten un tipo particular de células, los **cnidocitos** que se utilizan para la captura de presas, defensa y fijación. El cnidocisto es un orgánulo que consiste en una cápsula de doble pared, que contiene un túbulo enrollado y plegado que se everta al ser expulsado. Esta cápsula es secretada por el cnidocito. Según la estructura del tubo interno, se reconocen diferentes tipos de cnidocisto, que son de gran utilidad en taxonomía.

La variedad de formas se agrupa en dos clados hermanos: Anthozoa y Medusozoa. Los medusozoos comparten la presencia de medusa y genomas mitocondriales lineales, además de importantes diferencias en la modalidad del ciclo de vida, con plánulas, pólipos y medusas, donde los pólipos y medusas tienen diferentes grados de desarrollo.

La diversidad de Medusozoa¹ puede organizarse en tres grandes grupos:

-Hydrozoa, con alternancia de una generación de pólipos bentónicos y una de medusas planctónicas, estas últimas formadas a partir de gonóforos, aunque alguna de estas dos generaciones puede estar ausente. Dentro de Hydrozoa, se reconoce Hydroidolina (con predominancia de fase pólipo) y Trachylina (con predominancia de fase medusa).

-Schizophzoa, con medusas predominantes y pólipos diminutos, que originan medusas por reproducción asexual.

-Staurozoa, medusas pedunculadas con un disco adhesivo, donde, de acuerdo con los pocos ciclos de vida conocidos, los pólipos tienen una vida breve y se transforman en stauromedusas.

La gran variedad morfológica mencionada excede el alcance del presente trabajo, por lo que se tratarán sólo los grupos más diversos y conocidos.

¹ La clasificación actual y la caracterización de los grupos puede encontrarse en Brusca et al., 2023.

Clase Hydrozoa

Morfología e histología de pólipos y medusas

Los pólipos

Los pólipos tienen morfologías variadas como resultado de su capacidad de formar colonias y su reproducción asexual. Son estructuras tubulares, generalmente de pequeño tamaño (Figura 3.1). Por su condición de metazoos diploblásticos, se reconoce una epidermis exterior y una gastrodermis interna que reviste la cavidad gastrovascular, y entre ambos epitelios, una capa delgada: la mesoglea. Esta última, puede estar formada únicamente por fibras (mesolamela), (típico en pólipos de hidrozoo) o puede ser gelatinosa (mesoglea típica) con abundante matriz extracelular. El epitelio exterior está formado por células epiteliomusculares, cnidocitos, células sensoriales, intersticiales y, según la región del cuerpo, secretoras. La gastrodermis está formada por células nutritivomusculares, secretoras de enzimas digestivas y mucus (Figura 3.2).

La simetría radial, característica de Cnidaria es evidente en los pólipos, con un eje oro-aboral principal. En éstos, se reconoce un disco pedal (superficie de fijación al sustrato), una columna y, en el extremo oral, un hipostoma donde se encuentra la boca (Figura 3.2). La columna encierra a la cavidad gastrovascular, donde se produce la digestión extra e intracelular. En Hydrozoa esta cavidad carece de mesenterios que la dividan.

Los tentáculos en general se encuentran rodeando a la boca y pueden ser masivos o huecos. De acuerdo con la forma en que se disponen los cnidocitos se diferencian en filiformes (de diámetro relativamente uniforme o ahusado donde los cnidocitos están distribuidos de manera más o menos uniforme), capitados (con una expansión terminal distintiva con abundantes cnidocitos), acnidos (sin cnidocitos con función sensoriales), entre otros tipos (Figuras 3.1-3.3). Un pólipo puede tener más de un tipo de tentáculos.

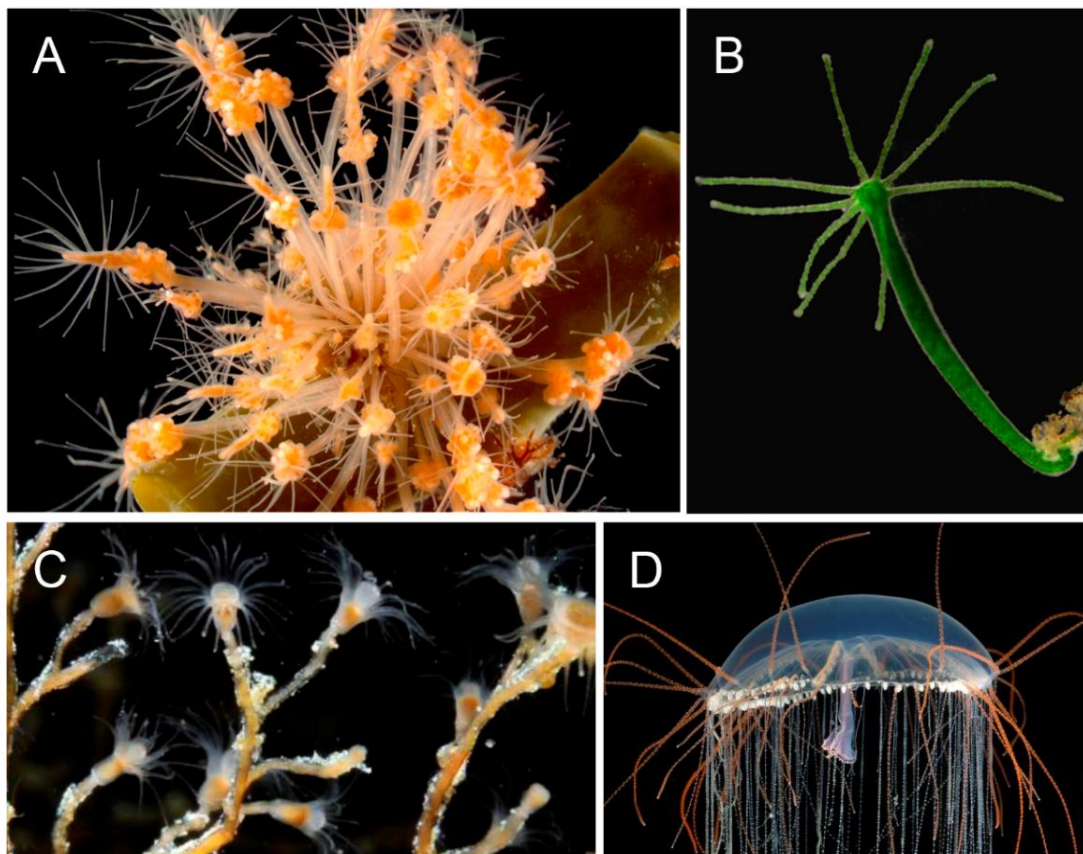
Las colonias

En las formas coloniales, el área basal suele desarrollar un sistema de tubos huecos, los estolones o hidrorizas, que fijan las colonias al sustrato y de los cuales surgen, pólipos sésiles, o pólipos sostenidos por un pedicelo corto, o tallos grandes, erectos, a menudo ramificados que sostienen numerosos pólipos, ya sean sésiles o pedunculados (Figura 3.1A y C). Los ejes principales en las colonias forman el hidrocaulo (Figura 3.5). Los estolones y los hidrocaulos están formados por prolongaciones tubulares ectoendodérmicas con cavidades gástricas de los hidrantes, envueltas por una capa quitinosa protectora, o perisarco. La parte ectoendodérmica de los tubos es el cenosarco que comunica a todos los hidrantes que componen una colonia, permitiendo, por ejemplo, la circulación de alimentos. El cenosarco representa la mayor parte del material vivo de la colonia (Figura 3.5). Los nuevos pólipos siempre se forman por gemación asexual, lo que comúnmente conduce a la formación y el crecimiento de la colonia. La gemación suele ocurrir en tallos y estolones, rara vez ocurre en los pólipos, excepto en las formas solitarias,

donde la gemación lateral es una forma de reproducción asexual que da lugar a individuos separados. Las medusas y sus equivalentes reducidos se desprenden de hidrantes, hidrorrizas o hidrocaulos. Algunos hidrozoos son pólipos solitarios y se fijan al sustrato por secreciones del disco basal, por ejemplo, las especies de *Hydra* (Figura 3.1B).

Figura 3.1

Hydrozoa, diversidad morfológica



Hydroidolina, Athecata: A, colonia de *Clava multicornis* con gonóforos evidentes; B, *Hydra viridissima*; C, *Eudendrium* sp. Trachilina Limnomedusae: D, *Olindias sambaquiensis*.

Nota. A, tomado de Motz, G. (2025), Invertebrate Zoology Division, Yale Peabody Museum; B, de Mikrofoto.de-Hydra, https://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Mikrofoto.de-Hydra_15.jpg; C, adaptado de “Eudendrium sp., hidrozoos bentónicos” https://elmarafons.icm.csic.es/wpcontent/uploads/2018/04/gu%C3%ADa-did%C3%A1ctica-cnidarios_red.pdf; D, tomado de Schuchert, P. (2024). World Register of Marine Species, <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=285109>, Licencia: CC0 1.0

Las colonias de hidrozoos se distinguen por su polimorfismo. Además de los pólipos encargados de la alimentación (hidrantes o gastrozoides), suelen incluir pólipos donde ocurre la reproducción, llamados los gonozoides, que portan medusas o medusoides en diversas etapas de regresión (en Thecata están cubiertos por periderma, la gonoteca; gonoteca y gonozoide recibe el nombre de gonangio) (Figura 3.5). También pueden diferenciarse dactilozoides, pólipos con función de protección, generalmente carentes de boca y mayormente provistos de cnidocistos. Los dactilozoides pueden ser de varios tipos: tentaculozoides, espiralozoides, nematóforos o sarcostilos. La protección de la colonia también puede estar mediada por acantozoides, individuos protectores sin cnidocistos, pero con espinas quitinosas.

Las medusas se forman por reproducción asexual que ocurre en los gonóforos (Figura 3.3), de los cuales se liberan. Sin embargo, en muchos hidrozoos, las medusas se reducen en grado variable y no se liberan, permaneciendo unidas al hidroide. En este caso se denominan gonóforos fijos o esporosacos, y dan origen a óvulos o espermatozoides.

Algunas colonias son flotantes, como el caso de las especies de *Veella* (Hydroidolina, Athecata), y presentan un flotador aplanado, oval elíptico con una vela triangular de unos 40 mm de largo y 20 mm de ancho. La colonia flota en la superficie del agua, con gastrozoide central, blastostilos con gonóforos rodeándolo y periféricamente dactilozoides (Figura 3.4).

En Hydroidolina Athecata, los hidrantes no están cubiertos por perisarco (Figura 3.3), mientras que en Hydroidolina Thecata, el perisarco cubre al hidrante, formando la hidroteca o gastroteca (Figura 3.5). Algunas colonias se encuentran rodeadas por un exoesqueleto calcáreo, el coenostium (p. ej., en Milleporidae, Stylasteridae), que tiene poros para los gastrozoides (gastroporos), dactilozoides (dactiloporos) y nematóforos (nematoporos) (Figura 3.6).

Figura 3.2

Sección longitudinal de *Hydra* sp. (Hydroidolina, Athecata) donde se reconocen las partes del cuerpo, capas y tipos celulares

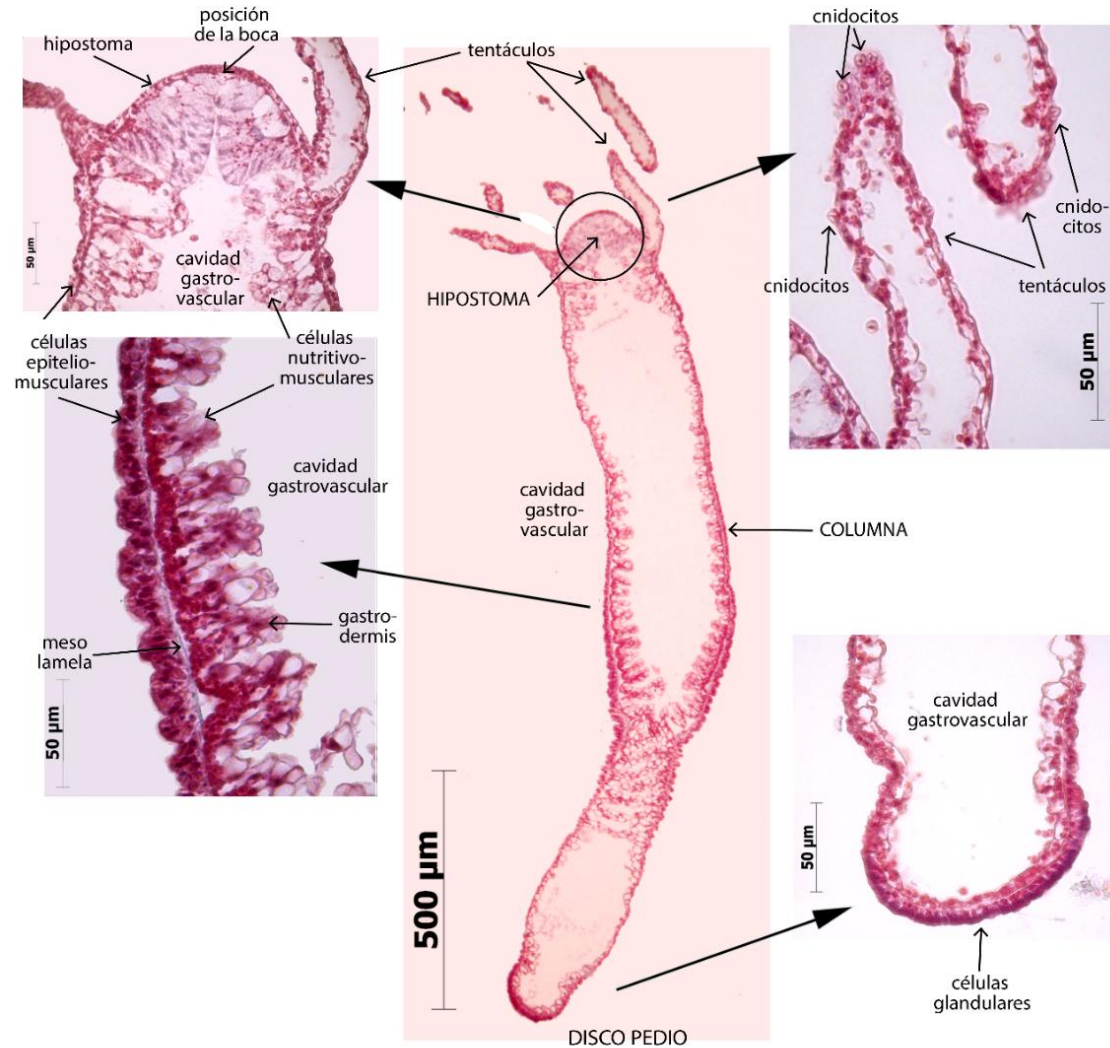


Figura 3.3

Parte de una colonia de Eudendrium sp. (Hydroidolina, Athecata) (izquierda) y detalle de un pólipo (derecha) donde pueden diferenciarse tentáculos filiformes y capitados

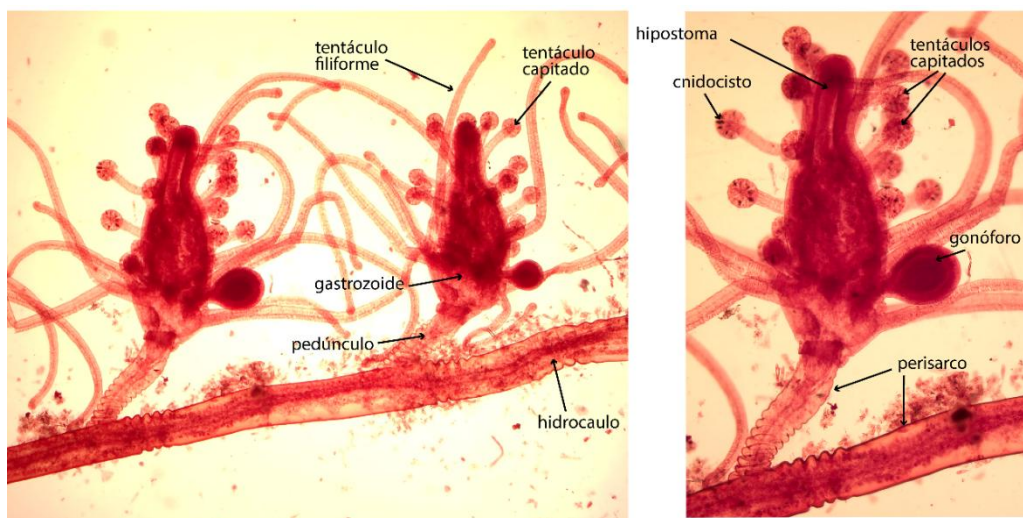
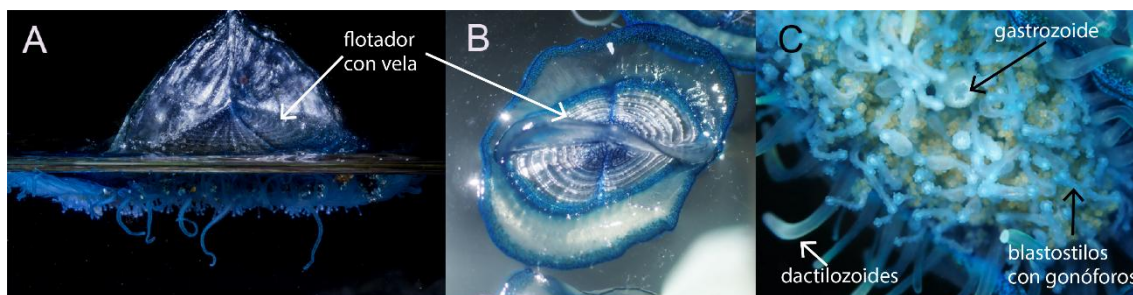


Figura 3.4

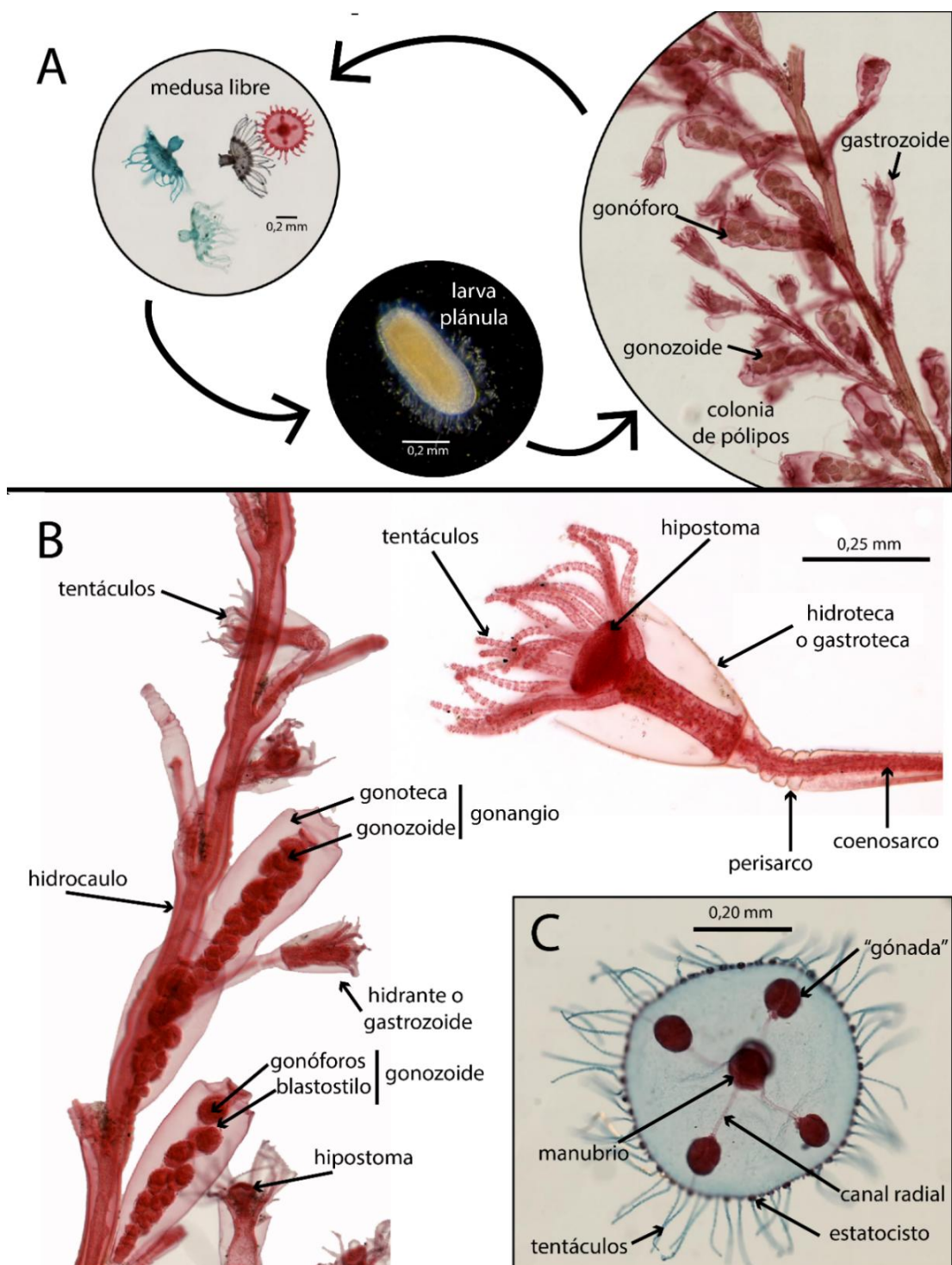
Velella sp. (Hydroidolina Anthothecata). Colonia flotante con una vela triangular de aproximadamente 40 mm de largo y 20 mm de ancho



Nota. A, fotografía de, João Pedro Silva, www.inaturalist.org/observations/62632798 CC BY-NC 4.0; B y C fotografía de Luca Davenport-Thomas, www.inaturalist.org/observations/146394685 CC BY-SA 4.0.

Figura 3.5

Ciclo de vida general y morfología básica de los estadios de pólipo y medusa en hidrozoos, utilizando como ejemplo *Obelia* sp. (Hydroidolina, Thecata)

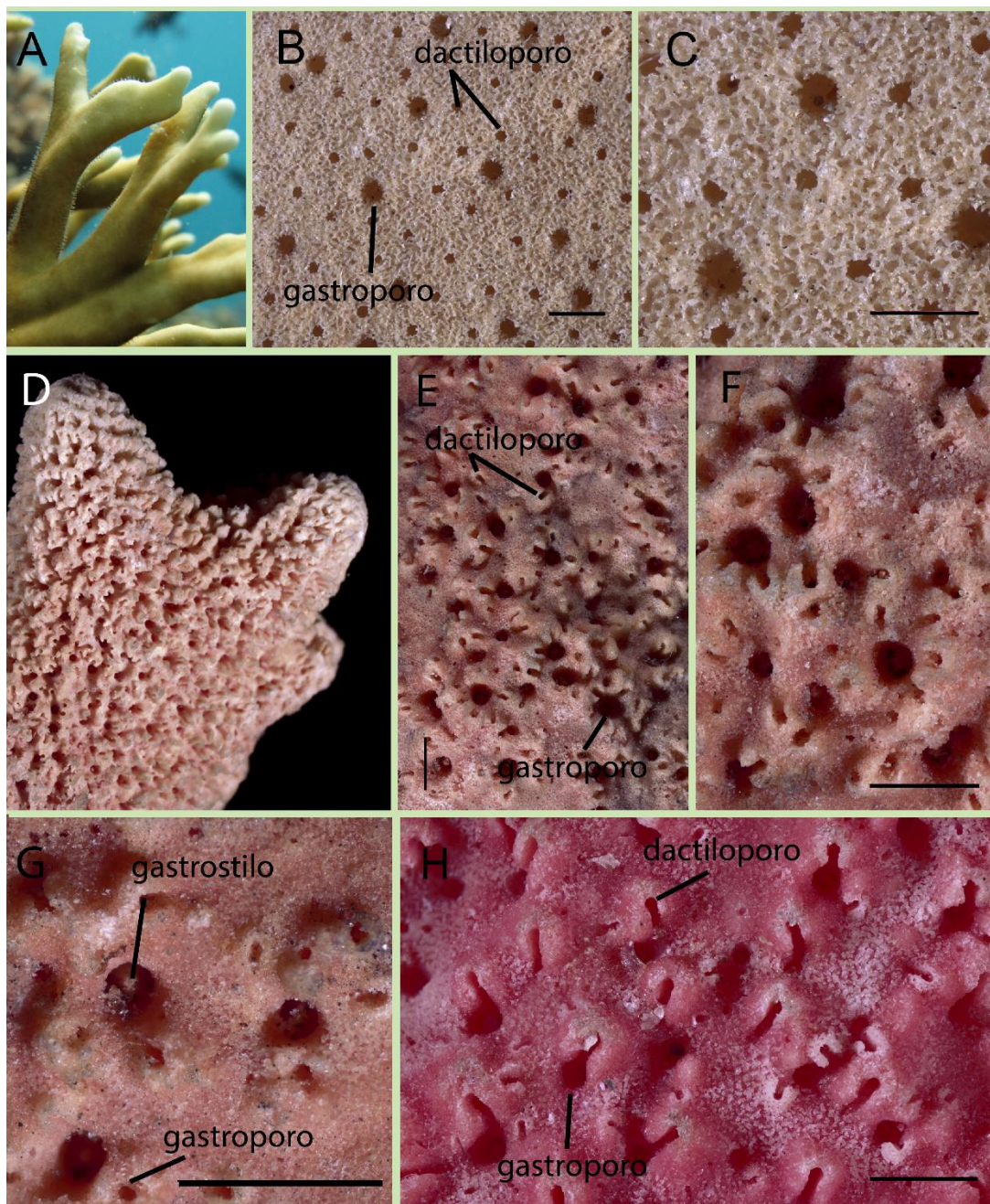


A, etapas del ciclo de vida; B, detalle de una colonia; C, medusa.

Nota. Imágenes modificadas de Motz, G. (2025). Invertebrate Zoology Division, Yale Peabody Museum. Yale University Peabody Museum. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/0lkr3w> accessed via GBIF.org on 2025-05-01. Licencia: CC0 1.0.

Figura 3.6

Colonias con exoesqueleto calcáreo (coenosteum) y detalle morfología y disposición de gastroporos y dactiloporos



A-C, Milleporidae (Hydroidolina, Athecata); D-H, Stylasteridae. Aspecto de las colonias (A y D) y superficie del coenosteum observados al microscopio estereoscópico a diferentes aumentos. Escala 1 mm.

Nota. Imagen A, Coral de fuego *Millepora tenella* en isla Lizard, Australia. Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Millepora_tenella#/media/File:Millepora_tenella.jpg.

Las medusas

Las medusas de hidrozoos presentan en general una simetría radial tetrámera, con forma de campana o umbrella, donde la parte principal del volumen está formada por mesoglea gelatinosa que le confiere la forma y flotabilidad (Figura 3.1D). La superficie convexa (aboral) es la exumbrella; la superficie cóncava, oral, se denomina subumbrella, y delimita la cavidad subumbrellar, que está estrechada por un diafragma marginal horizontal muscular, o velo, dejando solo una abertura circular central, la abertura velar. El velo juega un papel importante en la natación de las medusas; a veces está fuertemente desarrollado e incluso cuelga hacia abajo como una cortina (algunas Trachymedusae); en otras, como *Obelia* spp. está ausente.

El borde libre de la umbrella usualmente lleva tentáculos marginales, a veces también cirros de diferentes tipos, usualmente asociados con células sensoriales y órganos de los sentidos. Los tentáculos tienen una gran variedad de formas y número, y en general son periféricos. Pueden ser sólidos, cuando su endodermo forma un núcleo de células vacuoladas (células cordales), o huecos, cuando contienen una extensión del canal circular (cavidad tentacular). Las bases de los tentáculos suelen presentar un ensanchamiento, el bulbo tentacular, de varias formas y tamaños, que pueden llevar ocelos (órganos sensoriales sensibles a la luz). Además de los tentáculos, el margen de la umbrella puede tener otras estructuras como diferentes tipos de estatocistos (abiertos, cerrados, ectodérmicos, ectoendodérmicos) (Figura 3.5C).

Del centro de la subumbrella cuelga una proyección tubular o cuadrangular de longitud y forma variables: el manubrio, donde se abre la boca, que se continúa con la cavidad gástrica que se extiende proximalmente en los canales gastrovasculares radiales. La cavidad gástrica, los canales radiales, el canal circular y los canales tentaculares, cuando existen, forman el sistema gastrovascular, con funciones en la digestión y distribución de los alimentos, así como para la circulación de oxígeno, desechos, cnidoblastos o incluso gametos. Los canales radiales (generalmente en número de cuatro) conectan la cavidad gástrica con el canal circular que recorre todo el borde marginal de la umbrella.

Las células sexuales pueden desarrollarse tanto en el manubrio o en los canales radiales. Su posición tiene gran importancia taxonómica. La fecundación es generalmente externa y se forma una larva plánula (Figura 3.5).

Colonias de Siphonophora

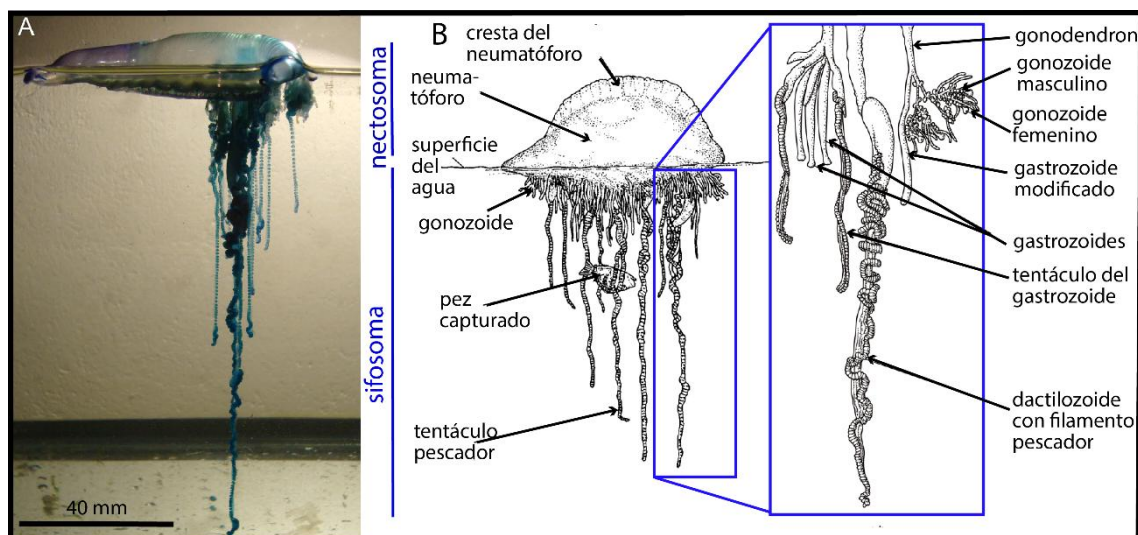
Son hidrozoos coloniales, pelágicos, nadadores o flotantes, que forman colonias modulares altamente polimórficas de zooides polipoides y medusoides unidos a un tallo o estolón sostenido por un sistema de flotación y natación.

Los zooides polipoides son de varios tipos: neumatóforos, gastrozoides, dactilozoides y brácteas. Todos ellos suelen estar asociados con los gonóforos en grupos repetitivos, o cormidios, a lo largo del estolón. Todas las estructuras polipoides carecen de tentáculos orales. La parte del tallo situada debajo del sistema flotante, donde se encuentran los cormidios, es el sifosoma, que suele representar la mayor parte de la longitud del animal. El sistema flotante está

formado por neumatóforos y nectóforos o campanas natatorias, que juntos forman el nectosoma (Figura 3.7).

Figura 3.7

Physalia physalis (Hydroidolina, Siphonophorae)



A, fotografía mostrando el neumatóforo y los cormidios unidos en un extremo del flotado; B, esquema de la colonia y detalle del cormidio.

Nota. A, adaptado de Araya et al., 2015. B, modificado de Typical pelagic (free-floating) hydrozoans. Pechenik, 2015.

Clase Scyphozoa

La clase Scyphozoa presenta una gran variedad de formas y ciclos de vida. Son los cnidarios reconocidos como medusas clásicas. La mayoría de las especies tienen menos de 30 cm de diámetro, pero algunas pueden alcanzar un ancho de hasta 2 metros y una masa cercana a los 200 kg.

La mayoría de los escifozoos tienen ciclos de vida metagenéticos. La fase predominante es la medusa, siendo el pólipo, llamado scifistoma, de pequeño tamaño (Figura 3.8). Este, por reproducción asexual (estrobilación), producen medusas. La estrobilación puede formar una efira por vez (estrobilación monodisca) o varias (estrobilación polidisca) (Figuras 3.8 y 3.9). En aguas templadas, la señal para la estrobilación es específica de cada especie y generalmente está relacionada con cambios en el entorno (temperatura, salinidad, duración del día, etc.) que indican la llegada inminente de condiciones favorables para la supervivencia de las efiras. La reproducción sexual ocurre en las medusas, donde se forman gametos en la gastrodermis. Los gametos liberados al agua se fecundan y se desarrolla una larva plánula. En algunas especies ocurre incubación en la cavidad gástrica de las hembras. Típicamente, la reproducción sexual

ocurre sincrónicamente en toda la población y los adultos generalmente mueren en masa después. La plánula finalmente llega al bentos, se asienta sobre un sustrato duro y se transforma en un pólipo, repitiéndose el ciclo de vida.

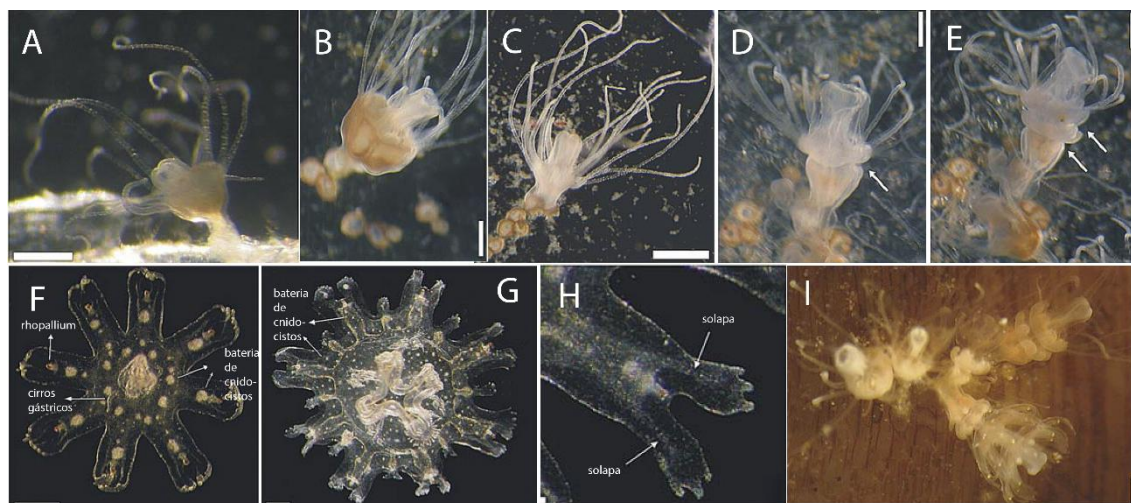
Diferentes estructuras sensoriales se concentran en una estructura, el rhopallium. Los cnidocistos están presentes en la epidermis y en la gastrodermis. La cavidad gastrovascular está dividida en cuatro bolsas gástricas por mesenterios.

En las semeostómas la boca se encuentra centralmente entre las bases de los brazos orales, generalmente lanceolados, delgados y relativamente largos. El sistema gastrovascular se extiende hacia la periferia de la campana (Figuras 3.10 y 3.11)

En Rhizostomeae la boca central está ausente, y en su lugar, los brazos orales sostienen miles de diminutas "bocas" que desembocan individualmente en una serie de canales internos que recorren los brazos para luego irradiarse hacia la periferia de la campana a través de una compleja red de canales. Los brazos son, por consiguiente, robustos y engrosados, a menudo fusionados (basalmente) y divididos (Figuras 3.12 y 3.13).

Figura 3.8

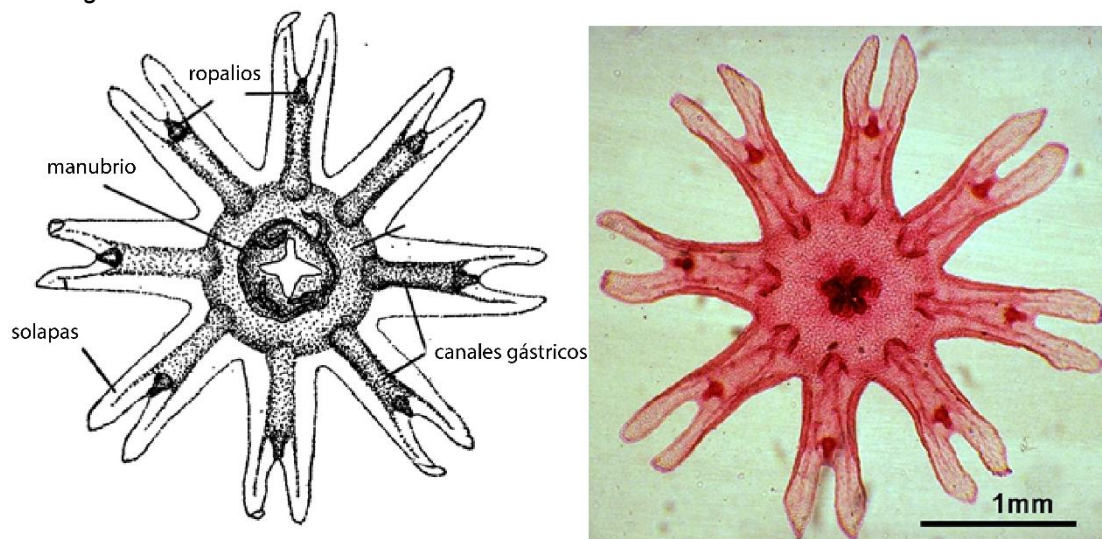
Diferentes estadios de *Lychnorhiza lucerna* (Semeostomae)



A-C, diferentes estadios de desarrollo del escifistoma; D y E estadios de estrobilación, la flecha indica el punto de formación incipiente de una efigra por estrobilación; F y G, dos estados diferentes de desarrollo de una larva efigra; H, escifistoma con estrobilación polidisca. Escala: A, B, 200um, C, 650um, D, E, F, G, 300um.

Nota. A-H, adaptado de Figure 5 Scyphistomae stages of *Lychnorhiza lucerna* y Figura 6 a–e Stages of strobilation in *Lychnorhiza lucerna*, Schiariti et al., 2008.

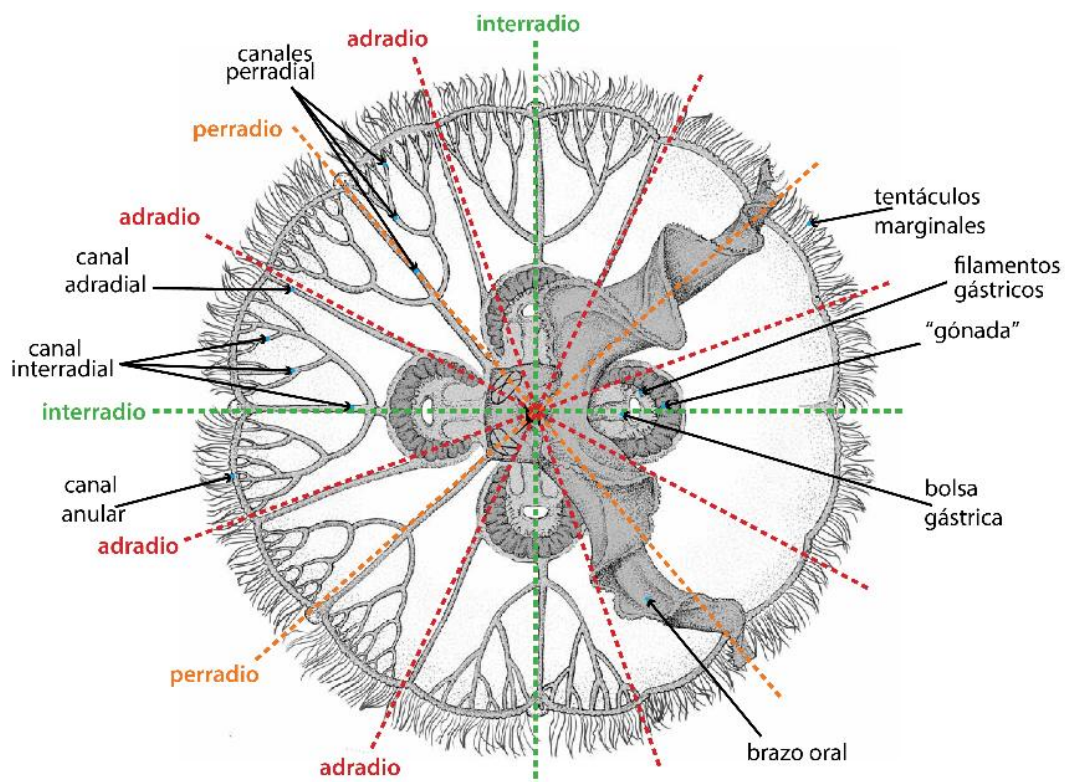
Figura 3.9
Morfología de la efira



Nota. Esquema modificado de Figure 172. Development of semeostomes and rhisostomes, Hyman, 1940.

Figure 3.10

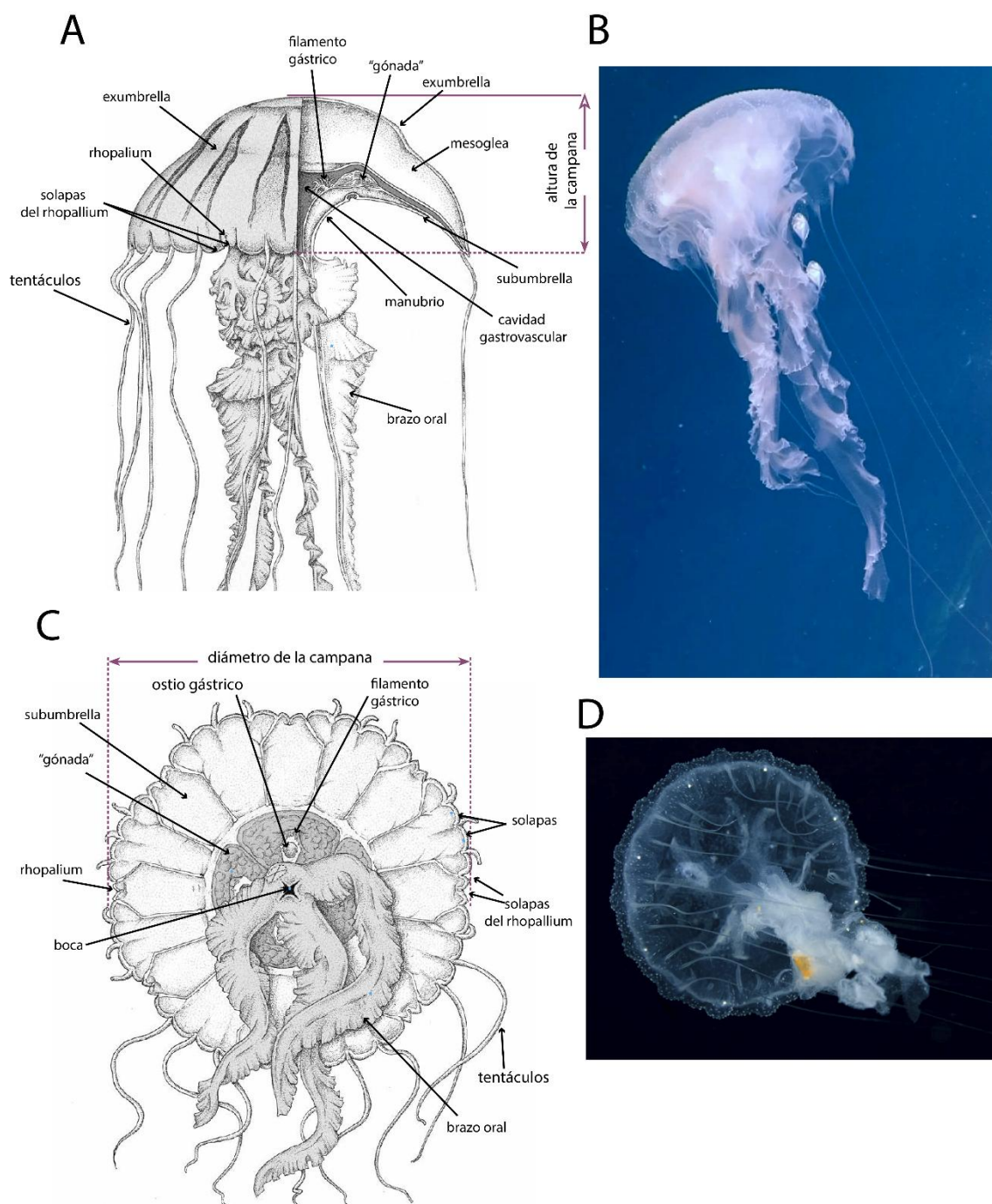
Vista oral de una medusa Semaestomeae, mostrando las principales estructuras y su disposición



Nota. Adaptado de Figure 3. Ulmaridae (oral view), Gibbons et al. 2022. CC BY-NC-SA 3.0.

Figura 3.11

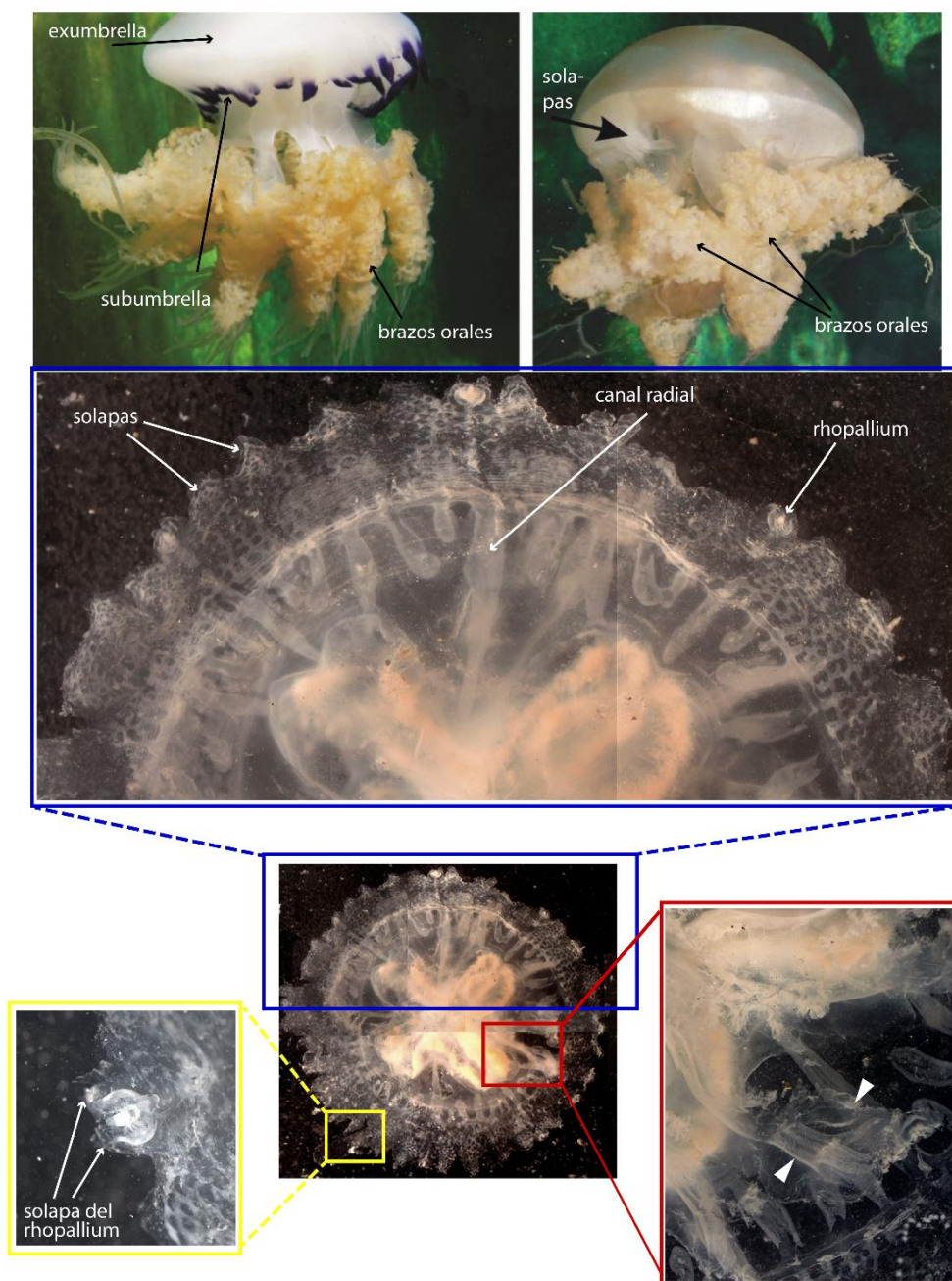
Morfología de medusas Semaestomeae



A, vista lateral, vista externa (lado izquierdo) y organización interna (lado derecho); B, vista lateral de *Chrysaora lactae* (diámetro aproximado 50 cm); C, vista oral; D, vista oral de *Chrysaora lactae* (diámetro aproximado 30 cm).

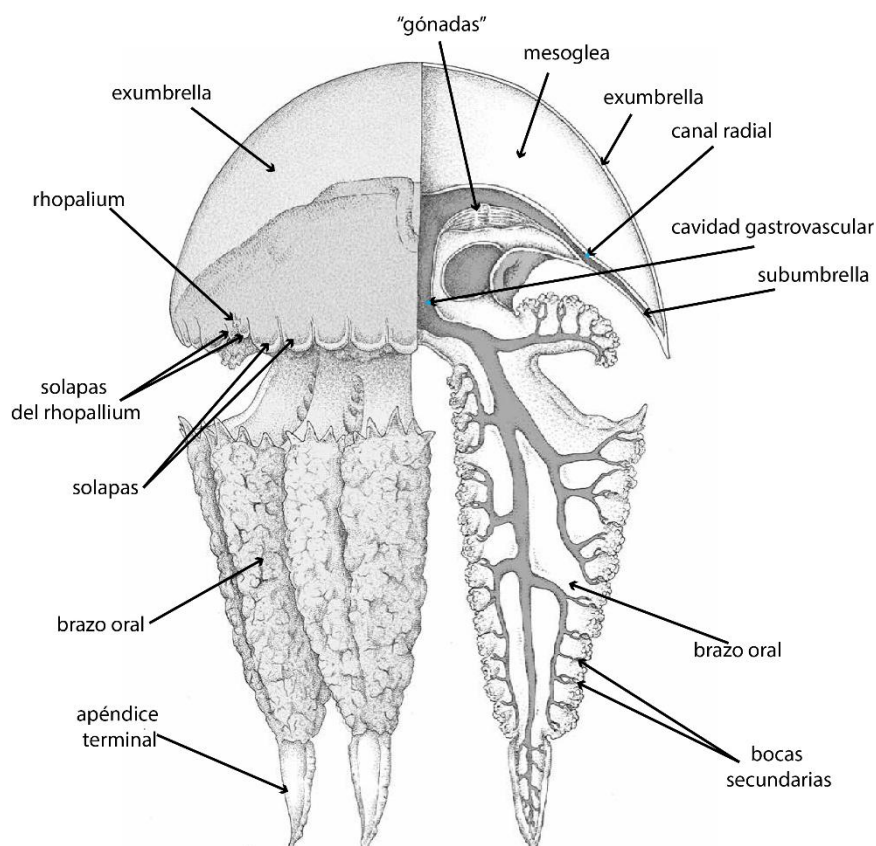
Nota. esquemas A adaptado de Figura 1. Pelagiidae (lateral view; left side, external view; right side, internal organization), pag.51 y C de Figura 2. Pelagiidae (oral view), Gibbons et al. 2022. CC BY-NC-SA 3.0; B, tomado de <https://www.inaturalist.org/observations/172615487>, CC-BY-NC; D, tomado de <https://www.inaturalist.org/observations/147451547>, CC-BY-NC.

Figure 3.12
Rhisostomeae, Lychnorhiza lucerna



Fotografía superior, dos ejemplares que muestran variación en coloración. Abajo en el centro, vista ventral de un ejemplar, con ampliación del margen (recuadro azul), del brazo oral (recuadro rojo) y de un rhopallium (en amarillo).

Nota. Fotografías superiores, de Variantes fenotípicas de la medusa *Lychnorhiza lucerna*, de Schiariti y Mianzan, 2013.

Figura 3.13**Morfología de medusa *Rhisostomaea***

A, vista lateral, vista externa (lado izquierdo) y organización interna (lado derecho).

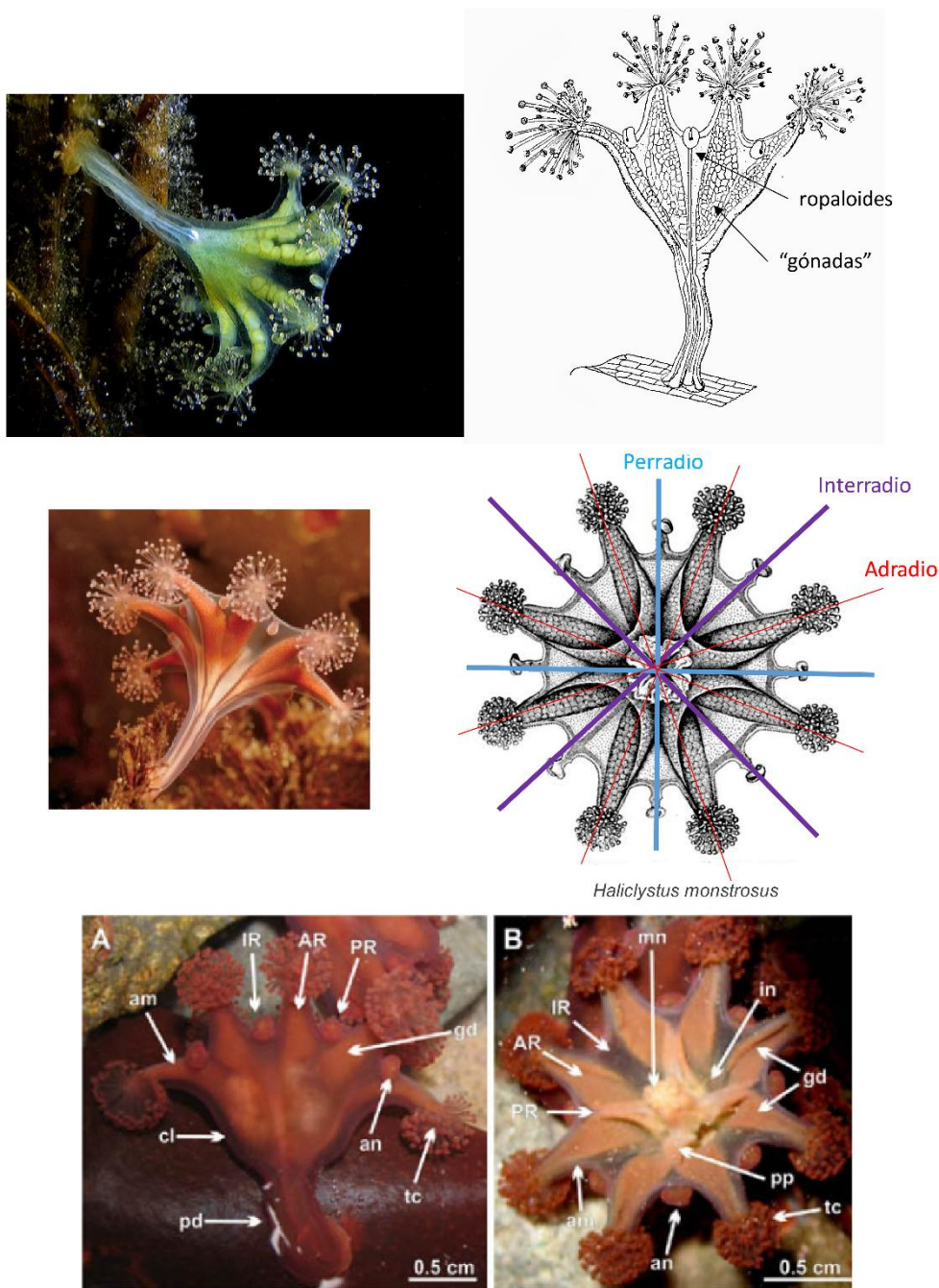
Nota. Adaptado de Figure 1. Rhizostomatidae (lateral view; left side, external view; right side, internal organization), Gibbons et al. 2022. CC BY-NC-SA 3.0.

Clase Staurozoa

En Staurozoa, las medusas son pedunculadas y sésiles, sin fase pelágica. La cavidad gastrovascular está septada. El pedúnculo tiene extensiones de la cavidad gastrovascular y cuatro músculos longitudinales. Presenta ocho brazos con tentáculos huecos y capitados; entre los brazos se ubican los ropaloides que tienen función adhesiva (Figura 3.14). Las medusas son gonocóricas, las gametas se forman en la gastrodermis y luego de ocurrida la fecundación externa se forma una larva plánula, sin cilias, que se fija al sustrato. El ciclo de vida es poco conocido.

Figura 3.14

Fotografías de representantes de Staurozoa y esquemas representativos de la morfología



Fotografía inferior, *Haliclystus antarcticus*. A: vista lateral; B: vista oral. Abreviaturas: am, brazo; an, ancla; AR, adradio; cl, cáliz; gd, gónada; in, infundibulum; IR, interrradio; mn, manubrio; pd, pedúnculo; pp, bolsillos perradiales; PR, perrradio; tc, tentáculos.

Nota. Fotografías adaptadas de Figura 1. A: Lateral view of living specimen of *Haliclystus antarcticus*, Miranda et al., 2010.

Referencias

- Araya, J. F., Aliaga, J. A. y Araya, M. E. (2016). On the distribution of *Physalia physalis* (Hydrozoa: Physaliidae) in Chile. *Marine Biodiversity*, 46(3), 731-735.
- Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates*. London: Oxford University Press.
- Gibbons, M. J., Morandini, A. C., Straehler-Pohl, I. y Bezio, N. (2022). *Identification guide to macro jellyfishes of West Africa*. Food & Agriculture Org.
- Hyman, L. H. (1940). *The invertebrates: Protista through Ctenophora* (Vol. 1). McGraw-Hill.
- Miranda, L. S., Collins, A. G. y Marques, A. C. (2013). Internal anatomy of *Haliclystus antarcticus* (Cnidaria, Staurozoa) with a discussion on histological features used in staurozoan taxonomy. *Journal of Morphology*, 274(12), 1365-1383.
- Motz, G. (2025). Invertebrate Zoology Division, Yale Peabody Museum. Yale University Peabody Museum. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/0lkr3w> accessed via GBIF.org on 2025-05-02. <https://www.gbif.org/occurrence/1270751970>
- Pechenik, J. A. (2015). *Biology of the invertebrates — Seventh edition*. McGraw-Hill Education, 2 Penn Plaza, New York, NY.
- Schiariti, S. y Mianzan, M. (2013). La medusa *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa) como recurso pesquero alternativo en Argentina. Informe de investigación INIDEP, 36, 1-9.
- Schiariti, A., Kawahara, M., Uye, S., y Mianzan, H. W. (2008). Life cycle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 156, 1-12.
- Schuchert, P., Choong, H., Galea, H., Hoeksema, B., Lindsay, D., Manko, M. y Pica, D. (2025). World Hydrozoa Database. *Olindias sambaquiensis* Müller, 1861. Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=285109> on 2025-05-03

CAPÍTULO 4

Phylum Gastrotricha

Cristina Damborenea, Lisandro Negrete, Francisco Brusa

Introducción

Los gastrotricos son invertebrados acuáticos microscópicos de vida libre, muy abundantes y ampliamente distribuidos. La mayoría de las especies miden menos de 0,2 mm de largo total, siendo su rango entre 0,06-3,0 mm. En hábitats marinos, son principalmente intersticiales, mientras que en aguas dulces se encuentran en el perifiton y el bentos y, en menor medida, también en el plancton. Se alimentan de bacterias y pequeños protistas utilizando la succión de su faringe muscular para su captura, y a su vez, son depredados por turbelarios y otros metazoos pequeños. El *phylum* es cosmopolita y a la fecha se conocen alrededor de 860 especies, pero la fauna de gastrotricos se conoce solo superficialmente (Kieneke y Schmidt-Rhaesa, 2015).

A pesar de su riqueza específica y abundancia, las relaciones filogenéticas de los Gastrotricha aún no están claras. Fueron relacionados con Platyhelminthes, con Ecdysozoa o con otros grupos. Varios análisis filogenómicos indican que Gastrotricha es el taxón hermano de los Platyhelminthes, formando un clado llamado Rouphozoa dentro de Spiralia (Giribet y Edgecombe, 2020).

Morfología

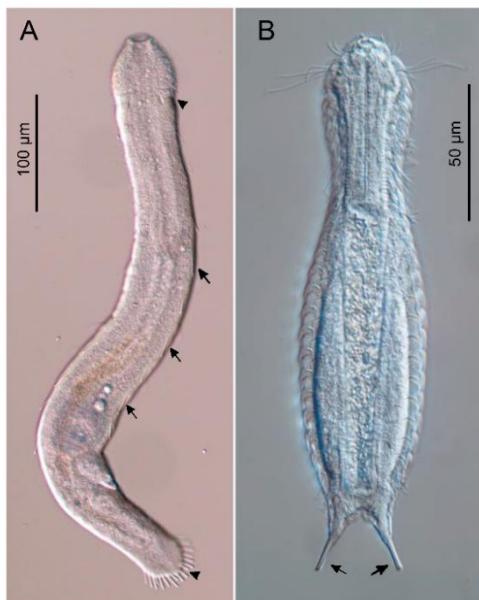
Las especies se agrupan según caracteres morfológicos en dos órdenes: 1) Macrodasida, con forma alargada, la mayoría marinas o estuariales, y 2) Chaetonotida con forma de clava y con el extremo anterior más o menos ensanchado, tres cuartas partes de las especies son de agua dulce (Figura 4.1).

La boca se abre en el extremo anterior. En el extremo posterior, muchos gastrotricos tienen extensiones pares, llamadas pies o furcas. Los gastrotricos planctónicos carecen de furcas y su extremo posterior puede ser redondeado o terminado en una proyección. Los tubos adhesivos, en forma de proyecciones delgadas frecuentemente acompañadas por un cilio, son estructuras características de los gastrotricos. Estos pueden estar restringidos a las furcas (tubos posteriores) o en otras posiciones (anteriores, laterales, dorsales, ventrales, etc.).

Una característica distintiva del *phylum* es la presencia de cilias locomotoras ventrales —de disposición variada— que permiten que el animal se deslice sobre la superficie, y estructuras cuticulares que recubren todo el cuerpo, como espinas y escamas (Figura 4.2).

Figura 4.1

Microfotografía de contraste de interferencia diferencial (DIC) de representantes de los dos órdenes



A, Macrodasysida (*Cephalodasys* sp.) con forma alargada y varios tubos adhesivos a lo largo de los lados (flechas) y en las regiones anterior y posterior (puntas de flecha); B, Chaetonotida (*Lepidodermella* sp.) con forma de clava, con el extremo posterior dividido en furcas, cada una de las cuales con un tubo adhesivo.

Nota. Tomado Figure 1, Photomicrographs of gastrotrichs belonging to the two orders, de Saponi y Todaro (2024); CC BY 4.0.

La epidermis es celular, ciliada en la superficie ventral y recubierta por la cutícula que también recubre la faringe. La cutícula, que carece de quitina y no muda durante el desarrollo, tiene dos capas: endocutícula laminar o fibrosa, que forma espinas o escamas (Figura 4.2) y epicutícula (o exocutícula) formada por varias capas, cada una trilaminar y que recubre el cuerpo totalmente, incluso las ciliias locomotoras y las estructuras sensoriales.

Los tubos adhesivos corresponden a la definición de sistema duo-glandular y son extensiones tubulares de la cutícula con células glandulares en su base, se extienden a través del mismo y se abren en su extremo distal. Las células son de dos tipos: unas producen secreciones viscosas con función adhesiva y otras una secreción “liberadora” que disuelve la secreción adhesiva.

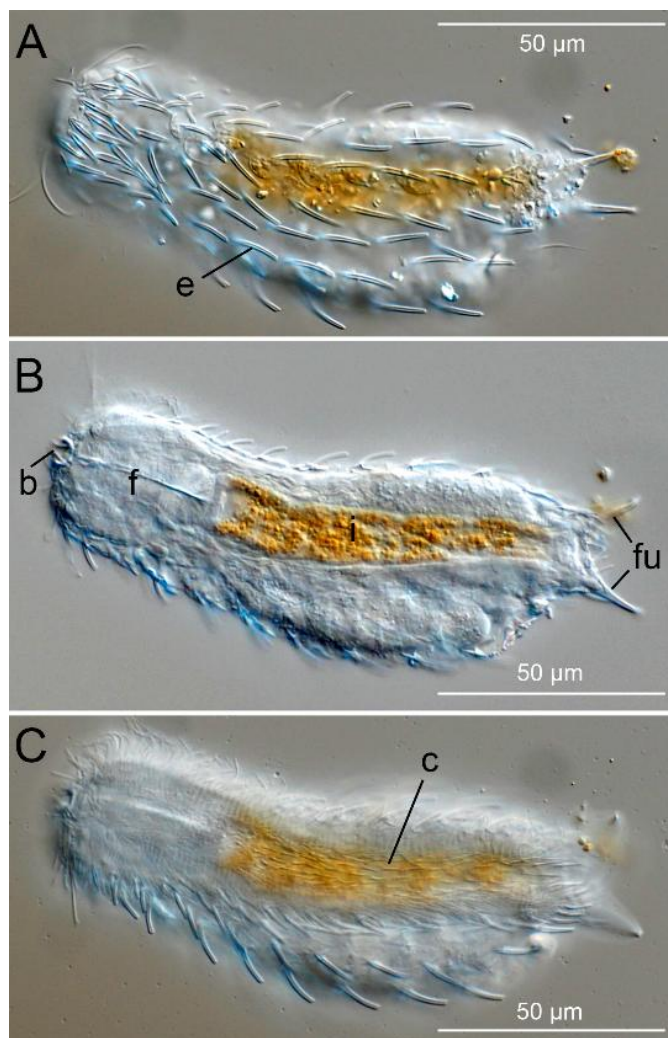
Los gastrotrichs son acelomados compactos con poco tejido conectivo. Entre la epidermis y el intestino, están presentes células musculares y nerviosas, gónadas, células excretoras y células mesodérmicas llamadas células “Y”, todas rodeadas por la matriz extracelular.

La musculatura está dispuesta en bandas en tres orientaciones: longitudinal, circular y helicoidal. En posición ventrolateral, un par de bandas musculares masivas se extienden longitudinalmente y, externamente a éstas, anillos musculares se disponen a lo largo del cuerpo.

El tubo digestivo está totalmente rodeado por anillos musculares y fibras longitudinales (dorsales, laterales y ventrales) externas, que acompañan al tubo intestinal desde la boca hasta el ano.

Figura 4.2

Aspecto general de *Chaetonotus polites*, con foco en la superficie dorsal (A), en la media (B) y la ventral (C)



Fotografías de microscopio óptico con contraste interdifereencial. Abreviaturas: b, boca; c, cilias; e, espinas; f, faringe; fu, furcas; i, intestino.

Nota. Tomado Figure 5. *Chaetonotus polites* n. sp., Holotype, habitus, de Saponi et al. (2024); CC BY 4.0.

El sistema nervioso está formado por dos masas laterodorsales que contienen los cuerpos neuronales, unidas por una comisura dorsal y una comisura ventral más delicada, ambas comisuras formadas por fibras. En los extremos laterales de la comisura dorsal se originan los nervios longitudinales, laterales y subepidérmicos. También hay neuronas que se extienden desde el cerebro hacia el extremo anterior, innervando fundamentalmente las estructuras sensoriales. Se conocen estructuras mecanorreceptoras, fotorreceptoras y quimiorreceptoras. Cilias sensitivas, aisladas o asociadas a los tubos adhesivos, se encuentran fundamentalmente

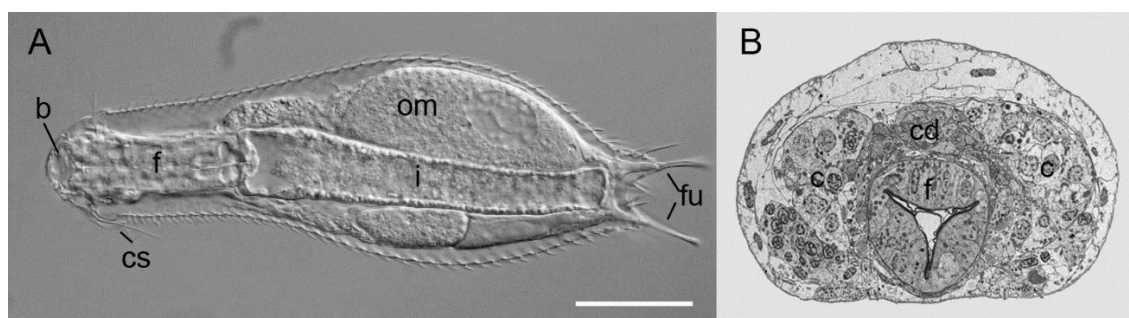
en el extremo anterior. También se reconocen palpos y fotorreceptores pigmentados (manchas oculares), entre otras estructuras sensoriales, algunas muy especializadas.

El sistema digestivo se inicia con la boca terminal seguida de una cavidad bucal. La faringe es larga, cilíndrica, con luz trirradiada (Figura 4.3). El epitelio faríngeo consiste en células mioepiteliales con fibrillas contráctiles dispuestas radialmente y está revestido internamente por las dos capas de la cutícula. La faringe de la mayoría de los Macrotrichida se abre al exterior por un par de poros faríngeos, generalmente próximos al extremo posterior de la faringe y con esfínteres. Se supone que la función de estos poros es eliminar el exceso de agua que ingresa con la alimentación.

Los protonefridios se organizan en series pares y están formados por tres células (terminal, del canal y del poro), y no se asocian en un canal colector. El número de protonefridios varía en las diferentes especies.

Figura 4.3

Morfología de gastrotricos

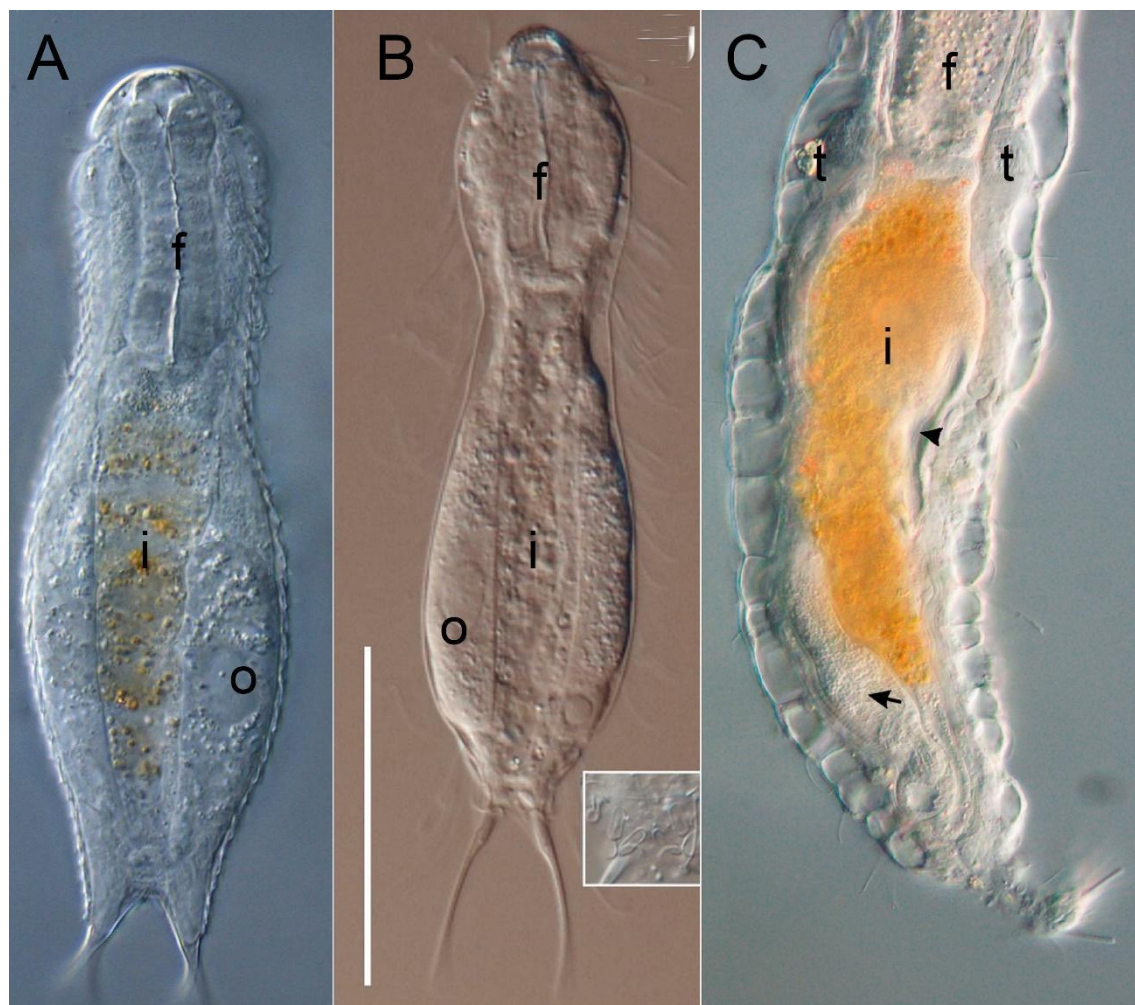


A, Aspecto general de *Chaetonotus polyspinosus* observado al microscopio óptico con contraste interdifrencial; extremo anterior a la izquierda; B, corte transversal a nivel de la faringe de *Neodasys chaetonotoideus* observado a bajo aumento en microscopio electrónico de transmisión. A, escala 50 μm ; B, escala 10 μm . Abreviaturas: b, boca; c, ganglio cerebral; cd, comisura dorsal; cs, cilias sensoriales; f, faringe; fu, furcas; i, intestino; om, ovocito maduro.

Nota. A, modificado de Figure 2. Common and rare representatives of European freshwater gastrotrichs, de Balsamo et al. (2015), CC BY 4.0; B, modificado de Figure 1.17. Ultrastructure of the nervous system of Gastrotricha (TEM cross sections), de Kieneke y Schmidt-Rhaesa (2015).

Figura 4.4

Diferentes aspectos del sistema reproductor de gastrotricos



A, *Heterolepidoderma mariae*; B, *Ichthyidium skandicum*, con detalle de las escamas dorsales en la zona basal de las furcas; C, *Macrodasys ommatus*, con detalle de la región posterior de un ejemplar maduro. Todas las imágenes fueron tomadas al microscopio con contraste interdifereencial. Abreviaturas: f, faringe; i, intestino; o, ovario; t, testículos; cabeza de flecha, órgano frontal; flecha, órgano caudal.

Nota. A, gentileza de Andre Rinaldo Senna Garraffoni; B, modificado de Figure 2. Common and rare representatives of European freshwater gastrotrichs, de Balsamo et al. (2015), CC BY 4.0C, C, modificado de Figure 2. *Macrodasys ommatus* n.sp., adult specimen, DIC photomicrographs, en Todaro y Leasi (2013).

Referencias

Balsamo, M., d'Hondt, J., Kisielewski, J., Todaro, M., Tongiorgi, P., Guidi, L., Grilli, P. y de Jong, Y. (2015). Fauna Europaea: Gastrotricha. *Biodiversity Data Journal* 3: e5800. <http://doi.org/10.3897/BDJ.3.e5800>

- Giribet, G. y Edgecombe, G. D. (2020). *The Invertebrate Tree of Life*, Princeton University Press.
- Kieneke, A. y Schmidt-Rhaesa, A. (2015). 1. Gastrotricha. pp. 1-134. En: Schmidt-Rhaesa, A. (ed). *Volume 3 Gastrotricha and Gnathifera*. De Gruyter, Berlin, München, Boston.
<https://doi.org/10.1515/9783110274271.1>
- Saponi, F. y Todaro, M. A. (2024). Status of the Italian Freshwater Gastrotricha Biodiversity, with the Creation of an Interactive GIS-Based Web Map. *Diversity* 16(1): 17.
<https://doi.org/10.3390/d16010017>
- Todaro, M. A. y Leasi, F. (2013). A new eye-bearing *Macrodasys* (Gastrotricha: Macrodasysida) from Jamaica. *Meiofauna Marina* 20: 33-38.

CAPÍTULO 5

Phylum Entoprocta

Lisandro Negrete, Francisco Brusa y Cristina Damborenea

Introducción

Los entoproctos constituyen un pequeño grupo de unas 180 especies de organismos acelomados que habitan ambientes marinos, siendo algunos estuariales y muy pocos dulceacuícolas (Wood, 2020). Son organismos de pequeño tamaño (0,2 a 8 milímetros de longitud), sésiles y adaptados a la alimentación por filtración.

Se conocen especies solitarias y otras coloniales, estas últimas formadas por zooides. Los entoproctos solitarios suelen vivir como epibiontes de diversos tipos de invertebrados (poliquetos, briozoos, esponjas, etc.), mientras que las especies coloniales ocupan diversos sustratos, como rocas, algas, conchas de moluscos, cutículas de artrópodos y túnicas de ascidias (Figura 5.1A) (Borisanova, 2019).

Morfología

La morfología general es similar en todos los entoproctos, independientemente de su estilo de vida. El cuerpo consta de un cáliz esférico, rodeado por una corona de tentáculos macizos y ciliados que forman un anillo abierto o herradura que se abre hacia la cara abfrontal del cáliz, y de un pedúnculo cilíndrico que termina en un órgano de fijación al sustrato (Figura 5.1B). El pedúnculo de las especies solitarias termina basalmente en una ventosa muscular, un pie flexible y especializaciones glandulares, o bien está cementado permanentemente al sustrato.

La pared corporal de los entoproctos está formada por un epitelio simple con microvellosidades entre las que penetra una capa de filamentos de colágeno entrecruzados. Los pedúnculos y estolones de las especies coloniales presentan una cutícula engrosada con quitina. Internamente se suele distinguir, por transparencia, el sistema digestivo, el cual es ciliado y en forma de U (Figura 5.1C). Éste consta de una boca situada en la base de los tentáculos, en la cara anterior del atrio (concavidad del cáliz), un esófago en forma de embudo, un estómago grande, un intestino cónico y un recto tubular. El ano se encuentra en el lado opuesto a la boca, cerca de la ruptura de la hilera de tentáculos (Nielsen, 2012).

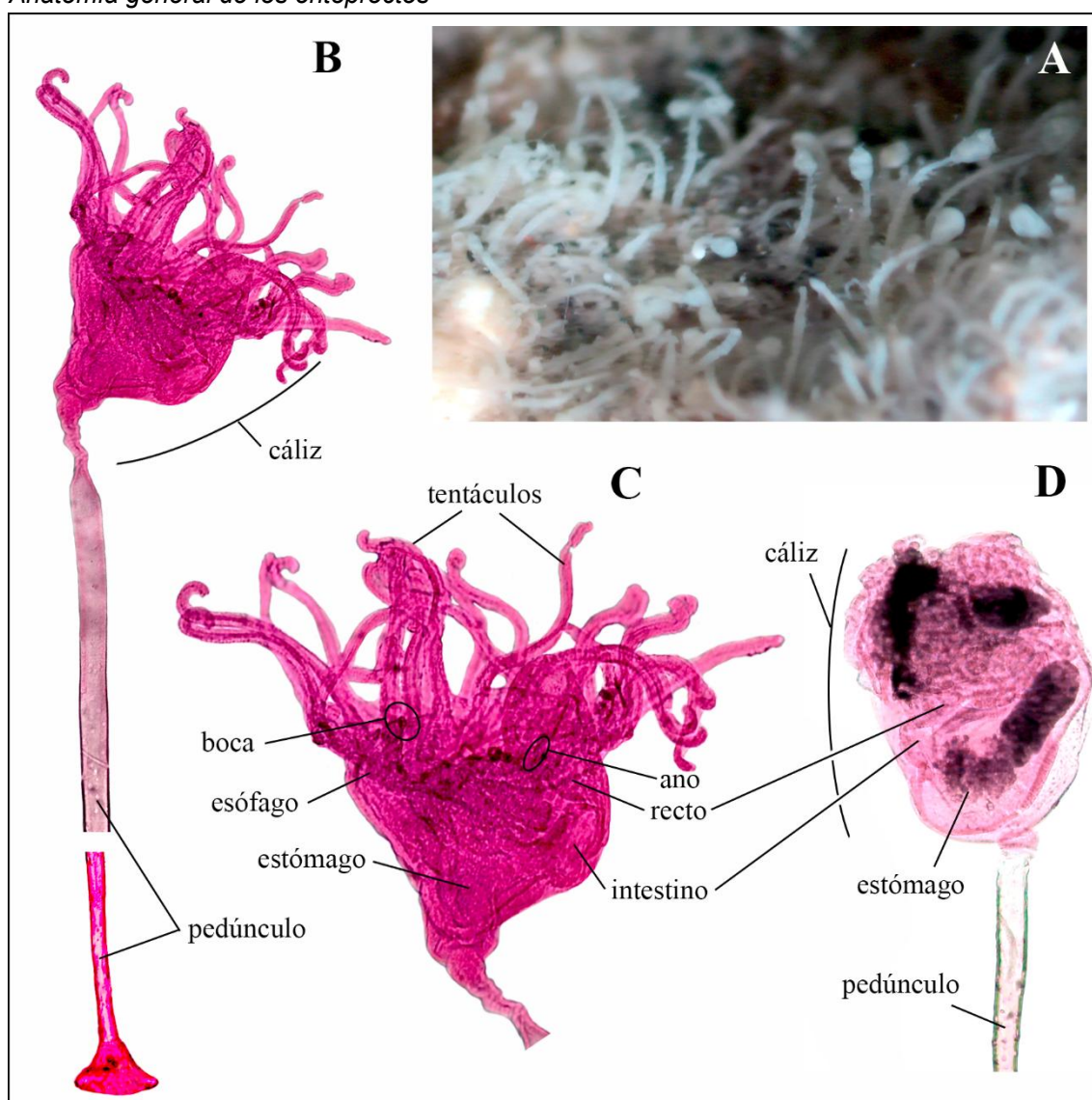
Un ganglio neural con forma de mancuerna se sitúa en la parte superior del estómago, cerca del esófago. Los nervios periféricos se extienden a las células sensoriales y a los músculos de los tentáculos, a las células sensoriales del cuerpo y el pedúnculo, y a los músculos de este

último. Las gónadas pareadas y los protonefridios se encuentran justo detrás del ganglio. La mayoría de las especies coloniales presentan un complejo de células estrelladas en estrecha transición entre el cuerpo y el pedúnculo. Este consiste en células que contienen miofilamentos y son pulsátiles, probablemente generando movimiento en la estrecha cavidad corporal primaria.

Los entoproctos se alimentan por filtración, y los cilios de los tentáculos forman bandas ciliares que recolectan el alimento “corriente abajo” como principio de captura (Riisgård et al., 2000). Las partículas capturadas se transportan por la parte frontal de los tentáculos hasta el surco alimentario, el cual las lleva hacia la boca.

Figura 5.1

Anatomía general de los entoproctos



A, colonia de entoproctos marinos sobre una roca. B, zooide montado *in toto*, teñido con carmín clorhídrico. C, detalle del cáliz de un ejemplar. D, ejemplar con los tentáculos retraídos en el que se observa contenido estomacal.

Referencias

- Borisanova, A. O. (2019). Chapter 6. Entoprocta (Kamptozoa). En: A. Schmidt-Rhaesa (Ed.). *Handbook of Zoology. Miscellaneous Invertebrates* (pp. 111-161). De Gruyter.
- Nielsen, C. (2012). *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- Riisgård, H. U., Nielsen, C. y Larsen P. S. (2000). Downstream collecting in ciliary suspension feeders: the catch-up principle. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 33-51.
- Wood, T. S. (2020). Chapter 14. Phylum Entoprocta. En: D. C. Rogers, C. Damborenea, J. Thorp (Eds.). *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Volume 5: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna* (pp. 503-504). Academic Press.

CAPÍTULO 6

Phylum Platyhelminthes. Turbelarios

Lisandro Negrete, Cristina Damborenea y Francisco Brusa

Introducción

Los turbelarios constituyen un grupo de gusanos planos pertenecientes al *phylum* Platyhelminthes. Son organismos principalmente de vida libre, aunque se conocen especies comensales y algunas parásitas. Antiguamente se consideraba a los “Turbellaria” como una clase (además de Monogenea, Trematoda y Cestoda, cuyos representantes son parásitos obligados), pero, al no constituir un grupo monofilético, ha perdido su estatus, aunque comúnmente se ha mantenido en algunos libros debido a su arraigo histórico.

Los turbelarios incluyen una enorme variedad de formas, fundamentalmente de vida libre, bien representadas en una gran variedad de ambientes (marinos, dulciacuícolas y terrestres). De una manera general podemos diferenciar a los “microturbelarios”, aquellos que poseen desde unas pocas micras de longitudinal hasta poco más de 1 mm (Figuras 6.1 y 6.2), de los “macroturbelarios” (Figuras 6.3, 6.4 y 6.5), representantes de unos pocos a varios milímetros de longitud, superando en algunos casos los 30 cm. Si bien exhiben una gran diversidad, los turbelarios presentan un patrón corporal similar, caracterizándose por: una simetría bilateral, órganos embebidos en una matriz extracelular sólida (parénquima), un intestino en forma de saco (cuya conformación puede variar), ausencia de ano, sistema nervioso con un “cerebro” y cordones nerviosos longitudinales, y regulación del medio interno por protonefridios (Brusa et al., 2020).

Morfología

Los turbelarios poseen una epidermis celular, formada por una capa simple de células multiciliadas, excepto en las formas simbiontes en las cuales la epidermis es sincicial (o forma placas sinciciales) y carece de cilios. Los cilios, cuando están presentes, predominan en la superficie ventral del cuerpo y suelen ser la principal estructura utilizada en la locomoción (Figura 6.1D), ya sea en el desplazamiento sobre un sustrato (en los macroturbelarios) o durante la natación (en algunos microturbelarios). En los turbelarios meiofaunales, la locomoción ocurre asimismo por la acción de los cilios, pero en colaboración con la secreción de glándulas adhesivas y la musculatura de la pared del cuerpo.

En los turbelarios es común la presencia de papilas adhesivas y estructuras más complejas asociadas a fibras musculares, tales como ventosas (e.g. Tricladida, Polycladida, Temnocephalida). Además, la epidermis presenta diferentes tipos de células glandulares, entre las que se destacan las rhabdites (Figura 6.5D), cuya secreción posee forma de varilla. Las células secretoras de las rhabdites son células epidérmicas, que pueden encontrarse en la epidermis o por debajo de ella, en el parénquima. En este último caso, las rhabdites son liberadas al exterior a través de los cuellos glandulares que atraviesan la epidermis (Negrete y Damborenea, 2017).

Los representantes del clado Rhabditophora poseen un sistema vinculado a la adhesión que les permite aferrarse y liberarse de las partículas de sedimento de diversos sustratos en los que viven. Este sistema, denominado duo-glandular (Figura 6.4C), es particularmente común en los turbelarios intersticiales (Tyler, 1976; Lengerer et al., 2014).

El sistema digestivo es incompleto debido a la ausencia de ano. La boca se abre a una faringe, le sigue un corto esófago y un intestino. La boca generalmente se localiza en la superficie ventral en la región media anterior del cuerpo o en el tercio medio. La faringe exhibe variaciones entre los turbelarios, pudiendo clasificarse de una manera general en tres tipos morfológicos: simple, plegada y bulbosa. En turbelarios de pequeño tamaño (1 mm o menores), como los Macrostromida y Catenulida, la faringe es un tubo ciliado simple, formado por la invaginación de la pared corporal. En turbelarios de mayor tamaño (entre 0,2 y 10 cm de longitud), como los Tricladida y Polycladida, la faringe es plegada (Figuras 6.3D, 6.4B y 6.5E). Esta surge como un plegamiento del ectodermo, dejando una cavidad interna, denominada bolsa faríngea, en la que se aloja la faringe. La contracción de la musculatura faríngea permite la protrusión de la misma fuera de su cavidad. Según la posición de las inserciones faríngeas, la faringe plegada varía entre tubular y en forma de abanico. La faringe bulbosa, presente tanto en turbelarios libres (Rhabdocoela) (Figura 6.1B, C) como comensales (Temnocephalida) (Figura 6.2D), es un bulbo muscular con capacidad succionadora, cuya cavidad faríngea está muy reducida en comparación con la faringe plegada. La forma y tamaño que adquiere el intestino se corresponden, salvo excepciones, con el tamaño corporal. Así, en los turbelarios más pequeños (formas libres y comensales menores a 1 mm o de unos pocos milímetros de longitud) el intestino es un saco ciego (Figuras 6.1A-C y 6.2D). En las formas de tamaño intermedio (de varios milímetros hasta algunos centímetros), el intestino presenta tres ramas principales (una anterior y dos posteriores) y ramificaciones secundarias, como en los Tricladida (Figuras 6.4A, B y 6.5C) o numerosas ramas como en los Polycladida (Figura 6.3D, E). Los platelmintos turbelarios poseen un sistema nervioso central, bilateralmente simétrico, formado por un cerebro (Figura 6.1B, C) y cordones nerviosos longitudinales que pueden conectarse entre sí por comisuras transversales, formando un “sistema en escalera”. En general, los cordones ventrales son los más prominentes y en algunos grupos, los únicos presentes (Figura 6.4C). Además de estos cordones que se dirigen hacia la región posterior del cuerpo, en varias formas de platelmintos desde el cerebro divergen nervios pares que se dirigen anteriormente.

Los órganos de los sentidos incluyen receptores epidérmicos de diferentes tipos (Rieger et al., 1991), considerados en general como quimiorreceptores y ocupando grandes regiones del cuerpo o concentrados, formando áreas sensoriales especializadas, como en la región anterior o lateral del cuerpo (Figura 6.4A, B), ubicados en fosetas o en surcos sensoriales. En algunos grupos también se desarrollan órganos glandulorreceptores (e.g. Macrostomida), estatocistos (característicos de los grupos basales de turbelarios) y fotorreceptores (en número y estructura variables) (Rieger et al., 1991). Estos últimos pueden estar en número de dos, como en los Rhabdocoela libres y comensales (Figuras 6.1B, C y 6.2A) y en algunos triclados (Figura 6.4A, B); en gran número y dispersos a lo largo del dorso del cuerpo, como en muchos triclados terrestres (Figura 6.5A); o como en los policlados, que pueden poseer ojos asociados a los tentáculos, ojos en los márgenes de la región cefálica u ojos cerebrales (Figura 6.3A, B).

Con muy raras excepciones, los turbelarios son hermafroditas simultáneos, es decir, cada individuo es funcionalmente tanto hembra como macho. El sistema reproductor sigue un patrón común en todos los grupos, aunque hay numerosas variaciones de este plan general (Roberts y Janovy, 2009). En contraste con su gran simplicidad morfológica, los turbelarios exhiben sistemas reproductores muy elaborados (Rieger et al., 1991), presentando diversos mecanismos para llevar a cabo la fertilización interna. Podemos destacar la existencia de dos tipos de gónada femenina o “niveles de organización”: (1) los Archoophora, con un tipo de huevo endolecito (ovocitos con su propia dotación de vitelo), como es el caso de los catenúlidos, macrostómidos y policlados (Figura 6.3E); y (2) los Neoophora, cuyo huevo es ectolecito (Ellsworth et al., 1963). En ellos, los ovocitos son formados por el ovario y el vitelo es producido por las glándulas vitelinas (= vitelario) (Swiderski y Xylander, 2000). Los Neoophora están representados por los turbelarios triclados y rhabdocoelos (Martín-Durán y Egger, 2012) (Figuras 6.1B, C, 6.2E, 6.4C y 6.5B-D).

El sistema reproductor masculino presenta de uno a múltiples testículos de localización variable. (Figuras 6.1B, 6.2E, 6.3E, 6.4C y 6.5C, D). Cada testículo se continúa en un conducto eferente, y los provenientes de diferentes testículos convergen en un conducto deferente o espermiducto (Figura 6.4C). Este sistema se completa con un aparato copulador en general complejo, formado por un cirro eversible esclerosado (Figura 6.2E) o un pene o papila peneana protruíble (Figuras 6.3D, 6.4C y 6.5F). Al aparato copulador se suman además otras estructuras como la vesícula seminal para almacenar el esperma propio antes de la cópula (Figura 6.2E) y diferentes tipos de glándulas, como las prostáticas, formadas por células que vierten su contenido en una vesícula prostática (Figuras 6.2E, 6.3D y 6.5F). Las estructuras copuladoras (e.g. cirro, pene) suelen alojarse en una cavidad denominada atrio masculino (Figuras 6.3D, 6.4C y 6.4F).

El sistema reproductor femenino presenta uno (Figuras 6.1B, E y 6.2E), dos (Figuras 6.4C y 6.5B) o numerosos ovarios (Figura 6.3E). Los ovocitos son transportados desde el ovario a través de un oviducto y el vitelo (sólo en el caso de los Neoophora) es transferido desde las glándulas vitelinas (Figuras 6.1B, 6.2E, 6.4C y 6.5B). Por regla general, los oviductos desembocan en una cámara llamada atrio femenino mediante una vagina (Figura 6.3D y 6.5F). Esta puede adquirir diferente desarrollo y constituirse en un útero, permitiendo el almacenaje de los huevos. En algunas formas, el útero es una estructura diferente y separada de la vagina.

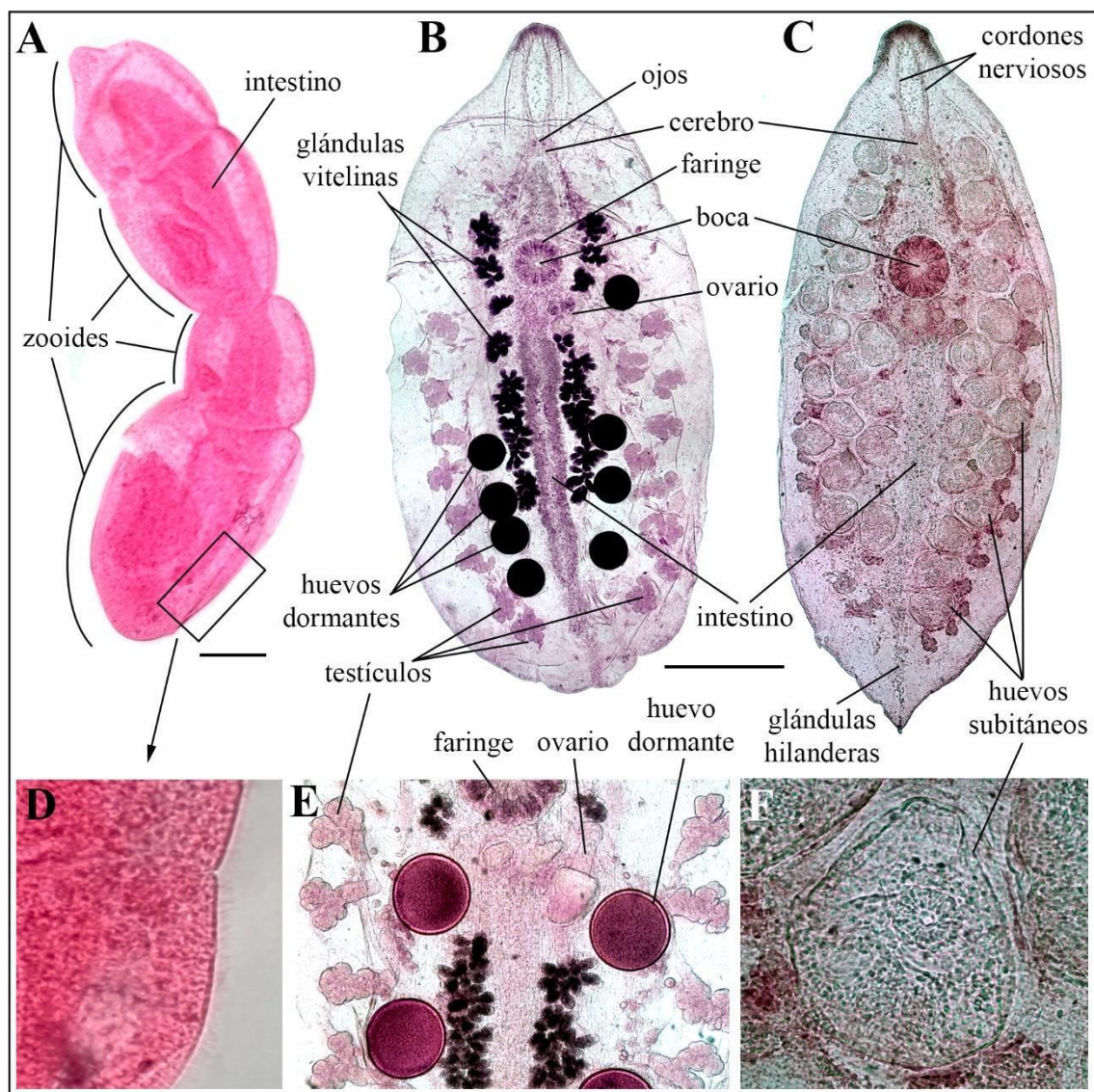
Además, el sistema femenino presenta diferentes estructuras para almacenar el espermatozoides recibido durante la cópula, como bursas copuladoras (para conservarlo por un periodo de tiempo corto) (Figura 6.4C) y receptáculos seminales (para conservarlo por un periodo más prolongado). Asimismo, existen glándulas que colaboran en la formación de la cáscara (Figuras 6.4B y 6.5F) o glándulas adhesivas y cementantes que fijan los huevos a un sustrato.

Cada uno de los sistemas puede comunicarse al exterior a través de un poro propio, reconociéndose por lo tanto dos gonoporos (Figura 6.3D), uno femenino y otro masculino, o pueden comunicarse al exterior a través de un gonoporo común (Figuras 6.2E y 6.5F). En algunos turbelarios, el sistema genital está comunicado con el sistema digestivo a través de un conducto genito-intestinal (e.g. policlados) o una vesícula resorbens (e.g. temnocéfalos) (Figura 6.2E). Se asume que el pasaje de productos genitales remanentes de la cópula hacia el sistema digestivo actúa como un recurso adicional “reciclable” de material nutritivo.

Una vez producida la fecundación, los huevos son liberados y cementados a algún sustrato, en las formas libres, o en alguna región de su hospedador, en las formas comensales (Figura 6.2A-C). Algunos turbelarios, principalmente aquellos que viven en ambientes acuáticos temporarios, producen dos tipos de huevo: huevos dormantes (de cáscara dura), que pueden resistir condiciones de sequedad del ambiente, y huevos subitáneos (de cáscara blanda), que son producidos bajo condiciones favorables del ambiente (Figura 6.1B, C, E, F).

Figura 6.1

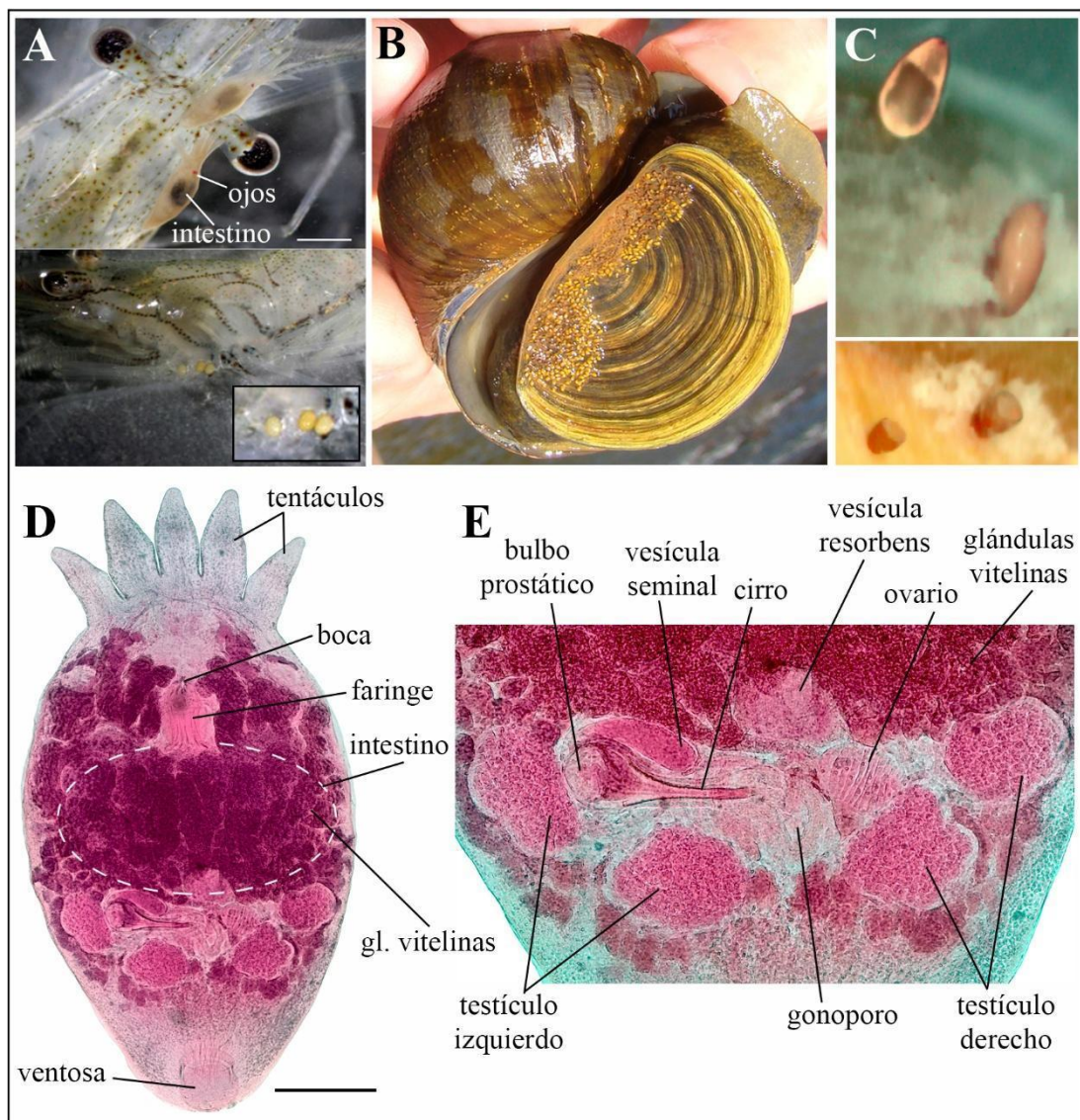
Anatomía interna de microturbelarios (Macrostomida y Rhabdocoela)



A, cadena de zooides de un ejemplar del género *Microstomum* (Macrostomida) teñido con carmín acético. B y C, ejemplares del género *Mesostoma* (Rhabdocoela) sin teñir. D, detalle de la pared corporal de *Microstomum* sp. Nótese la epidermis ciliada. E y F, detalles de ejemplares de *Mesostoma* sp. con huevos dormantes (E) y subitáneos (F). Escalas: A, 100 μ m; B y C, 500 μ m.

Figura 6.2

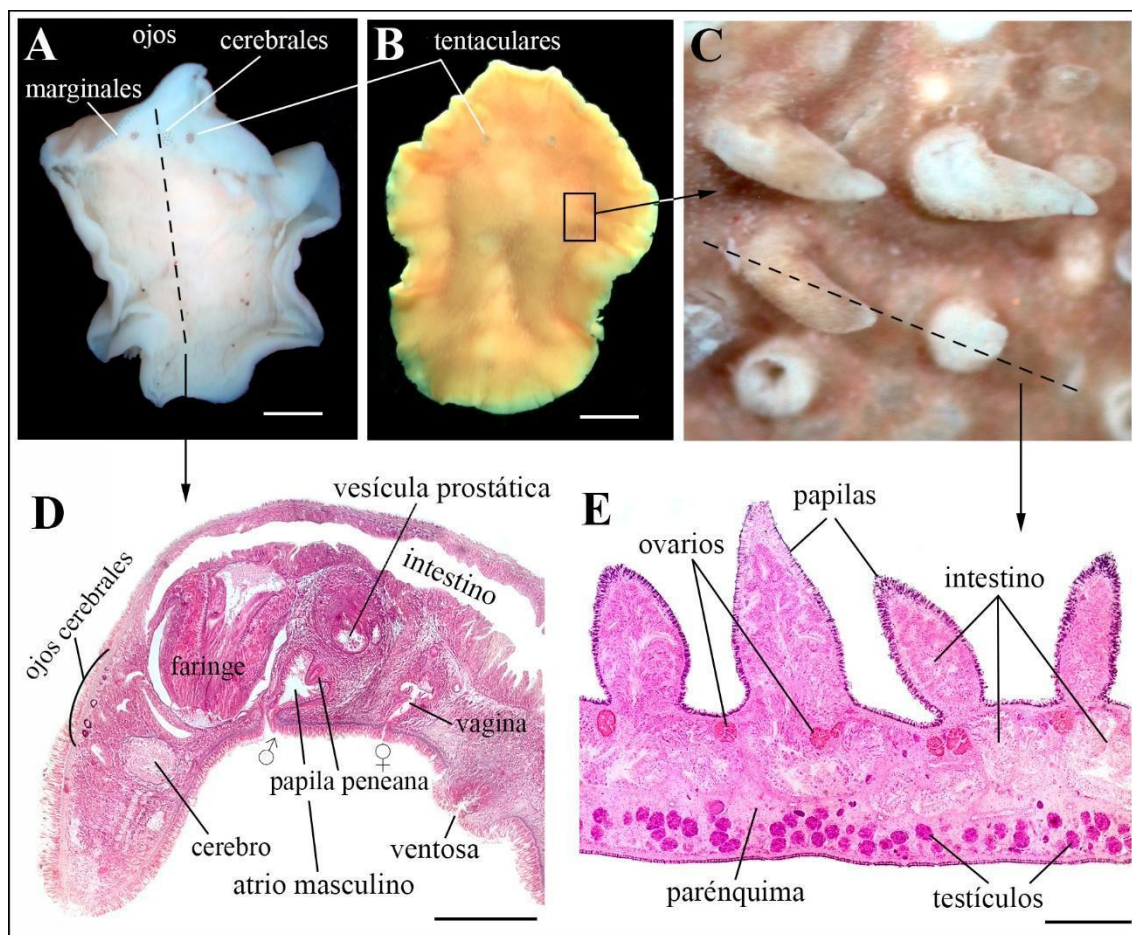
Anatomía de turbelarios comensales (Rhabdocoela)



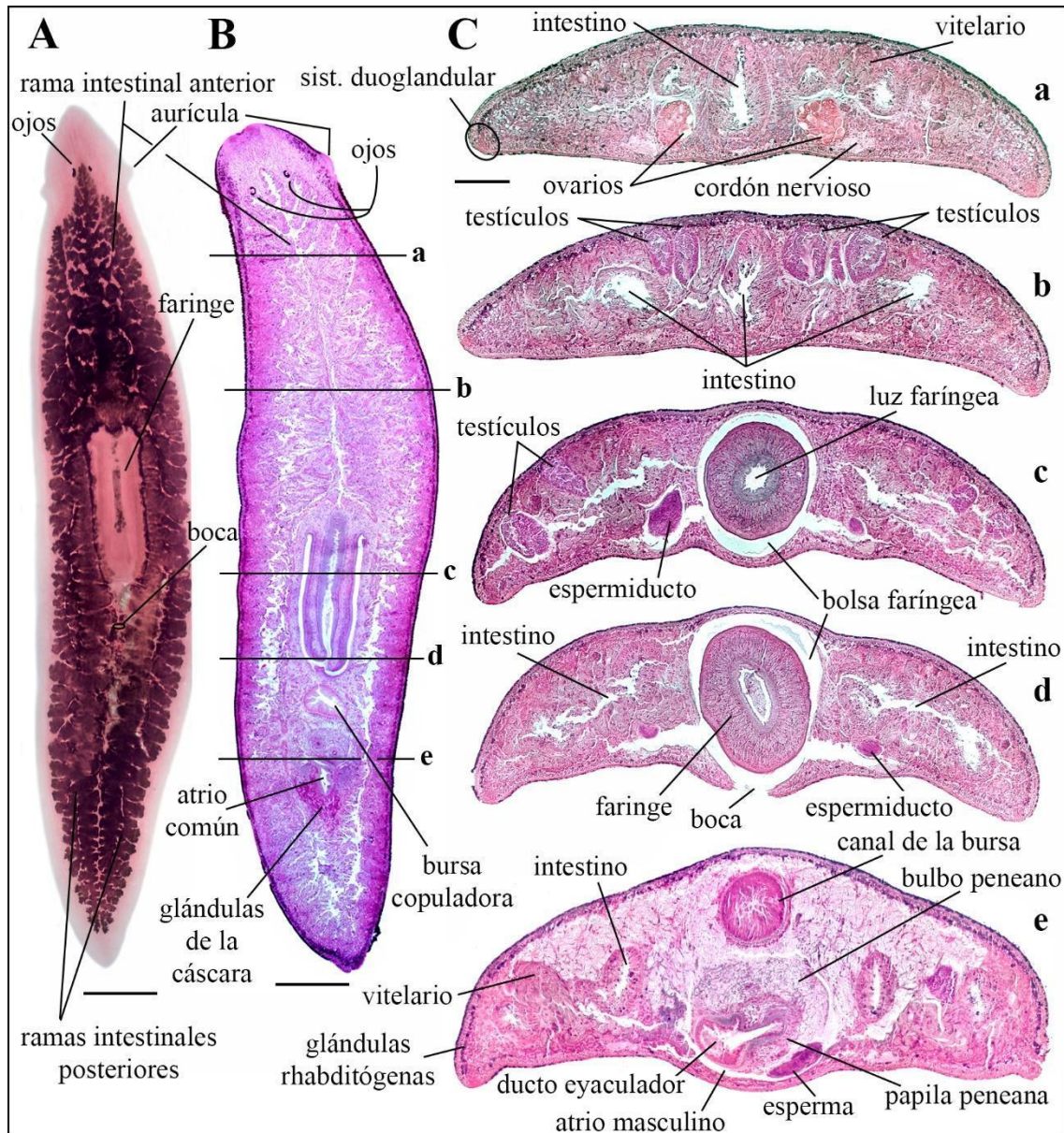
A, ejemplares adultos de *Temnocephala* sp. sobre un camarón (género *Palaemon*) (arriba) y huevos colocados sobre su hospedador (abajo). B, huevos sobre el opérculo de un caracol (género *Pomacea*). C, detalles de huevos sin eclosionar (arriba) y eclosionados (abajo). D, aplastado "in toto" (teñido con carmín acético/fast green) de un ejemplar de *Temnocephala digitata*. E, detalle de órganos reproductivos. Escala: A, 2 mm; D, 500 μ m.

Figura 6.3

Anatomía externa e interna de turbelarios policlados (Polycladida)

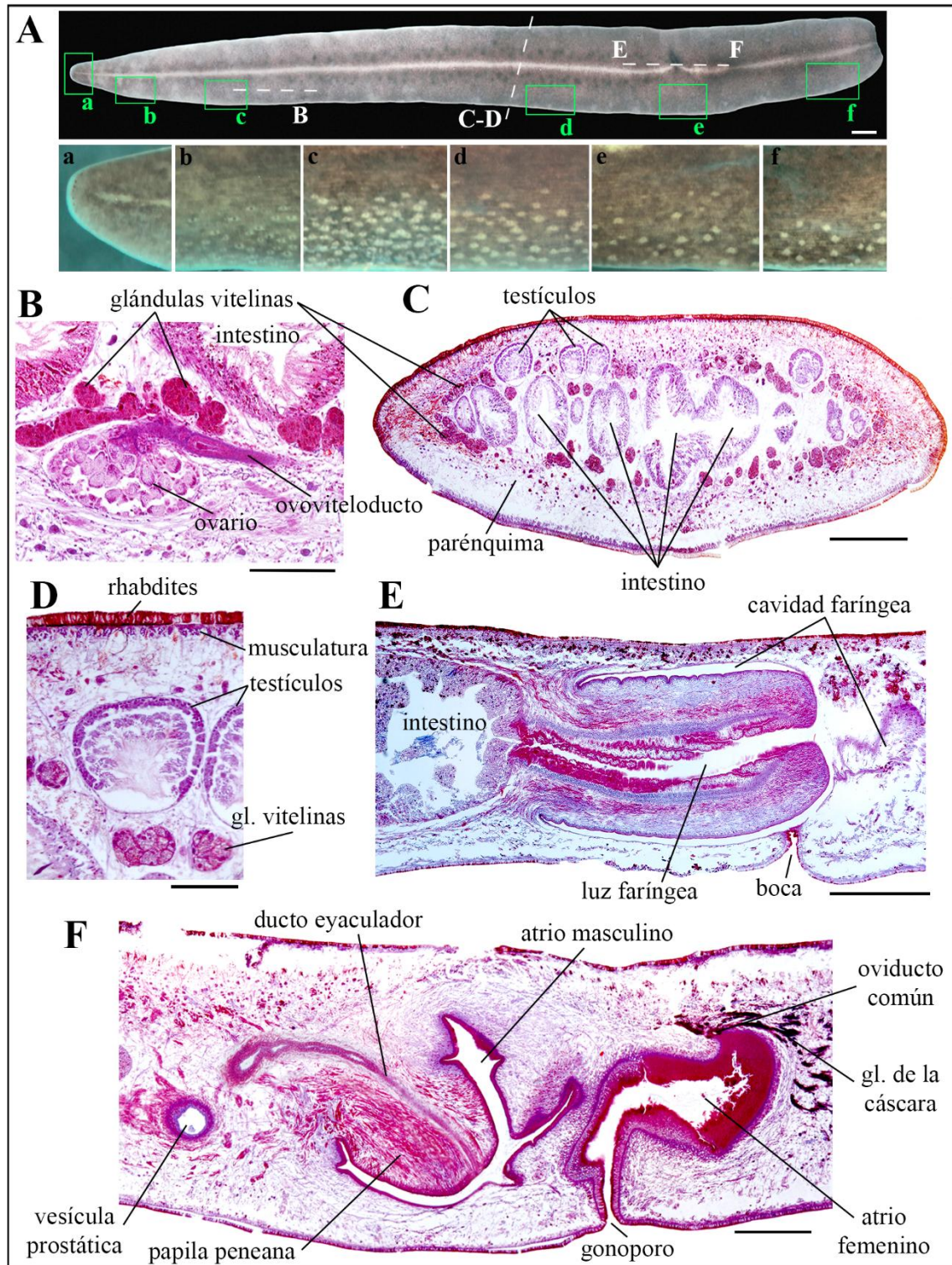


A y B, vista dorsal de dos ejemplares de Polycladida; la línea de puntos indica un corte sagital (en imagen D). C, detalle del dorso de un policlado; la línea de puntos indica un corte sagital (en imagen E). D y E, cortes sagitales con detalle de la anatomía interna. En D, los símbolos masculino y femenino indican los respectivos gonoporos. Escalas: A, D y E: 250 μm ; B, 500 μm .

Figura 6.4*Anatomía interna de turbelarios triclados dulceacuícolas (Tricladida)*

A, vista dorsal (por transparencia) de una planaria dulceacuícola; B, corte longitudinal de una planaria (líneas de a-e indican posición de los cortes transversales en imagen C); C, cortes transversales de una planaria, desde la región anterior del cuerpo (a) hasta el aparato copulador (e). Escalas: A y B: 1 mm; C: 100 µm.

Nota. A, adaptado de Planarian with a stained gut 2, Flickr (<https://www.flickr.com/photos/occbio/with/6414516303>).

Figura 6.5*Anatomía interna de turbelarios triclados terrestres (Tricladida)*

A, vista dorsal de una planaria terrestre fijada; los recuadros en verde (a-f) indican detalles de los ojos a lo largo del cuerpo (véase debajo), mientras que las líneas punteadas indican la posición de los cortes histológicos en las figuras B a F. B, corte sagital de la región ovárica. C y D, corte transversal de la región pre-faríngea (con detalle en D). E, corte sagital de la faringe. F, corte sagital del aparato copulador. Escalas: A y C: 1 mm; B: 200 μ m; D: 100 μ m; E y F: 500 μ m.

Referencias

- Brusa, F., Leal-Zanchet, A. M., Noreña, C. y Damborenea, C. (2020). Capítulo 5. Phylum Platyhelminthes. En: C. Damborenea, D. C. Rogers y J. H. Thorp (Eds.). *Keys to Neotropical and Antarctic Fauna* (pp. 101-120). Academic Press, Elsevier.
- Ellsworth, C., Dougherty, Z., Brown, E. D. y Hartman, W. D. (1963). The lower Metazoa. Comparative biology and phylogeny. Cambridge University Press, London, 478 pp.
- Lengerer, B., Pjeta, R., Wunderer, J., Rodrigues, M., Arbore, R., Schärer, L., Berezikov, E., Hess M., Pfaller, K., Egger, B., Obwegeser, S., Salvenmoser, W. y Ladurner, P. (2014). Biological adhesion of the flatworm *Macrostomum lignano* relies on a duo-gland system and is mediated by a cell type-specific intermediate filament protein. *Frontiers in Zoology*, 11, 12.
- Martín-Durán, J. M. y Egger, B. (2012). Developmental diversity in free-living flatworms. *EvoDevo*, 3, 7.
- Negrete, L. y Damborenea, C. (2017). Capítulo 2. Phylum Platyhelminthes. En: F. Drago (Coord.). *Macroparásitos. Diversidad y Biología* (pp. 21-35). Edulp.
- Rieger, R. M., Tyler, S., Smith III, J. P. S. y Rieger, G. E. (1991). Platyhelminthes: Turbellaria. En: Harrison F.W. y Bogitsh (Eds.). *Microscopic anatomy of invertebrates, vol. 3, Platyhelminthes and Nemertinea* (pp. 7-140). Wiley-Liss.
- Roberts, L. S. y Janovy Jr, J. (2009). *Foundations of Parasitology*, 8th Ed. McGraw-Hill.
- Swiderski, Z. y Xylander, W. E. R. (2000). Vitellocytes and vitellogenesis in cestodes in relation to embryonic development, egg production and life cycle. *International Journal for Parasitology*, 30, 805-817.
- Tyler, S. (1976). Comparative Ultrastructure of Adhesive Systems in the Turbellaria. *Zoomorphologie*, 84, 1-76.

CAPÍTULO 7

Phylum Platyhelminthes Neodermata.

Aspidogastrea y Digenea

Verónica Núñez y Fabiana Drago

Los platelmintos que conforman el clado Neodermata son organismos parásitos que se caracterizan por tener un tegumento sincitial, que reemplaza la epidermis ciliada larval, formado por un estrato externo de citoplasma continuo, con numerosas conexiones citoplasmáticas que lo relacionan con regiones nucleadas situadas en el parénquima, por debajo de la lámina basal, denominadas citones (Negrete y Damborenea, 2017).

Los Aspidogastrea y Digenea son endoparásitos obligados que cumplen al menos una parte de su ciclo de vida en hospedadores moluscos y están provistos de estructuras de fijación situadas en la superficie ventral del cuerpo.

Poseen un sistema digestivo incompleto y la mayoría son hermafroditas.

El sistema excretor está constituido por protonefridios con numerosas células flamígeras, conectadas a dos conductos excretores principales laterales que comunican al exterior a través de uno o dos poros en la parte posterior del cuerpo.

Aspidogastrea

Los aspidogastreos son un pequeño grupo de helmintos endoparásitos de alrededor de 80 especies, que parecen representar un paso entre los platelmintos de vida libre y los parásitos (Goater et al., 2014).

Los adultos presentan estructuras de sujeción en la superficie ventral que pueden ser crestas transversales (rugas), una serie longitudinal de ventosas individuales o un disco adhesivo dividido por tabiques musculares en alvéolos o lóculos, entre los que suele haber tentáculos cortos de naturaleza secretora (Figuras 7.1 y 7.2). Presentan una capa horizontal de tejido conectivo y muscular en la parte anterior del cuerpo (septo frontal), que se proyecta hacia atrás como una plataforma que divide el cuerpo en un compartimento dorsal (con los órganos) y otro ventral con las estructuras de sujeción (Roberts y Janovy, 2009).

La boca, de posición anterior, suele estar ubicada en un embudo bucal o rodeada por lóbulos orales musculares. Presentan una faringe muscular bulbosa bien desarrollada, un corto esófago y un intestino ciego, que se extiende hasta el extremo posterior del cuerpo (Figura 7.2)

El sistema nervioso parece tener reminiscencias de una condición más típica de una forma de vida libre, con un conjunto de nervios anteriores llamado comisura cerebral y un sistema

periférico tipo escalera. Se ha descripto una gran variedad de receptores sensoriales, principalmente alrededor de la boca y en los márgenes del disco ventral (Roberts y Janovy, 2009).

El sistema excretor desemboca a través de dos vesículas excretoras o una con forma de V de posición terminal o dorso-subterminal.

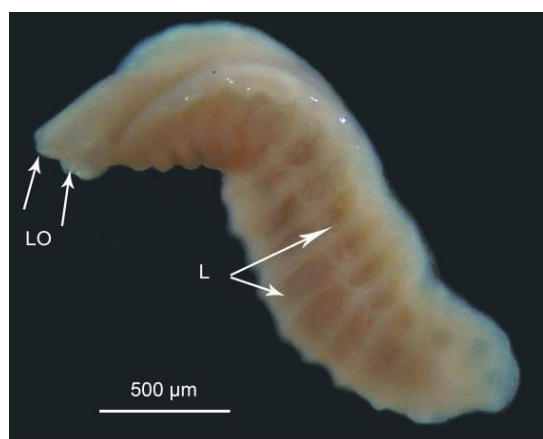
Son organismos hermafroditas. Poseen 1, 2 o numerosos testículos post-ováricos cuyos conductos eferentes se unen en un vaso deferente, el cual se ensancha en una vesícula seminal antes de entrar en el saco del cirro para formar el ducto eyaculador. El cirro es inerte y es evertido a través de un poro genital en el atrio genital común medioventral, anterior al órgano de sujeción. Presentan un ovario seguido por un oviducto que desemboca en el ootipo que se encuentra rodeado por las glándulas de Mehlis. En el ootipo desemboca el reservorio vitelínico, que reúne el producto de las glándulas vitelógenas foliculares que se disponen en dos hileras laterales. Desde el ootipo sale un corto tubo ciego o conectado con el canal excretor denominado canal de Laurer, que probablemente represente una vagina vestigial, y un útero largo y enrollado, que se extiende hasta el atrio genital. El extremo distal del útero, llamado metratermo, tiene músculos poderosos en sus paredes, que impulsan la salida de los huevos. Estos son de tipo ectolecito y operculados (Figura 7.2)

La mayoría cumple su ciclo en un hospedador molusco (hospedador obligado), salvo algunas especies que maduran en un hospedador vertebrado (peces y tortugas) de manera facultativa u obligada, actuando en este caso el molusco como hospedador intermediario (Rohde, 2005).

Presentan desarrollo indirecto, con un estadio larval que no experimenta reproducción agamética. La larva, llamada cotyllocidia, tiene un tegumento similar al del adulto y en algunas especies presenta mechones ciliados, que utilizan para nadar. Poseen un digestivo desarrollado, una pseudoventosa anterior y un disco adhesivo posteroventral (Tyler y Hooge, 2004).

Figura 7.1

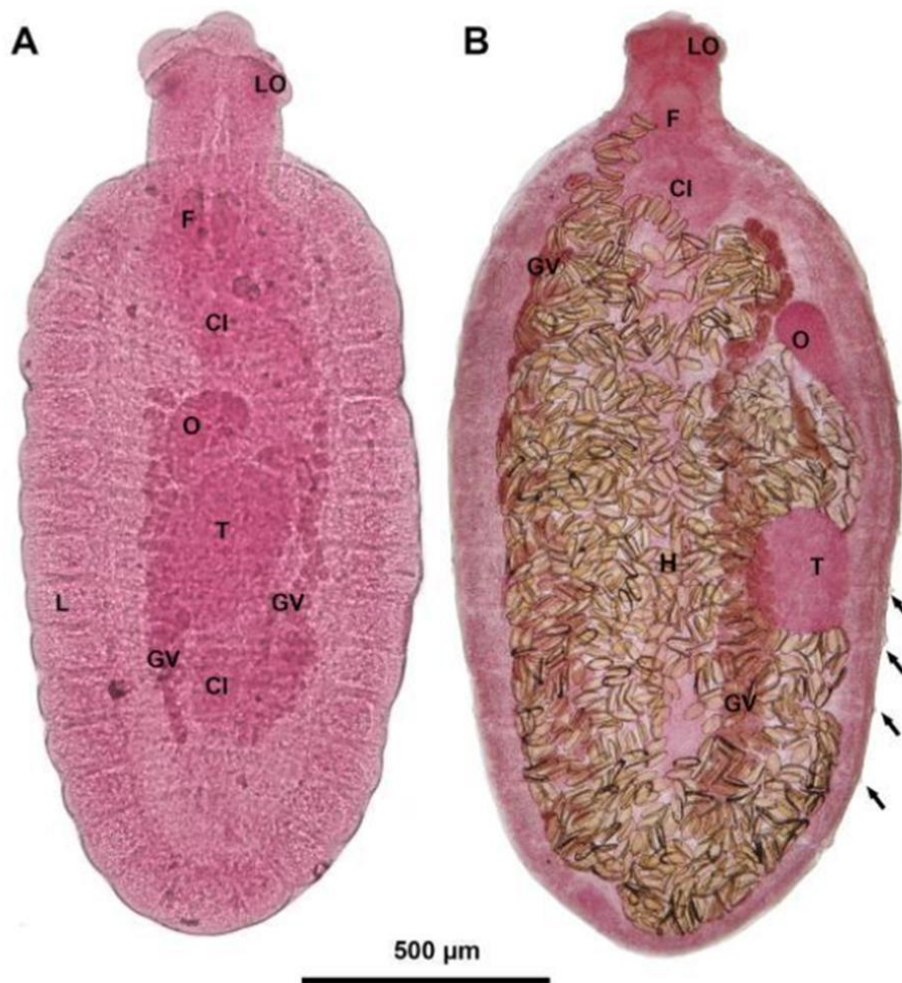
Ejemplar in toto en vista lateral de Lobatostomajungwirthi parásito intestinal de peces



Fotografía en lupa. Abreviaturas: L, Lóculos del disco adhesivo; LO, Lóbulos orales.

Figura 7.2

Lobatostoma jungwirthi



A. Ejemplar maduro in toto, vista ventral. B. Ejemplar grávido in toto, vista dorsal. CI: Ciego intestinal, F: Faringe, GV: Glándulas vitelógenas, H: Huevos en el útero, L: lóculos. LO: Lóbulos orales, O: Ovario, T: Testículo. Las flechas indican los tentáculos secretores. Preparados teñidos con carmín clorhídrico y montados en bálsamo de Canadá.

Digenea

Los digeneos son helmintos endoparásitos de vertebrados e invertebrados. Los adultos exhiben una gran variedad morfológica y anatómica. Mayormente son aplanados dorsoventralmente, con una ventosa oral rodeando la boca y otra de posición ventral (Figura 7.3).

El tegumento de los adultos es el típico de los neodermata, sin microvellosidades y en algunos casos con espinas o escamas en ciertas áreas del cuerpo y con musculatura bien desarrollada por debajo de la lámina basal.

El sistema digestivo (Figura 7.3) está constituido por una boca (terminal o subterminal), prefaringe, faringe, esófago y dos ciegos intestinales, aunque pueden existir variaciones respecto de este plan estructural. La ingestión se da fundamentalmente por una acción de bombeo de la faringe fuerte y musculosa. Asimismo, pueden absorber pequeñas moléculas a través de su tegumento.

La eliminación de los desechos metabólicos se produce mediante el sistema excretor, a través del tegumento y del revestimiento epitelial del intestino. Los conductos excretores laterales se unen en una vesícula excretora en forma de Y, V, I o esférica, de posición posterior y que comunican al exterior a través de un poro excretor.

La organización del sistema nervioso es típica de los Platyhelminthes, con cordones nerviosos longitudinales conectados a intervalos por comisuras anulares transversales. El extremo anterior, especialmente la ventosa oral, está bien provisto de terminaciones sensoriales. Los adultos no necesitan orientación hacia estímulos como la luz y la gravedad, tienen tanorreceptores.

La mayoría de los digeneos son hermafroditas, con un sistema reproductor complejo. Los poros genitales femenino y masculino usualmente desembocan en un atrio genital común que comunica al exterior.

La parte masculina del sistema reproductor suele incluir dos testículos, cada uno con un conducto eferente que se conectan para formar un conducto deferente común que puede expandirse formando una vesícula seminal externa; luego ingresa a una bolsa del cirro muscular donde puede expandirse formando una vesícula seminal interna. Al estrecharse nuevamente, forma un conducto eyaculador delgado rodeado por numerosas células glandulares prostáticas, se extiende por el resto de la longitud de la bolsa del cirro y forma en su extremo distal un cirro muscular (órgano copulador masculino) que puede tener espinas. El cirro puede evaginarse a través del poro genital. Existen muchas variantes en estos órganos terminales (Lunaschi, 2007).

Figura 7.3

Ejemplares in toto de adultos de Digenea, parásitos de ofidios (vista ventral)



A. *Styphlodora* sp. B. *Travtrema* sp. A: Atrio genital común, BC: Bolsa del cirro con vesícula seminal interna (VSI), C: Cirro, CI: Ciegos intestinales, CV: Conducto vitelínico común, E: Esófago, F: Faringe, GV: Glándulas vitelógenas, M: Metratermo, O: Ovario, RS: Receptáculo seminal, T: Testículo, U: Útero con huevos, VO: Ventosa oral, VV: Ventosa ventral. Las flechas indican las espinas. Preparados teñidos con carmín clorhídrico y montados en bálsamo de Canadá.

El sistema reproductor femenino está compuesto por un ovario, del cual sale un oviducto corto que puede formar una expansión a modo de bolsa, el receptáculo seminal. De la base del mismo surge, a menudo, el canal de Laurer, un tubo delgado ciego (o que se abre a través del tegumento) que probablemente represente una vagina vestigial. El vitelo es producido por glándulas vitelógenas, generalmente foliculares, cuyos viteloductos convergen en un conducto vitelínico común que desemboca en el oviducto. Después de la unión con el conducto vitelino común, el oviducto se expande ligeramente para formar un ootipo rodeado de numerosas glándulas unicelulares de Mehlis. Posteriormente al ootipo, el conducto femenino se expande para formar un útero, que se extiende hasta el poro genital femenino. El extremo distal del útero suele ser bastante musculoso (metratermo), que funciona como oviyector y como vagina.

Ciclo de vida

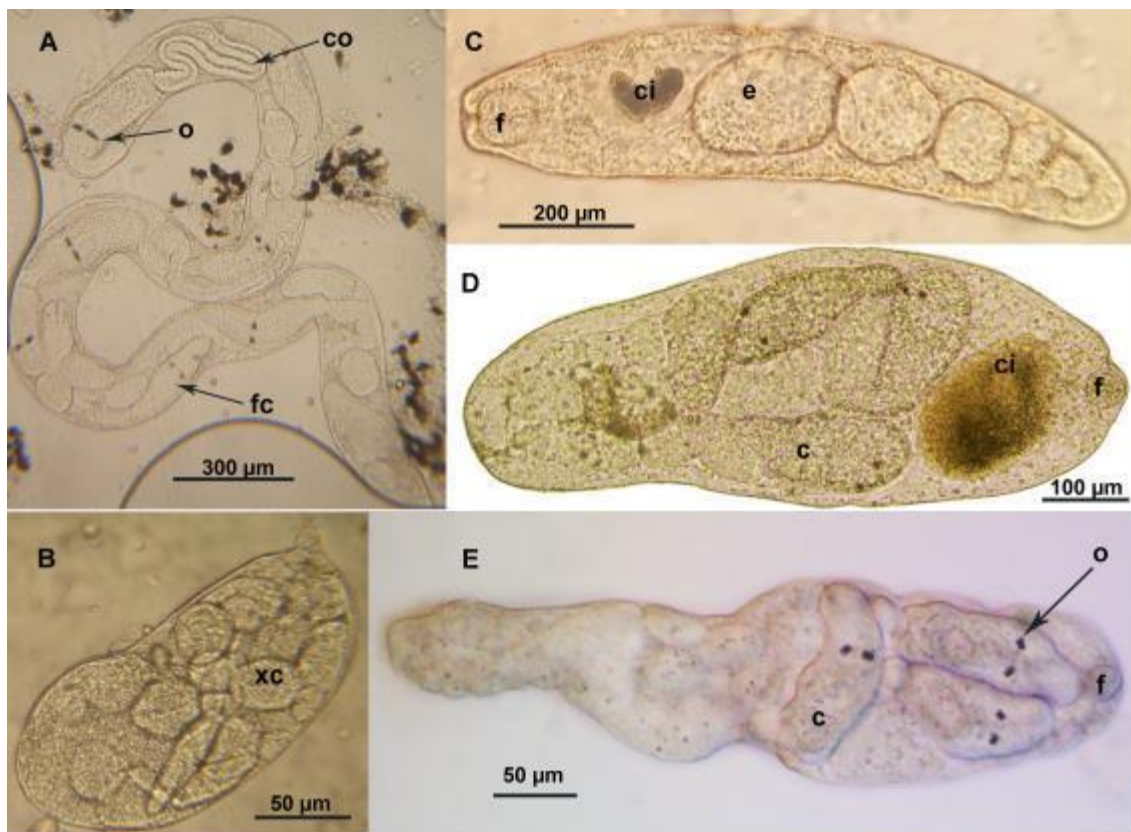
Presentan ciclos de vida complejos que incluyen al menos dos hospedadores (siendo el primero un molusco), con algunos estadios larvales que experimentan reproducción agamética.

En un ciclo de vida “típico” los huevos operculados son eliminados a un medio acuático y al eclosionar, emerge una larva ciliada, llamada **miracidio**. Esta larva nada libremente hasta penetrar en el primer hospedador intermediario, pierde su epitelio para formar la neodermis y se metamorfosea en una forma larval bastante simple, parecida a un saco, el **esporocisto** (Figura 7.4A-B). Dentro del mismo se producen asexualmente el siguiente estadio larval, las **redias** (Figura 7.4C-E), que poseen una faringe y un intestino ciego. Dentro de estas se forman, por reproducción asexual, las **cercarias** (Figura 7.5), que suelen tener una cola que les ayuda a salir del hospedador y nadar. Muchas especies requieren de un estadio larval que se enquista en un segundo hospedador intermediario o en el medio externo, la **metacercaria** (Figura 7.6). Cercarias y metacercarias no experimentan reproducción agamética, presentan ventosas, sistemas digestivo y excretor similares al adulto, y un primordio genital. Muchos digeneos tienen ciclos abreviados en los cuales puede faltar una o varias de estas larvas.

Miracidio. Organismo diminuto, piriforme, con células epidérmicas ciliadas y planas interrumpidas por extensiones de células no ciliadas. Presentan una papila apical retráctil en el extremo anterior con terminaciones nerviosas sensoriales, donde desembocan glándulas de penetración que se ubican en el parénquima. Algunos poseen un estilete apical o espinas. Con variedad de órganos y terminaciones sensoriales, incluidas adaptaciones para la fotorrecepción, quimiorrecepción, tangorrecepción y estatorrecepción. Con uno o dos pares de protonefridios, conectados a un par de poros excretores posterolaterales. En la mitad posterior de un miracidio se encuentran los embriones o bolas germinales, que se mantendrán en el esporocisto.

Figura 7.4

Larvas encontradas en gasterópodos, *Pomacea canaliculata* (A) y *Heleobia parchappii* (B-E)



Fotografiadas in vivo. A. Esporocisto con furcocercarias (fc) de Schistosomatidae. B. Esporocisto con xiphidiocercarias (xc). C. Redias de *Homalometron* (Apocreadiidae) con embriones (e). D. Redias de Haploporidae con cercarias (c). E. Redias de Heterophyidae. ci: ciegos intestinales, co: cola de la cercaria, f: faringe, o: ocelos.

Nota. Fotografías D y E, gentileza de Cecilia Achiorno.

Esporocisto (Figura 7.4A y B). La metamorfosis de un miracidio en esporocisto implica, además de la pérdida de células epiteliales ciliadas, la expansión del citoplasma distal de los citones sobre la superficie del verme, con microvellosidades bien desarrolladas. Los esporocistos conservan la capa de músculo subtegumental y los protonefridios del miracidio, pero todas las demás estructuras generalmente desaparecen. Los esporocistos pueden ser alargados, ovoides o ramificados. Un esporocisto no tiene boca ni sistema digestivo, y absorbe nutrientes de los tejidos del hospedador a través del tegumento. En su interior se encuentran los embriones, que pueden desarrollarse en otra generación de esporocistos (esporocistos hijos), en redias o cercarias.

Redia (Figura 7.4 C, D, E). Esta larva suele ser alargada y puede tener uno o más procesos ambulacrales con los que se desplaza dentro de su hospedador. Tienen un sistema digestivo rudimentario pero funcional, que consta de una boca, una faringe muscular y un corto intestino

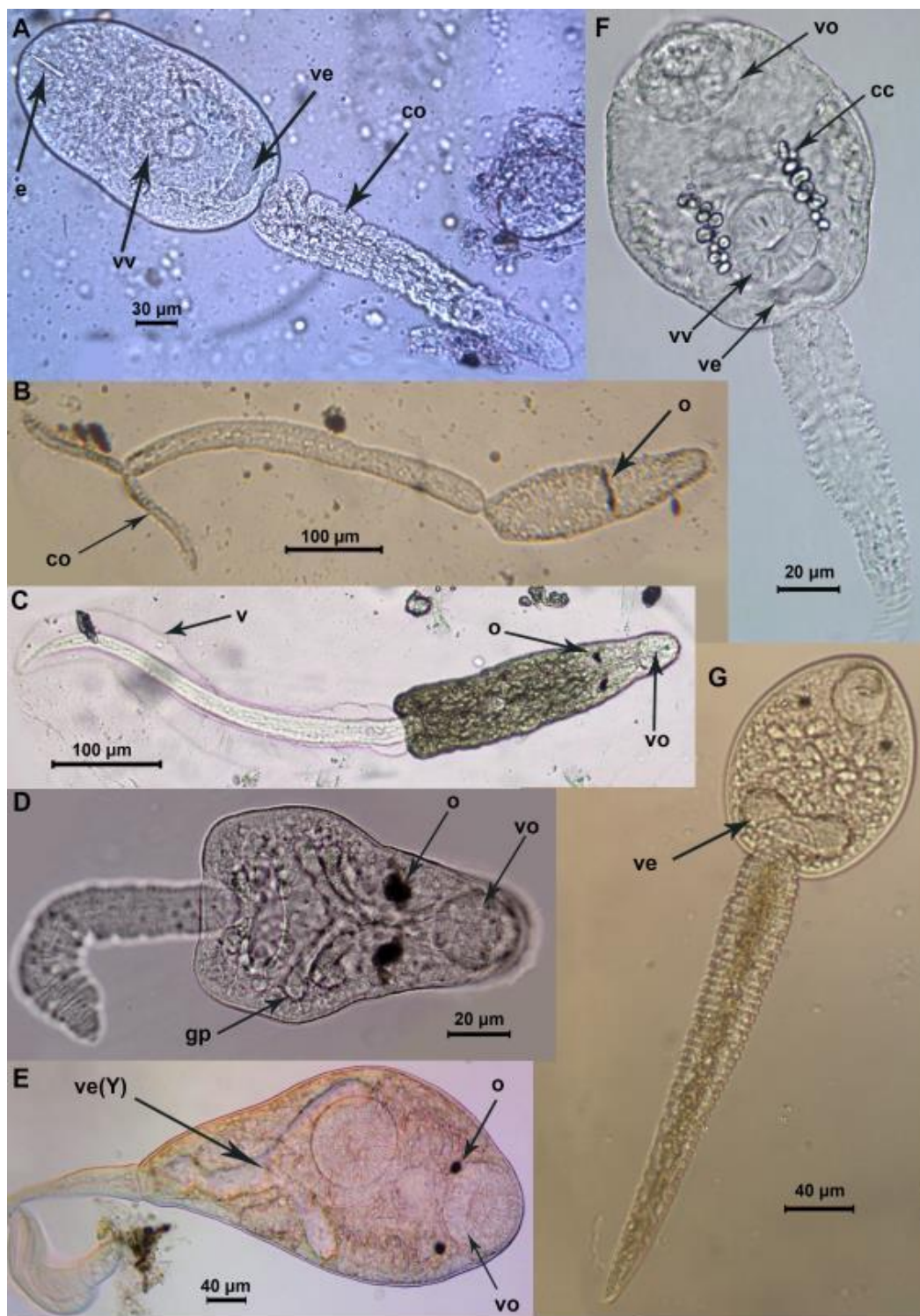
no ramificado. También absorben nutrientes a través del tegumento. Los embriones que se encuentran en su interior se desarrollan en redias hijas o en cercarias, que emergen a través de un poro de nacimiento cerca de la faringe.

Cercaria (Figura 7.5). Tiene especializaciones que le permite sobrevivir a una breve existencia libre. La mayoría posee una cola que les ayuda a nadar. Tienen los mismos órganos de adhesión que van a presentar los adultos. Muchas presentan varias glándulas que se abren cerca del margen anterior, llamadas glándulas de penetración que les facilitan el ingreso a su próximo hospedador. Las células cistogénicas secretoras son particularmente prominentes en las cercarias que se enquistan en la vegetación u otros objetos. El digestivo es similar al del adulto y el sistema excretor está bien desarrollado, con vesícula excretora que desemboca, a través de uno o dos poros, en la cola. Debido a que el número y la disposición de los protonefridios son constantes para cada especie, estos son caracteres taxonómicos importantes. Al igual que los miracidios, presentan gran variedad de tipos de terminaciones sensoriales, una condición relacionada con sus hábitos de vida libre y la necesidad de encontrar un hospedador rápidamente mediante quimiorreceptores. Las manchas ocelares están presentes en algunas especies, cuya estructura es similar a la de los órganos que se encuentran en los turbelarios. Presentan una gran diversidad morfológica (constante dentro de cada especie), por ejemplo, xiphidiocercaria (con un estilete en el margen anterior de la ventosa oral) (Figura 7.5A), oftalmocercaria (con manchas ocelares) (Figura 7.5B, C, D, E, G), furcocercaria (con cola bifurcada) (Figura 7.5B).

Metacercaria (Figura 7.6). Estadio larval inactivo presente en algunas especies que se desarrolla entre la cercaria y el adulto, morfológicamente similar al adulto, aunque sexualmente inmaduro. Las metacercarias suelen estar enquistadas, mayormente dentro o sobre un hospedador intermediario (Figura 7.6C), pero algunas se enquistan en el ambiente acuático (Figura 7.6B). El primer paso de una cercaria para enquistarse es desprenderse de su cola. La formación de quistes es más elaborada en metacercarias que se enquistan en objetos inanimados o vegetación. Las metacercarias que se enquistan en hospedadores intermediarios tienen las paredes del quiste más delgadas y simples, con algunos componentes aportados por el hospedador. Algunas metacercarias de la familia Diplostomidae no forman quiste y se encuentran libres en los órganos del hospedador intermediario (Figura 7.6A).

Figura 7.5

Cercarias emergidas de gasterópodos, Heleobia parchappii (A, C-G) y Pomacea sp. (B)

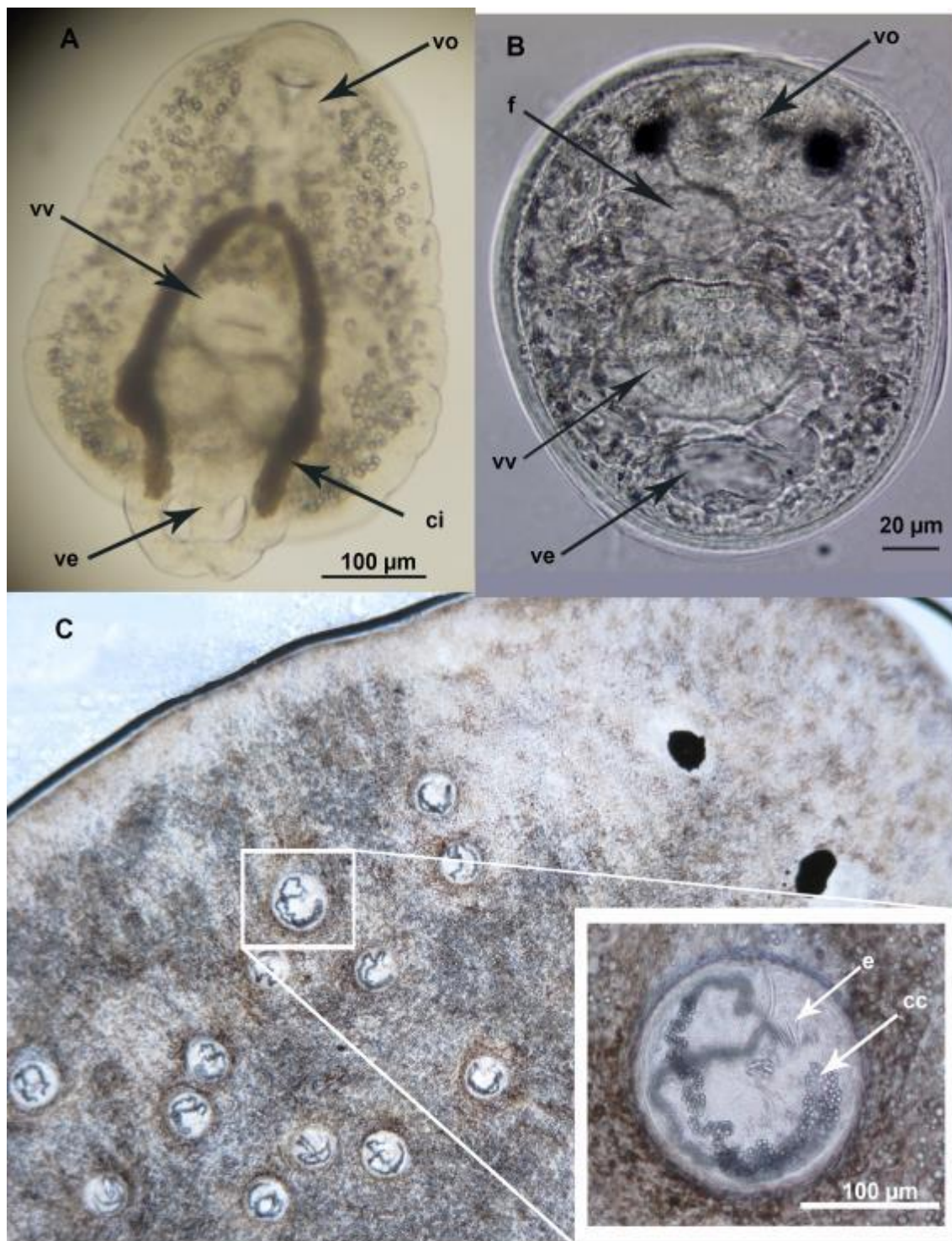


Fotografiadas in vivo. A. Microphallidae. B. Schistosomatidae. C. *Acanthostomum* sp. (Cryptogonimidae). D. Heterophyidae. E. Haploporidae. F. *Echinochasmus*. G. Heterophyidae. Abreviaturas: cc: corpúsculos calcáreos, co: cola, e: estilete, gp: glándulas de penetración, o: ocelos, v: velo natatorio, ve: vesícula excretora, vo: ventosa oral, vv: ventosa ventral, Y: en forma de Y.

Nota. fotografías C-G gentileza de Cecilia Achiorno.

Figura 7.6

Metacercarias



A. Metacercaria no enquistada de Diplostomidae en el riñón de un anfibio. B. Metacercaria de Haploporidae enquistada en la superficie del agua. C. Metacercarias de Echinostomatida enquistadas en una planaria dulceacuícola. Fotografiadas in vivo. Abreviaturas: e: espinas, cc: concreciones calcáreas, ci: ciegos intestinales, f: faringe, ve: vesícula excretora, vo: ventosa oral, vv: ventosa ventral.

Referencias

- Goater, T. M, Goater, C. P. y Esch, G. W. (2014). *Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites*, Cambridge University Press.
- Lunaschi, L. I. (2017). Clase Trematoda. En F. Drago (Ed.), *Macroparásitos: Diversidad y biología* (pp. 21–35). EDULP.
- Negrete, L. y Damborenea, C. (2017). *Phylum Platyhelminthes*. En F. Drago (Ed.), *Macroparásitos: Diversidad y biología* (pp. 21–35). EDULP.
- Roberts, L.S. y Janovy, J.J. (2009). *Foundations of Parasitology*. McGraw-Hill.
- Rohde, K. (2005). *Marine parasitology*. CABI Publishing.
- Tyler, S y Hooge, M. (2004) Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes). *Canadian Journal of Zoology*, 82, 194–210.

CAPÍTULO 8

Phylum Platyhelminthes Neodermata.

Monogenea. Cestoda

Fabiana B. Drago y Verónica Núñez

Monogenea

La mayoría de los monogeneos son ectoparásitos de la piel (escamas o aletas), branquias, línea lateral y narinas de peces. No obstante, algunas especies han adoptado una vida endoparásita en el celoma, uréteres y vejiga de ciertos peces, y la cloaca y vejiga de anfibios. Existen unas pocas especies que parasitan crustáceos y cefalópodos, mientras que una especie ha sido encontrada en el ojo de hipopótamos (Drago y Núñez, 2017a).

Los monogeneos son básicamente bilaterales, aunque pueden presentar una asimetría parcial, que involucra principalmente al órgano de sujeción (opisthaptor). Su tamaño varía entre 0,3 mm a 20 mm y el cuerpo puede subdividirse en región cefálica (anterior a la faringe), tronco (cuerpo propiamente dicho) y opisthaptor (Figura 8.1) (Roberts y Janovy, 1996).

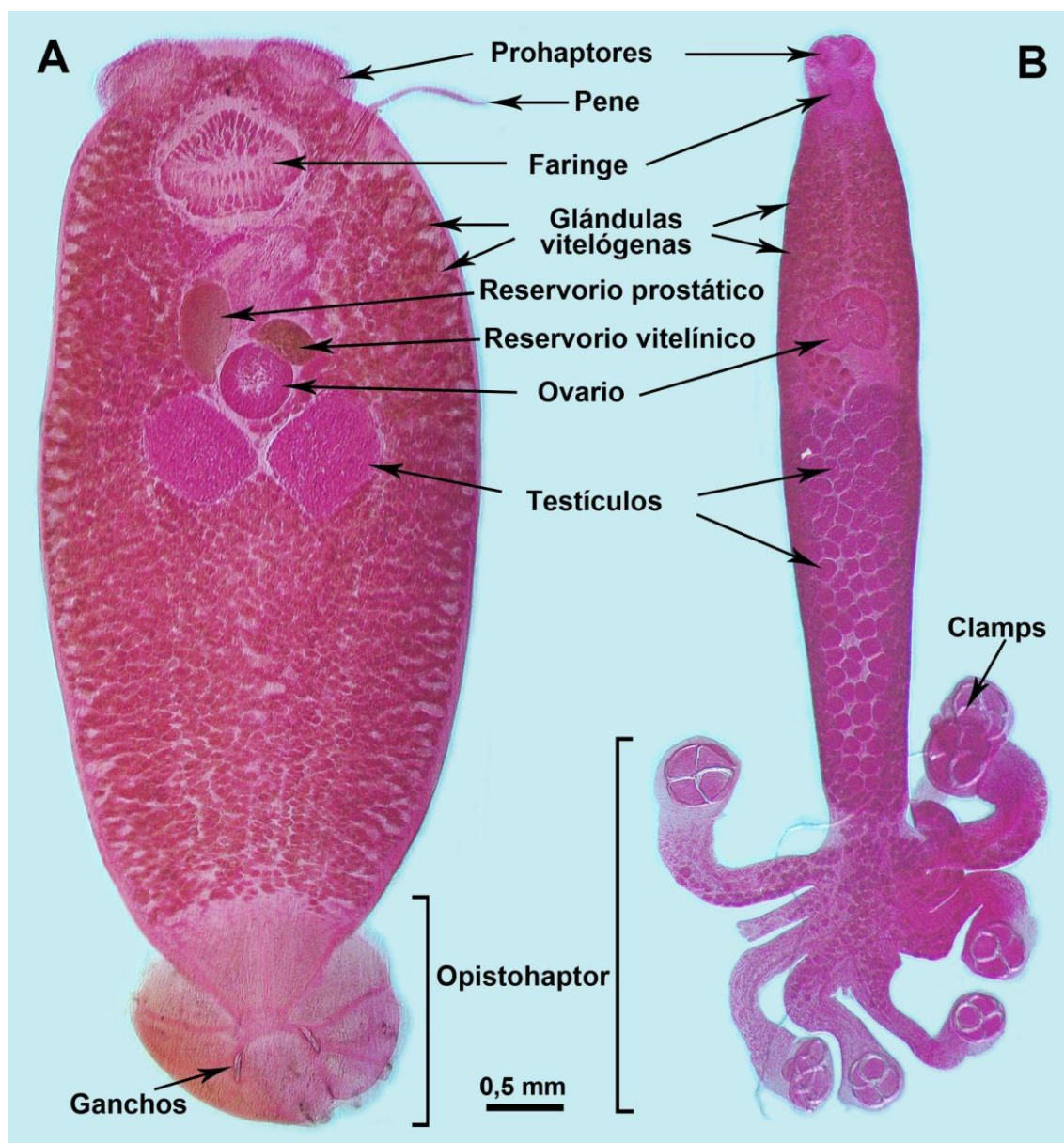
En el extremo anterior del cuerpo se encuentran los prohaptores que son estructuras que intervienen en la fijación al hospedador y alimentación, y están constituidos por estructuras musculares y/o glandulares (Drago y Núñez, 2017a). Entre los prohaptores de naturaleza muscular, existe una gran variedad de formas y disposición: una única ventosa oral rodeando la boca, dos ventosas anteriores a ambos lados de la boca o dos ventosas bucales embebidas en las paredes de la cavidad bucal (Figura 8.1B). La mayoría de prohaptores de naturaleza glandular están formados por glándulas cefálicas unicelulares que liberan sustancias adhesivas a través de conductos individuales. Usualmente se pueden encontrar dos a ocho pares de estas glándulas dispuestas simétricamente a ambos lados de la boca. Otras especies tienen un par de surcos ubicados simétricamente a ambos lados de la boca, que actúan de manera similar a una ventosa y en los que desembocan las glándulas adhesivas. Algunos monogeneos tienen una combinación de estructuras glandulares y musculares como *Allobenedenia* sp., que presentan tres almohadillas glandulares y dos pequeñas ventosas a cada lado (Figura 8.1A).

El opisthaptor es el órgano principal de sujeción al hospedador, se encuentra en el extremo posterior del cuerpo, pudiendo estar bien delimitado del tronco o ser simplemente una continuación del mismo. Este órgano posee una gran variabilidad morfológica que se relaciona principalmente con el sitio de infección. Algunos tienen forma de disco, dividido o no por septos formando lóculos; poseen uno a tres pares de grandes ganchos llamados anchors o hamuli, usualmente conectados por barras o escleritos accesorios, y pequeños ganchos marginales

llamados hooklets (Figura 8.1A). Otros opisthoptores presentan numerosas ventosas, con distintos grados de desarrollo, o complejas pinzas, llamadas clamps, que pueden ser musculares y/o esclerosadas (Figura 8.1B). Los clamps actúan pellizcando el tejido del hospedador de manera similar a los broches de la ropa, y su número varía de ocho a varios cientos, dependiendo de la especie.

Figura 8.1

Monogeneos parásitos branquiales de peces, teñidos con carmín clorhídrico



A, *Allobenedenia* sp. (Capsalidae). B, *Orbocotyle* sp. (Diclidophoridae).

La superficie del cuerpo de los monogeneos está cubierta por un tegumento sincicial similar a los otros neodermata, seguida por una fina capa de musculatura circular, un estrato de músculos dispuestos diagonalmente y una capa más gruesa de músculos longitudinales.

El sistema digestivo incompleto es simple e incluye una boca, un embudo bucal, una prefaringe, una faringe músculo-glandular, un corto esófago y un par de ciegos intestinales que pueden ser simples, presentar ramificaciones laterales o anastomosarse en el extremo posterior.

Presentan un sistema protonefridial, compuesto por células flamígeras de las que parten pequeños conductos que se fusionan en dos tubos colectores que se ensanchan formando una vesícula contráctil, desembocando al exterior a través de un par de poros excretores laterales cerca del extremo anterior del cuerpo. Su función principal es la osmorregulación.

El sistema nervioso de los monogeneos es similar al de otros platelmintos. Está compuesto por un par de ganglios cefálicos localizados anteriormente, conectados por una comisura dorsal o formando un anillo periesofágico y varios cordones nerviosos longitudinales. Los cordones ventrales son los más desarrollados y se conectan por comisuras transversales. El opisthaptor se encuentra muy innervado y presenta papilas mecanorreceptoras.

Los monogeneos son monoicos y la fertilización es por fecundación cruzada.

El sistema reproductor femenino (Figura 8.1) es muy variado. Está compuesto por un único ovario del que surge el oviducto, el cual posee una expansión muscular llamada ootipo, donde confluyen el útero, los ductos vitelínicos, vaginal y genitointestinal. Las glándulas vitelógenas están formadas por pequeños folículos de los que surgen pequeños ductos que se van uniendo formando dos conductos vitelínicos, que pueden presentar un ensanchamiento denominado reservorio vitelínico. Tienen una o dos vaginas que puede tener una dilatación, el receptáculo seminal. La vagina puede estar conectada al conducto vitelínico (ductus vaginalis) o directamente al oviducto (verdadera vagina). El canal genitointestinal, que comunica el oviducto con uno de los ciegos intestinales, puede estar ausente. El útero abre al exterior a través de un poro uterino que desemboca en el atrio genital común, que suele estar rodeado de pequeños ganchos que facilitan la unión de los poros genitales durante la cópula (Roberts y Janovy, 1996; Drago y Núñez, 2017a).

El sistema reproductor masculino (Figura 8.1) exhibe, asimismo, variaciones. Consiste de uno, dos a cientos de testículos, cada uno con sus respectivos ductos o vasos eferentes que se unen formando un vaso deferente común o ducto eyaculador. Este último puede presentar una dilatación denominada vesícula seminal. Las glándulas prostáticas y el reservorio prostático pueden estar presentes. En algunas especies, el ducto eyaculador es muy sencillo y desemboca directamente en el atrio genital común, o forma un órgano copulador o pene que se encuentra en la bolsa del pene. En otras especies, existe un complejo copulador masculino, usualmente formado por el órgano copulador masculino muscular y una pieza accesorio esclerosada; ambos se encuentran dentro de un saco membranoso controlado por musculatura (Roberts y Janovy, 1996).

El ciclo de vida de los monogeneos es directo, con un único hospedador. Se distinguen tres fases: (1) huevo, (2) un estadio larval llamado oncomiracidio y (3) el adulto. El oncomiracidio presenta zonas de epidermis ciliada separadas por áreas sinciciales, uno o dos pares de ocelos, tracto digestivo funcional y un opisthaptor con numerosos ganchos.

Cestoda

Son gusanos que miden desde unos pocos milímetros hasta formas gigantescas que superan los 20 metros. La mayoría de los cestodes adultos son parásitos del intestino o de anexos de todos los grupos de vertebrados, y las formas larvales se desarrollan tanto en vertebrados como en invertebrados (Goater et al., 2014).

El plan corporal de la mayoría de los cestodos incluye un escólex, un cuello y un estróbilo, que consiste en una serie de proglótides que poseen juegos completos de aparatos reproductores en diferentes etapas de desarrollo (Figura 8.2). El escólex es una estructura de sujeción especializada ubicada en el extremo anterior. La morfología es muy variada, pudiendo presentar ventosas, botrios o botridios, y estructuras accesorias como ganchos, áreas glandulares o tentáculos (Figura 8.3). Inmediatamente posterior al escólex se encuentra el cuello, una región que presenta células indiferenciadas encargadas de dar origen a las proglótides (Goater et al., 2014).

Los cestodes con una sola proglótide se denominan monozoicos y los que tienen dos o más (hasta cientos) polizoicos (Figura 8.2). Los cestodes monozoicos tienen su estructura de sujeción de posición posterior (roseta). Cuando el margen posterior de una proglótide se superpone a la proglótide contigua, el estróbilo se denomina craspedota (Figura 8.2).

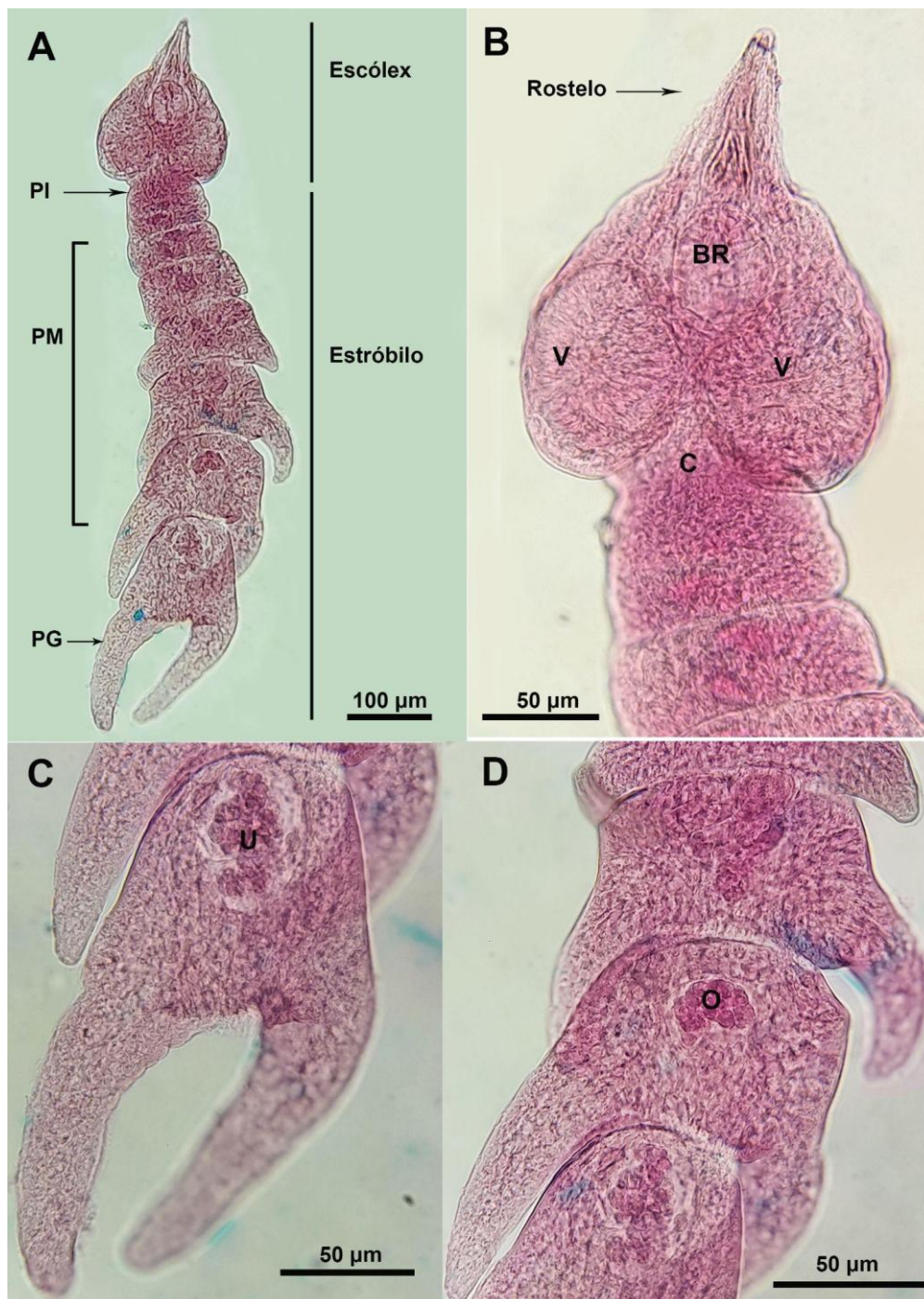
Los cestodes carecen de sistema digestivo, absorbiendo los nutrientes a través de una neodermis similar a la de otros platelmintos parásitos, pero con estructuras similares a microvellosidades con extremos densos en su superficie denominadas microtricos. Por debajo de la neodermis hay una fina capa de musculatura circular y una longitudinal subyacente. Internamente hay un parénquima que posee fibras musculares, cuya disposición varía dependiendo de los grupos de cestodes. En la mayoría, dicha musculatura divide el parénquima en una zona cortical externa y una medular interna (Figura 8.4).

El sistema nervioso está generalmente compuesto por un par de ganglios cerebrales localizados en el escólex y dos cordones nerviosos principales que se extienden a lo largo de todo el estróbilo. En cada proglótide, los nervios longitudinales llevan ganglios adicionales desde los cuales salen comisuras transversales que los conectan formando un anillo. Nervios menores emergen de este sistema e inervan la musculatura, estructuras sensitivas y el sistema reproductor.

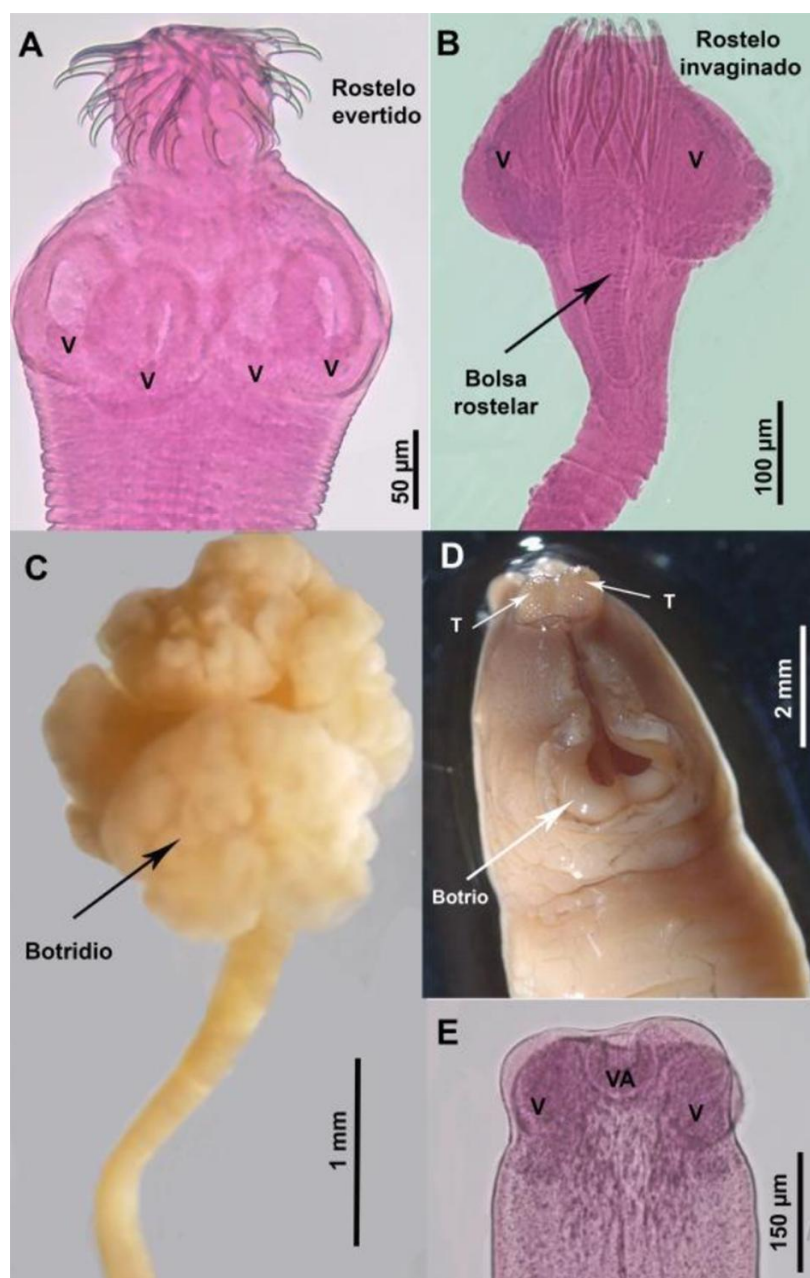
Presentan un sistema protonefridial conformado por bulbos flamígeros que se distribuyen en el parénquima, dispuestos de a cuatro, y desembocan en canales excretores que usualmente confluyen en dos pares de canales longitudinales principales (un par dorsolateral y un par ventrolateral). Estos canales suelen ubicarse en la periferia del parénquima medular y discurren a lo largo de todo el estróbilo. Los canales excretores ventrales generalmente se conectan por un canal transversal en la parte posterior de cada proglótide y desembocan en una vesícula excretora ubicada en la última proglótide, la cual abre al exterior a través de un poro excretor. Cuando pierden la última proglótide, los canales longitudinales desembocan de manera independiente al exterior.

Figura 8.2

Ejemplar de Tatria sp. (Cyclophyllidea) teñido con carmín clorhídrico



A, ejemplar in toto. B, detalle del escólex, el cuello (C) y de proglótides inmaduras (PI). C, proglótide grávida (PG). D, proglótides maduras (PM). Abreviaturas: BR: bolsa rostelar, O: ovario, U: útero con huevos, V: ventosa.

Figura 8.3*Escólices*

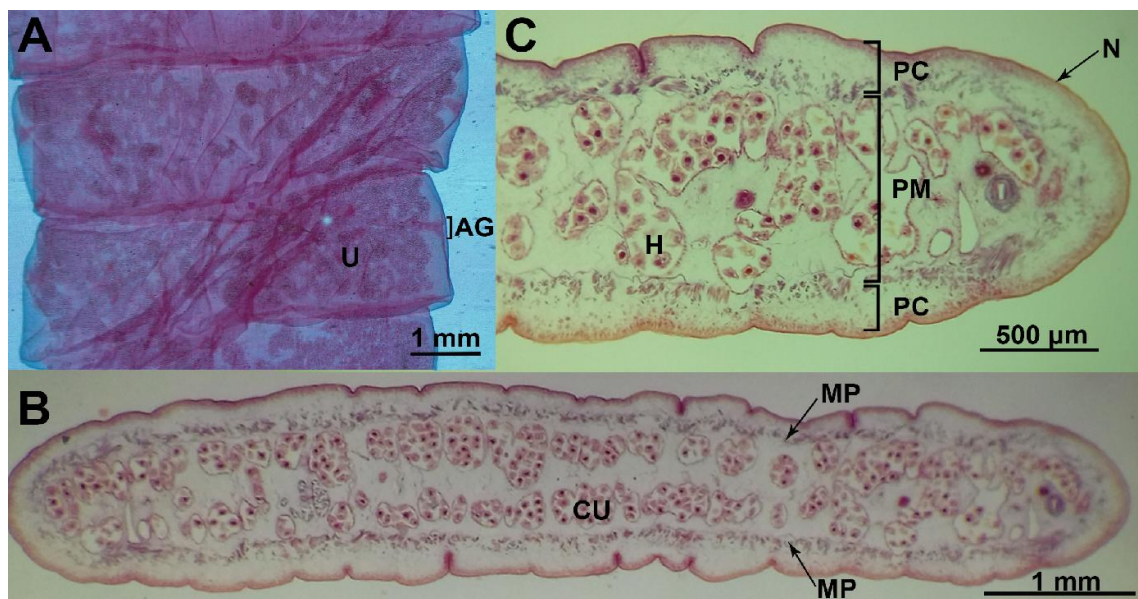
A, *Tatria* sp. (Cyclophyllidea-Amabiliidae). B, *Sobolevicanthus* sp. (Cyclophyllidea-Hymenolepididae). C, Phyllobothriidea. D, *Hepatoxylon* sp. (Trypanorhyncha). E, Onchoproteocephalidea-Proteocephalidae. Abreviaturas: T: tentáculos con ganchos, V: ventosa, VA: ventosa apical.

La mayoría de los cestodes son hermafroditas. Usualmente cada proglótide tiene un set de órganos reproductores masculino y femenino, aunque especies de algunos géneros presentan dos sets, como por ejemplo *Dipylidium* (Figura 8.5). Conforme se desarrollan las proglótides del estróbilo, se observa una gradación desde proglótides inmaduras (cercanas al cuello), maduras (provistas de órganos reproductivos funcionales) y distalmente grávidas.

El sistema reproductor masculino (Figuras 8.5 y 8.6) consiste de uno a cientos de testículos, cada uno con sus respectivos ductos o vasos eferentes que se unen formando un vaso deferente común; éste puede presentar una dilatación interna o externa a la bolsa del cirro, llamada vesícula seminal. La bolsa del cirro aloja al órgano copulador muscular o cirro, que puede presentar espinas. El cirro puede invaginarse dentro de la bolsa del cirro y evertirse a través del poro genital. Los poros genitales de ambos sexos usualmente desembocan en un atrio genital común (Drago y Núñez, 2017b).

Figura 8.4

Moniezia sp. (Cyclophyllidea)



A, aplastado de proglótide grávida. B, corte transversal. C, detalle del corte transversal. Abreviaturas: AG: atrio genital, CU: cortes de útero, H: huevos, MP: musculatura parenquimática, N: neodermis, PC: parénquima cortical, PM: parénquima medular, U: útero.

El sistema reproductor femenino (Figuras 8.5 y 8.6) está constituido por un ovario del cual surge un oviducto; este posee un ensanchamiento llamado ootipo, al cual descargan su secreción las glándulas de Mehlis y el vitelo proveniente de las glándulas vitelógenas a través del conducto vitelínico común. El ootipo se comunica con la vagina, que desemboca al exterior a través del atrio genital común, y con el útero. Este último puede ser ciego o presentar un poro uterino independiente del atrio genital.

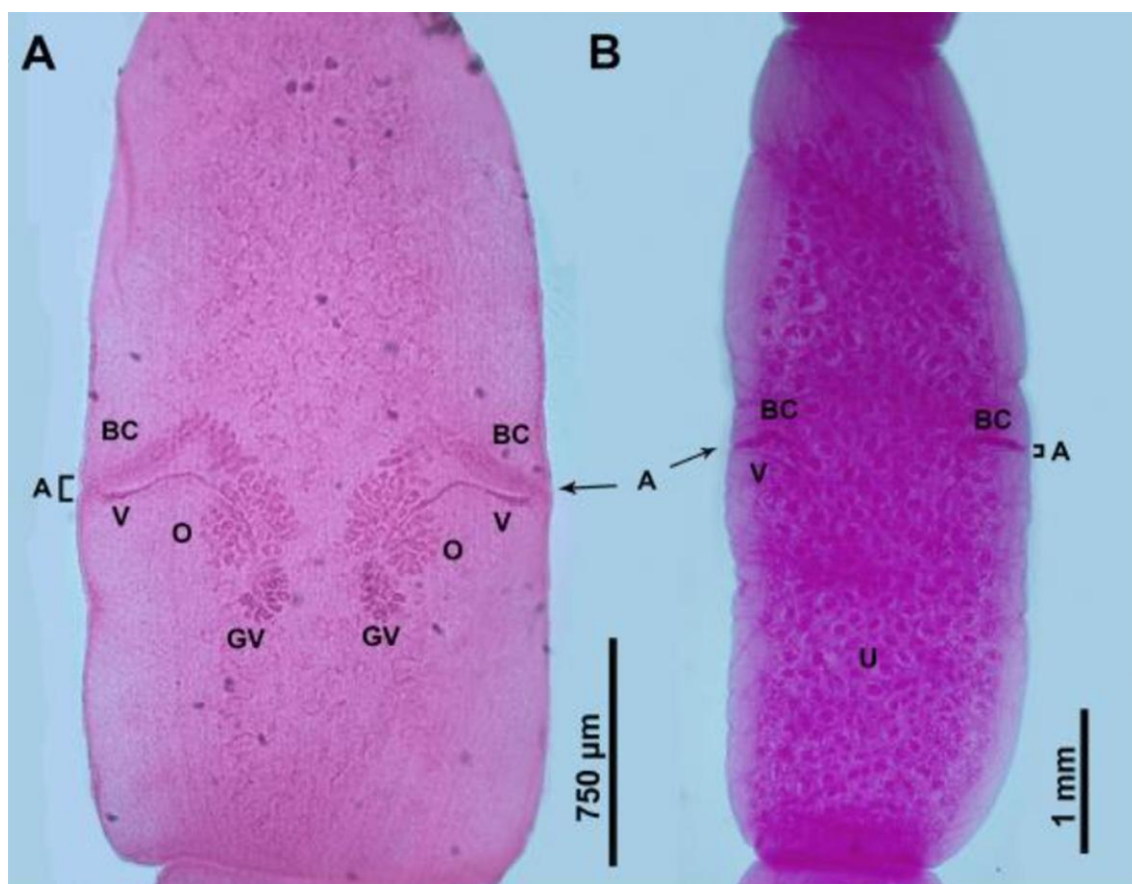
Luego de la formación del huevo ocurre la embriogénesis que da como resultado un primer estadio larval, el cual presenta tres pares de ganchos en su polo posterior (larva hexacanta) o cinco pares (larva decacanta, en Amphilinidea y Gyrocotylidea) (Drago y Núñez, 2017b).

Los cestodes tienen ciclos heteroxenos e involucran dos o más hospedadores. Los estadios larvales (metacestodes) son muy variados en función de los hospedadores intermediarios que intervienen en su ciclo vital y del ambiente en el que se desarrollan (acuático o terrestre).

En ambientes terrestres, las larvas pueden tener un solo protoscólex (monocéfalos) o más de uno (policéfalos). En hospedadores invertebrados puede desarrollarse una larva maciza monocéfala denominada cisticercoide, que presenta un protoscólex retraído y ganchos posteriores (cercómero) (Figura 8.7B). En tanto que las que se desarrollan en vertebrados son vesiculares y pueden tener un protoscólex invaginado, como en el cisticerco (Figura 8.7A) o numerosos, como en la hidátide (Figura 8.7C).

Figura 8.5

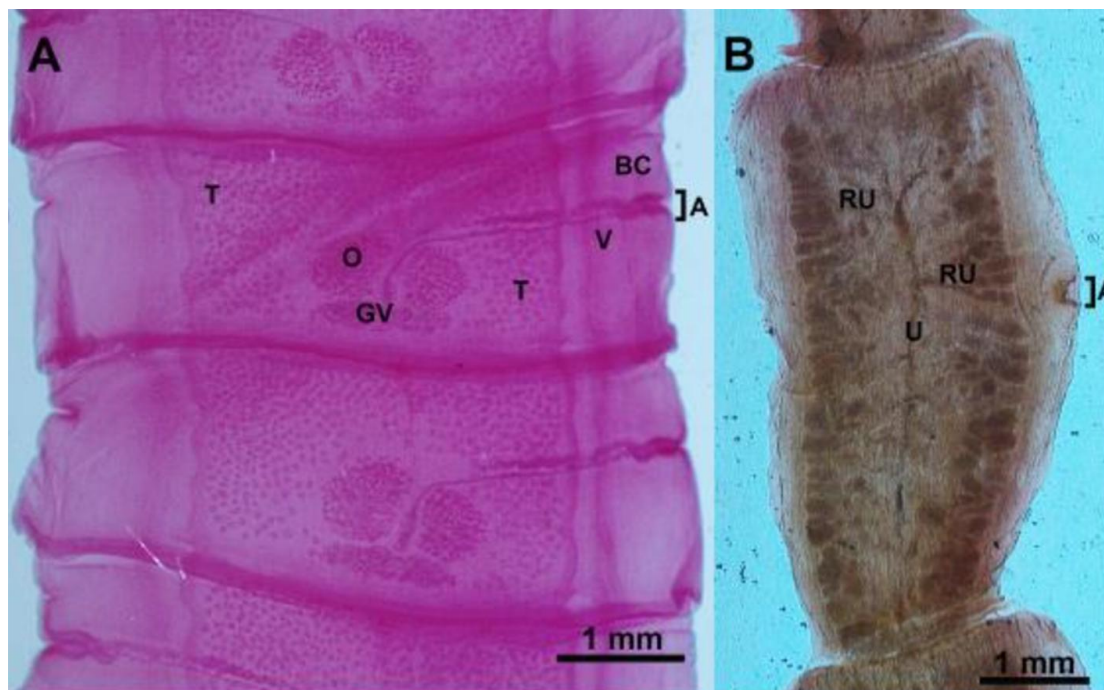
Dipylidium sp.



A, proglótide madura. B, proglótide grávida. Abreviaturas: A: atrio genital común, BC: bolsa del cirro, GV: glándulas vitelógenas, O: ovario, U: útero, V: vagina.

Figura 8.6

Taenia sp.

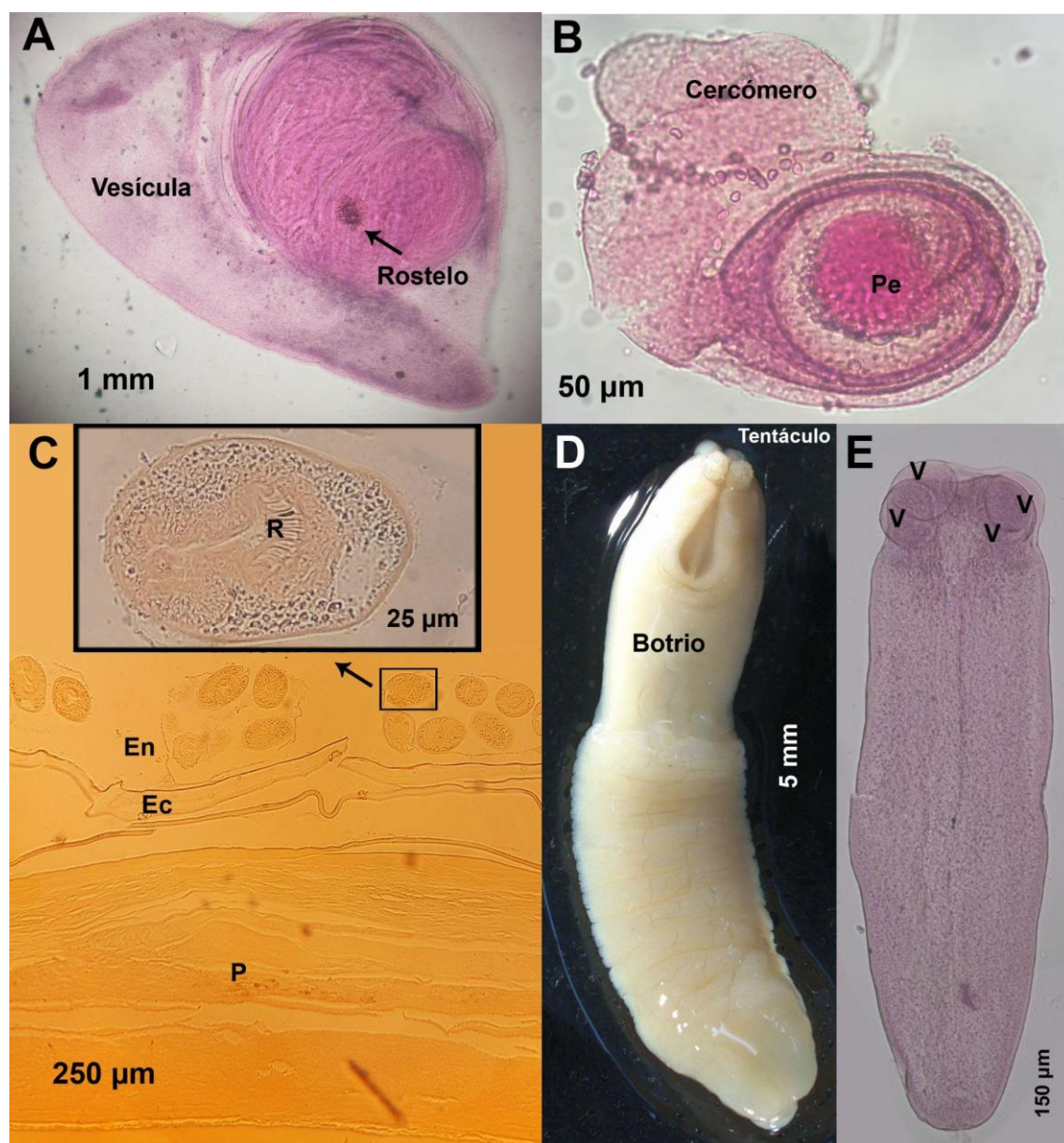


A, proglótide madura. B, proglótide grávida. Abreviaturas: A: atrio genital común, BC: bolsa del cirro, GV: glándulas vitelógenas, O: ovario, RU: ramas uterinas, T: testículos, U: útero, V: vagina.

En ambientes acuáticos, las larvas hexacanta y decacanta pueden presentar una envoltura ciliada (coracidio y licófora, respectivamente). El coracidio puede perder las ciliias y sufrir una metamorfosis dentro de un hospedador intermediario, transformándose en larva procercoide y luego en plerocercoide (en Diphylobothriidea y Trypanorhyncha, Figura 8.7D) o sólo en larva plerocercoide (en Proteocephalidae, Figura 8.7E). La larva procercoide es alargada y mantiene los ganchos embrionarios en su extremo posterior (cercómero); en tanto la plerocercoide pierde los ganchos larvarios y desarrolla las estructuras de fijación características de los adultos en su extremo anterior, pero carece de segmentación y órganos reproductores.

Figura 8.7

Larvas de ciclos terrestres y acuáticos



A-C, larvas que se desarrollan en ciclos terrestres. A, cisticerco (monocéfalo). B, cisticercoide (monocéfalo). C, corte histológico de la pared de un hidátide (policéfalo) mostrando el detalle de un protoescólex (Pe), la capa germinal interna del quiste, el endoquiste (En) o membrana prolígera, rodeada por un ectoquiste acelular (Ec) y por tejido fibroso grueso originado como respuesta del hospedador (P). D-E, larvas plerocercoides (monocéfalos) que se desarrollan en ciclos acuáticos. D, Trypanorhyncha. E, Proteocephalidae. Abreviaturas: R: rostellum, V: ventosa.

Referencias

- Drago, F. y Núñez, V. (2017a). Clase Monogenea. En F.B. Drago (Ed.), *Macroparásitos. Diversidad y Biología*. (pp. 68-82). EDULP. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/62010>
- Drago, F. y Núñez, V. (2017b). Clase Cestoda. En F.B. Drago (Ed.), *Macroparásitos. Diversidad y Biología*. (pp. 83-106). EDULP. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/62010>
- Goater, T. M, Goater, C. P. y Esch, G. W. (2014). *Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites*, Cambridge University Press.
- Roberts L. S. y Janovy J. J. (1996). *Foundations of Parasitology*. Sexta edición. McGraw-Hill Higher education.

CAPÍTULO 9

Phylum Annelida

Francisco Brusa, Lisandro Negrete y Cristina Damborenea

Introducción

El *phylum* Annelida es un grupo diverso y abundante de invertebrados que se encuentran en todos los hábitats de la Tierra, desde las montañas más altas hasta las profundidades abisales. Comprende más de 20.000 especies (Brusca et al., 2023) descritas².

Poliquetos

Es un grupo de anélidos mayormente marinos que tienen el cuerpo formado por un prostomio preoral, un peristomio que rodea la boca, un tronco que presenta generalmente parápodos desarrollados y un pigidio posterior (Figura 9.1).

Los órganos nucleares, quimiorreceptores a modo de fosetas, se ubican en la región lateral del prostomio y son característicos de estos anélidos (Rouse y Fauchald, 1995).

Los poliquetos generalmente tienen una cabeza bien definida con apéndices sensoriales y/o de alimentación, seguidos de numerosos segmentos corporales (Figura 9.1).

Cada segmento lleva un par de parápodos con quetas (Figura 9.2). Sin embargo, existe una considerable variación morfológica entre los poliquetos, lo que a menudo refleja la diversidad de estilos de vida de estos animales. Muchas de las características de los poliquetos se reducen en formas intersticiales de cuerpo pequeño; los parápodos, sus quetas y otras características internas, como el sistema circulatorio y nefridios, pueden perderse o modificarse en comparación con ejemplares de mayor tamaño.

En los poliquetos más activos ("errantes"), hay antenas dorsales, ventrales, palpos y ocelos en el prostomio. El peristomio puede tener palpos tentaculares (emparejados o múltiples) o cirros carnosos. Muchos de los apéndices prostomiales y peristomiales presentes en especies "errantes" están ausentes en especies de movilidad restringida ("sedentarias").

El tronco de los poliquetos lleva parápodos pares en cada segmento. Estos parápodos difieren en tamaño y estructura en las especies de poliquetos. Los parápodos suelen ser birramosos, con una región dorsal, el notopodio y una región ventral, el neuropodio, cada uno de ellos con grupos de quetas que asoman en mayor o menor grado. Pueden tener internamente estructuras a modo

² Dadas estas características y el objetivo de esta obra, en este capítulo sólo presentaremos la anatomía general de algunos grupos habitualmente utilizados para la comprensión de las características anatómicas generales del *phylum* (i. e. poliquetos, oligoquetos, hirudíneos, sipúnculos).

de quetas engrosadas que se denominan acículas en el notopodio y en el neuropodio (Figura 9.2).

El cuerpo de los poliquetos está cubierto por una cutícula externa flexible (Figura 9.2). Las microvellosidades epidérmicas secretan una red de fibras colágenas y también contienen escleroproteínas que forman la cutícula. La epidermis suele ser un epitelio columnar, ciliado en ciertas áreas del cuerpo.

Debajo de la epidermis se encuentra una capa de músculo circular. Esta capa muscular es casi continua alrededor del cuerpo. Los músculos longitudinales gruesos se encuentran debajo de la capa muscular circular. En casi todos los poliquetos, los músculos longitudinales están presentes como cuatro bandas (Figura 9.2) (Rouse y Fauchald, 1997). Además de las capas musculares circulares y longitudinales, puede estar presente una serie de fibras musculares oblicuas que unen el área ventral del cuerpo con la región de los parápodos. El componente más interno de la pared del cuerpo en la mayoría, pero no en todos los poliquetos (ausente en formas intersticiales), es una capa de mesotelio delgada que recubre el celoma.

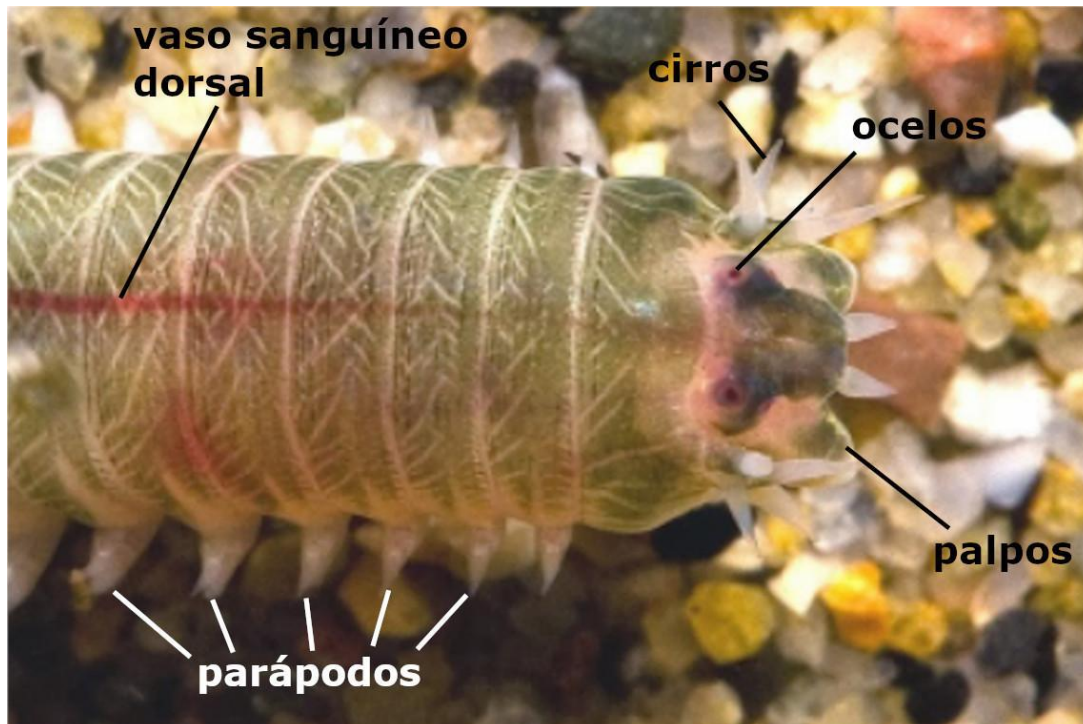
El tubo digestivo de los poliquetos lleva en su región anterior la boca dentro de una cavidad bucal y puede estar asociada a una probóscide no muscular eversible. La cavidad bucal puede presentar un revestimiento esclerotizado y estructuras endurecidas similares a dientes o mandíbulas. El intestino es un tubo simple sin modificaciones (Figura 9.2).

El sistema circulatorio es cerrado (Figura 9.1) en la mayoría de las especies, pero puede estar reducido o ausente. Las branquias pueden estar presentes o ausentes. Los nefridios son con mayor frecuencia metanefridios, pero también se presentan protonefridios, especialmente en especies con sistemas circulatorios reducidos.

Los poliquetos son típicamente gonocóricos, pero muchas especies son hermafroditas. Dentro del grupo se produce reproducción tanto sexual como asexual. Los gametos proliferan desde el epitelio germinal, que suele estar adherido a los septos de los segmentos anteriores. En la mayoría de los casos, los gametos se liberan en el celoma, donde se desarrollan; ocasionalmente, todo el desarrollo ocurre en el epitelio germinal. Durante el desove, los gametos suelen liberarse al exterior a través de los gonoductos, aunque en algunas especies la liberación de gametos se produce por la rotura de la pared corporal; en estas especies, el animal no sobrevive al desove.

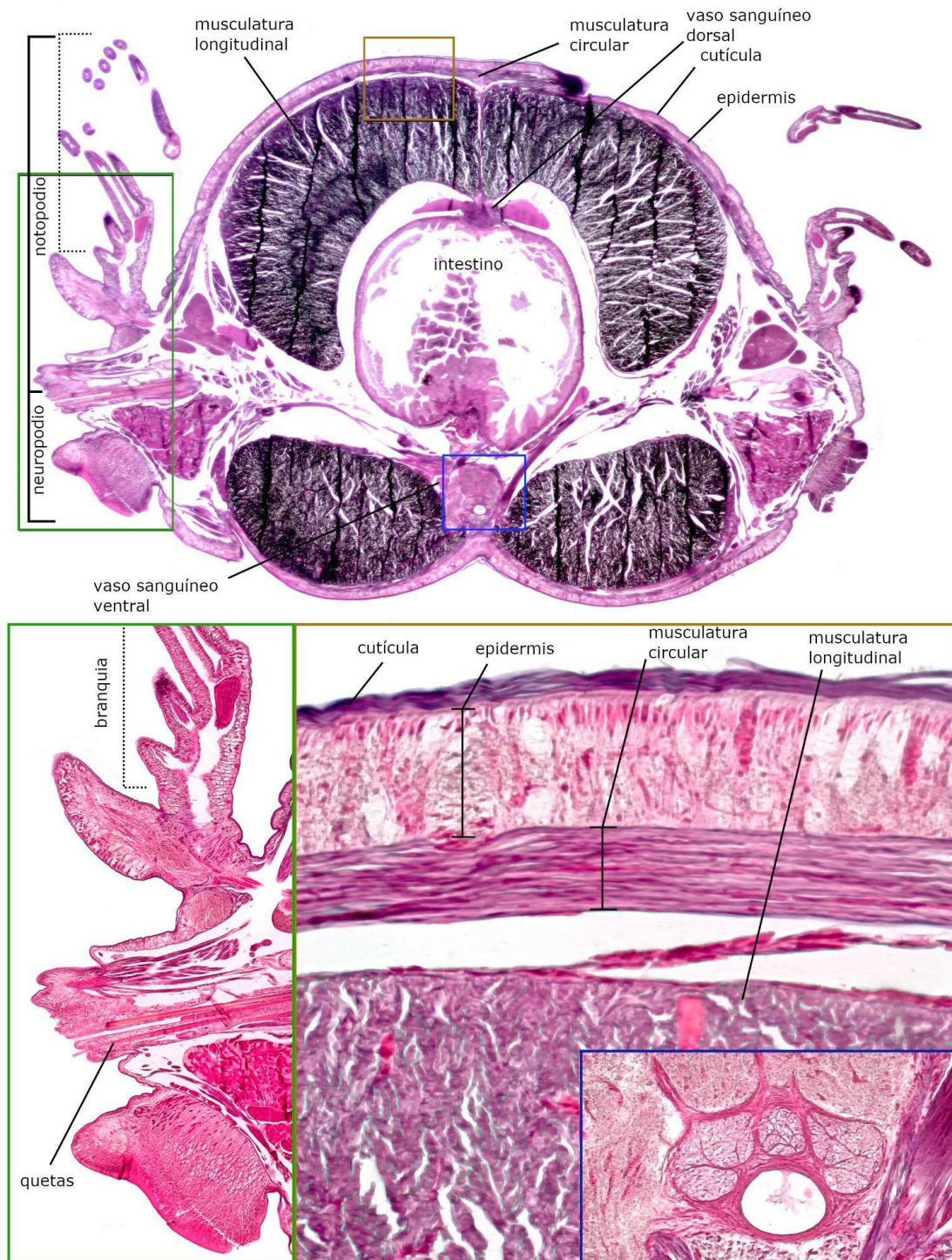
Figura 9.1

Región anterior de un poliqueto del género Nereis en vivo



Nota. Adaptada de <https://trepariscosfieldnotebook.blogspot.com/1992/07/poliquetos-nereidos-asturias.html>.

Figura 9.2
Corte transversal de un poliqueto



Los recuadros de la figura superior se muestran en detalle en la parte inferior. Altura del corte transversal: 5 mm.

Oligoquetos³

Estos anélidos tienen el cuerpo organizado en el patrón anelidiano con un prostomio, poco desarrollado, luego un tronco que forma la mayor proporción del cuerpo y un pigidio también poco desarrollado (Brusca et al., 2023). Esta organización hace que no tengan órganos de los sentidos diferenciados en la región anterior del cuerpo.

La epidermis glandular secreta la cutícula colágena que los reviste. La musculatura corporal tiene una disposición semejante a la de los poliquetos, estando interrumpida por la presencia de músculos asociados a las quetas (de menor desarrollo que en los poliquetos) ordenadas de modo diferente en las especies.

La boca se encuentra por debajo del pequeño prostomio, dentro de la cavidad bucal recubierta de cutícula, y conduce a un sistema digestivo regionalizado. Poseen una faringe muscular que utilizan como bomba succionadora para ingerir el alimento. El esófago es un tubo recto revestido por un epitelio columnar. Existen ensanchamientos esofágicos laterales denominados glándulas calcíferas. El extremo distal del esófago se dilata formando un buche recubierto de cutícula, que es utilizado para almacenar alimento. La molleja, cuya función es moler partículas de alimento, está asimismo recubierta de cutícula y es muy muscular.

El intestino se extiende como un tubo recto a través de los dos tercios posteriores del cuerpo. La mitad anterior del intestino es el intestino medio, el principal sitio de secreción y digestión, y la mitad posterior, el intestino posterior, es absorbente. El epitelio del intestino medio está compuesto por células ciliadas (absorptivas) y glandulares (secretoras).

La pared del intestino medio tiene dos capas musculares: una circular interna y una longitudinal externa. La pared externa del intestino medio está cubierta por células cloragógenas. Un pliegue, llamado tiflosol, se proyecta internamente desde la pared dorsal del intestino medio.

El intestino posterior es corto y está revestido con un epitelio proveniente del proctodeo, que es un epitelio columnar simple bajo, cubierto con cutícula.

El sistema excretor de tipo metanefridial es metamérico y se compone de dos subestructuras espacialmente separadas: los podocitos y el embudo ciliado más el tubo nefridial.

Los podocitos se ubican del lado celómico de la matriz extracelular perivascular (Bartolomaeus y Quast, 2005). El embudo y el tubo suelen estar unidos a un tabique mesentérico, con el embudo preseptal ciliado, un tubo postseptal que contiene una vejiga muscular terminal hinchada que se vacía periódicamente a través del nefridioporo (Goodrich, 1945).

En cuanto al sistema circulatorio, existen tres vasos longitudinales principales: el vaso dorsal, el vaso ventral y el vaso subneural.

El vaso dorsal recoge fluidos circulatorios de otros vasos y los impulsa mediante ondas peristálticas contráctiles que se originan en el extremo posterior del animal y avanzan. Anteriormente, el vaso dorsal da lugar a cinco pares de grandes comisuras que se conectan con el vaso ventral. Estas comisuras contienen "corazones" laterales, cuyas contracciones son

³ En esta obra nos dedicaremos a describir la anatomía de lo que conocemos como lombrices de tierra.

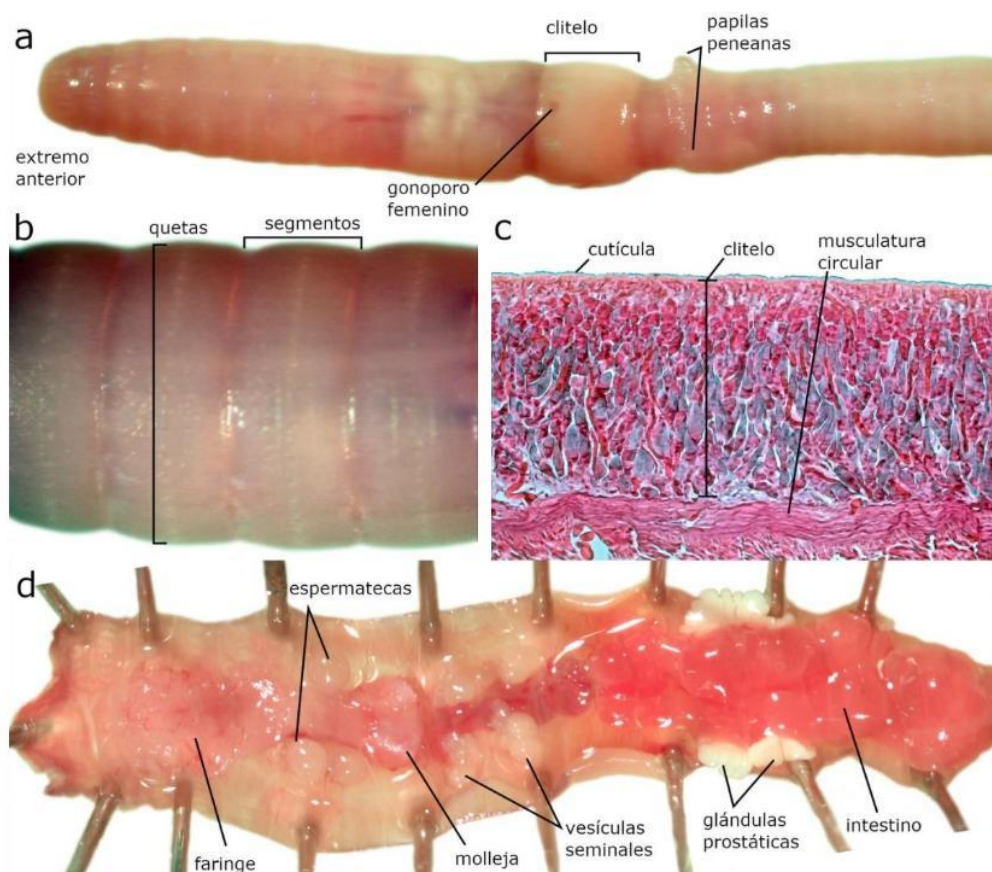
asincrónicas con las del vaso dorsal. El vaso ventral, suspendido en el mesenterio debajo del intestino, es el principal canal de distribución que envía el fluido circulatorio posteriormente, detrás de los corazones. El vaso ventral no tiene actividad peristáltica. En cada segmento, el vaso ventral da lugar a vasos y capilares segmentarios (metaméricos).

El sistema nervioso está compuesto por el ganglio cerebral dorsal al sistema digestivo, el ganglio subesofágico y el cordón nervioso ventral. El cordón nervioso ventral está formado por una cadena de pares ganglionares segmentarios (metaméricos) y los conectivos, los haces de fibras longitudinales que conectan estos ganglios.

Las lombrices de tierra son hermafroditas. Pueden tener dos pares de testículos y un par de ovarios. Los espermatozoides en desarrollo se almacenan en vesículas seminales antes de ser transferidos a los receptáculos seminales femeninos (espermatecas). Los conductos espermáticos conducen desde las vesículas seminales hasta los poros masculinos ubicados detrás de los testículos. Los ovarios son simples evaginaciones (ovisacos), cuyos oviductos conducen a los poros femeninos en el segmento posterior.

Figura 9.3

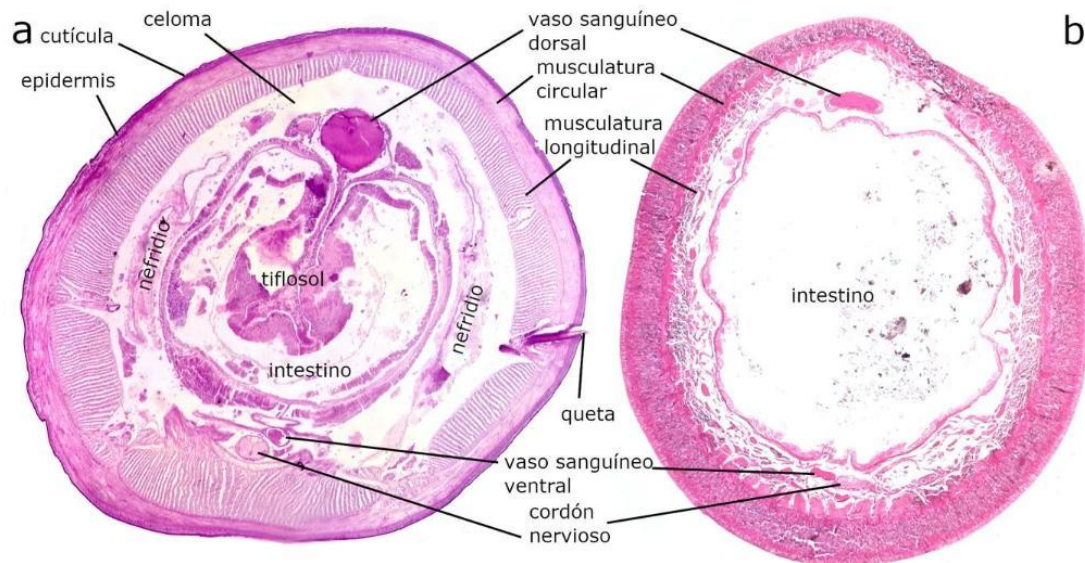
Anatomía externa, clitelo y disección de un oligoqueto terrestre



a, aspecto externo en vista ventral; b, detalle de las quetas en la región anterior del cuerpo; c, corte histológico del clitelo; d, disección de la región anterior del cuerpo.

Figura 9.4

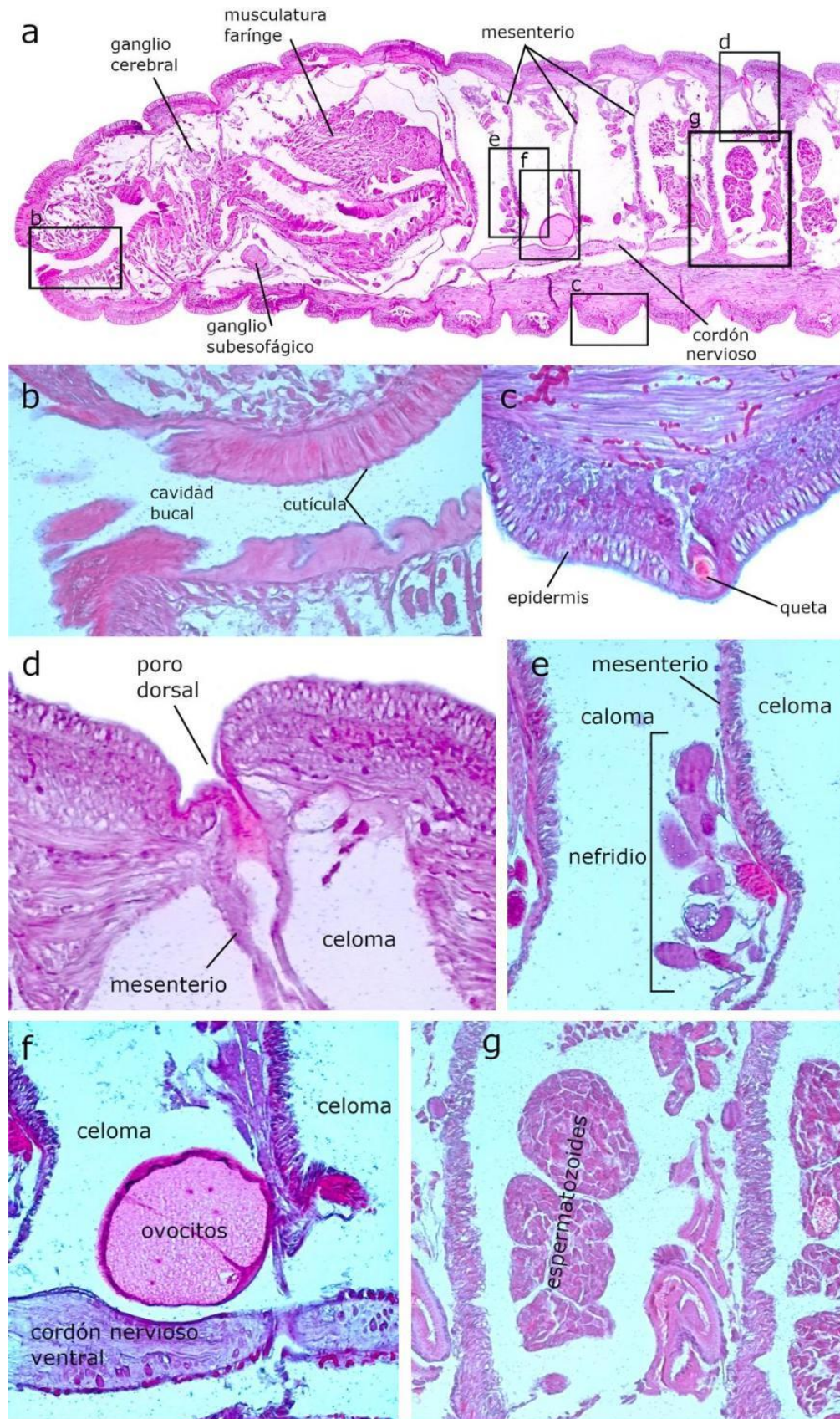
Cortes transversales de un oligoqueto terrestre



a, corte a la altura del intestino anterior; b, corte a la altura del intestino posterior.

Figura 9.5

Detalle de la anatomía interna de un oligoqueto terrestre



a, corte parasagital de la región anterior del cuerpo; b, detalle de la cavidad bucal; c, detalle de la epidermis ventral con el desarrollo de una queta; d, detalle de la pared dorsal en la unión de dos metámeros; detalle de un nefridio en el celoma; f y g, gónadas femeninas y masculinas respectivamente, madurando en el celoma.

Hirudíneos⁴

Los hirudíneos tienen un número fijo de segmentos que, en general, se considera que son 34, numerados con números romanos. Existe una anillación supernumeraria externa que dificulta la observación de los segmentos. El prostomio reducido, junto al peristomio y algunos segmentos anteriores, constituyen la región cefálica. En esta región suele haber pares de ocelos y la boca ventral rodeada de la ventosa anterior o por detrás de esta (Figura 9.6A). El tronco incluye los segmentos V al XXVII. Los segmentos XXVIII–XXXIV se fusionan formando una ventosa posterior (Brusca et al., 2023). La superficie del cuerpo puede presentar tubérculos (Figura 9.6A). Carecen de parápodos y de quetas (Figura 9.6B).

La epidermis glandular posee por debajo una dermis desarrollada. Presentan capas de músculos, debajo de la pared del cuerpo, orientados circularmente por fuera y longitudinalmente por dentro. También poseen músculos dorsoventrales y el compartimiento del tejido conectivo se encuentra ocupado por tejido conectivo y matriz extracelular. El celoma está reducido a canales o lagunas celómicas (Figura 9.6B, C).

El sistema digestivo completo tiene especializaciones en la región bucal, como la presencia de mandíbulas (Arhynchobdelida) o en la región faríngea, pudiendo formar una estructura eversible a modo de una probóscide (Rhynchobdelida) (Figura 9.6B). Tiene gran cantidad de ciegos en la región anterior del sistema digestivo, conocida como estómago, y en la región intestinal (Figura 9.6B). El ano es terminal y dorsal a la ventosa posterior.

Los Hirudinea tienen metanefridios pares y metaméricos. Los nefrostomas son embudos ciliados asociados a las lagunas celómicas.

El sistema nervioso incluye un ganglio cerebral a la altura de la faringe. El ganglio cerebral, los conectivos circumentéricos y el ganglio subentérico forman un anillo nervioso alrededor del sistema digestivo anterior. Dos cordones nerviosos longitudinales surgen de la porción ventral de este anillo y se extienden posteriormente a través del cuerpo (Figura 9.6C).

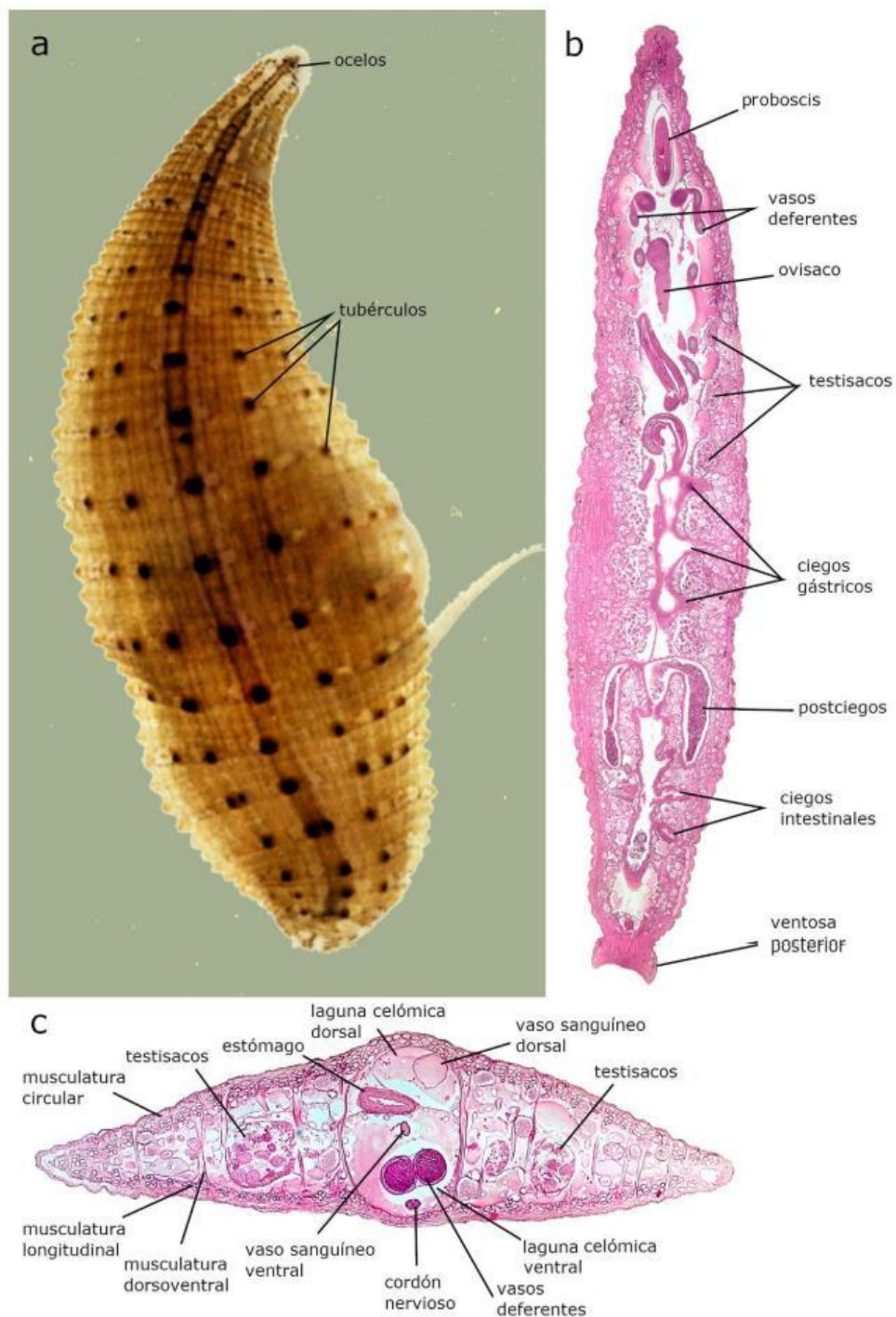
Los hirudíneos son hermafroditas. El sistema reproductor masculino posee de cinco a diez pares de testículos (testisacos) que se continúan en un par de vasos deferentes (Figura 9.6B) que conducen a un aparato copulador y a un gonoporo masculino ubicado en la parte media ventral (Brusca et al., 2023). Un par de ovarios (ovisacos), que pueden extenderse a través de varios segmentos (Figura 9.6B). Los oviductos se extienden anteriormente desde los ovarios y

⁴ En este capítulo describiremos la anatomía de los "verdaderos hirudíneos" o sanguijuelas. Teniendo presente que existen una serie de taxones próximos que dados los alcances de esta obra no describiremos.

se unen formando una vagina común, que conduce al gonoporo femenino en la superficie media ventral, justo detrás del poro masculino.

Figura 9.6

Aspecto general y anatomía interna de un Hirudinea Rhynchobdellida



a, ejemplar vivo en vista dorsal; b, corte frontal; c, corte transversal de un ejemplar adulto.

Nota. Imagen (a) adaptada de Prof. Dr. Ulrich Kutschera.

Sipúnculos

Los Sipuncula son animales marinos. El cuerpo consiste en un tronco muscular y un introverto más delgado, que lleva la boca en el extremo anterior (Figura 9.7). Hay papilas y espinas en el tronco e introverto.

La pared del cuerpo suele ser gruesa y está compuesta por las siguientes capas: cutícula, epidermis, dermis, musculatura circular, musculatura longitudinal y mesotelio (Figura 9.7).

Músculos retractores conectan la extremidad anterior del introverto con la pared del tronco, generalmente en su región media o posterior (Figura 9.7). El tubo digestivo comprende un esófago, unido en la mayor parte de su longitud por mesenterios a los músculos retractores; las asas intestinales descendente y ascendente, enrolladas en espiral, y un recto corto. Unido al esófago se encuentra un vaso tubular contráctil (o compensatorio) que contiene líquido y células sanguíneas (Figura 9.7).

El ano es dorsal, generalmente en la superficie anterior del tronco cerca de la base del introverto (Figura 9.7). Los tentáculos rodean la boca. No hay quetas. Hay dos nefridios. Los nefridioporos se sitúan ventrolateralmente en la parte anterior del tronco. Los nefridios también sirven como gonoductos.

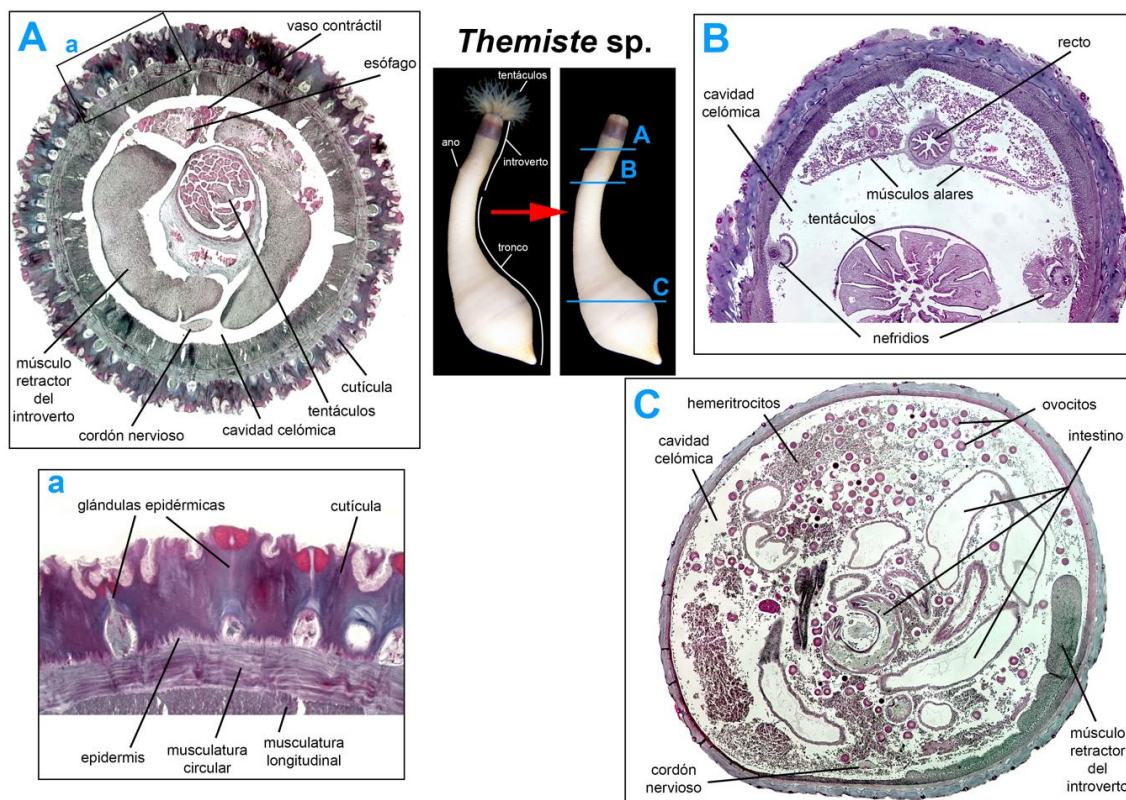
El líquido celómico contiene células sanguíneas nucleadas, que transportan el pigmento respiratorio hemeritrina, celomocitos y óvulos o espermatozoides en desarrollo (Figura 9.7).

El cordón nervioso es ventral y su extremo anterior está conectado por dos conectivos esofágicos a un ganglio cerebral dorsal o al cerebro. Estructuras sensoriales como los órganos táctiles, las manchas oculares, los quimiorreceptores y un órgano nuczal están presentes en muchas especies.

Las gónadas se desarrollan en la base de los músculos retractores ventrales y los sexos están separados. Los gametos pasan del celoma a los nefridios a través de un nefrostoma ciliado (Figura 9.7), y de estos al exterior a través de un nefridioporo. La fecundación tiene lugar en el mar y el cigoto se convierte en una larva trocófora que nada libremente.

Figura 9.7

Anatomía externa e interna de Sipuncula del género Themiste



Referencias

- Bartolomaeus, T. y Quast, B. (2005). Morphology, Molecules, Evolution and Phylogeny in Polychaeta and Related Taxa. En T. Bartolomaeus y G. Purschke (Eds.), *Developments in hydrobiology. Structure and development of nephridia in Annelida and related taxa* (p 139-165). Springer.
- Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates, Fourth Edition*. Oxford University Press.
- Goodrich, E.S. (1945). The study of nephridia and genital ducts since 1895. *Quarterly Journal of Microscopical Science, London* 86, 113-392.
- Rouse, G. W. y Fauchald, K. (1995). The articulation of annelids. *Zoologica Scripta* 24, 269-301.
- Rouse, G. W. y Fauchald, K. (1997). Cladistics and polychaetes. *Zoologica Scripta* 26, 139-204.

CAPÍTULO 10

Phylum Nemertea

Lisandro Negrete, Francisco Brusa y Cristina Damborenea

Introducción

Los nemertinos son organismos vermiformes no segmentados, generalmente aplanados dorsoventralmente, dándoles un aspecto acintado. Se caracterizan por poseer una cefalización moderadamente marcada, un cuerpo altamente extensible y un gran poder de regeneración. Se han descrito unas 1300 especies, entre las que se reconocen formas diminutas, de unos pocos milímetros, y de varios metros de longitud. Son animales esencialmente marinos bentónicos, aunque se conocen algunas especies planctónicas y otras que mantienen una relación simbiótica con moluscos, ascidias y otros invertebrados marinos. Asimismo, existen formas dulceacuícolas y unas pocas terrestres, estas últimas circunscriptas a islas oceánicas y regiones boscosas húmedas.

En muchos aspectos (e.g. características de la epidermis, musculatura corporal, sistema nervioso, órganos sensoriales, protonefridios) los nemertinos se asemejan a los platelmintos de vida libre (turbelarios). Sin embargo, el plan estructural de los Nemertea incluye la presencia de un sistema digestivo completo, un sistema circulatorio cerrado (de origen celómico) y una probóscide eversible envuelta por una cavidad hidrostática (también de origen celómico) denominada rincocela. La estructura de este aparato proboscídeo, cuya función es la captura de presas, es única en los nemertinos y los distingue del resto de los invertebrados (Brusa et al., 2023).

Morfología

Externamente, los nemertinos pueden ser identificados por poseer un cuerpo o tronco alargado, que puede ser acintado (en aquellas especies aplanadas dorsoventralmente) o subcilíndrico en sección transversal (Figura 10.1). En la región cefálica se pueden identificar el rincoporo (que es la abertura mediante la cual la probóscide se extiende hacia el exterior), la boca (normalmente de posición ventral, aunque en algunos casos comparte su comunicación con el rincoporo), y estructuras sensoriales, como los ocelos y fosetas sensoriales (Figura 10.1).

La pared corporal comprende una epidermis celular, multiciliada, compuesta por células columnares entre las que se alternan células glandulares mucosas y sensoriales. Debajo de la lámina basal se encuentra una dermis, conformada principalmente por tejido conectivo, que varía

en espesor según las especies. Inmediatamente por debajo de la dermis hay capas musculares, compuestas por fibras de orientación circular y longitudinal, cuya organización y espesores varían entre los diferentes taxa. Así, por ejemplo, en los hoplonemertinos la musculatura se organiza en una capa circular y una longitudinal subyacente (Figura 10.2B), mientras que en los heteronemertinos (Pilidiophora) la musculatura longitudinal se distribuye en dos capas (una externa, por debajo de la dermis, y una más interna), y entre ellas una capa circular. Por regla general, la capa muscular longitudinal externa es más gruesa que la capa interna (Figura 10.2C, D). Por debajo de la musculatura corporal hay un parénquima o mesénquima denso, formado por células, matriz extracelular, fibras y musculatura dorso-ventral, aunque en algunos nemertinos las capas musculares son tan gruesas que dejan el parénquima reducido a pequeños espacios.

La mayoría de los nemertinos tiene un hábito depredador activo sobre pequeños invertebrados, aunque también se conocen especies carroñeras y unas pocas comensales como las del género *Malacobdella* (Figura 10.1D), que viven en la cavidad paleal de moluscos bivalvos y que se alimentan del plancton capturado por sus hospedadores. En las formas cazadoras, la probóscide se utiliza no sólo en la sujeción de las presas sino también en el movimiento de estas hacia la boca, facilitando su ingestión. La probóscide es un tubo muscular ciego, eversible, localizado dentro de una cavidad hidráulica, el rincocelo (Figura 10.2A-C). Puede estar regionalmente especializada y llevar de uno a varios estiletes, que están compuestos de una matriz orgánica central envuelta por una corteza inorgánica de fosfato de calcio. Los estiletes se forman a partir de células epiteliales denominadas estiletocitos (Figura 10.3B), las cuales reemplazan a los estiletes perdidos durante la captura de presas. El poro de la probóscide o rincoporo se comunica hacia el interior con una cámara denominada rincocelo (Figuras 10.2A y 10.3A), cuyo epitelio es continuo con la epidermis. Posteriormente, el lumen del rincocelo se continúa con el de la probóscide cuyo epitelio está envuelto por musculatura (Figura 10.2B). La probóscide se aloja dentro del rincocelo que está, asimismo, cubierto por musculatura (Figura 10.2B). El extremo posterior ciego de la probóscide está conectado con la pared posterior del rincocelo por un músculo retractor de la probóscide (Figuras 10.2A, y 10.3A, B), el cual puede estar ausente en algunos taxa.

El sistema digestivo de los nemertinos es completo. Este consta de una boca, la cual se continúa con una cavidad bucal, un corto esófago, un estómago, un largo intestino (que puede llevar divertículos laterales) y el ano en el extremo posterior del cuerpo (Figuras 10.2A, C, D, y 10.3A, B). Como fue mencionado, la boca puede abrir hacia el exterior a partir del rincoporo, como ocurre en los hoplonemertinos (Figura 10.3A, B), habiendo una conexión secundaria entre el sistema digestivo y el aparato proboscídeo; mientras que, en otros taxa, como los heteronemertinos (Pilidiophora), la boca abre ventralmente al exterior de manera completamente independiente de la probóscide (Figuras 10.1A, B y 10.2A).

El sistema circulatorio está organizado por vasos sanguíneos y espacios denominados lagunas. Los vasos se sitúan profundamente bajo la musculatura de la pared corporal (Moore y Gibson, 2001). La arquitectura del sistema circulatorio no es homogénea entre los taxa, sino que

hay variaciones. Probablemente, el arreglo más simple está dado por la presencia de un único par de vasos longitudinales a lo largo del cuerpo, conectados anteriormente por una laguna cefálica y posteriormente por una laguna anal, como ocurre en los paleonemertinos. Un plan más elaborado se observa, por ejemplo, en los heteronemertinos, a partir de la aparición de un vaso medio-dorsal, además de los vasos ventro-laterales (Figura 10.2D), estos últimos pudiendo presentar vasos comisurales transversales. Asimismo, el vaso dorsal suele penetrar en el rincocoele cerca del cerebro.

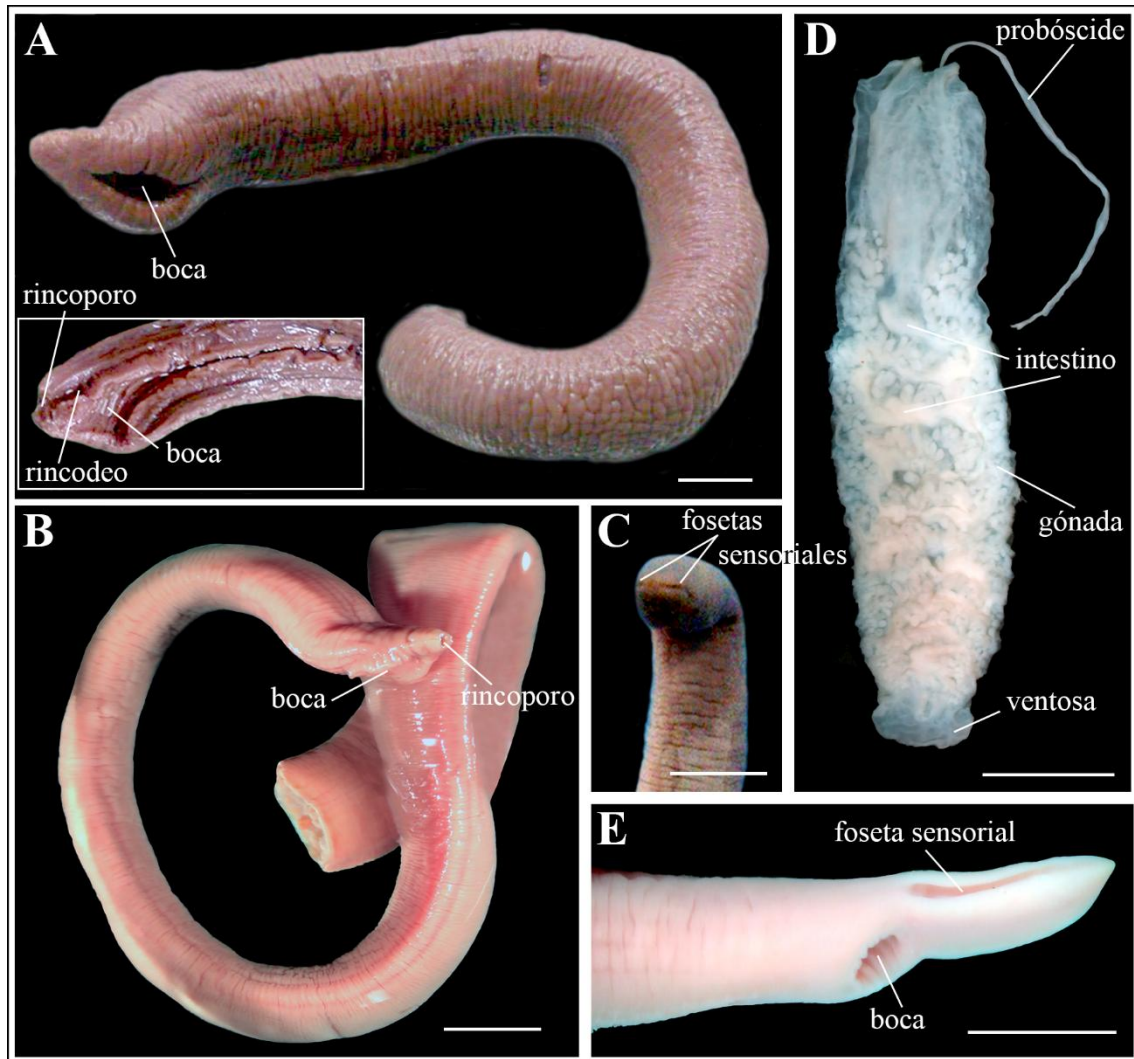
La organización del sistema nervioso es relativamente sencilla, con una cefalización bastante marcada, lo que refleja el modo de vida activo de estos animales. El sistema nervioso central consiste en un ganglio cerebral o “cerebro” a partir del cual se originan cordones nerviosos longitudinales. A partir de este plan básico se pueden incluir cordones nerviosos longitudinales adicionales, como, por ejemplo, un cordón medio-dorsal y una variedad de conectivos y plexos. La posición relativa del cerebro con respecto a la boca es importante a nivel sistemático y, a menudo, se utiliza para diferenciar clases, pudiendo diferenciarse a los Pilidiophora (entre ellos los heteronemertinos) de los Hoplonemertea porque en los primeros la boca se localiza posteriormente al cerebro (Figura 10.2A), mientras que en los segundos la boca normalmente está ubicada anteriormente al cerebro (Figura 10.3A, B). En las clases Palaeonemertea y Arhynchocoela, salvo excepciones, la boca suele ubicarse a nivel del cerebro (Thollessen y Norenburg, 2003; Giribet y Edgecombe, 2020).

Los nemertinos, siguiendo la cefalización, poseen una variedad de receptores sensoriales concentrados en la región anterior del cuerpo. Estos van desde células epidérmicas especialmente sensibles al tacto, ocelos del tipo de copa pigmentada invertida (en número y disposición variables) (Figura 10.3B), fosetas sensoriales (Figura 10.1C, E) y órganos cerebrales (Figura 10.2B). Estos últimos, que poseen conexión con el exterior mediante invaginaciones de la epidermis (formando canales cerebrales ciliados), están rodeados por tejido nervioso (proveniente de los ganglios cerebrales) y por tejido glandular (Figura 10.2B). Se cree que funcionan como quimiorreceptores para detectar y perseguir presas.

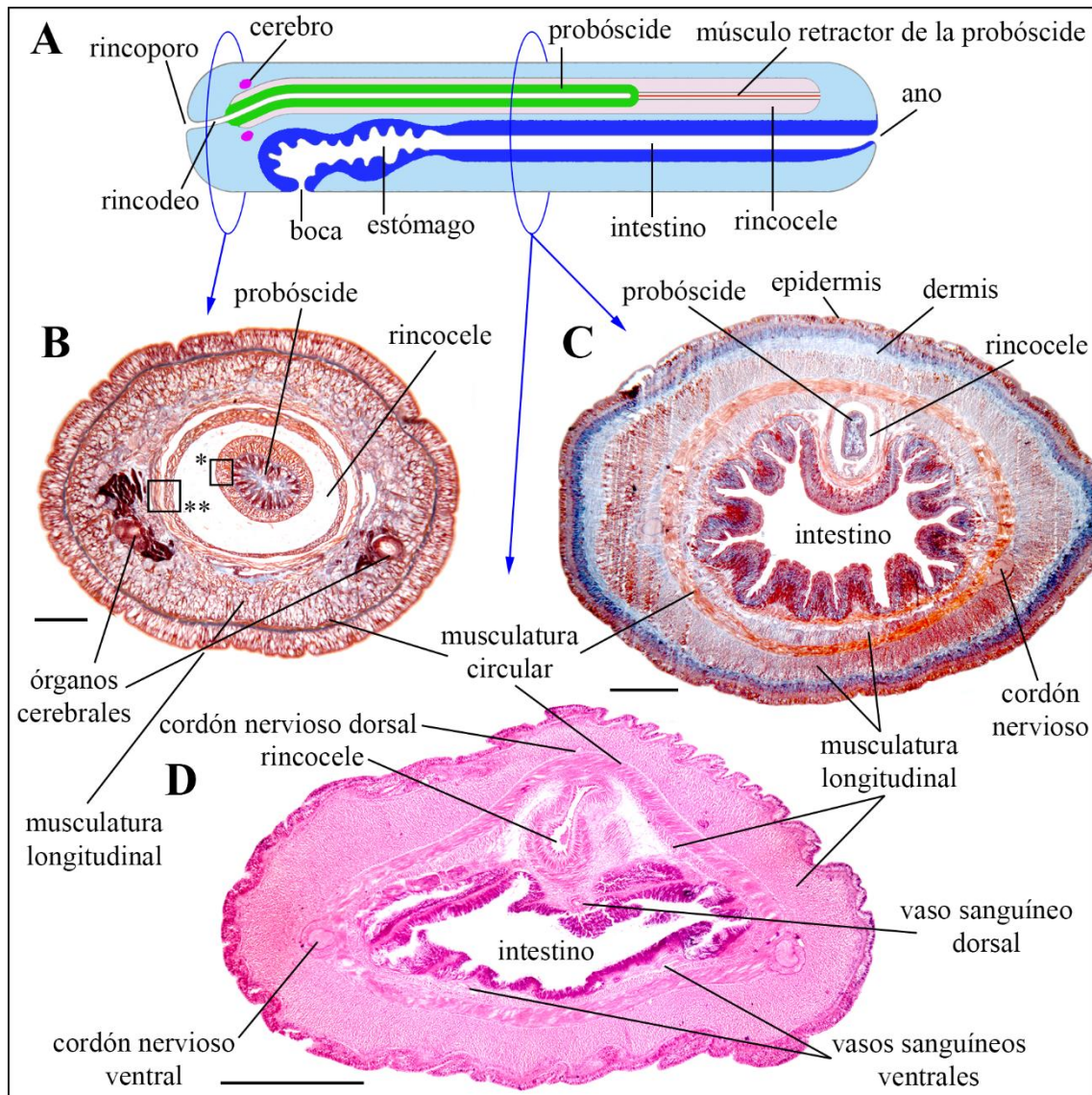
La mayoría de los nemertinos son dioicos, aunque se conocen formas hermafroditas simultáneas. El sistema reproductor es sencillo y está formado por gónadas que son simplemente masas de gametos que proliferan y se disponen de manera seriada y alterna entre los divertículos del intestino. Las formas dulceacuícolas suelen mostrar hermafroditismo simultáneo, con lo cual las gónadas son denominadas ovotestis (Figura 10.3B). La liberación de gametas se produce a partir de poros temporarios o a través de la ruptura de la pared corporal.

Figura 10.1

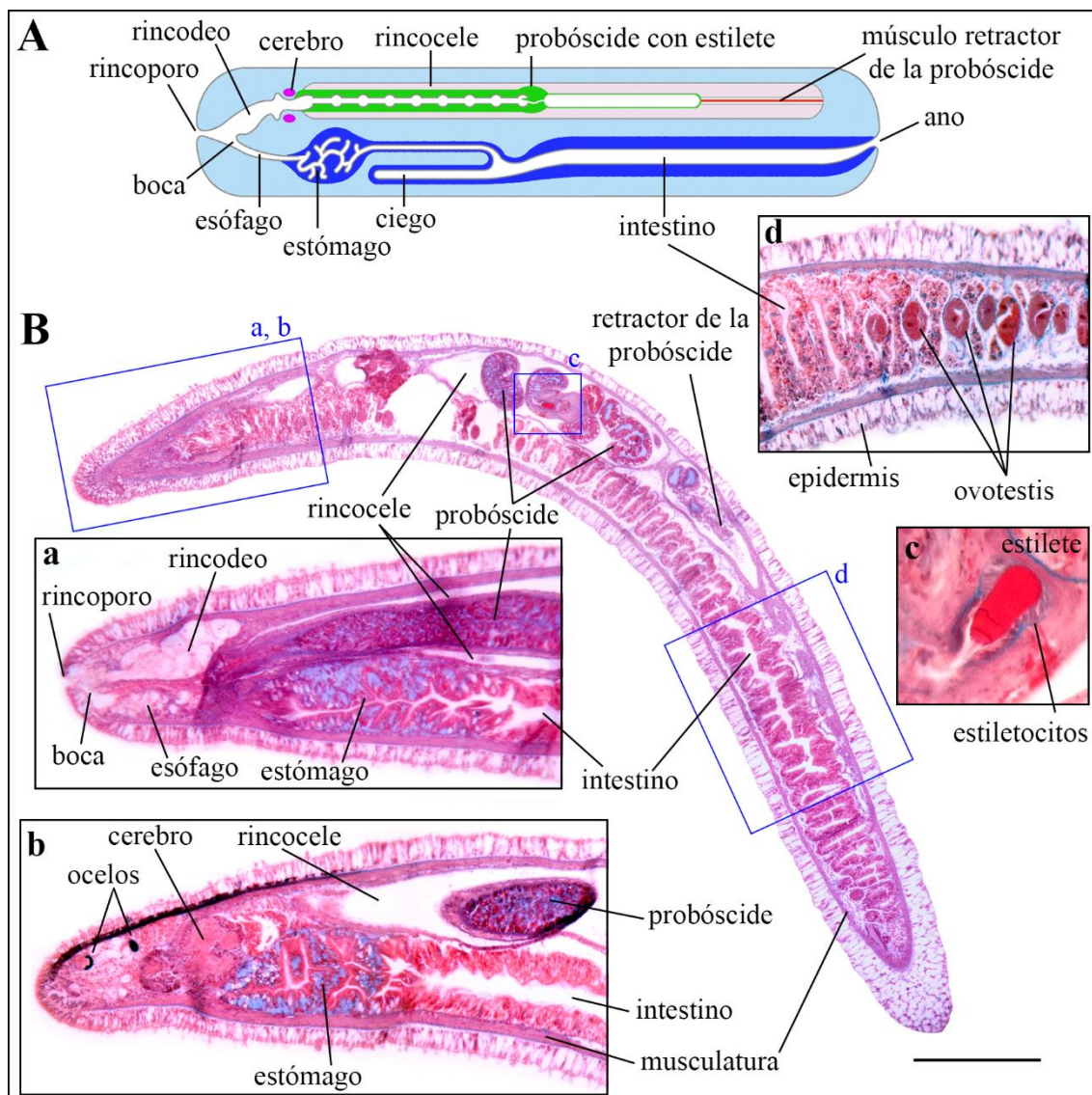
Morfología externa de los nemertinos



A y B, vista latero-ventral de un nemertino; recuadro en (A) con un detalle, en sección sagital, de la región cefálica. C y E, región cefálica. D, vista dorsal de un ejemplar del género *Malacobdella*. Escalas: A, B y E, 5 mm; C y D, 10 mm.

Figura 10.2**Anatomía interna de los nemertinos**

A, dibujo esquemático, en sección sagital, de un heteronemertino (adaptado de Moore y Gibson, 2001). B, corte transversal de la región cefálica de un hoplonemertino; (*) musculatura de la probóscide, (**) musculatura del rincocelo. C y D, cortes transversales de heteronemertinos, aproximadamente a nivel del tercio medio del cuerpo. Escalas: B, 200 μm ; C, 500 μm ; D, 1 mm. *Nota.* A, adaptado de Moore y Gibson, 2001.

Figura 10.3**Anatomía interna de los nemertinos**

A, dibujo esquemático, en sección sagital, de un hoplonemertino. B, corte sagital de un hoplonemertino dulceacuícola, con detalles (recuadros): a y b, región cefálica; c, región media del cuerpo; d, región posterior del cuerpo. Escala: B, 500 µm.

Nota. A, adaptado de Moore y Gibson, 2001.

Referencias

- Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates, 4th Edition*. Sinauer Associates.
- Giribet, G. y Edgecombe, G. D. (2020). *The Invertebrate Tree of Life*. Princeton University Press.
- Moore, J. y Gibson, R. (2001). Nemertea. En: *Encyclopedia of Life Sciences* (pp.1-4). John Wiley & Sons.
- Thollessen, M. y Norenburg, J. L. 2003. Ribbon worm relationships: a phylogeny of the phylum Nemertea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 407-415.

CAPÍTULO 11

Phylum Mollusca. Solenogastres y

Polyplacophora

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Los moluscos son el segundo *phylum* en número de especies y se caracterizan por poseer un cuerpo blando y no segmentado donde se distinguen (para más características véase Darrigran, 2013):

1- La cabeza, de posición anterior, puede estar poco diferenciada del resto del cuerpo, como sucede en los poliplacóforos y bivalvos, o muy diferenciada, como ocurre en el resto de los moluscos. En la cabeza, abre el sistema digestivo con la boca, la cual continúa con un órgano raspador quitinoso característico de los moluscos, la rádula. La misma, salvo en bivalvos, está presente en todos los grupos.

2- El pie, que es ventral, con función primaria de locomoción, puede tener diferentes aspectos. En los cefalópodos está representado por los brazos, tentáculos y el sifón; en los monoplacóforos, poliplacóforos y gasterópodos por una suela reptante ventral; en solenogastres está reducido a un pliegue ventral; y en bivalvos, tiene forma de hacha.

3- Masa visceral dorsal que está envuelta por un repliegue de la pared del cuerpo denominado manto o paleo, a partir del cual se forma la concha, y que deja una cavidad entre él y la masa visceral denominada cavidad paleal, en la cual se localizan las branquias (=ctenidios) y desembocan el sistema digestivo, excretor y reproductor.

Entre los moluscos actuales, se reconocen ocho clases: Solenogastres, Caudofoveata, Polyplacophora, Monoplacophora, Scaphopoda, Gastropoda, Bivalvia y Cephalopoda (Ponder et al., 2019). Aquí presentaremos disecciones de representantes de cuatro de estas clases, a modo ilustrativo, que, si bien representan las características de cada clase, no son extensivas a todos los representantes de cada una.

Preparación del material, relajación en moluscos en general

Para una buena disección es conveniente la relajación del material colectado, así los diferentes sistemas del organismo pueden ser observados en su posición y tamaño originales. Este procedimiento puede durar 24 hs o menos, dependiendo del tamaño de los ejemplares. En organismos acuáticos (marinos o de agua dulce) se coloca a los ejemplares en un frasco o cápsula, con agua del ambiente, y se agrega alguna sustancia relajante, que puede ser: solución de MgCl₂, Carbaril, sulfato de magnesio, cristales de mentol, solución de nembutal, ponerlos unos segundos en el microondas o en la heladera, o agregarle alcohol por goteo (Carriker y Blake,

1959; Naranjo García y Gomez Espinosa, 2004; Gutiérrez Gregoric y Núñez, 2010; Galindo et al., 2014). Para gasterópodos terrestres, la forma más sencilla es colocar al caracol en un recipiente con agua hervida y enfriada nuevamente, y taparlo sin dejar espacio con aire, ni burbujas. Si se quiere acelerar el proceso, se pueden colocar cristales de mentol. En cualquiera de los casos, luego de las 24 hs, el molusco queda distendido; sin embargo, se debe cerciorar de que esté totalmente relajado, para lo cual se procede a tocar con una aguja alguna de las partes blandas (brazos, tentáculos, pie) y ver si el ejemplar reacciona. En caso de no reaccionar, el ejemplar ya se encuentra listo para la disección, en caso contrario, se lo debe dejar un tiempo más.

Preparación del material, obtención de la rádula

La rádula es una estructura característica de los moluscos, que sólo está ausente en los bivalvos. Está relacionada al sistema digestivo y es utilizada para raspar el sustrato o cortar el alimento. La misma se encuentra dentro del bulbo radular y es utilizada en la taxonomía como un carácter que puede definir géneros o incluso especies. Para poder observar los dientes de la rádula, hay que degradar los músculos y restos de tejido del bulbo radular. Para ello se pueden utilizar distintas técnicas dependiendo de la disponibilidad de reactivos. La más sencilla es sumergir el bulbo en un pequeño recipiente con agua y agregar gotas de hipoclorito de sodio (Lavandina). Se debe ir observando bajo la lupa cómo se desarrolla el proceso ya que, si se deja mucho tiempo, la rádula también se degrada y no son observables los dientes de esta. Una vez retirada la rádula, se procede a lavados continuos con agua destilada (al menos tres lavados, óptimo seis).

Otro método, y el menos invasivo para la rádula, es colocar el bulbo en una solución que microtubo de 1,5 ml con 500 ul de buffer Net (1 ml Tris pH 8.0; 2 ml 0,5 M de ácido etilendiaminotetraacético (EDTA); 1ml de 5M NaCl; 20 ml de 10% de dodecilsulfato sódico (SDS); 76 ml de agua destilada) y 10 ul de proteinasa K, mezclar la solución y colocarlo en un baño a 37°C hasta que se observe la degradación de los tejidos (dependerá del tamaño del bulbo) (Holznagel, 1998).

Una vez obtenidas las rádulas, se montan sobre un portaobjetos y son observadas bajo microscopio estereoscópico (lupa binocular) o microscopio óptico. Habitualmente, para estudios taxonómicos, la rádula es observada al microscopio electrónico de barrido, para lo cual se realiza otro procedimiento de montaje.

Clase Solenogastres

Los moluscos pertenecientes a esta clase se agrupaban, según su morfología, en la clase Aplacophora junto a representantes de la clase Caudofoveata (Ponder et al., 2019). La principal característica es la ausencia de placas, valvas o concha como estructura de protección. Los representantes de la clase Solenogastres son todos marinos y poseen un cuerpo vermiforme, comprimido lateralmente, de tamaño pequeño a mediano (de 0,5 mm a 30 cm). El cuerpo está protegido por una cutícula que presenta escamas y/o espículas calcáreas (aragonita), de distintos tamaños, por lo que reviste importancia taxonómica (Ponder et al., 2019). Ventralmente se observa un surco ciliado (surco pedal) de posición media que recorre el cuerpo en sentido anteroposterior, comenzando en la zona de la boca y terminando en la zona anal; en este surco se aloja el pie, el cual se encuentra reducido (Figura 11.1).

En el extremo anterior y de posición ventral, se pueden observar dos orificios, el primero y de posición casi terminal corresponde al atrio bucal, mientras que el segundo, ubicado ventralmente, corresponde a la foseta pedal, donde comienza el surco pedal y el pie (Figura 11.1C)

En el extremo posterior se observa un orificio correspondiente a la cavidad del manto o paleal, la cual se encuentra modificada, ya que en ella no hay ctenidios como en todos los moluscos, presentando unos pliegues respiratorios en algunos casos (Figura 11.1D).

En este capítulo no se presenta una disección de un ejemplar, sino caracteres anatómicos externos y cortes histológicos, los cuales permiten observar parte de la anatomía interna.

Colecta del material, relajación

Los miembros de esta clase son depredadores, principalmente de cnidarios, y viven sobre ellos de manera enroscada. Si bien son organismos marinos comúnmente asociados a colonias de cnidarios, son muy pocas veces colectados y se sabe muy poco de las especies registradas en la Argentina. La forma de relajación va a depender de la profundidad de donde fueron colectados (al igual que muchos otros moluscos). En caso de provenir de grandes profundidades, el material, en general, ya no es posible relajarlo; en cambio, para ejemplares costeros o intermareales, el procedimiento es el mismo que el explicado para moluscos en general.

Anatomía interna

La preparación microscópica perteneciente al tercio medio del cuerpo fue teñida con el método Tricómico de Masson. En ella (Figura 11.2) se puede observar desde el exterior al interior lo siguiente:

- Parte externa: cutícula gruesa, de consistencia hialina, con la presencia de espículas que le otorgan protección al individuo. Dichas papilas, tienen su origen en papilas que contactan con la epidermis (Figura 11.2B). Esta cutícula, en la parte ventral, se ve interrumpida por la presencia del surco pedal, el cual aloja al pequeño pie que caracteriza a esta clase de moluscos (Figura 11.2A).

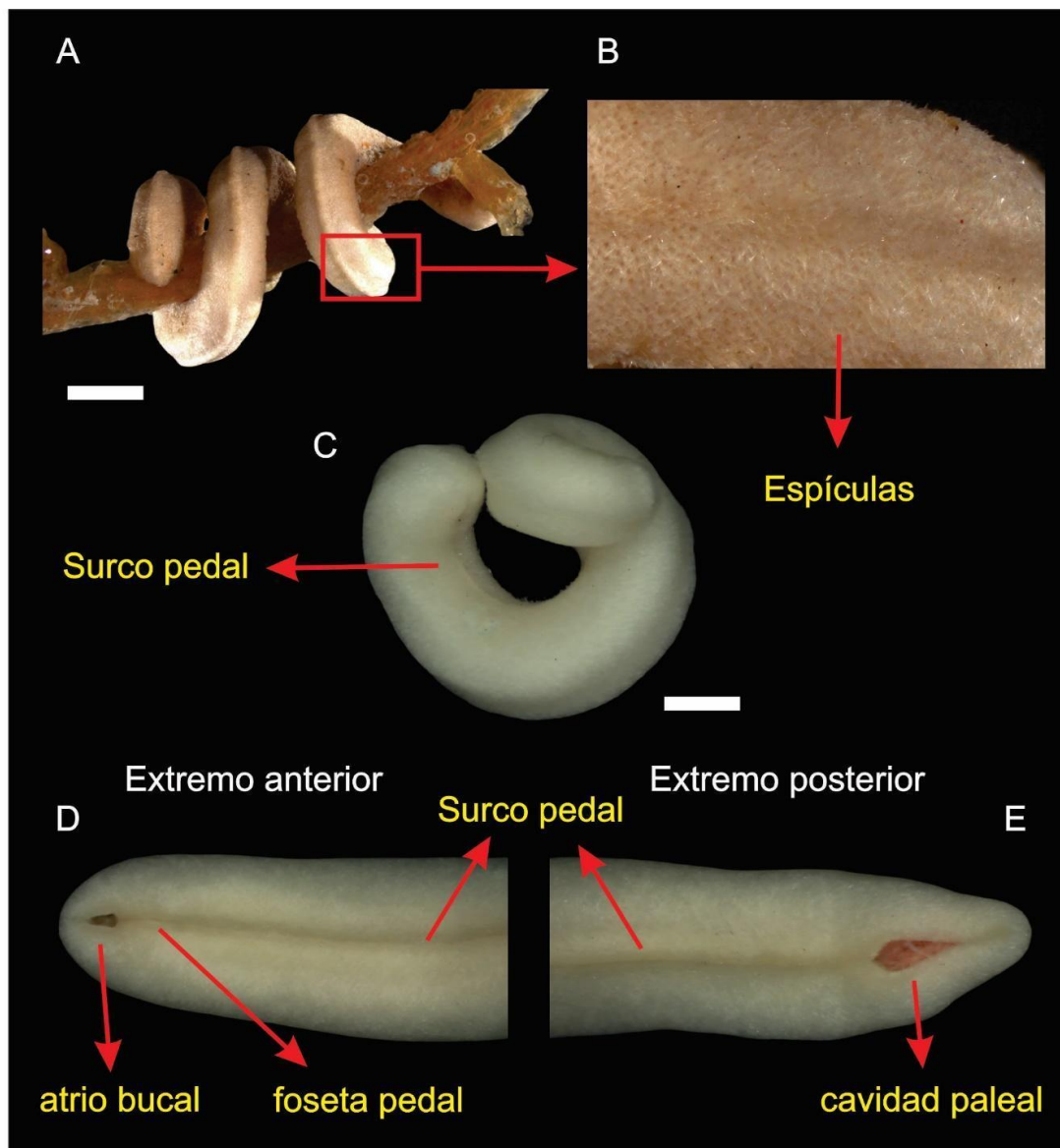
- Interna dorsal: Son organismos hermafroditas o monoicos, por lo que se observa una gónada hermafrodita u ovotestis, que contiene una porción masculina y otra femenina (Figura 11.2B).

- Interna media: En cuanto al sistema digestivo presentan una rádula, con dientes de pocas cúspides, pero de carácter taxonómico, un sistema digestivo completo, con pocos ciegos, observándose en el corte histológico el intestino (Figura 11.2A).

- Interna ventral: haciendo un detalle de la zona ventral, podemos observar un seno sanguíneo ventral, músculos dorsoventrales y el cordón nervioso ventral (Figura 11.2C).

Figura 11.1

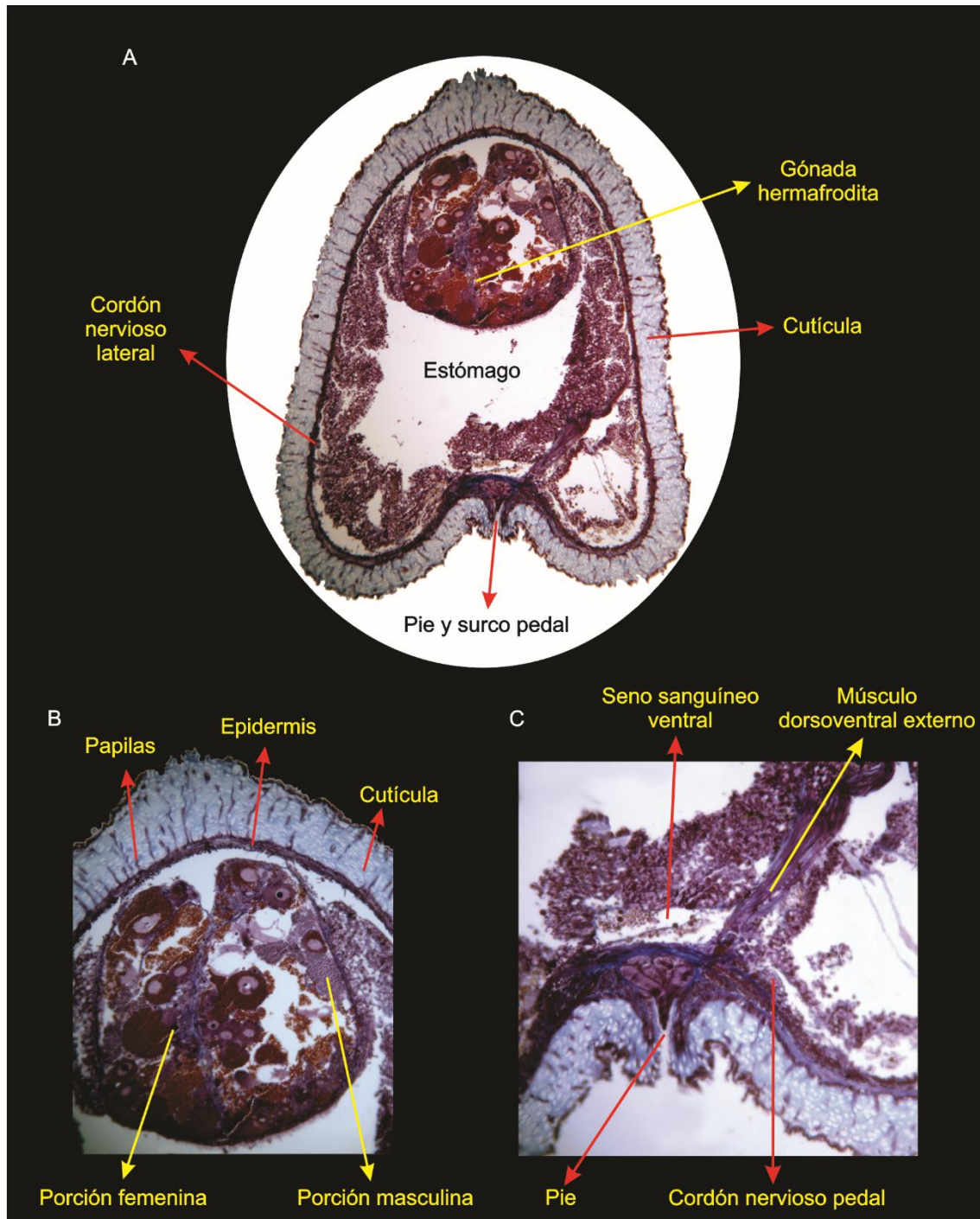
Aspecto general externo de Solenogastres



A y C: ejemplar completo; B: detalle de la cutícula con las espículas; D: extremo anterior ventral de un ejemplar; E: extremo posterior y ventral de un ejemplar. A y B: Ejemplar colectado en la Península Valdés; C a D: Ejemplares colectados en el cañón submarino de Mar del Plata. Escalas: A: 2 mm; C: 1 mm.

Figura 11.2

Corte transversal de un Solenogastres



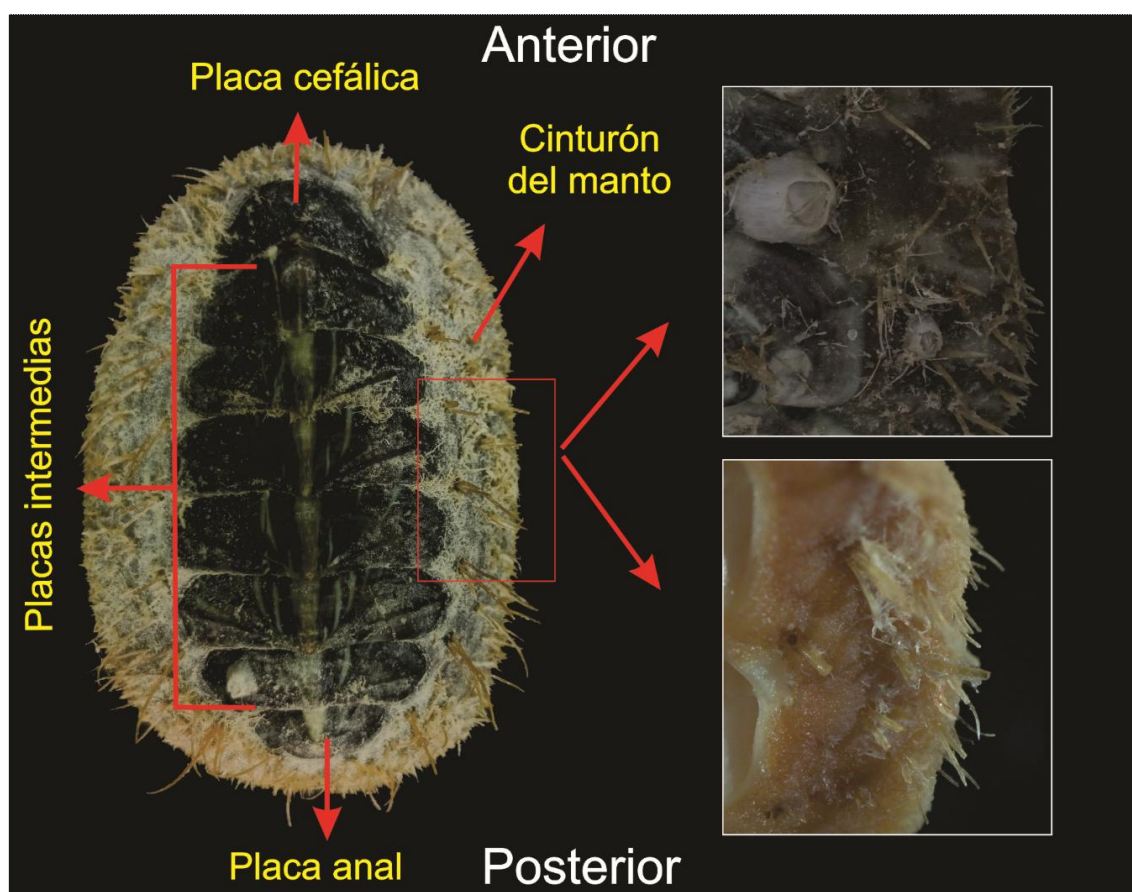
A: aspecto general; B: detalle de la parte dorsal; C: detalle de la parte ventral.

Clase Polyplacophora

Los poliplacóforos son una clase de moluscos caracterizada por ser todos representantes marinos, de fondos o duros, tanto de aguas profundas como litorales. El grupo se caracteriza por presentar dorsalmente ocho placas o ceramas a modo de cubierta protectora, divididas en una placa anterior o cefálica, seis placas intermedias y una placa posterior o anal (Figura 11.3). Las placas están rodeadas por un cinturón (=cinturón del manto), el cual posee espículas o escamas calcáreas con función sensitiva y protectora, que se puede ver tanto dorsal como ventralmente (Figuras 11.3 y 11.4). Las placas están imbricadas unas con otras, de manera que la parte posterior de cada una recubre la parte anterior de la siguiente (Figura 11.5). Las placas se insertan anterior, lateral y posteriormente en este cinturón (Figura 11.5).

Figura 11.3

Aspecto general externo dorsal de un poliplacóforo, con detalles del cinturón del manto de Plaxiphora aurata (arriba) y Chaetopleura isabellei (abajo)

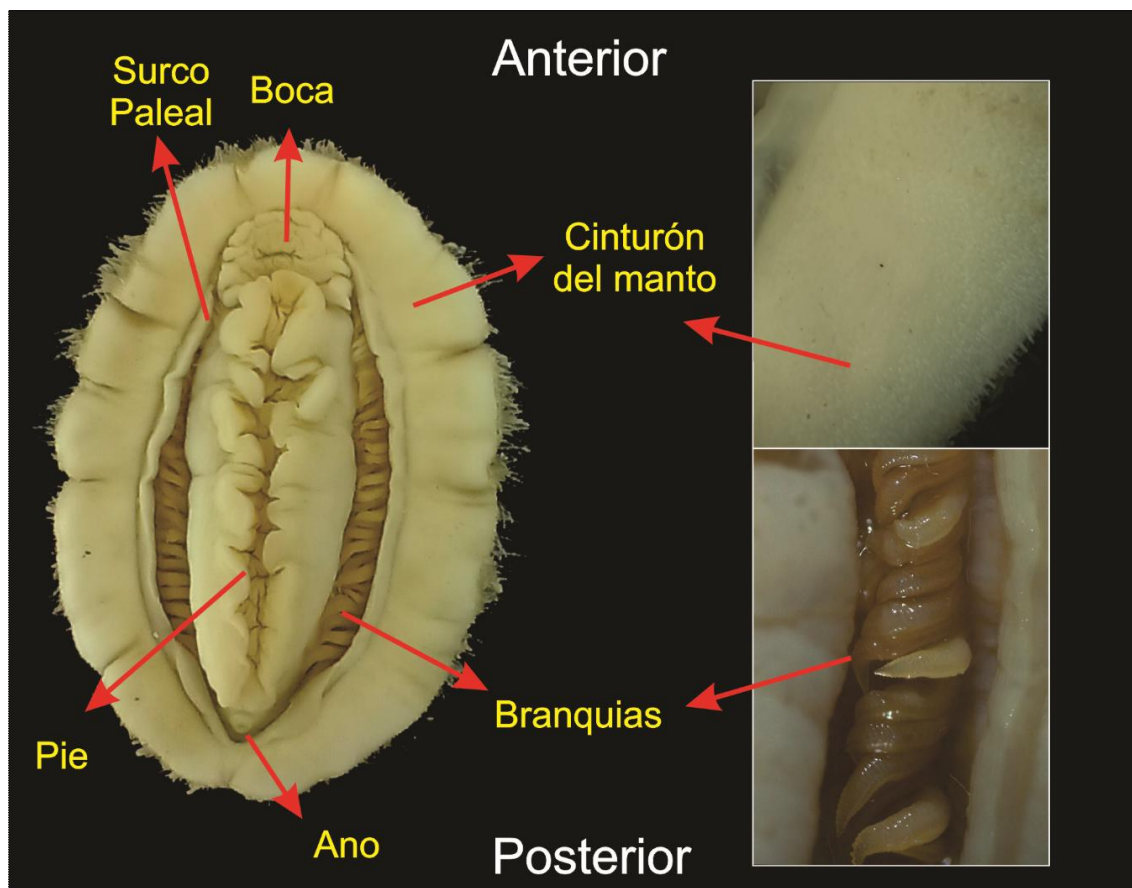


Ventralmente se observan un pie muscular de gran desarrollo y el cinturón del manto. Entre ambas estructuras se encuentra el surco paleal, orientado antero-posteriormente. En este surco

paleal se alojan las branquias (en gran número) y en la zona posterior del mismo desemboca el ano (Figura 11.4).

Figura 11.4

Aspecto general de un poliplacóforo (*Plaxiphora aurata*) en vista ventral, con detalle del cinturón del manto y las branquias



El grupo carece de una cabeza, por lo que las estructuras sensoriales se encuentran más desarrolladas en la primera placa. Estas estructuras se llaman **estetos** o **estetos** y atraviesan la placa desde el manto, dejando unos pequeños orificios en la placa (Figura 11.5).

Aquí presentamos la disección de dos ejemplares del mar argentino, *Plaxiphora aurata* (Spalowsky, 1795) y *Chaetopleura isabellei* (d'Orbigny, 1839), que utilizaremos para indicar las principales características del grupo.

Preparación del material, relajación

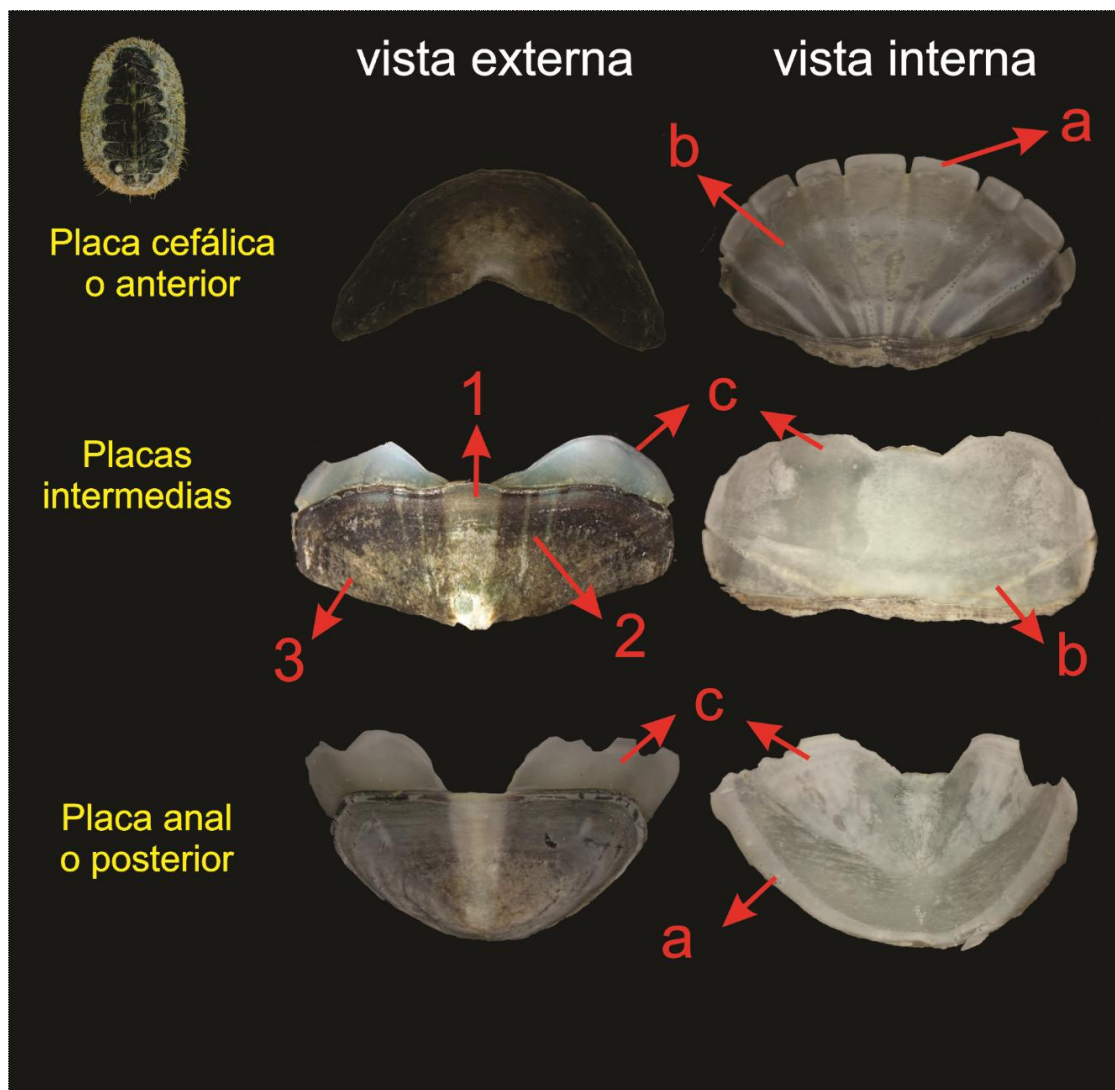
Antes de proceder a colocar el relajante, es conveniente colocar a los ejemplares entre dos portaobjetos y atarlos. De esta manera, los ejemplares no quedarán enrollados durante el proceso de relajación. Luego, seguir el proceso indicado anteriormente en moluscos.

Preparación del material, liberación de las placas

Con una pinza o punta no cortante, se separa la parte del manto sobre la placa, a modo de separar la cutícula de la uña. Se comienza con la primera placa, la que está por encima de la boca. En esta placa se observa la lámina de inserción al manto, la cual es dentada, dejando sobre el cinturón del manto las fosetas donde se inserta (Figuras 11.5 y 11.6). Se continúa con la placa número 2. En este caso, además de despegar el cinturón del manto del borde lateral, hay que despegar los músculos que se encuentran en la parte anterior de la placa, utilizando la misma metodología. Estos músculos se encuentran sobre las láminas suturales, que no se observan a simple vista. Una vez despejada la musculatura, se ejerce fuerza hacia arriba y se separa la placa. Hacer lo mismo en las placas 3 a 7. En las placas intermedias (2 a 7) se pueden observar en la parte externa tres áreas de carácter taxonómico: jugal, pleural y lateral (Figura 11.5). La última placa (número 8, placa posterior o anal) presenta, al igual que la placa 1, una lámina de inserción posterior que se inserta en el cinturón del manto. En el caso de la especie aquí disectada, esa lámina no posee dientes, aunque en otras especies esa lámina de inserción presenta dientes (Figura 11.5).

Figura 11.5

Placas de poliplacóforo liberadas del manto, vistas externa e interna



a: láminas de inserción; b: orificios por donde pasan los estetos; c: lámina sutural o apófisis. 1: área jugal; 2: área pleural; 3: área lateral.

Disección

Una vez retiradas las placas, se puede observar la musculatura que se inserta en cada una de ellas, permitiendo a los ejemplares enrollarse. En ellas se puede observar la musculatura recta, transversa y oblicua (Figura 11.6). En los bordes del cinturón se observan las fosetas de inserción de cada placa (Figura 11.6).

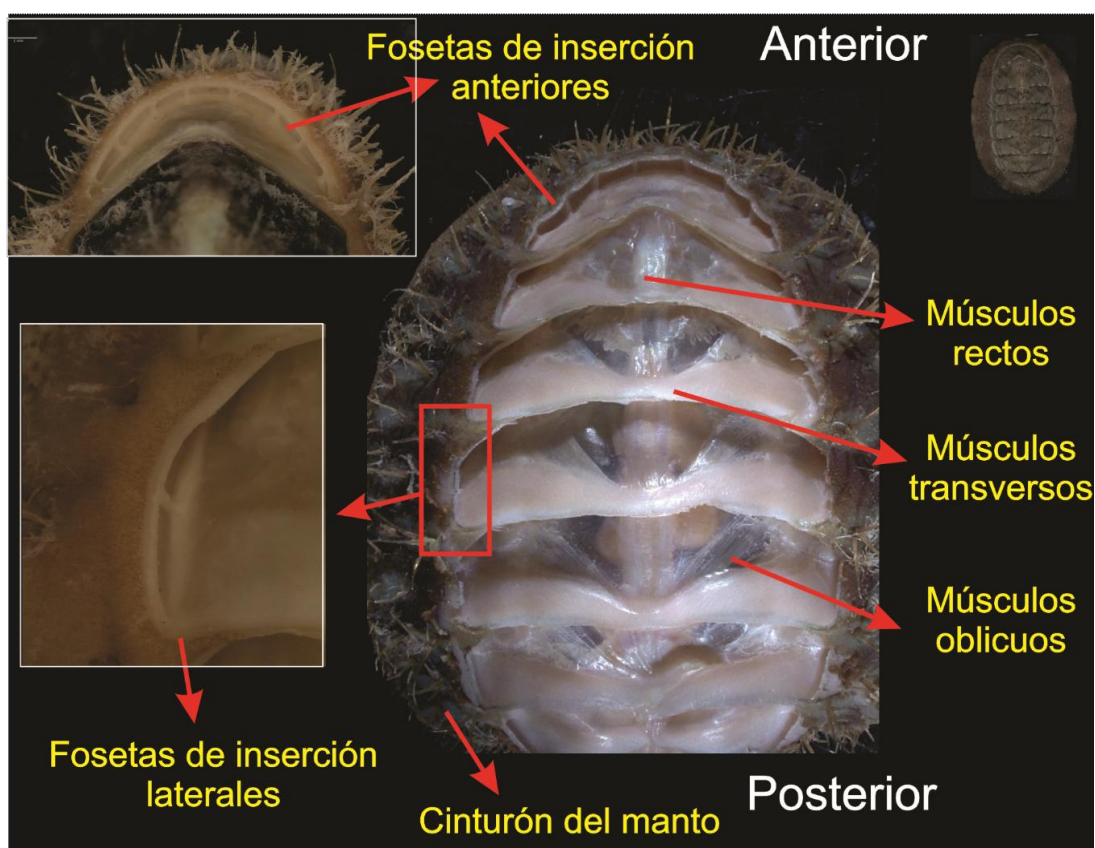
Con un bisturí o tijera pequeña, se corta la capa de musculatura desde los bordes del cinturón. Se corta la musculatura transversa y oblicua y se libera la parte dorsal. Así se observa dorsalmente la masa visceral, donde se puede identificar: gónada (en el tercio posterior), sistema digestivo (con bulbo radular, esófago, intestino, recto y ano) y glándula digestiva (Figura 11.7A).

La gónada es impar y conduce por dos ductos al extremo posterior del animal (no se observa en las imágenes). El pericardio es posterior a la gónada y suele perderse al levantar los músculos de las últimas dos placas.

Extrayendo la gónada y la glándula digestiva, observamos la longitud y el enrollamiento del sistema digestivo, típicos de un organismo herbívoro, con numerosas vueltas (Figura 11.7B). El mismo comienza en la boca, donde se abre el bulbo radular, el cual ocupa el espacio de las dos primeras placas, extendiéndose la rádula hacia el interior, hasta aproximadamente la mitad del largo del individuo (Figura 11.7C, D). El esófago abre por encima del bulbo radular y conduce a un estómago, de forma cilíndrica, que se continúa con un largo intestino enrollado, desembocando en el recto y el ano en la parte posterior del individuo (Figura 11.7E).

Figura 11.6

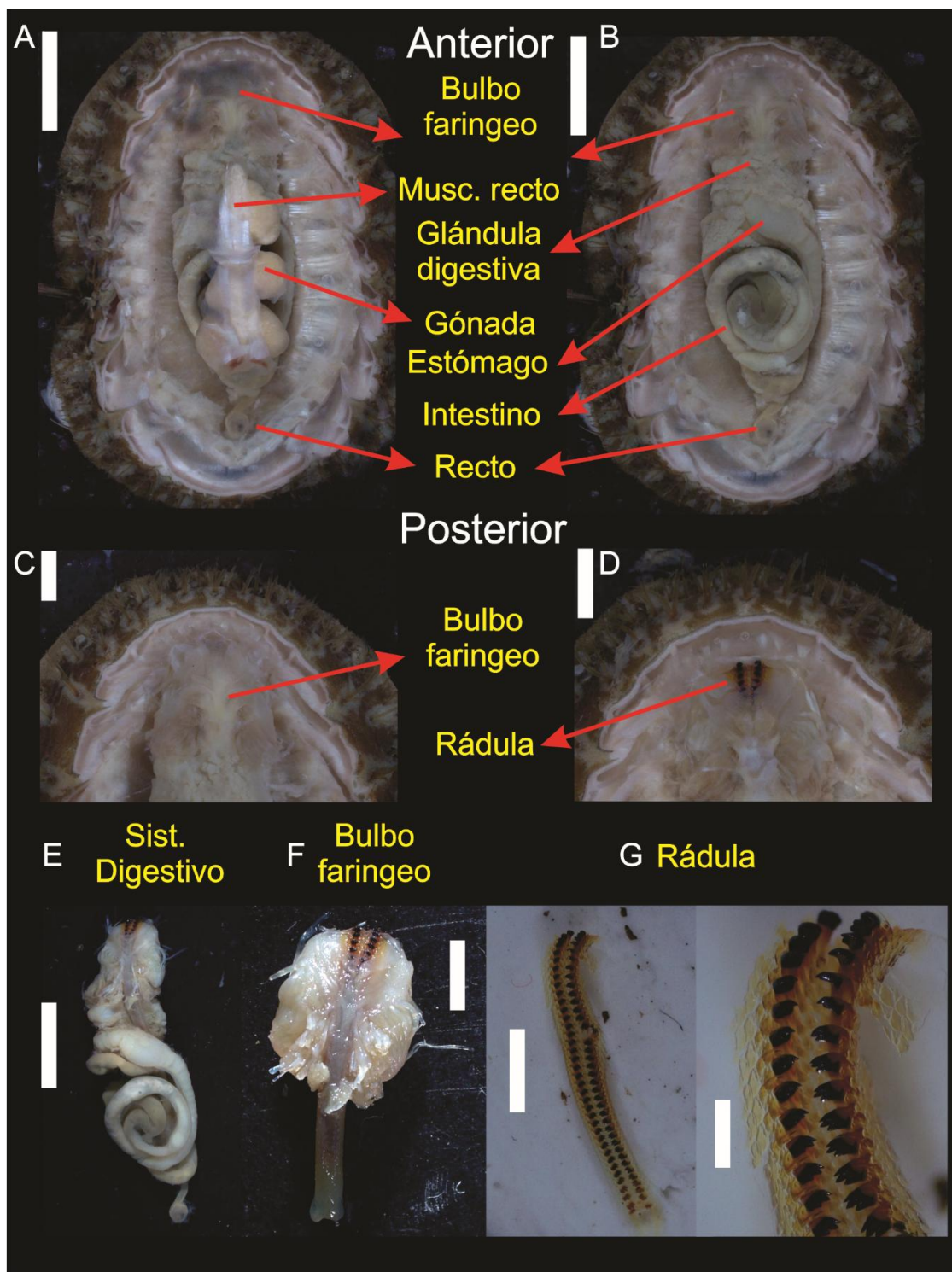
Diseccción del poliplacóforo Plaxiphora aurata. Extracción de placas y vista de musculatura y fosetas de inserción



Para observar la rádula, que ocupa un tercio de la longitud total del organismo, se sigue el protocolo mencionado en la parte general. La rádula de los poliplacóforos se caracteriza por presentar en cada hilera de dientes un diente central y 8 dientes a cada lado. Es característico y de importancia taxonómica el segundo diente lateral, el cual presenta impregnación de hierro, que le permite ser más resistente al desgaste por el raspado en sustratos duros donde viven. En las imágenes se observa como un diente oscurecido (Figura 11.7G).

Figura 11.7

Anatomía interna de un poliplacóforo



A: vista interna luego de retirar la musculatura; B: vista interna luego de retirar la gónada y musculatura recta; C: detalle de la zona anterior, con vista del bulbo faríngeo; D: comienzo de la disección del bulbo faríngeo y aparición de la rádula; E: sistema digestivo extraído del cuerpo; F: bulbo faríngeo con rádula; G: rádula limpia y extraída, donde se destaca el segundo diente lateral con impregnación de hierro (diente más negro). Escalas: A-B, E: 5 mm; C-D, F: 2 mm; G: 500 µm. A-F: *Chaetopleura isabellei*. G. *Plaxiphora aurata*.

Referencias

- Carriker, M. R. y Blake, J. W. (1959). A method for full relaxation of muricids. *The Nautilus*, 73(1), 16–20.
- Darrigran, G. (2013). *Los moluscos bivalvos: aportes para su enseñanza: teoría-métodos*. Universidad Nacional de La Plata. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/32168>
- Galindo, L. A., Puillandre, N., Strong, E. E. y Bouchet, P. (2014). Using microwaves to prepare gastropods for DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources*, 14, 700–705.
- Gutiérrez Gregoric, D. E. y Núñez, M. V. (2010). *Método de colección de moluscos: gasterópodos continentales*. División Zoología Invertebrados, Serie Didáctica N 1. https://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/160431/Documento_completo.pdf?sequence=1
- Holznagel, W. E. (1998). Research note: A nondestructive method for cleaning gastropod radulae from frozen, alcohol-fixed, or dried material. *American Malacological Bulletin*, 14(2), 181-183.
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R. y Ponder, J. M. (2019). *Biology and evolution of the Mollusca* (Vols. 1 & 2). CRC Press.
- Naranjo-Garcia, E. y Gómez-Espinosa, C. (2004). Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales. En F. Bautista, H. González, J. L. Palacio, y M. del C. Delgado (Eds.), *Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales* (pp. 211-233). Dirección General de Estudios de Postgrado, UNAM, Universidad Autónoma de Yucatán e Instituto Nacional de Ecología.

CAPÍTULO 12

Phylum Mollusca. Bivalvia

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Los bivalvos son una clase de moluscos que se encuentran tanto en ambientes marinos como dulceacuícolas y que se caracterizan por presentar el cuerpo comprimido lateralmente y protegido por dos valvas (conchas) laterales (derecha e izquierda) que se unen dorsalmente, siendo la superficie opuesta la ventral (Figura 12.1A) (Darrigran, 2013). La unión entre las valvas se da por la presencia de una estructura proteica y elástica, llamada ligamento (Figura 12.1C). Este ligamento puede ser observable externamente o ser interno (Camacho, 2007). Las valvas, a su vez, están articuladas unas con otras por la presencia de dientes y fosetas, que junto al ligamento conforman la charnela. La cantidad, forma y disposición de los dientes varían en las diferentes especies, recibiendo la charnela distintos nombres (Camacho, 2007).

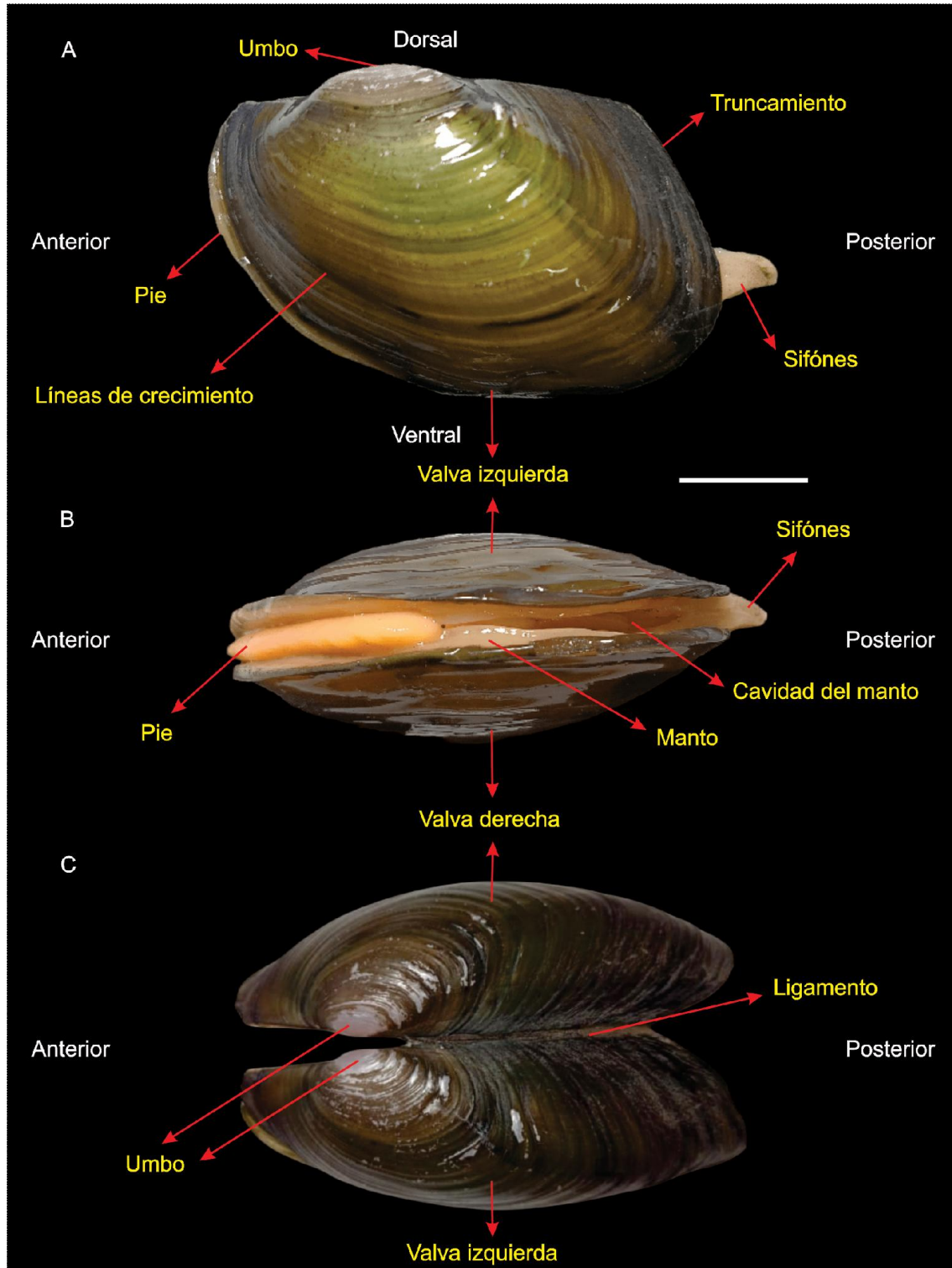
En la valva, externamente se reconoce el umbo, que representa la parte más antigua, pudiendo conservarse la protoconcha larval en algunos especímenes. En la valva se observan líneas de crecimiento, siendo las más externas las de reciente formación (Figura 12.1A). En algunas especies, están presentes otros tipos de ornamentaciones, como costillas y espinas (Camacho, 2007; Darrigran, 2013). Desde una vista ventral, se puede observar la salida del pie, comprimido lateralmente en forma de hacha, el cual se encuentra más desarrollado en aquellas especies excavadoras (Figura 12.1B). Ese pie, en la mayoría de los bivalvos, sale en el sector ventro-anterior. Siguiendo en esta misma vista, hacia la parte posterior se observa la cavidad paleal, la cual puede terminar en aquellas especies que se entierran a mayor profundidad, en unos sifones (inhalante ventral, exhalante dorsal) (Figura 12.1B).

En lo que respecta a la anatomía interna, en el extremo anterior, no presentan una cabeza definida y en el sistema digestivo carecen de rádula. La cavidad paleal es amplia, y se encuentran en ella los ctenidios o branquias, de gran desarrollo, que, en la mayoría de las especies, además de su función de intercambio gaseoso, participan en la obtención de alimento. Para más características del grupo, así como las distintas improntas y marcas en las valvas en vista interna, véase Camacho (2007) y Darrigran (2013).

Aquí presentamos la disección de un bivalvo dulceacuícola del género *Anodontites*, conocido como náyade o almeja nacarífera, característico de la cuenca del Río de la Plata. La morfología que presenta esta especie es similar en todos los representantes del grupo UNIONIDA, el cual se halla representado en todo el mundo, siendo el grupo de bivalvos dulceacuícolas de mayor tamaño.

Figura 12.1

Vista externa de un ejemplar de *Leila blainvilliana* hallado en el Río de la Plata



A: vista lateral (valva izquierda); B: vista ventral; C: vista dorsal. Escala: 2 cm.

Preparación del material, relajación

Una vez colectados, el procedimiento es el mismo que se explicó en la parte general de moluscos. Se coloca a los ejemplares con agua del sitio donde fueron recolectados, y se agregan cristales de mentol, al menos durante toda la noche. Al día siguiente, el ejemplar debe quedar con las valvas separadas y el pie saliendo entre ambas. Antes de fijar el material, se debe constatar que el ejemplar no reacciona a los estímulos, como ser pinchado con una aguja. Una vez fijado el material, corroborar que queden separadas las valvas, así el fijador baña los tejidos blandos.

Disección

Con el material relajado, se debe introducir un bisturí o borde de pinza cortante entre las dos valvas, preferentemente por la parte posterior. A medida que se genera un espacio entre las valvas, hay que separar los músculos orbiculares del manto de su zona de inserción en la valva. Este procedimiento debe ser cuidadoso, sin forzar la separación de las valvas para no destruir parte de la anatomía.

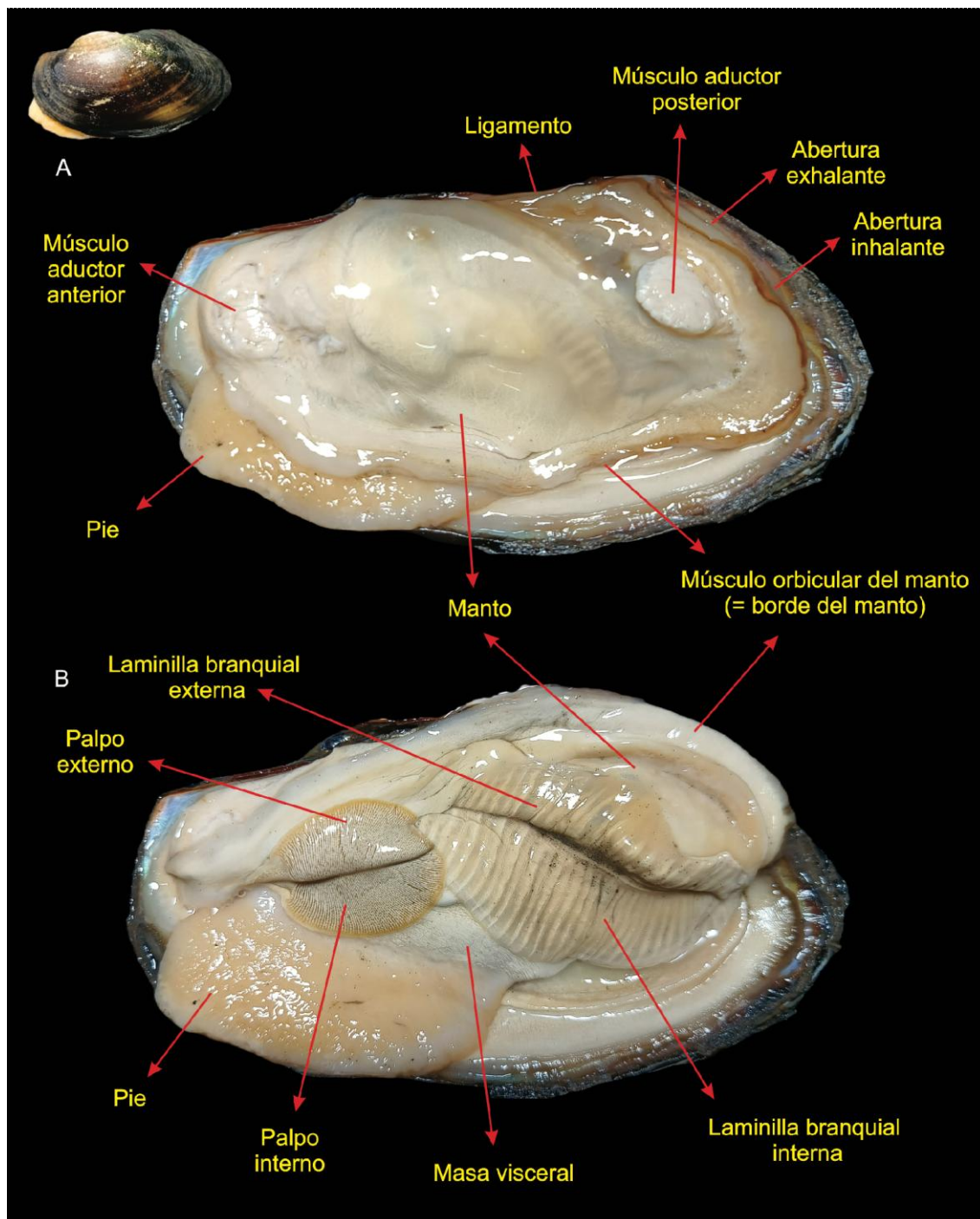
Una vez liberada esta parte, se deben buscar los músculos aductores y comenzar a cortar el músculo aductor posterior (utilizar el bisturí, aplicando el corte bien pegado a la valva). Una vez cortado el músculo aductor posterior, se amplía el espacio entre las valvas y se procede a realizar lo mismo con el músculo aductor anterior. Cuando ambos músculos están cortados, la parte blanda queda liberada de la valva, y ahí se hace fuerza sobre la parte dorsal de la valva para abrir y poder observar las partes blandas. Aquí es observable el ligamento interno en posición dorsal (no se observan dientes, ya que este género no los posee), los dos músculos aductores (anterior y posterior), el borde del manto, el pie y en la parte posterior, las zonas inhalante y exhalante (esta especie no posee sifones) (Figura 12.2A). Por transparencia del manto se pueden observar algunas estructuras de la cavidad paleal y de la masa visceral. Colocar el material en una cápsula y cubrirlo con agua para continuar con la disección.

Luego, desde la parte ventral, se levanta el borde del manto y parte de este, para poder observar la cavidad paleal que se extiende por la parte posterior, lateral, ventral y anterior (Figura 12.2B). En esta cavidad podemos observar el ctenidio (lamelibranquia) ocupando la mayor parte de la cavidad paleal. Este ctenidio cumple principalmente una función alimenticia, filtrando el agua y capturando partículas que son llevadas hacia el extremo anterior por los cilios de los ctenidios hasta los palpos anteriores que se encuentran rodeando la boca.

Continuando con la disección, se levanta la parte libre del manto y se realiza un corte de la misma bien pegado a la parte dorsal, de los músculos aductores y eliminando los ctenidios. Se ubica la boca entre los palpos y se eliminan los mismos. Hacer una incisión en el manto, un poco posterodorsal a la boca, sostener el manto con una pinza, y con un bisturí separarlo con cuidado de la glándula digestiva subyacente en la masa visceral (Figura 12.3A).

Figura 12.2

Diseccción de un ejemplar del género Anodontites



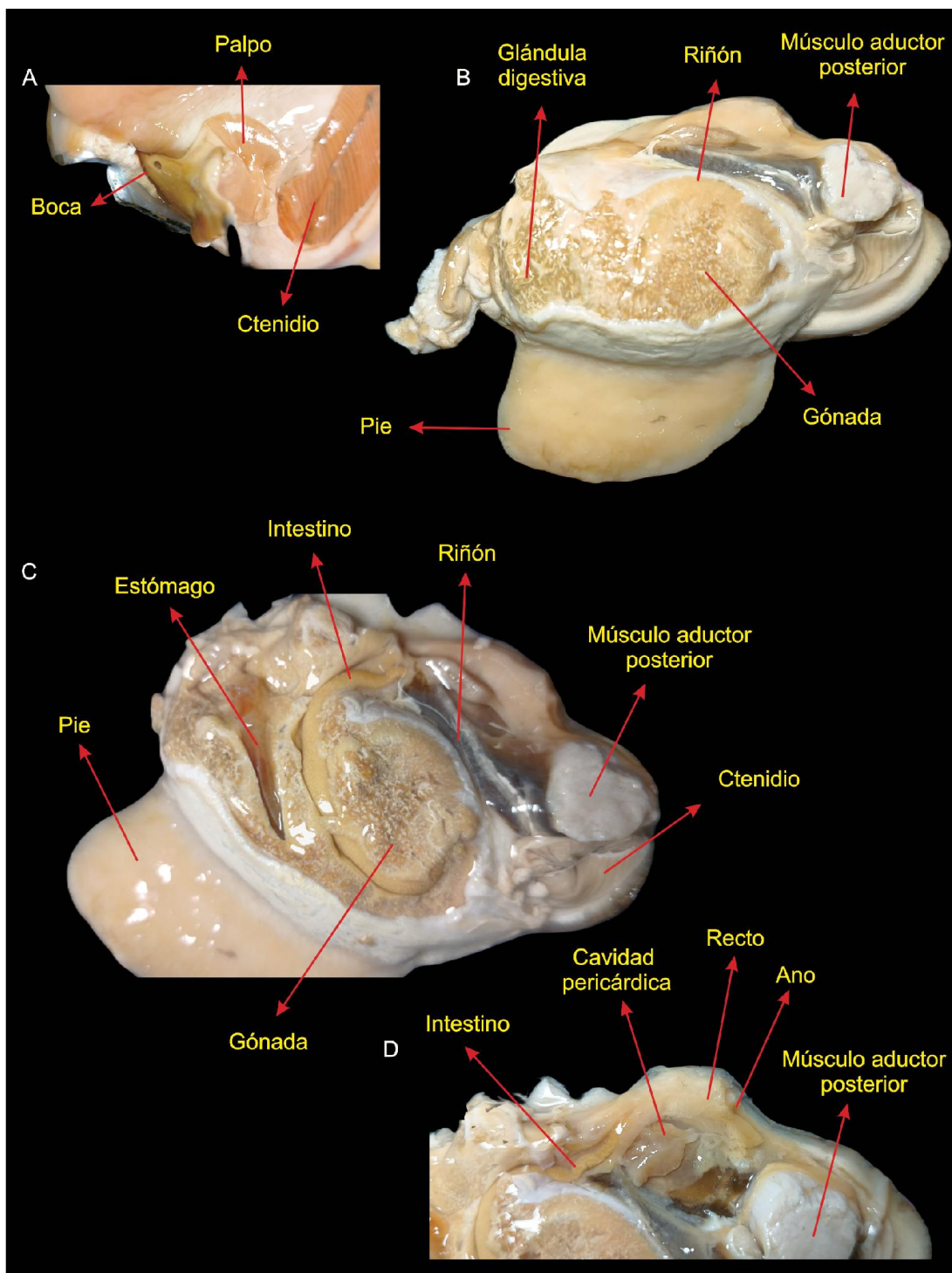
A: vista de las partes blandas luego de la eliminación de la valva izquierda; B: vista de la cavidad paleal luego de levantar parte del manto, observándose palpos y laminillas branquiales.

El manto se despegue de las gónadas y glándula digestiva (se encuentra muy fuertemente adherido) y desde allí se puede observar la continuidad del sistema digestivo, observando estómago (con estilo cristalino dentro), luego el intestino, que recorre hasta la parte posterior, da una vueltas, hasta subir a la parte dorsal y desembocar en el recto que se encuentra rodeado de

la cavidad pericárdica, para luego culminar en el ano, por encima del músculo aductor posterior dentro de la cavidad paleal (Figura 12.3B-D).

Figura 12.3

Disección de un ejemplar del género Anodontites



A: vista de la parte anterior, con detalle del comienzo del sistema digestivo; B-C: disección luego de eliminados los ctenidios; D: detalle de la parte dorsal-posterior, donde se observa el final del sistema digestivo y el pericardio.

Referencias

- Camacho, H. H. (2007). *Invertebrados Fósiles*, edit. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina, 681-726.
- Darrigran, G. (2013). *Los moluscos bivalvos: aportes para su enseñanza: teoría-métodos*. Universidad Nacional de la Plata. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/32168>

CAPÍTULO 13

Phylum Mollusca. Gastropoda

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Los gasterópodos (caracoles y babosas) son el grupo de moluscos más diverso, pudiéndose hallar en el mar, agua dulce y tierra (Ponder et al., 2019). Como características propias, los gasterópodos poseen una cabeza bien desarrollada con **tentáculos cefálicos**. La masa visceral de los gasterópodos, durante el desarrollo embrionario, ha sufrido un giro de 180 grados en sentido antihorario, quedando la cavidad paleal de posición anterior y por encima de la cabeza. Este proceso se denomina **torsión**, y es característico de todos los gasterópodos. Además, la parte posterior del pie secreta una estructura (córnea o calcárea) de protección, llamada **opérculo**. Este opérculo puede estar ausente en la fase adulta, pero se encuentra presente, al menos, en el desarrollo embrionario (Brusca et al., 2022).

La clase Gastropoda se divide en 5 subclases, las cuales, si bien presentan las características distintivas de la clase, poseen variaciones en el plan corporal. Así podemos ver organismos torsionados típicos (con la cavidad paleal anterior y por encima de la cabeza) y organismos detorsionados (con la cavidad paleal a 90 grados a la derecha o en posición posterior). También varía si poseen 1 o 2 ctenidios (branquias), ausencia de estos, desarrollo de un “pulmón” en la cavidad paleal, o branquias secundarias, como también ausencia de todos los anteriores y realizar el intercambio gaseoso por el manto. A nivel reproductor, también es muy variado el grupo, habiendo organismos monoicos (=hermafroditas) y dioicos (sexos separados), con fecundación externa o interna, desarrollo indirecto con larvas libres hasta desarrollo directo (Brusca et al., 2022).

La forma de la concha de los gasterópodos es muy variada, con formas cónicas, perforadas, enrolladas, altas, bajas, planoespirales, con ornamentación y colores variados, que han hecho de este grupo uno de los más colectados por turistas y coleccionistas (Figura 13.1). En general, la concha presenta un ápice donde se encuentra la protoconcha larval (que se puede perder en muchos caracoles) y muchas vueltas o anfractos que se van enrollando unas a otras dejando suturas entre las distintas vueltas. La última vuelta presenta la abertura, que es por donde sale el cuerpo del caracol. Desde la sutura de la última vuelta hacia el ápice, la suma de las vueltas recibe el nombre de espira. La misma puede ser de muchas vueltas o pocas, así como baja o alta. En la abertura se reconocen un labio externo y un labro interno que delimitan la misma. En algunas especies la abertura es continua (=holostomada) (Figura 13.1G, I) o interrumpida (=sifonostomada), donde se presenta una muesca (Figura 13.1A) o canal (Figura 13.1E) por donde sale el sifón inhalante del caracol. La gran mayoría de las especies presentan conchas dextrógiras, mientras que algunas son levógiras (Figura 13.1G). La evolución ha llevado a que

algunos grupos pierdan totalmente la concha, como las babosas terrestres (Figura 13.1F) y marinas (Figura 13.1H). Para más detalles de las variaciones de la concha, ver Camacho (2007).

Aquí presentamos la disección de un gasterópodo terrestre, *Cornu aspersum* (Müller, 1774) (= *Helix aspersa*), de origen del Mediterráneo europeo y que se ha dispersado por casi todo el mundo. La morfología que presenta esta especie es similar en todos los representantes de la familia Helicidae. Este caracol presenta el techo de la cavidad paleal muy vascularizada, actuando como un pulmón, al cual le llega el aire a través de un orificio contráctil, llamado pneumostoma (Figura 13.2A). Como característica de los Stylommatophora, presentan dos pares de tentáculos cefálicos, un primer par anterior, de corto desarrollo, y un segundo par posterior, más largos y que llevan los ojos en el extremo apical de los mismos (Figura 13.2).

Disección Gasterópodo Heterobranchia Terrestre

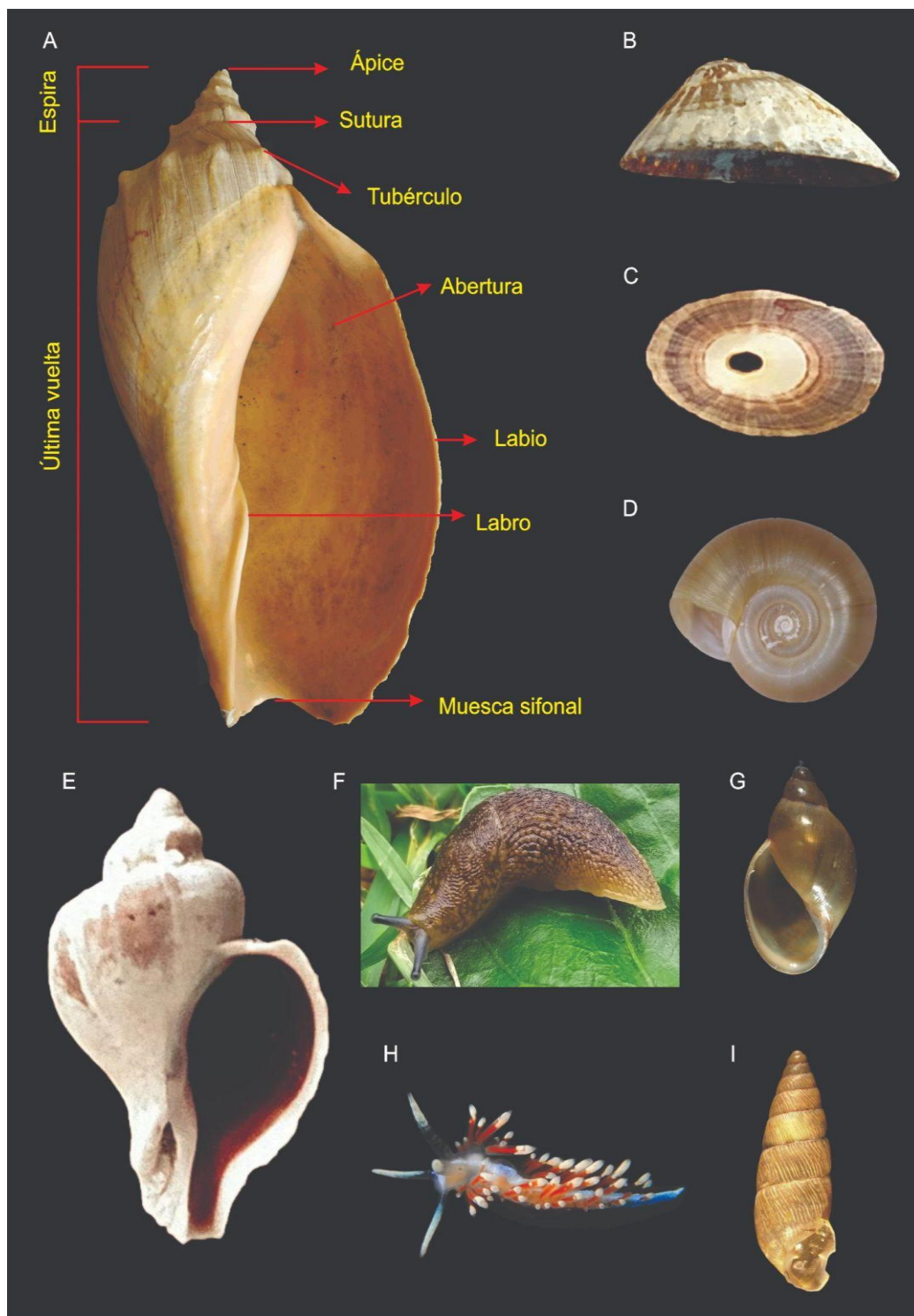
Preparación del material, relajación: Una vez colectados los caracoles terrestres, generalmente por la noche o atardecer en días de humedad, se procede a la relajación de este. Este procedimiento puede durar 24 hs o menos, dependiendo del tamaño de los ejemplares y se sigue el procedimiento explicado en el capítulo 12.

Preparación del material, liberación de la concha: Si se desea conservar la concha, hay que extraer el cuerpo de su interior, sin dañarlo. Para eso, con una pinza, se presiona suavemente en el pie y se ejerce un tirón hacia abajo y girando en el mismo sentido que la concha, liberando así las partes blandas de la concha. Este proceso no siempre funciona, y se observa una resistencia del músculo columelar, impidiendo la liberación de las partes blandas. En este caso conviene destruir la concha, mediante pinzas, sin dañar las partes blandas. Retire cuidadosamente los restos de concha y lave el material. En ambos casos las partes blandas deben quedar como en la Figura 13.2 (E-G).

Presentación del material, caracteres externos (Figura 13.2): En el extremo anterior se encuentra la boca, en la cual se puede observar la mandíbula en forma de “C” que la rodea. Por transparencia y de un color anaranjado, se observa el bulbo radular interno. Por encima de la boca, se observan dos pares de tentáculos en el lado dorsal: un par de tentáculos anteriores más cortos y un par de tentáculos posteriores más largos. En estos últimos los ojos aparecen como pequeños puntos negros. En posición lateral derecha, entre los tentáculos y el pie, se puede observar la abertura genital o gonoporo. Siguiendo en posición derecha, y donde comienza la masa visceral, se observa el borde o collar del manto, y en el mismo la abertura de la cavidad pulmonar (pneumostoma), cuya función es ingresar aire para el intercambio gaseoso. Esta abertura no siempre es visible y depende de cómo haya quedado relajado el ejemplar. En la masa visceral, externamente se observa el techo de la cavidad del manto, que internamente se encuentra vascularizado y funciona como un pulmón, el riñón y la glándula digestiva que se encuentra rodeando a la gónada hermafrodita (no se observan externamente).

Figura 13.1

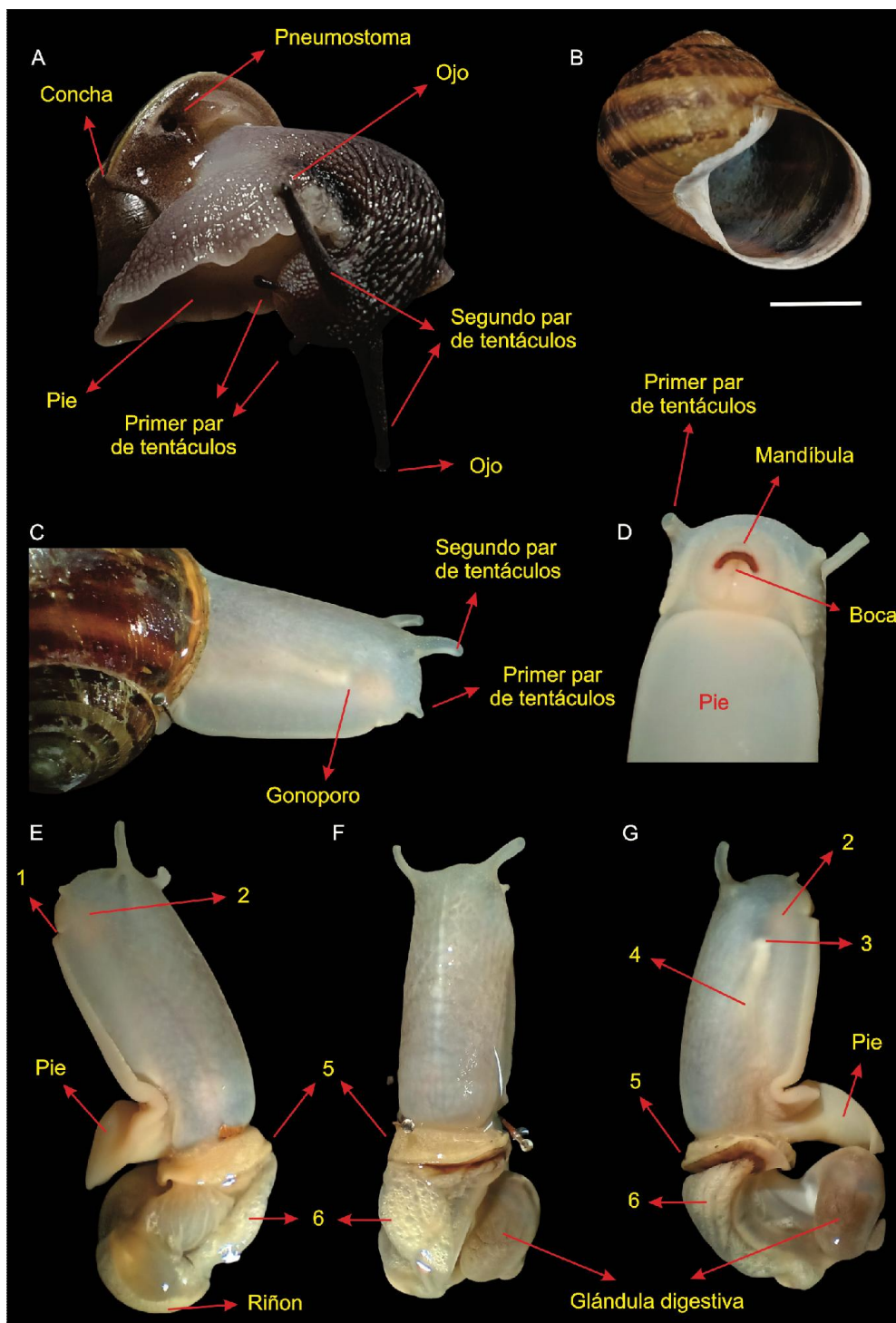
Concha



A: *Adelomelon beckii* (Caeonogastropoda, Volutidae), con indicación de las partes de la concha;
 B: *Patinigera* sp. (Patellogastropoda); C: *Fissurella* sp. (Vetigastropoda); D: *Biomphalaria tenagophila* (Heterobranchia, Hygrophila); E: *Trophon* sp. (Caeonogastropoda, Muricidae); F: *Limacus flavus* (Heterobranchia, Stylommatophora); G: *Physella acuta* (Heterobranchia, Hygrophila); H: *Coryphella verta* (Heterobranchia, Nudibranchia); I: *Pilsbrylia hyltonae* (Heterobranchia, Stylommatophora).

Figura 13.2

Cornu aspersum



A: ejemplar en vida, con vista del pneumostoma abierto y tentáculos expandidos; B: concha separada de las partes blandas en vista frontal; C: vista lateral del cuerpo expandido y concha; D: vista ventral del extremo anterior; E-G: vistas lateral derecha, dorsal y lateral izquierda de las partes blandas luego de la extracción de la concha. 1: Boca; 2: Bulbo radular (interno); 3: Gonoporo; 4: Sistema reproductor (interno); 5: Collar del manto; 6: Techo de la cavidad paleal ("pulmón"). Escala: 1 cm.

Disección

Se deben realizar al menos dos cortes (utilizando tijeras de disección) para analizar las estructuras internas del caracol.

Para el primer corte (Figura 13.3A), el caracol debe fijarse a una cápsula con parafina a través de alfileres, los cuales se insertan en el pie y en la zona bucal. El corte debe realizarse siguiendo la línea celeste indicada, la cual comienza en el pneumostoma: insertar la tijera por dicho orificio y comenzar a cortar por el borde del manto (anillo) hasta llegar al lado izquierdo, luego seguir hacia atrás hasta llegar al límite del riñón y hepatopáncreas. Una vez cortado, se abre el techo de la cavidad paleal hacia el lado derecho, fijando los extremos con agujas o alfileres. Una vez estirado el manto, se observan los vasos en el mismo formando el “pulmón”, con la vena pulmonar que sale del pericardio y en el borde la parte final del sistema digestivo con el recto y el ano.

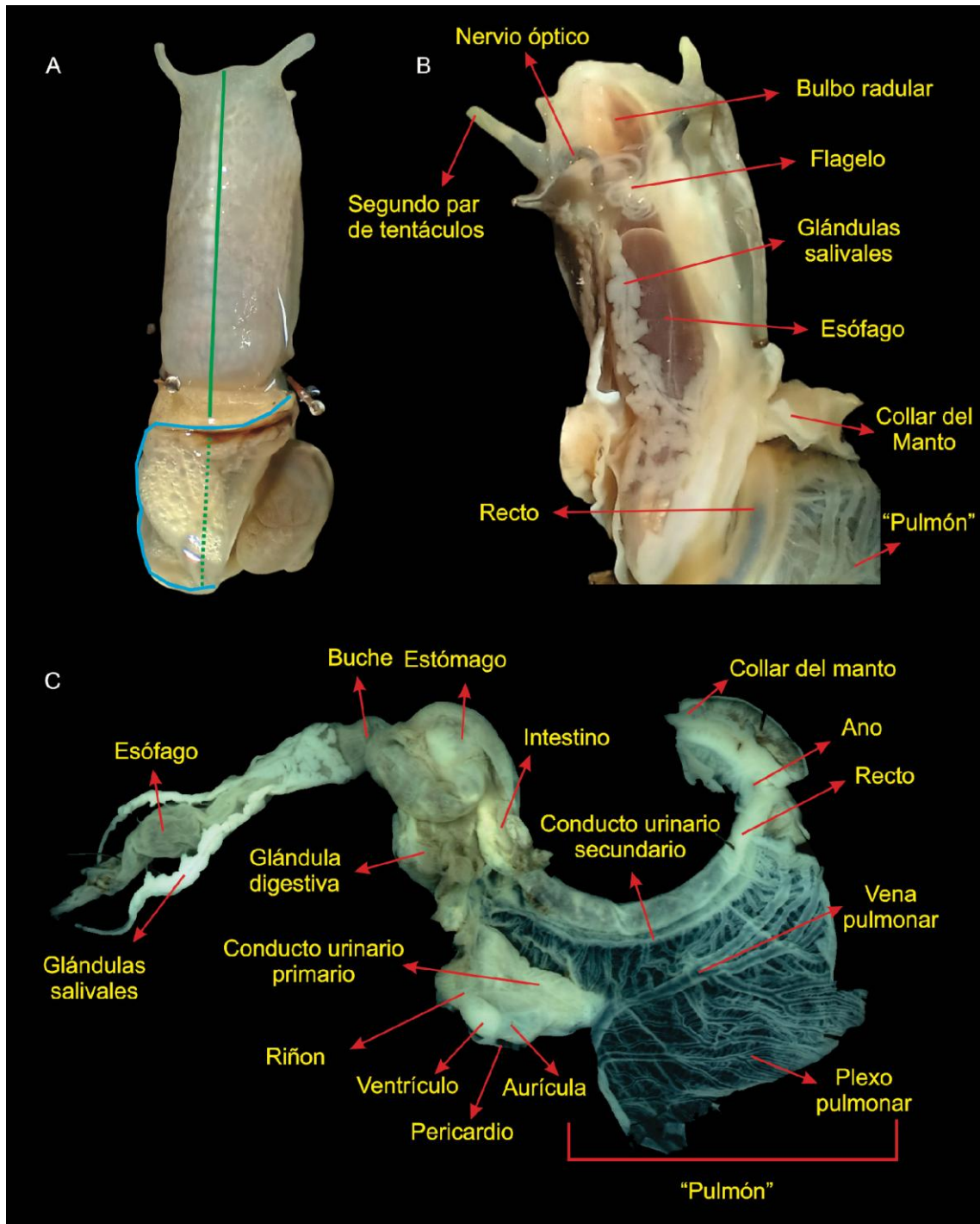
Una vez finalizada la extensión del pulmón como resultado del primer corte, se procede a realizar el segundo corte. Este corte (línea verde de la Figura 13.3A) se comienza desde el extremo anterior, desde la boca, cortando superficialmente el tejido por la línea media dorsal hasta la parte posterior. A medida que se realiza el corte, se utilizan alfileres para ir separando el tejido y dejar expuestos los sistemas internos del caracol.

Sistema digestivo (Figuras 13.3 y 13.4)

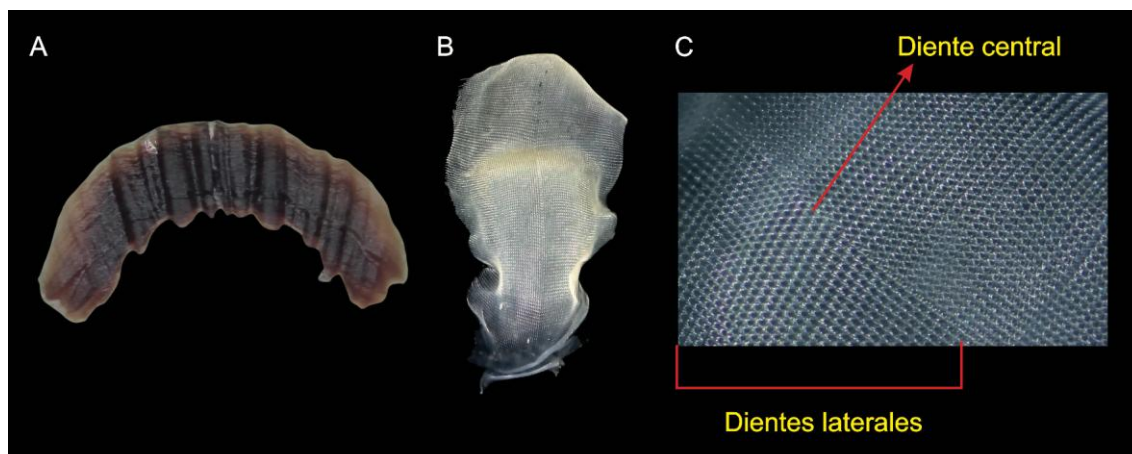
Una vez abierto el ejemplar, lo primero en observarse, desde la parte anterior, es el bulbo radular, donde internamente se encuentra la rádula, el cual se continúa con el esófago. Por encima de esta parte del sistema digestivo, se observan las glándulas salivales como dos ductos racimosos (Figura 13.3B). El esófago se continúa con un corto estómago, el cual se encuentra en la parte donde la masa visceral está enrollada, y luego con el intestino, el recto y finalizando en el ano (Figura 13.3C). Tanto el estómago como el intestino se encuentran rodeados por la glándula digestiva (Figura 13.3C). Para finalizar con el sistema digestivo, y una vez realizada toda la disección, se separa el bulbo radular para extraer la rádula y la mandíbula, siguiendo el procedimiento explicado en el capítulo 11. La mandíbula posee forma de “C” y en ella se observan crenulaciones que utiliza el individuo para raspar las hojas de las que se alimenta (Figura 13.4A). Una vez limpia la rádula, se la monta en un portaobjetos para observarla al microscopio o lupa. La rádula posee forma de cinta, con el extremo anterior curvo, siendo ese sector el que se pone en contacto con el alimento. La rádula se define como hologlosa, que significa que todos los dientes son iguales, casi sin diferenciarse el diente central y solo variando hacia los extremos laterales el tamaño de los dientes (Figura 13.4B, C).

Figura 13.3

Cornu aspersum



A: esquema de los cortes a realizar para la disección, línea azul: primer corte; línea verde: segundo corte; B: ejemplar abierto donde se observan partes del sistema digestivo principalmente; C: sistema digestivo separado del individuo.

Figura 13.4Cornu aspersum

A: mandíbula; B: rádula completa sin estirar; C: detalle de la rádula donde se observa la línea de los dientes centrales y los laterales.

Sistema nervioso (Figura 13.5A, B)

El mismo se encuentra concentrado en el extremo anterior, donde se observa un anillo o collar nervioso periesofágico. En este anillo se observan dos ganglios grandes dorsales, los ganglios cerebroideos, unidos por una comisura cerebral, y desde donde salen nervios que van a inervar el bulbo faríngeo y el nervio ocular que se continúa por el segundo par de tentáculos y terminan en el ojo en el extremo de estos (Figura 13.5B). Ventralmente, el anillo posee una fusión de ganglios pedios, pleurales y viscerales, formando los ganglios subesofágicos. De la masa nerviosa ventral salen numerosos nervios a diferentes partes del cuerpo, pudiendo destacarse los nervios pedios y los nervios viscerales

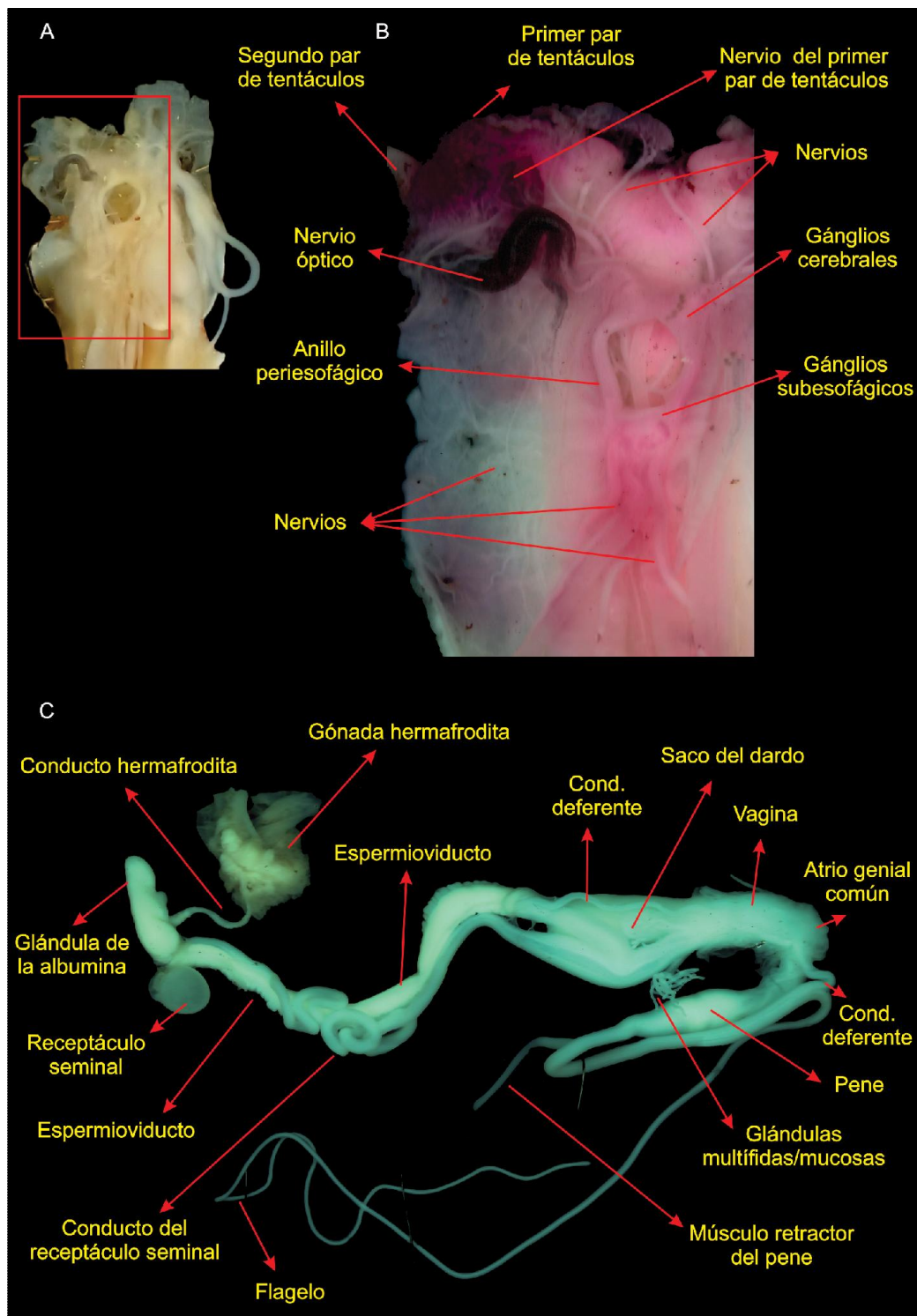
Sistema reproductor (Figura 13.5C)

Hacia el sector derecho del individuo (Figura 13.3A, B) se observa el sistema reproductor, que, como se mencionó anteriormente, es hermafrodita. En la parte terminal se puede observar la parte masculina de la femenina por separado, pero todo comienza en el extremo apical con la gónada hermafrodita, la cual está rodeada por la glándula digestiva. De la gónada sale un conducto hermafrodita corto, delgado y muy frágil que va hasta la glándula de la albúmina. Desde la glándula de la albúmina emerge un largo espermoviducto formado por un grueso oviducto y un delgado conducto deferente. Estos dos conductos terminan por separarse. El conducto deferente es largo y culmina en el pene muscular, provisto de un músculo retractor. Del tramo final del vaso deferente sale un largo flagelo masculino, en el que los espermatozoides se agrupan para formar espermátóforos. El pene desemboca en una bolsa muscular y blanquecina, la bolsa del dardo, hasta la que también llega el oviducto, y que se abre al exterior por el orificio genital. En la bolsa del dardo también desemboca otro conducto que más hacia atrás se bifurca para dar las glándulas mucosas o multífidas y el conducto del receptáculo

seminal que se adhiere al espermioviducto. La separación de todas estas estructuras debe ser ayudada de paciencia y de alfileres de lo más finos posibles.

Figura 13.5

Cornu aspersum



A: ejemplar con el sistema digestivo extraído donde se observa el anillo nervioso periesofágico; B: sistema nervioso in situ, teñido con rojo vital para ver en detalle ganglios y nervios; C: sistema reproductor extraído del ejemplar.

Referencias

- Brusca R. C., Giribet G. y Moore, W. (2022). Invertebrates. 4th edition. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. 1105 pp.
- Camacho, H. H. (2007). Invertebrados Fósiles, edit. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina, 681-726.
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R. y Ponder, J. M. (2019). *Biology and evolution of the Mollusca* (Vols. 1 & 2). CRC Press.

CAPÍTULO 14

Phylum Mollusca. Cephalopoda

Diego Eduardo Gutiérrez Gregoric y Micaela de Lucía

Los cefalópodos —pulpos, calamares, sepias y nautilus— constituyen el grupo más evolucionado del *phylum* Mollusca, además de ser el más carismático. Se trata de animales exclusivamente marinos. A partir del plan corporal general de los moluscos, los cefalópodos presentan una modificación notable: el alargamiento del eje dorso-ventral (movimiento conocido como flexión), que se vuelve más largo que el eje antero-posterior. Como resultado, la parte ventral del cuerpo se aproxima a la cabeza, y el pie queda situado cerca de esta, lo que da origen al nombre del grupo: “cabeza con pies”.

Este pie ventral, característico de los moluscos, se transforma en los cefalópodos en brazos y tentáculos que rodean la boca. Estas estructuras cumplen funciones clave: permiten la locomoción (especialmente en pulpos), la captura del alimento y la participación en la cópula. Del pie también deriva el sifón, otra estructura distintiva del grupo, por donde se expulsa el agua contenida en la cavidad paleal, generando así una eficiente propulsión a chorro.

Los cefalópodos se destacan por su elevado desarrollo neurológico: los ganglios nerviosos están fusionados formando un cerebro bien definido, protegido por una cápsula cartilaginosa. Sus ojos presentan un gran desarrollo, y estos animales muestran una notable capacidad de camuflaje y comportamiento complejo.

Los cefalópodos actuales se dividen en dos subclases:

- Nautiloideos

Representan el grupo más primitivo, con solo siete especies vivientes, distribuidas en los géneros *Nautilus* (seis especies) y *Allonautilus* (una especie). Presentan una concha externa enrollada, dividida internamente en cámaras por septos perforados. A través de esta perforación pasa el sifúnculo, un tejido vivo que regula el contenido gaseoso en las cámaras, permitiendo el control de la flotación en la columna de agua. El animal habita únicamente la última cámara. En la parte anterior del cuerpo posee un capuchón protector, y alrededor de la boca se disponen dos anillos de tentáculos cortos y sin ventosas, en número aproximado de 90. Internamente, cuentan con cuatro branquias y corazones branquiales.

- Coleoideos

En este grupo, la concha es interna y puede variar en su composición: córnea en los calamares, córnea y calcárea en las sepias, o estar reducida en los pulpos. El número de apéndices orales se reduce a ocho (en Octopodiformes) o diez (en Decapodiformes). Internamente, presentan dos branquias y dos corazones branquiales.

Para más información sobre las características del grupo, véanse: Camacho (2007), Ponder et al. (2019) y Brusca et al. (2022).

En esta sección se presenta la disección de un calamar, *Illex argentinus* (Castellanos, 1960), representante del grupo Coleoidea. Esta especie es muy abundante en el Mar Argentino y constituye un recurso pesquero de importancia económica a nivel mundial. Su morfología es representativa del orden Oegopsida y es comparable con la de otros del orden Oegopsida.

Disección Cephalopoda, Coleoidea, Decapodiformes, Oegopsida

Anatomía externa (Figura 14.1)

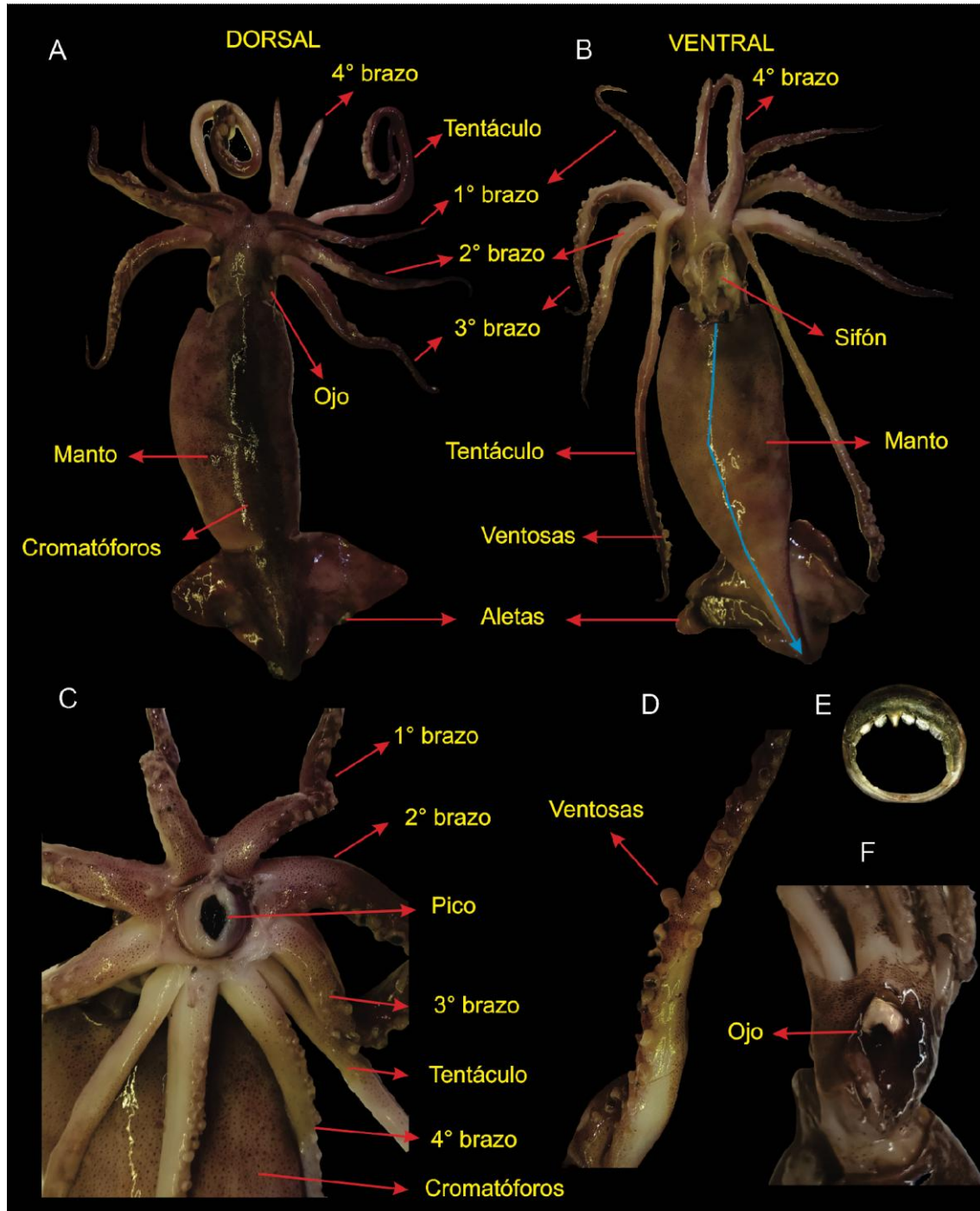
Se coloca el calamar con la cara dorsal hacia arriba y se extienden los brazos y tentáculos hacia la parte anterior para diferenciarlos (Figura 14.1A). Desde la cabeza emergen los brazos, dispuestos en cuatro pares que se identifican desde la línea media dorsal. Estos brazos presentan ventosas a lo largo de toda su extensión (Figura 14.1D), a diferencia de los tentáculos (un solo par), que poseen ventosas únicamente en su extremo apical. Los tentáculos, más largos que los brazos, se originan entre el tercer y cuarto par de estos (Figura 14.1C). Cada ventosa contiene un anillo córneo dentado que el calamar utiliza para capturar a sus presas (Figura 14.1E). En el centro de los brazos se encuentra la boca, equipada con dos mandíbulas quitinosas en forma de pico (Figura 14.1C). Continuando hacia atrás, se encuentra la cabeza, la cual no se encuentra fusionada con el manto (tubo de calamar). En los laterales de la cabeza se observan los ojos de gran desarrollo.

El cuerpo del calamar es alargado, y en el "tubo" se aprecia la pigmentación del manto, que en vida puede cambiar gracias a la acción de los cromatóforos, visibles como pequeños lunares. En el tercio posterior del manto se localizan las aletas o nadaderas, que el calamar emplea para nadar lentamente y mantener la flotación.

Al girar el ejemplar para observar la cara ventral, se puede ver el sifón (Figura 14.1B), ubicado entre el extremo anterior del manto y la base de la cabeza. Este permite la salida de agua desde la cavidad paleal, y con ello dirige la propulsión del nado. El agua ingresa a esta cavidad por los laterales, entre el tubo y la cabeza.

Figura 14.1

Anatomía externa del calamar Illex argentinus



A: vista dorsal; B: vista ventral; C: vista desde la boca; D: detalle de un brazo; E: anillo córneo de una ventosa; F: vista lateral de la cabeza con detalle del ojo.

Anatomía interna (Figuras 14.2-14.4)

Para iniciar la disección, se coloca el ejemplar con la cara ventral hacia arriba y se realiza un corte a lo largo de la línea media del manto (línea celeste), desde el sifón hacia la parte posterior (como se indica en la Figura 14.1B). Al abrir el manto hacia ambos lados, se exponen las vísceras del calamar (Figuras 14.2 y 14.3).

Sobre el manto se observan dos botones cartilaginosos que permiten la fijación temporal del manto con el sifón durante la expulsión del agua. Cada botón está compuesto por una cresta cartilaginosa cerca del borde del manto y un surco cartilaginoso en forma de fosea, ubicado en la base del sifón, donde encaja dicha cresta. Desde estos surcos parten los músculos retractores del sifón hacia el extremo posterior del cuerpo.

También se observan las dos branquias o ctenidios, que se extienden desde el corazón branquial hasta el borde del manto y están unidas a este por una membrana suspensora.

Sistema reproductor

Los cefalópodos son animales de sexos separados, por lo que es posible distinguir machos y hembras. En los machos, se identifica una modificación del cuarto brazo izquierdo (o a veces derecho), denominada brazo hectocótilo, que les sirve para transferir los espermatóforos a la hembra. En el caso del calamar argentino, este brazo presenta una pérdida de ventosas en su porción apical, quedando solo los pedículos, donde se adhieren los espermatóforos.

Aparato reproductor femenino (Figura 14.2): Las hembras poseen un único ovario ubicado en el extremo posterior de la masa visceral. De él emergen dos cortos oviductos. Por delante del ovario se encuentran las glándulas nidamentales, cuyo tamaño varía con el grado de madurez, y dos glándulas accesorias adicionales (= glándulas oviductales).

Aparato reproductor masculino (Figura 14.3): Los machos presentan un testículo trilobulado en la región posterior del cuerpo. De este parten los espermatozoides que se canalizan a través de un espermiducto, en el que se distinguen una masa glandular y la glándula de los espermatóforos o saco de Needham. Allí los espermatozoides, junto con secreciones prostáticas y mucosas, se organizan en finos espermatóforos tubulares. Durante la cópula, el macho introduce el brazo hectocótilo en su propia cavidad paleal para recoger los espermatóforos y luego los transfiere a la cavidad paleal de la hembra (Figura 14.2).

Otras estructuras:

Pluma (Figura 14.4 A-C): Para extraer la concha remanente, se realiza un corte cercano al borde dorsal medio y se tira suavemente para desprender la pluma. Esta estructura ha perdido tanto el rostro como el fragmocono, y solo conserva el prostraco.

Sistema digestivo (Figuras 14.3 y 14.4D-F): La boca, ubicada en el centro de los brazos y tentáculos, contiene mandíbulas quitinizadas (pico) compuestas por dos piezas: una superior y una inferior. Dichas mandíbulas se alojan en el bulbo bucal, donde también se encuentran la

rádula y desembocan las glándulas salivares. Para extraer el bulbo, se presiona su base y se tira hacia afuera. Desde el bulbo bucal parte un esófago delgado y largo que se conecta con un estómago muscular. De este se continúa un intestino que incluye un ciego y desemboca en el recto, que finaliza en el ano. Adyacente al recto se encuentra la glándula de la tinta. Por delante del estómago, se localiza una gran glándula hepática (= glándula digestiva), a la que llegan los conductos del páncreas (= apéndices de la glándula digestiva). Para observar la rádula, se sigue el mismo procedimiento que para los otros moluscos y se monta sobre un portaobjetos. En este caso, la rádula no tiene la función de raspar o triturar el alimento, sino que funciona más como una cinta transportadora. Más detalles del sistema digestivo del calamar argentino en Ivanovic y Brunetti (2002).

Sistema nervioso. Ojos (Figura 14.4G-I): Para observar el sistema nervioso, se realiza un corte por la línea media dorsal de la cabeza, comenzando por encima de la boca, utilizando tijera o bisturí debido a la estructura cartilaginosa que protege el cerebro. Al abrir esta zona, se visualizan los ganglios cerebroideos situados por encima del esófago. Lateralmente, se destacan los ganglios ópticos, conectados a los ojos mediante voluminosos cuerpos blancos. Mediante cortes periféricos, se puede extraer el ojo completo, que es de gran tamaño (Figura 14.4H). En el centro del ojo se encuentra el cristalino, que puede retirarse aplicando una leve presión (Figura 4I). Para un estudio más detallado del sistema nervioso, se recomienda consultar bibliografía especializada.

Figura 14.2

Anatomía interna de una hembra madura del calamar Illex argentinus

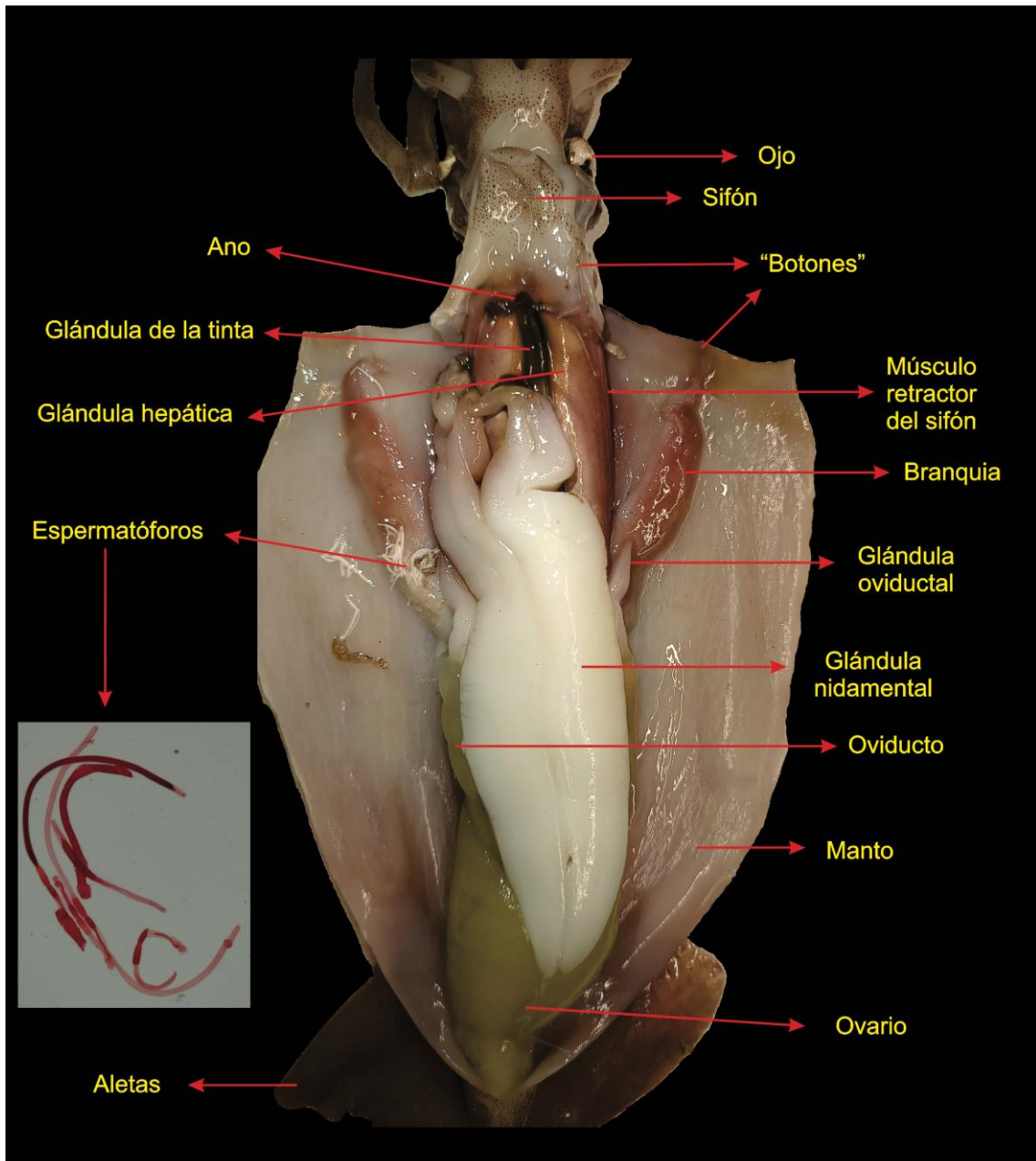


Figura 14.3

Anatomía interna de un macho maduro del calamar Illex argentinus con información del sistema digestivo

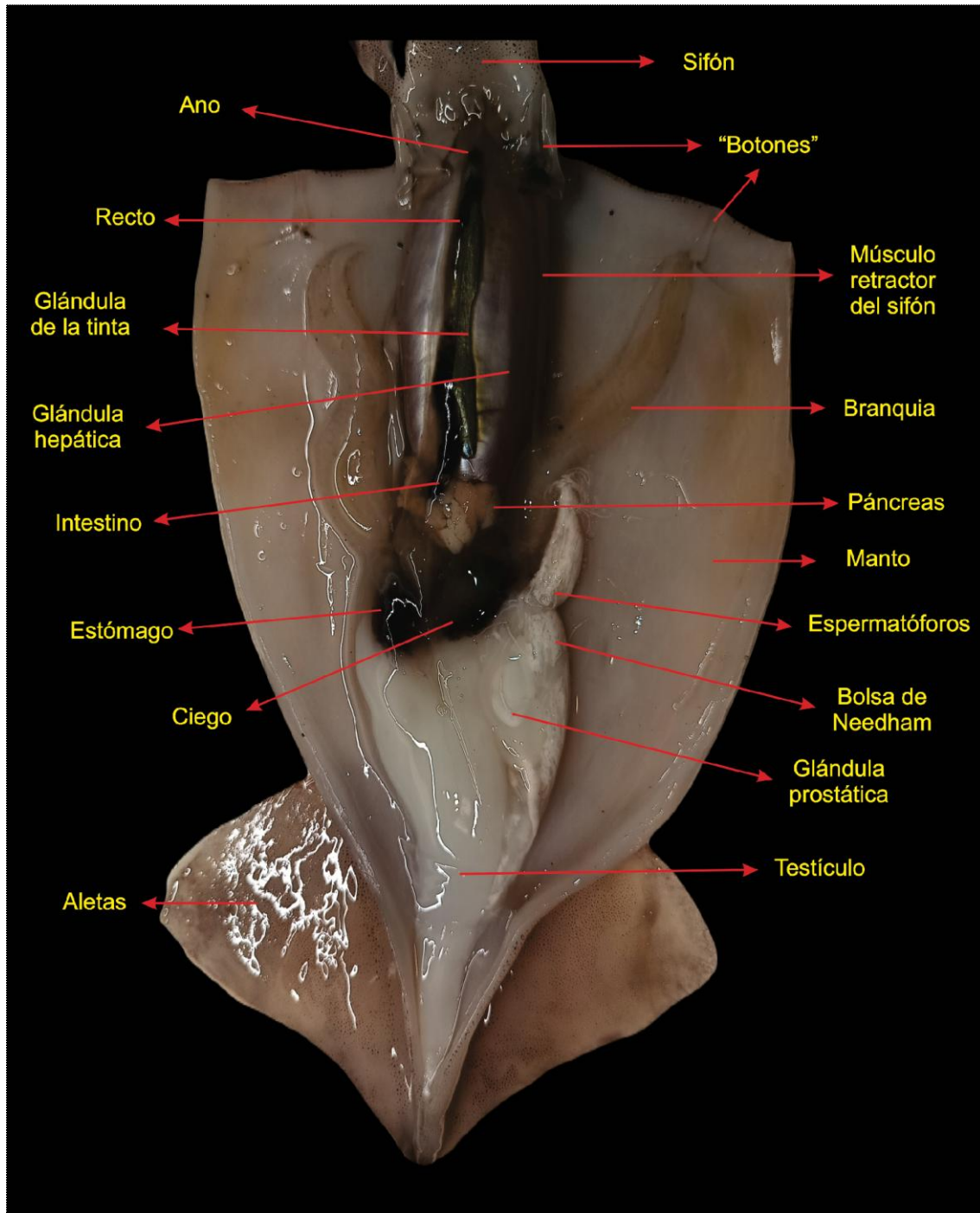
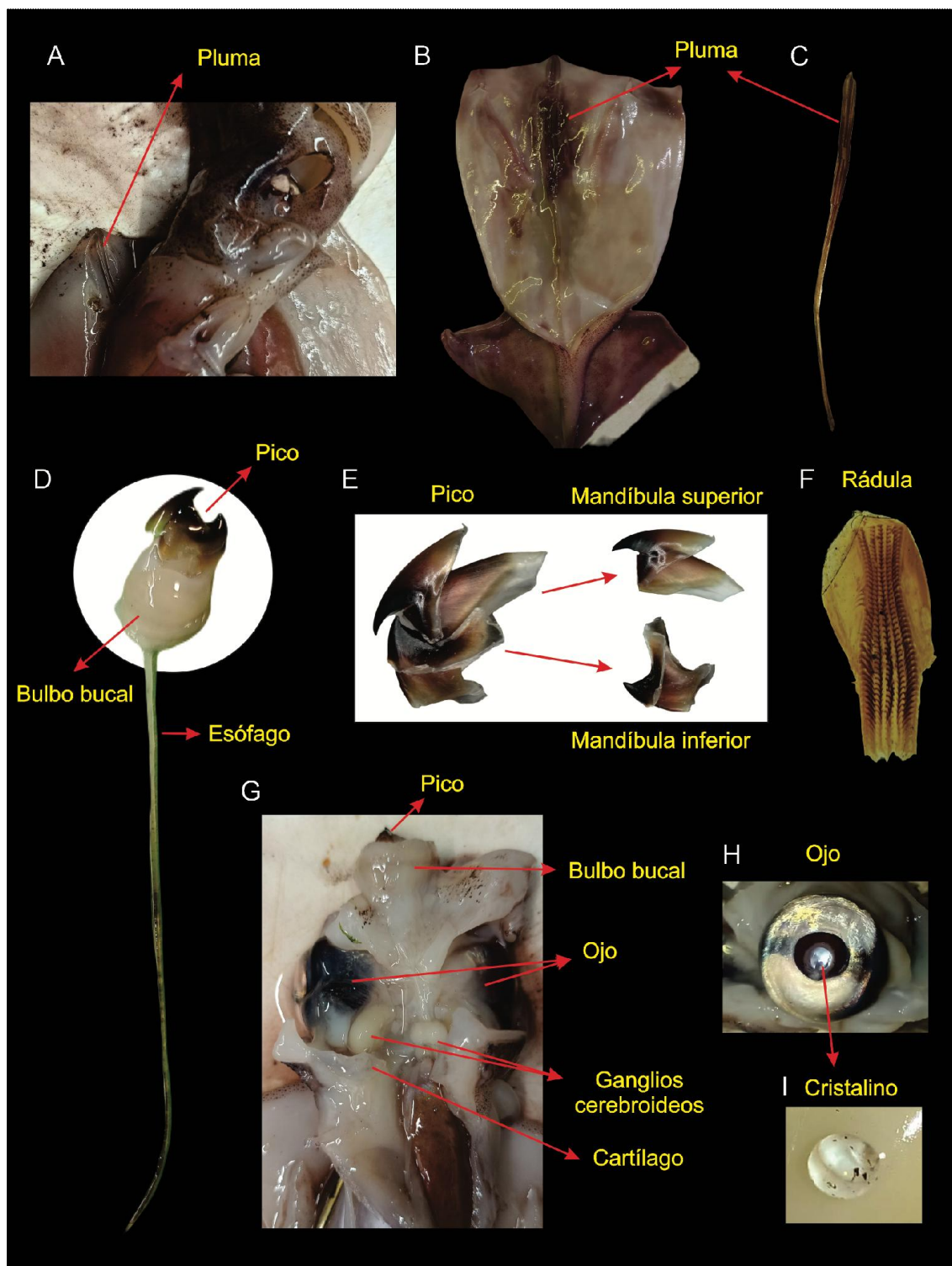


Figura 14.4

Anatomía interna del calamar Illex argentinus



A-C: ubicación de la pluma en el calamar y pluma extraída; D: bulbo bucal y esófago extraídos del calamar; E: mandíbulas superior e inferior que forman el pico del calamar; F: rádula; G-I: sistema nervioso; G: vista dorsal del calamar posterior al corte por la línea media, observándose los ganglios cerebroideos; H: detalle del ojo ya extraídas las membranas que lo rodea; I: cristalino extraído del ojo.

Referencias

- Brusca R. C., Giribet G. y Moore, W. (2022). *Invertebrates*. 4th edition. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. 1105 pp.
- Camacho, H. H. (2007). *Invertebrados Fósiles*, edit. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina, 681-726.
- Ivanovic M. L. y Brunetti, N. E. (2002). Descripción morfológica e histológica del aparato digestivo del calamar *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Revista de investigación y desarrollo pesquero*, 15, 27-41.
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R. y Ponder, J. M. (2019). *Biology and evolution of the Mollusca* (Vols. 1 & 2). CRC Press.

CAPÍTULO 15

Lofoforados: *Phylum* Bryozoa, *Phylum* Brachiopoda

Lisandro Negrete, Cristina Damborenea y Francisco Brusa

Introducción

Los lofoforados son un grupo de organismos, compuesto por los *phyla* Bryozoa (= Ectoprocta), Brachiopoda y Phoronida, que poseen una característica única denominada lofóforo. El lofóforo es una estructura con función alimentaria por suspensión y se compone de una corona de tentáculos externamente ciliados e internamente ocupados por celoma. Los tentáculos rodean la boca, mientras que el ano se sitúa por fuera de dicha corona (Brusca et al., 2023).

De manera general, en dichos organismos se pueden reconocer tres regiones corporales, una región anterior (prosoma), una región media (mesosoma) y una región posterior (metasoma), cada una con su propia cavidad celómica (protocele, mesocele y metacele, respectivamente). El protocele, que puede estar ausente en algunos grupos, está vinculado a una proyección a modo de labio denominada epistoma; el mesocele corresponde al celoma de los tentáculos del lofóforo y el metacele es el compartimento general del cuerpo.

Los lofoforados son animales sésiles, y como rasgos adaptativos a dicha vida poseen un sistema digestivo en forma de U, y secretan una envuelta externa protectora en la forma de tubos, conchas o exoesqueletos de diferente composición (gelatinosa, quitinosa o carbonática). Son organismos bentónicos y, salvo algunas excepciones, casi exclusivamente marinos.

En este capítulo serán tratados dos de los *phyla* de lofoforados, los Bryozoa y Brachiopoda.

Phylum Bryozoa

Los briozoos son animales cuyos miembros forman colonias compuestas por numerosas unidades conocidas como zooides. La forma y organización de las colonias varía drásticamente entre clados, géneros y especies. La morfología general de los zooides “normales”, denominados generalmente como autozooides, es prácticamente idéntica dentro de una colonia. Cada zooide está compuesto por un cistidio, que corresponde a la pared celular (endocisto) y su cutícula (ectocisto), y el polípido, que comprende los tejidos blandos como el lofóforo, el tracto digestivo y los tejidos asociados (Schwaha, 2021).

El cistidio abarca la pared corporal y su cutícula, los septos y poros interzoooidales, si los hay, los músculos y terminaciones nerviosas asociadas a la pared corporal, y otros tejidos, como las gónadas adheridas a ella. Todas las partes restantes, comenzando por la punta distal, con la

pared vestibular, la vaina tentacular, el lofóforo y el tracto digestivo, y cualquier músculo o cordón peritoneal adherido, forman parte del polípido.

En los briozoos, las cavidades corporales son esenciales para el mecanismo hidrostático de protrusión y retracción de los polípidos. La retracción siempre se efectúa mediante la contracción de músculos retractores, mientras que la protrusión se lleva a cabo aumentando la presión en la cavidad corporal mediante diferentes mecanismos. Los briozoos son animales celomados, lo que significa que poseen una cavidad corporal secundaria revestida por un epitelio, el peritoneo (Bartolomaeus, 2001). Como la naturaleza del ectocisto (cistidio) varía entre las diferentes clases de briozoos, existen diversos mecanismos para la protrusión del polípido, esencialmente del lofóforo, responsable de la captura de partículas alimenticias.

Dentro del *phylum*, pueden reconocerse tres grandes grupos o clases, a saber: Phylactolaemata, Stenolaemata y Gymnolaemata.

Phylactolaemata

Los briozoos filactolemados se caracterizan por habitar exclusivamente ambientes dulceacuícolas y por no desarrollar polimorfismos, por lo que todos los zooides de la colonia se identifican como autozooides. Se diferencian de los demás briozoos por presentar un lofóforo en forma de herradura (Figura 15.1C), aunque se conocen algunas formas con lofóforo circular (Figura 15.1A, B). Otra particularidad de esta clase es la presencia de epistoma, una proyección de tejido hueco (remanente del protocele) ubicada sobre la boca (Figura 15.1C).

Los filactolemados poseen un ectocisto formado por una cutícula o una gruesa capa gelatinosa (Figura 15.1B). El peritoneo se encuentra adyacente a la epidermis de la pared corporal, con ambas membranas basales enfrentadas. La protrusión del polípido se lleva a cabo mediante la contracción de la musculatura de la pared corporal; es decir, todo el zoide se comprime, lo que fuerza al polípido hacia afuera (Gawin et al., 2017).

Un rasgo notable de los filactolemados es su reproducción asexual, que consiste en la producción de cuerpos de resistencia denominados estatoblastos (Figura 15.1A, D). Estos se originan como un cúmulo de células en el funículo (una red de tejido mesenquimatoso que conecta los zooides de la colonia) y adquieren más tarde una cubierta protectora formada por dos valvas.

Stenolaemata

Los Stenolaemata son únicamente marinos y polimórficos (cuyo lofóforo es circular), con exoesqueletos calcíticos. La abertura es generalmente circular, pudiendo ser terminal (Figura 15.2A, B) o estar desplazada hacia uno de los lados. Al presentar cistidios calcificados, que rodean la mayor parte de los polípidos, no dejan espacio compresible para el mecanismo de

protrusión hidrostática (Figura 15.2A, B). En consecuencia, poseen un mecanismo hidrostático diferente para permitir la protrusión de los polípidos: la capa peritoneal de la pared corporal se ha desprendido de la epidermis para formar el saco membranoso, flexible y que rodea al polípido (Nielsen y Pedersen, 1979). La separación del peritoneo de la pared corporal original divide la cavidad corporal en dos cavidades distintas: la cavidad endosacal, que corresponde a la cavidad celómica original, y la cavidad exosacal, situada entre las membranas basales de la epidermis y el revestimiento peritoneal. El saco membranoso presenta algunas conexiones con la epidermis de la pared corporal (Figura 15.2C). Los músculos presentes en el revestimiento del saco membranoso permiten la protrusión del polípido (Schwaha et al., 2018).

Gymnolaemata

Los gimnolemados poseen una gran diversidad de colonias, cuyos zooides pueden ser cilíndricos o cuadrangulares. En esta clase se alcanza un mayor grado de polimorfismo en comparación a las restantes clases. Se pueden reconocer dos grandes grupos, los Ctenostomata y los Cheilostomata. En los primeros, el polimorfismo está reducido y la eversión del polípido se lleva a cabo por acción de músculos que deforman la pared del cuerpo, la cual es membranosa o gelatinosa, nunca calcificada. En los Cheilostomata, por otra parte, hay un gran polimorfismo, y los autozooides poseen un opérculo que protege al polípido una vez retraído, ausente en los ctenostomados.

La existencia del opérculo ha posibilitado el gran desarrollo de zooides especializados cuya función puede ser la limpieza y la defensa de la colonia. Los más frecuentes y característicos son los vibracularios (Figura 15.3A, B), cuya transformación del opérculo origina una cerda quitinosa, y los avicularios (Figura 15.3C), en el que el opérculo se transforma en mandíbula y cuyo movimiento repele a depredadores y organismos que intentan asentarse sobre la colonia. Otro tipo de zooides son las ovicelas, que son cámaras de incubación externamente calcificadas, las cuales permiten la protección de embriones en desarrollo (Figura 15.4F).

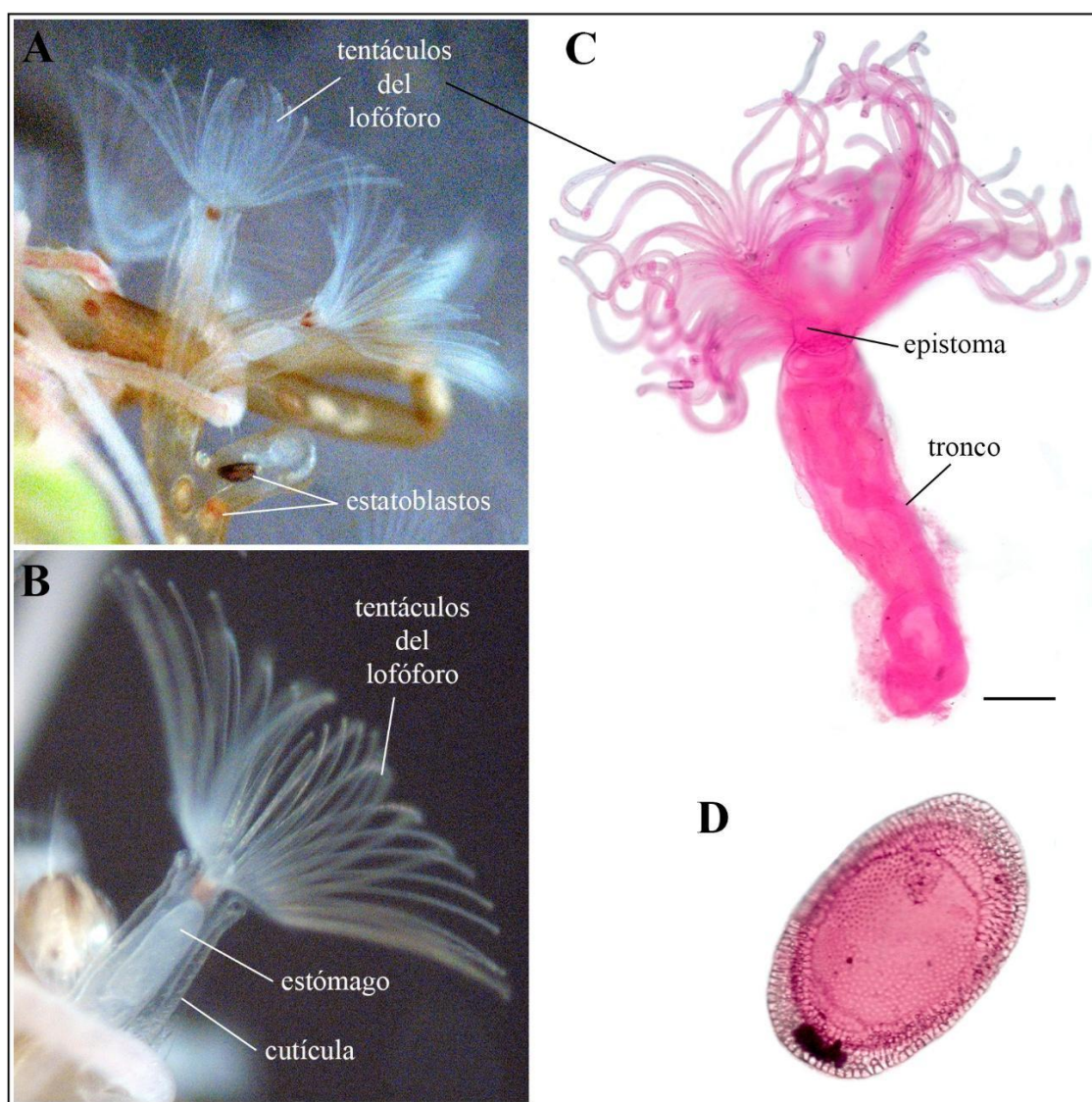
Entre los gimnolemados, cuyos zooides no modificados presentan un aspecto de caja, el mecanismo mediante el cual se lleva a cabo la protrusión del polípido está determinado fundamentalmente por la morfología de la pared frontal de los autozooides. Así, en los Anasca, las paredes laterales, la pared basal, proximal y distal de esa especie de caja suelen estar calcificadas, excepto la pared frontal, la cual es membranosa, denominándose membrana frontal (Figura 15.3D). Una serie de músculos parietales, que se insertan sobre esta membrana y sobre las paredes laterales calcificadas, se contraen y deprimen la membrana frontal produciendo un aumento de la presión en el interior del zooide y por consiguiente la protrusión del polípido. La retracción del mismo se produce por la contracción de músculos retractores y ocluidores del opérculo (Figura 15.3D). Entre los Anasca, si bien la superficie frontal permanece sin calcificar, en diferentes taxa puede observarse una gradación tendiente a proteger esta superficie delicada que se encuentra a merced de depredadores. De esta manera, algunas formas desarrollan

calcificaciones (denominadas gimnocisto, criptocisto, etc.) que suelen estar acompañadas de espinas de variado desarrollo que protegen parcialmente la superficie frontal (Figura 15.3A-C).

En los Ascophora, la superficie frontal es sólida, y el mecanismo hidrostático depende de un saco subyacente denominado asco o saco compensador comunicado al exterior por un poro, denominado ascoporo (Figura 15.4F). La protrusión del polípido se produce por el ingreso de agua desde el ascoporo, produciéndose un aumento de volumen del asco y el concomitante aumento de presión en el interior del zooide que fuerza la salida del polípido a través del orificio. En los ascóforos, si bien la superficie frontal está calcificada, se puede observar una progresión entre formas que aún poseen la superficie frontal porosa, casi totalmente calcificada y otras en las que está completamente calcificada (Figura 15.4D-F).

Figura 15.1

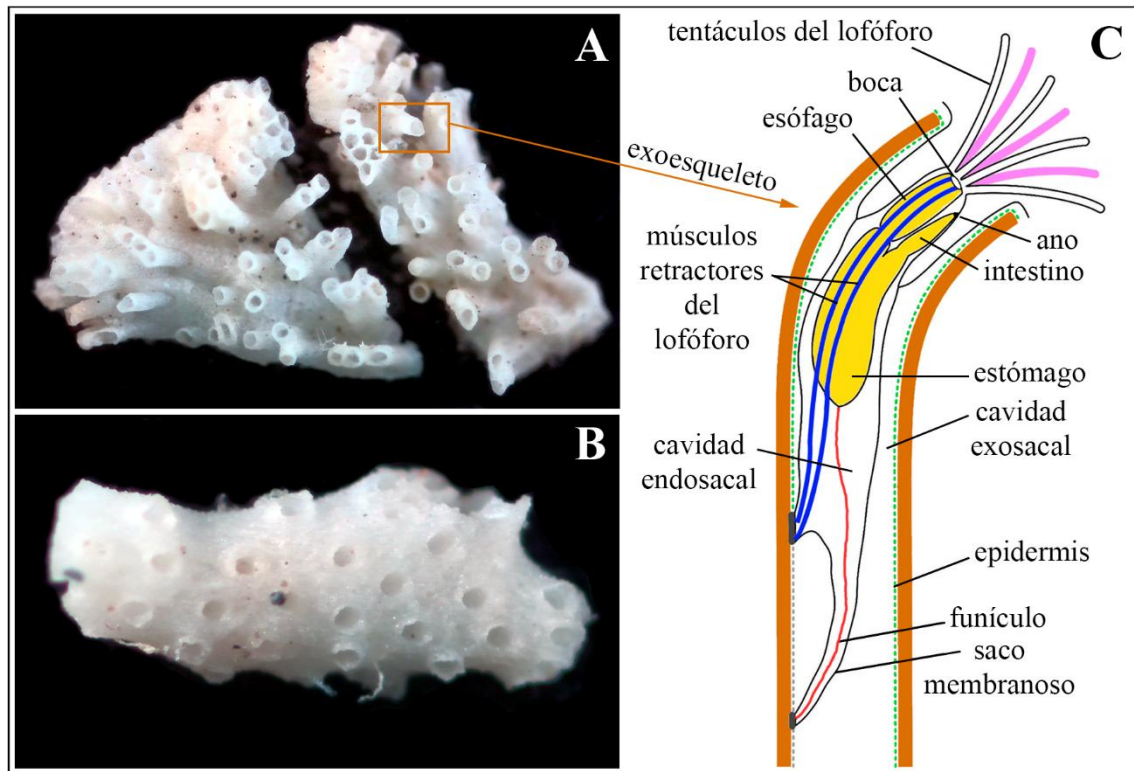
Aspecto externo de briozoos filactolaemados



A, colonia de briozoos dulceacuícolas. B, detalle de un zooide. C, zooide teñido preparado entre porta y cubreobjetos del género *Cristatella*. D, estatoblasto. Escala: C, 100 μ m.

Figura 15.2

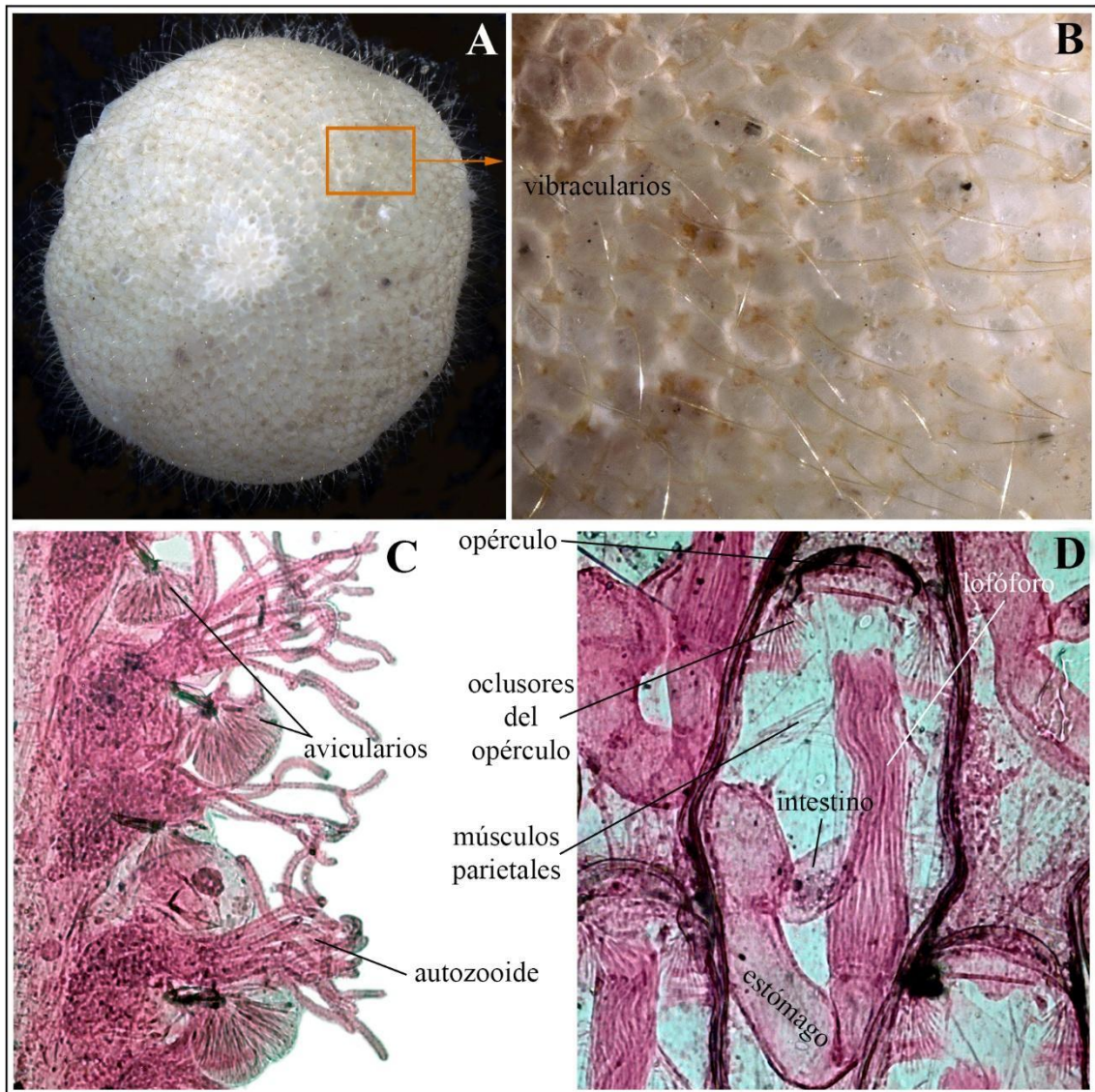
Aspecto externo de briozoos stenolaemados



A, colonia del género *Tubulipora*. B, colonia del género *Hornera*. C, dibujo esquemático de la pared corporal y estructuras internas de un Stenolaemata.

Figura 15.3

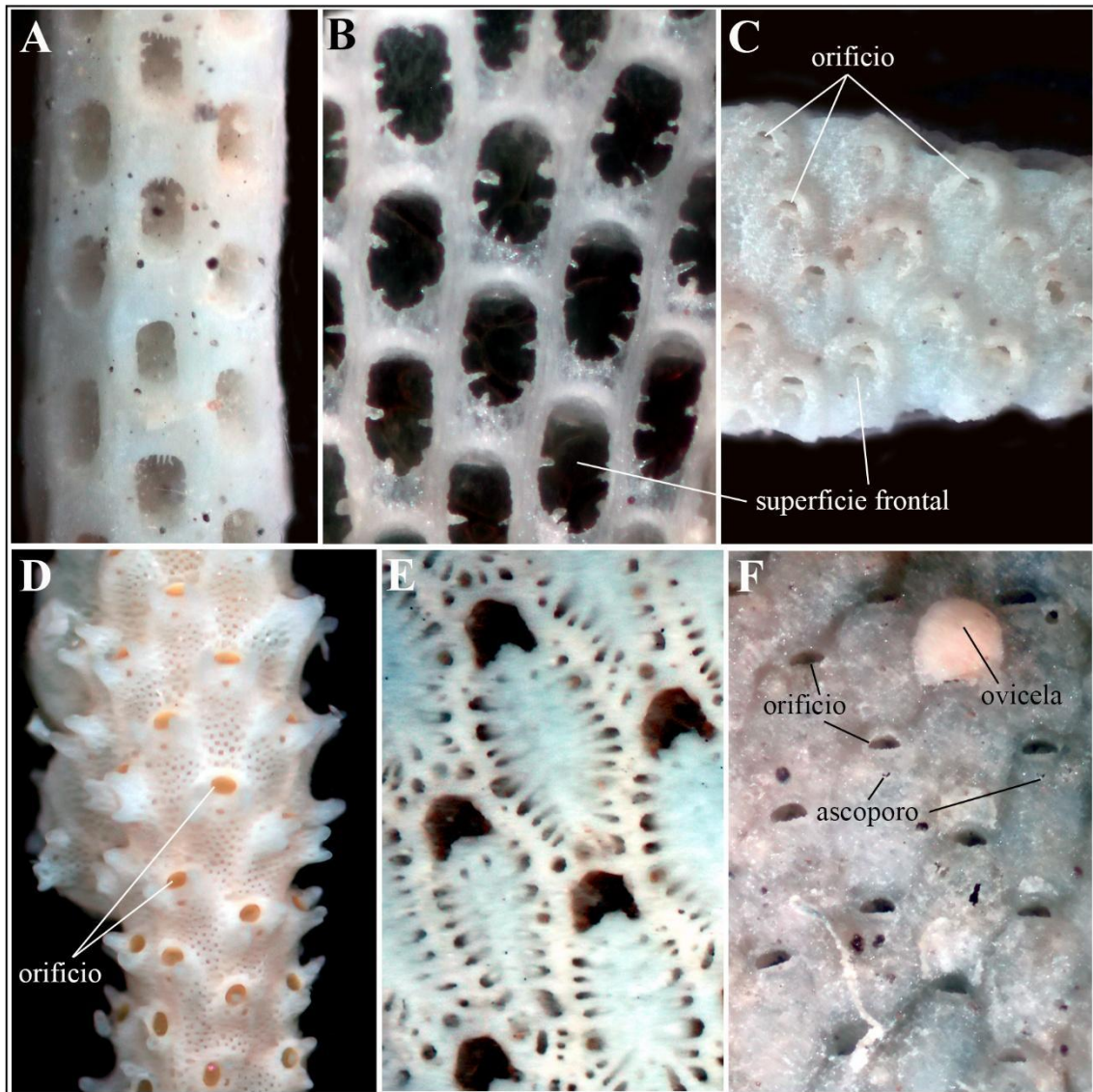
Aspecto general de colonias de briozoos gymkolaemados (Anasca)



A, colonia del género *Cupuladria*. B, detalle de la colonia (ectocisto), con las vibraculiferas. C, detalle de una colonia del género *Bugula*. D, detalle de una colonia del género *Flustra*.

Figura 15.4

Aspecto general de colonias de briozoos gymnolaemados (*Anasca* y *Ascophora*)



A-C, colonias de briozoos Gymnolaemata (*Anasca*), *Ogivalia* (A), *Membranipora* (B) y *Aspidostoma* (C). D-F, colonias de briozoos Gymnolaemata (*Ascophora*), no identificados (D y E) y *Microporella* (F).

Phylum Brachiopoda

Los braquiópodos son animales exclusivamente marinos bentónicos. De manera similar a los moluscos bivalvos, poseen un par de valvas, aunque estas poseen una orientación dorso-ventral y no lateral como en los primeros (Figuras 15.5A-C y 15.6A). La mayoría de los braquiópodos viven fijos por medio de un pedúnculo (ausente en algunas especies) a sustratos consolidados, mientras que otros lo utilizan para anclarse a la arena.

Las valvas de los braquiópodos suelen ser desiguales y, según posean o carezcan de estructuras que intervienen en la articulación entre ambas, se reconocen dos niveles de organización: articulados e inarticulados, respectivamente. Los braquiópodos articulados poseen una charnela en la que ciertas denticulaciones de la valva ventral encastran en fosetas de la valva dorsal (Figura 15.5B, C). Usualmente viven con la valva derecha orientada hacia arriba, presentando un foramen para la salida del pedúnculo (Figura 15.5B). En los inarticulados, ambas valvas se mantienen unidas mediante musculatura (Figura 15.6B), y el pedúnculo se origina y sale entre ambas valvas (Figura 15.6A), las cuales son iguales.

Morfología

Las valvas de los braquiópodos se componen de un periostraco orgánico externo y, en los articulados, una capa o capas subyacentes de carbonato de calcio (calcita) (Figura 15.5A); mientras que los inarticulados poseen quitina, colágeno y fosfato de calcio (apatita) (Figura 15.6A). De manera semejante a los moluscos bivalvos, el manto de los braquiópodos no sólo secreta la concha, sino que también da lugar a la cavidad del manto, la cual aloja al lofóforo (Figuras 15.5E y 15.6B). Los bordes del manto usualmente secretan quetas quitinosas (Figuras 15.5D y 15.6C), cuya función es la de proteger las partes blandas del interior (i.e. el lofóforo) y probablemente evitar la entrada de partículas de gran tamaño en la cavidad del manto. Por debajo del manto hay un tejido conectivo de espesor variable, mientras que la superficie interna de la pared corporal, donde se aloja el compartimento celómico, está tapizada tanto por células peritoneales como por mioepiteliales. Esta última parte del cuerpo, tanto dorsal como ventralmente, contiene extensiones del celoma y se denominan canales del manto (Figuras 15.5E y 15.6C).

El pedúnculo es una extensión de la pared corporal y se origina en la parte posterior de la valva ventral. Este carece de musculatura y cavidad celómica en los braquiópodos articulados mientras que está presente en los inarticulados (Figura 15.6A).

Concha

Para fines descriptivos, la concha se orienta con la valva dorsal hacia arriba y la valva ventral hacia abajo, independientemente de su posición en vida. Como ya se mencionó, las valvas de los braquiópodos articulados se mantienen unidas posteriormente mediante dientes y foseas, elementos que forman parte de la charnela, mientras que los inarticulados carecen de dientes, por lo que diferentes grupos musculares mantienen unidas las valvas (Figura 15.6B). En la valva dorsal (Figura 15.5C), también denominada braquial, se pueden identificar (1) las foseas dentales, que son depresiones en las que van a encastrar los dientes de la valva ventral; (2) el proceso cardinal, que es una elevación sobre el extremo postero-dorsal y en el que se insertan los músculos diductores (que participan en la abertura de las valvas); (3) placas charnelares, en las que se fijan los músculos ajustores; (4) las cruras, que son un par de procesos calcáreos que sirven de soporte al lofóforo o al braquidio; y (5) el septo medio dorsal, sobre el plano sagital. El braquidio (Figura 15.5E) es una estructura acintada y delgada, formada por calcita, que pende de las cruras y cuya función es dar mayor sostén al lofóforo.

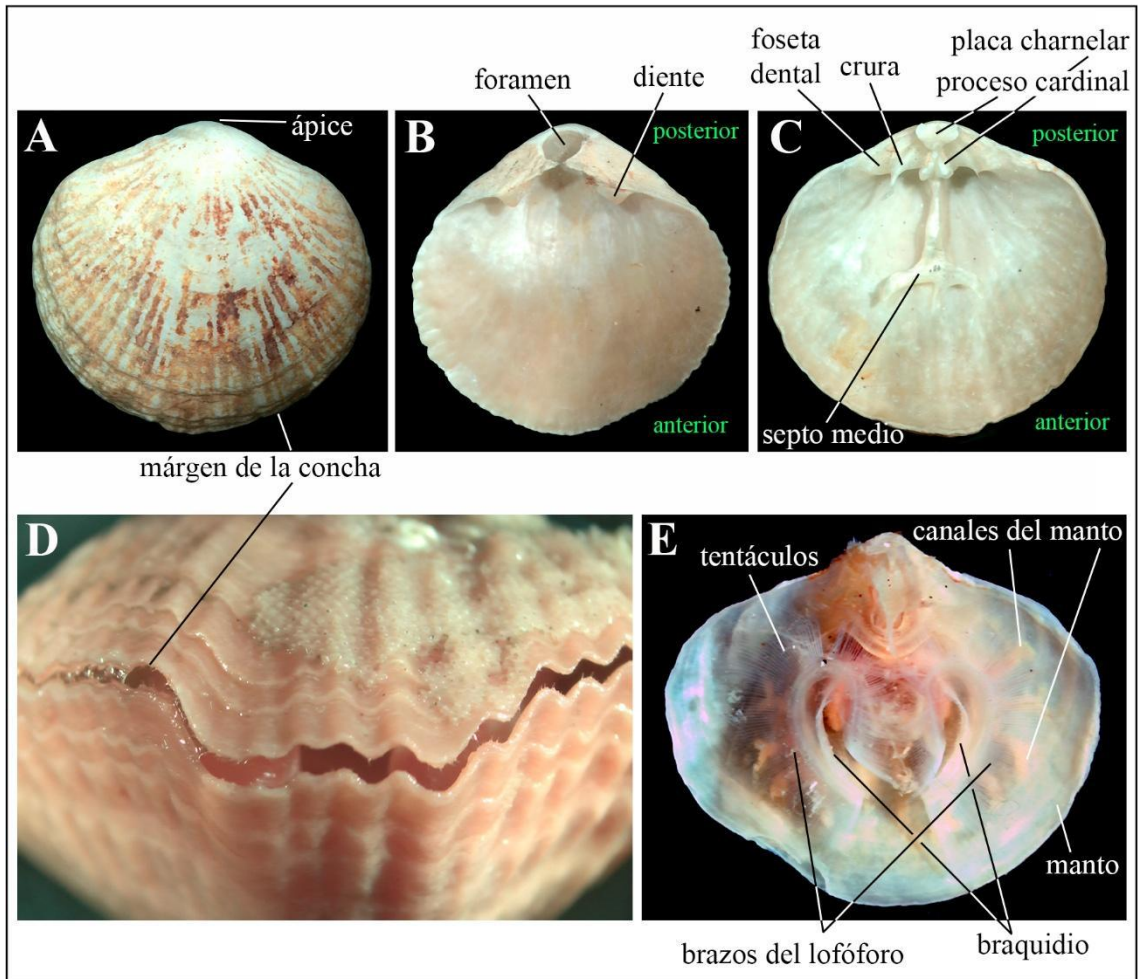
En la valva ventral, también llamada peduncular, se pueden observar: (1) los dientes charnelares, que encastran con las foseas dentales de la valva dorsal, y (2): el foramen, que sirve para dar paso al pedúnculo.

Lofóforo

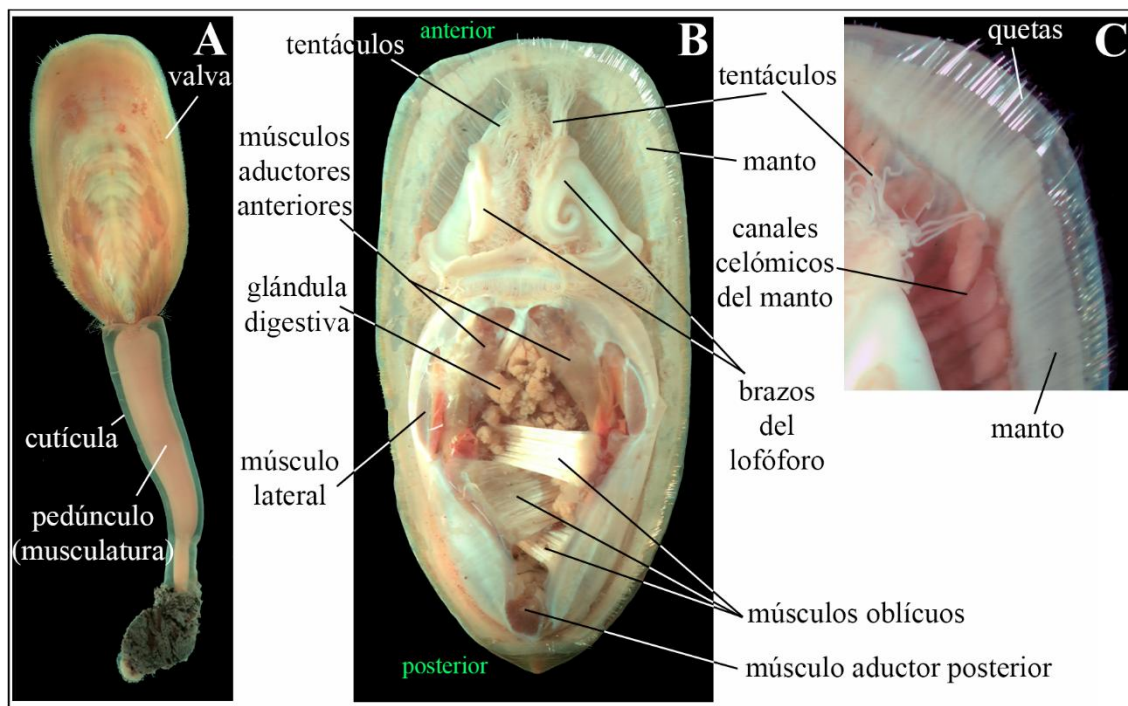
Dentro de la cavidad del manto, y ocupando gran parte de ella, se encuentra el lofóforo cuya función principal es la de captar las partículas alimenticias. Está compuesto por dos braquias o brazos. Cada braquia está recorrida axial e internamente por un gran canal braquial y otro de menor tamaño, del cual se desprenden extensiones celómicas dentro de cada tentáculo. Si bien existe una gran variedad de tipos de lofóforo, entre los articulados un tipo común es el plectólofo. En este, los extremos de las braquias rotan hacia delante y generan hacia el centro tramos planoespirales paralelos al plano sagital (Figura 15.5E). En ciertos inarticulados, se puede encontrar el tipo de lofóforo espirólofo, en el que los extremos de cada braquia crecen en forma divergente entre sí dando lugar a un par de espirales (Figura 15.6B).

Figura 15.5

Anatomía externa e interna de braquiópodos articulados



A y D, aspecto externo de una valva en el que se aprecian las líneas de crecimiento. B, aspecto interno de la valva ventral (peduncular). C, aspecto interno de la valva dorsal (braquial). E, aspecto interno de una valva con las partes blandas, especialmente el lofóforo.

Figura 15.6*Anatomía externa e interna de braquiópodos inarticulados*

A, aspecto externo de un braquiópodo inarticulado del género *Lingula*. B, aspecto interno de una valva con las partes blandas (lofóforo, musculatura y sistema digestivo). C, detalle del borde de una valva.

Referencias

- Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates, 4th Edition*. Sinauer Associates.
- Bartolomaeus, T. (2001). Ultrastructure and formation of the body cavity lining in *Phoronis muelleri* (Phoronida, Lophophorata). *Zoomorphology*, 120, 135-148.
- Camacho, H. H. y Longobucco, M. I. (2007). Los invertebrados fósiles. Tomo I. Fundación de Historia Natural / Vazquez Mazzini.
- Gawin, N., Wanninger, A. y Schwaha, T. (2017). Reconstructing the muscular ground pattern of phylactolaemate bryozoans: first data from gelatinous representatives. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 225.
- Nielsen, C. y Pedersen, K. J. (1979). Cystid structure and protrusion of the polypide in *Crisia* (Bryozoa, Cyclostomata). *Acta Zoologica*, 60, 65-88.
- Schwaha, T. (2021). *Handbook of Zoology. Phylum Bryozoa*. De Gruyter.
- Schwaha, T. F., Handschuh, S., Ostrovsky, A. N. y Wanninger, A. (2018). Morphology of the bryozoan *Cinctipora elegans* (Cyclostomata, Cinctiporidae) with first data on its sexual reproduction and the cyclostome neuro-muscular system. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 92.

CAPÍTULO 16

Phylum Dicyemida

Cristina Damborenea, Francisco Brusa y Lisandro Negrete

Introducción

El *phylum* Dicyemida incluye a más de 120 especies de endosimbiontes microscópicos que habitan los sacos renales de moluscos cefalópodos, principalmente aquellos de hábitos bentónicos. Su plan corporal es simple, pero presentan un ciclo de vida metagénético complejo, con formas embrionarias de dispersión con natación libre, aunque se desconoce la forma de infestación de nuevos hospedadores. Son los Metazoa con menor número de células con excepción de los myxozoos, entre 8 a 42 células, sin matriz extracelular, cavidades corporales, tejidos, órganos o glándulas diferenciados (Furuya y Tsuneki, 2003).

Junto con los ortonéctidos (grupo parásito de varios *phyla* de invertebrados marinos), los dicyemidos fueron considerados animales primitivos y el taxón hermano de todos los metazoos, (incluidos dentro del grupo o *phylum* Mesozoa). También se los consideró como secundariamente reducidos debido a una especialización extrema para el parasitismo. Actualmente, los estudios de filogenia molecular los incluyen entre los Bilateria, Protostomia, Spiralia, aunque las afinidades con los restantes Spiralia son materia de controversias (Suzuqui et al., 2010; Giribet y Edgecombe, 2020).

Morfología

El ciclo de vida de este grupo incluye dos fases con diferente organización corporal, así como una alternancia de reproducción sexual y asexual. La primera fase se caracteriza por **estadios vermiformes** (i.e., adulto nematógeno, embrión vermiforme y adulto rombógeno) que se forman por reproducción asexual. La segunda fase está formada por un organismo de origen sexual, denominado **embrión infusoriforme**, pequeño, circular, que se desarrolla a partir de óvulos fecundados en una gónada hermafrodita denominada **infusorígeno** que se desarrolla en el interior de un rombógeno adulto. Los estadios vermiformes solo se encuentran en el saco renal de los cefalópodos, mientras que los embriones infusoriformes escapan del hospedador hacia el mar. Sin embargo, aún no se conoce cómo ingresan al nuevo hospedador y cómo los embriones infusoriformes se convierten en estadios vermiformes en el nuevo hospedador (Brusa y Negrete, 2017).

Estadios vermiformes

Los estadios vermiformes consisten en un número constante de células —entre 8 y 40— característico de cada especie. Una célula cilíndrica central, **célula axial**, se extiende desde el extremo anterior hasta el posterior del animal. La célula axial contiene en su citoplasma células indiferenciadas llamadas **agametos** o **axoblastos**. Una capa simple de 10 a 39 células ciliadas externas con pliegues en la membrana, las **células periféricas**, rodean a la célula axial, brindan protección, fijación al hospedador y adquieren los nutrientes por endocitosis (Furuya et al., 1997). De acuerdo con las características de las ciliias y su afinidad a la hematoxilina, se reconocen dos tipos de células periféricas: las de la calota y las del tronco.

En la región anterior, entre 4 y 10 células periféricas, con ciliias cortas y densas y con afinidad a la hematoxilina, forman la **calota**. Tradicionalmente, la calota presenta dos niveles de células: las cuatro anteriores, denominadas **propolares** y, por detrás de estas, entre cuatro y seis células —de acuerdo al género al que pertenecen, pudiendo estar ausentes— denominadas **metapolares** (Furuya et al., 2003a; Catalano, 2024). Los dicyemidos se fijan por la calota a la superficie del saco renal del hospedador, mientras el resto de su cuerpo cuelga libremente en el entorno que lo rodea obteniendo nutrientes.

En las células periféricas del tronco se pueden reconocer: i) las **células parapolares**, que son entre dos y cinco células localizadas por detrás de las metapolares (si las metapolares están ausentes, estarán detrás de las propolares); ii) **células diapolares**, entre cuatro y 28 células, generalmente dispuestas en pares opuestos, ubicadas entre las células parapolares y uropolares; iii) **células uropolares**, entre una o dos células localizadas en la región posterior (Furuya et al., 2007).

En la célula axial de un nematógeno adulto, un número variable de **embriones vermiformes** se desarrollan por reproducción asexual del agameto. Una vez completo su desarrollo, el embrión vermiforme se libera del nematógeno, encuentra una superficie libre en el saco renal y se fija mediante la calota, crece por aumento del tamaño de las células somáticas hasta un nematógeno adulto que formará nuevos embriones vermiformes. Se cree que la alta densidad poblacional de nematógenos en el riñón desencadena el cambio de reproducción asexual a sexual, cuando los embriones vermiformes forman rombógenos adultos, en los que ocurrirá la reproducción sexual en su célula axial, formando una gónada hermafrodita o **infusorígenos**.

La espermatogénesis se produce en el citoplasma de la célula axial de los infusorígenos, mientras que la ovogénesis se produce en la superficie externa de la célula axial de los infusorígenos. Los espermatozoides maduros se desplazan hacia y a través de la superficie externa del infusorígeno y fecundan los ovocitos. Luego de ocurrida la fecundación, se desarrollan los embriones **infusoriformes**, que una vez maduros se liberan del rombógeno y escapan del hospedador al medio ambiente (Furuya et al., 2003b).

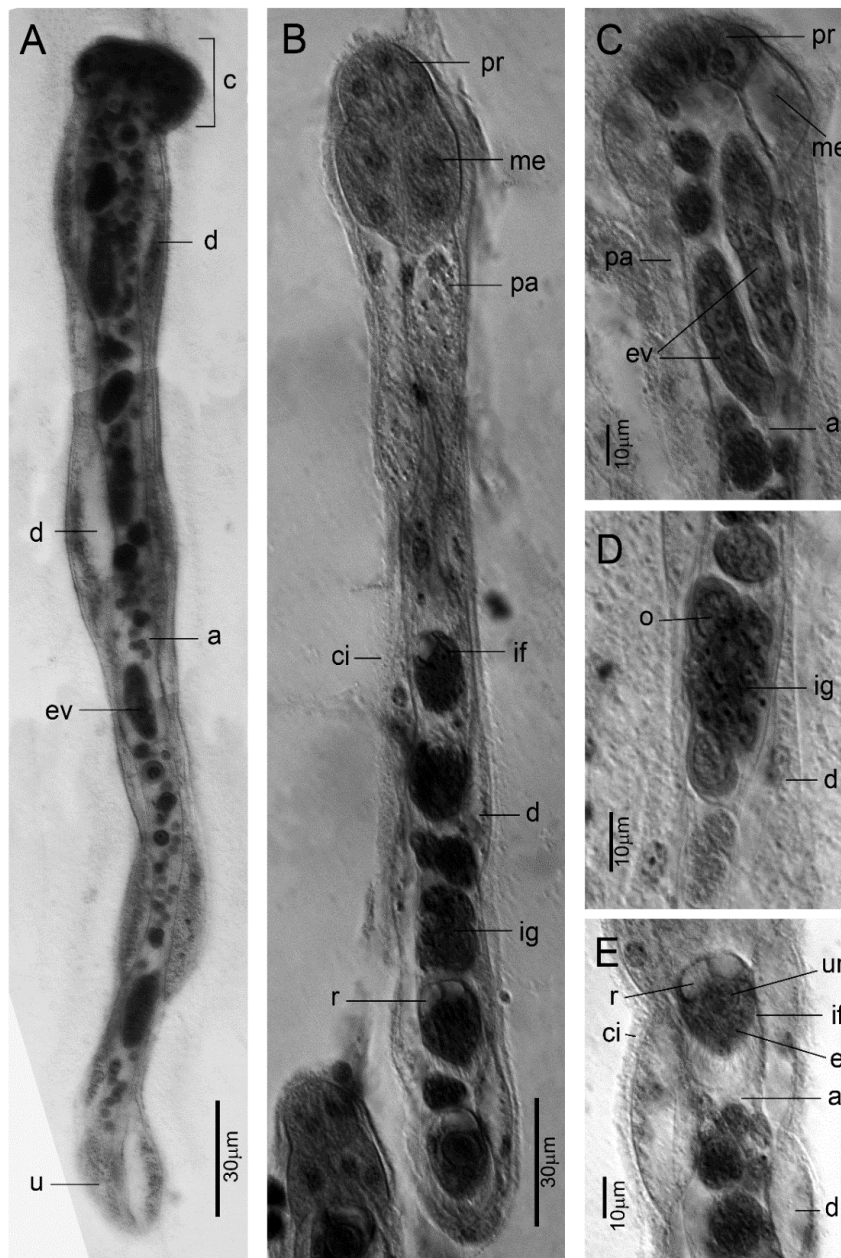
Embrión infusoriforme

Los embriones infusoriformes se desarrollan en la célula axial del rombógeno. Están formados por entre 35 y 42 células diferenciadas en distintos tipos (siendo 37 o 39 el número más frecuente). Furuya et al. (2004) identificaron un total de 23 tipos de células (22 tipos de células somáticas y una célula germinal), de los cuales solo 14 tipos se reconocen en todos los embriones infusoriformes estudiados.

Entre estos tipos celulares se destacan: i) en el extremo anterior un par de grandes células **apicales**, cada una con un cuerpo refringente que contienen hexafosfato de inositol y magnesio, sustancia de alta densidad específica que representa más de un tercio del peso del embrión infusoriforme y que proporciona flotabilidad negativa, lo que se sugiere que permite que el embrión permanece cerca del fondo marino para encontrar e infectar a un nuevo hospedador; ii) internamente cuatro grandes **células urna**, con uno a dos núcleos y de fuerte afinidad a la hematoxilina; iii) una (raramente dos) **células germinales** localizadas en el interior del citoplasma de las células urna; iv) un par de **células cápsula** que rodean a las de la urna, con abundantes gránulos en el citoplasma; v) **células ventrales** internas, con cilias que se proyectan hacia la cavidad de la urna; y vi) **células externas** fuertemente ciliadas, que rodean a los tipos ii) a v) (Furuya et al., 2004).

Agradecimientos

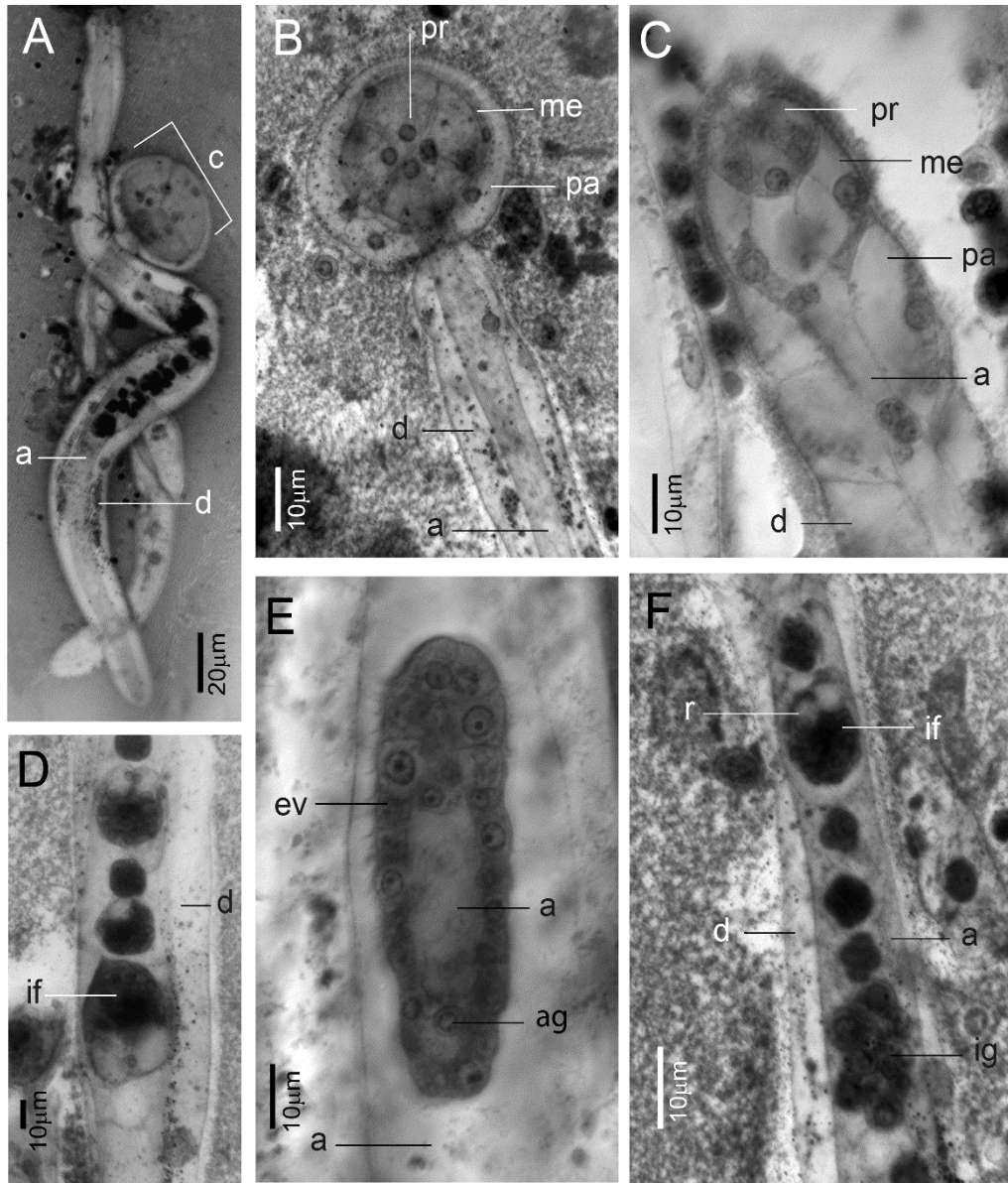
Al Dr. H. Furuya por donar preparaciones microscópicas de especies de *Dicyema* y la bibliografía brindada; a la División Ficología del Museo de La Plata FCNyM-UNLP, Argentina y a Gastón O. Almandoz y a José María Guerrero por facilitar el equipo óptico.

Figura 16.1**Morfología de dicyemidos**

A, aspecto general del nematógeno de *Dicyema japonicum* con embriones vermiformes (ev) en el interior de la célula axial (a); B, rombógeno de *D. misakiense* con embriones infusoriformes (if); C, detalle de embriones vermiformes en el interior de un nematógeno de *D. japonicum*; D, detalle de un infusorígeno en la célula axial de un rombógeno de *D. misakiense*; E, embrión infusoriforme en la célula axial de un rombógeno de *D. misakiense*. Abreviaturas: a, célula axial; c, calota; ci, cilias; d, célula diapolar; e, células externas ciliadas; ev, embrión vermiforme; if, embrión infusiforme; ig, infusorígeno; me, célula metapolar; o, ovocito primario; pa, células parapolares; pr, célula propolar; r, células refringentes; u, célula uropolar; ur, células de la urna. *Nota.* Material gentileza del Dr. H. Furuya, fotografiado en microscopio óptico con contraste interferencial.

Figure 16.2

Morfología de Dicyema platycephalus y D. australis, endosymbiontes del pulpo tehuelche, Octopus tehuelchus, del Mar Argentino



A, aspecto general de rombógenos de *D. platycephalus*; B, detalle de la calota (c) en forma de disco, de diámetro notablemente mayor que el tronco de *D. platycephalus*; C, detalle de la calota de *D. australis*; D, embriones infusoriformes (if) en la célula axial (a) de un rombógenos de *D. platycephalus*; E, detalle de un embrión vermiforme (ev) en el interior de la célula axial de un nematógenos de *D. australis*; F, detalle de infusorígeno (ig) y embrión infusoriforme en la célula axial de *D. platycephalus*. Abreviaturas: a, célula axial; ag, agameto; c, calota; d, célula diapolar; ev, embrión vermiforme; if, embrión infusoriforme; ig, infusorígeno; me, célula metapolar; pa, células parapolares; pr, célula propolar; r, células refringentes. Material fotografiado en microscopio óptico con contraste interdifereencial.

Referencias

- Brusa, F. y Negrete, L. (2017). Capítulo 7. *Phylum Dicyemida*. En: F. B. Drago (Coord.). *Macroparásitos: diversidad y biología* (pp. 107-111). Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP). Disponible en: <https://libros.unlp.edu.ar/index.php/unlp/catalog/book/755>
- Catalano, S. R. (2024). Chapter 14: Mesozoa (Phylum Dicyemida and Phylum Orthonecta). En S. L. Gardner y S. A. Gardner (Eds). *Concepts in Animal Parasitology* (218-228). Zea Books, Lincoln, Nebraska, United States.
- Furuya, H. y Tsuneki, K. (2003). Biology of dicyemid mesozoans. *Zoological Science* 20(5): 519-532.
- Furuya, H., Tsuneki, K. y Koshida, Y. (1997). Fine Structure of Dicyemid Mesozoans, with special reference to cell junctions. *Journal of Morphology* 231: 297-305.
- Furuya, H., Hochberg, F. G. y Tsuneki, K. (2003a). Calotte morphology in the phylum Dicyemida: niche separation and convergence. *Journal of Zoology* 259(4), 361-373.
- Furuya, H., Hochberg, F. G. y Tsuneki, K. (2003b). Reproductive traits in dicyemids. *Marine Biology* 142(4), 693-706.
- Furuya, H., Hochberg, F. G. y Tsuneki, K. (2004). Cell number and cellular composition in infusoriform larvae of dicyemid mesozoans (Phylum Dicyemida). *Zoological Science* 21(8), 877-889.
- Furuya, H., Hochberg, F. G. y Tsuneki, K. (2007). Cell number and cellular composition in vermiform larvae of dicyemid mesozoans. *Journal of Zoology* 272(3), 284-298.
- Giribet, G., y Edgecombe, G. D. (2020). *The invertebrate tree of life*. Princeton University Press.
- Suzuki, T. G., Ogino, K., Tsuneki, K., y Furuya, H. (2010). Phylogenetic analysis of dicyemid mesozoans (phylum Dicyemida) from innexin amino acid sequences: dicyemids are not related to Platyhelminthes. *Journal of Parasitology* 96(3), 614-625.

CAPÍTULO 17

Gnathifera de vida parásita (Acanthocephala) y

Phylum Chaetognatha

Julia Inés Díaz y Francisco Brusa

Acanthocephala

Los acantocéfalos son un grupo de animales bilaterales, acelomados fluidos, endoparásitos obligados del intestino de vertebrados. Su nombre proviene del griego *acantha* (espina) y *kephale* (cabeza), en referencia a la probóscide espinosa que poseen en el extremo anterior del cuerpo, estructura con la que los adultos se adhieren a los tejidos de su hospedador. Su morfología refleja una fuerte adaptación a la vida parásita, caracterizada por la ausencia total del sistema digestivo y la reducción del resto de los sistemas excepto el reproductor. La cavidad corporal primaria se encuentra llena de fluido y alberga los pocos órganos que se desarrollan y los huevos en el caso de las hembras (Brusca et al., 2023).

Morfología externa

El tamaño y forma de los acantocéfalos adultos es variado, miden desde unos milímetros hasta varios centímetros, dependiendo de los grupos. Externamente pueden reconocerse tres regiones corporales, una probóscide anterior y un cuello, que juntos constituyen el **presoma**, y un tronco alargado, globoso o sacciforme, que constituye el **metasoma** (Figuras 17.1 y 17.2).

La **probóscide** varía en forma según la especie, pudiendo ser esférica, ovoide o cilíndrica, y puede invaginarse parcial o totalmente dentro de un receptáculo ubicado en la primera porción del tronco. Porta una serie de **ganchos proboscídeos** esclerotizados que son utilizados para anclarse en los tejidos del hospedador. Estos ganchos son de origen subepidérmico y cada uno consta de una región basal y una región distal. La forma, número y disposición de los ganchos proboscídeos tiene carácter diagnóstico (Figura 17.2).

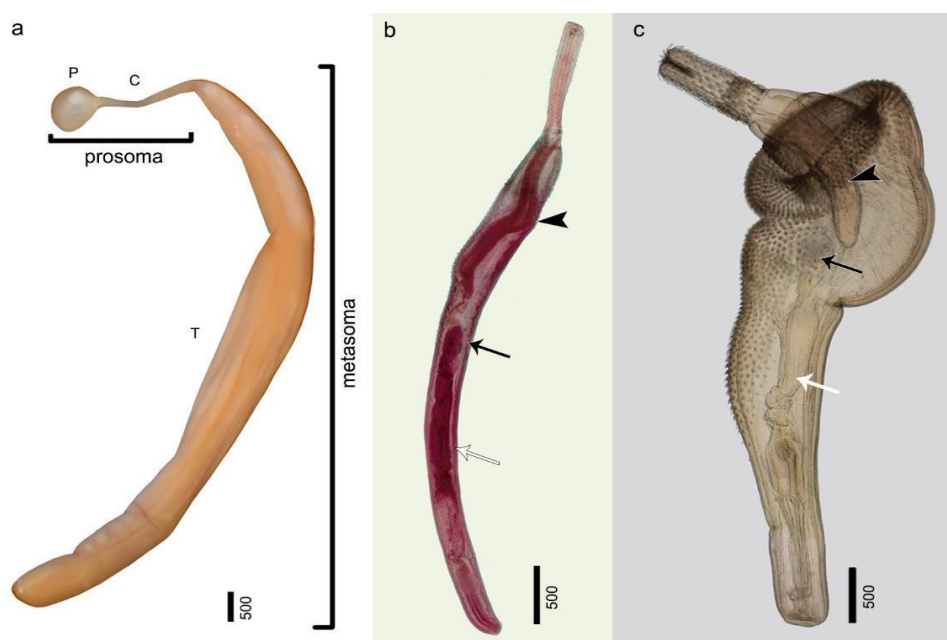
El **cuello** es una región lisa y desprovista de espinas, ubicada entre los ganchos basales de la probóscide y una invaginación de la pared corporal que marca el inicio del tronco. Tanto la probóscide como el cuello pueden invaginarse dentro del saco proboscídeo por acción de músculos retractores (ver más adelante).

El **tronco** es la parte más conspicua del cuerpo, se encuentra detrás del cuello y en muchas especies presenta regiones cubiertas por espinas que contribuyen a la fijación en la pared

intestinal y facilitan su desplazamiento dentro del hospedador (Figura 17.2). En algunos grupos el tronco presenta un aspecto anillado. Poseen dimorfismo sexual, siendo la hembra generalmente de mayor tamaño que el macho. En el extremo posterior del cuerpo se encuentra la abertura genital masculina o femenina (Figura 17.2).

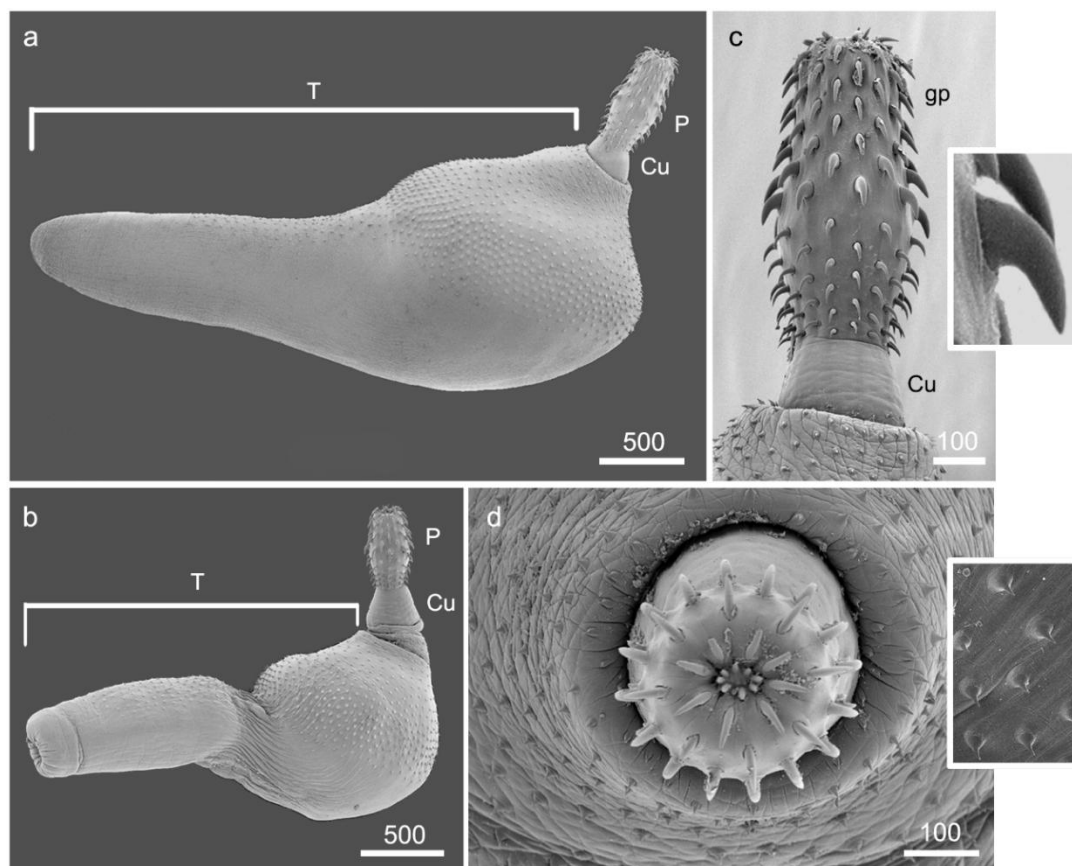
Figura 17.1

Morfología externa



a. *Profilicollis chasmagnathi* bajo lupa binocular. b. Acanthocéfalo teñido y fotografiado bajo microscopio óptico. c. *Corynosoma* sp. aclarado con lactofenol y fotografiado bajo microscopio óptico. Abreviaturas: P, probóscide; C, cuello; T, tronco. Se indican receptáculo de la probóscide (flecha negra corta), testículo (flecha negra) y glándulas de cemento (flecha blanca). Escala en micras.

Nota. Imagen b gentileza de Guillermo Panisse.

Figura 17.2*Corynosoma australe* fotografiado al microscopio electrónico de barrido

a. hembra, b. macho, c. probóscide, se observa detalle de gancho proboscídeo, d. vista apical de probóscide, se observa detalle de espinas del tronco. Abreviaturas: P, probóscide; Cu, cuello; T, tronco. Escala en micras.

Pared del cuerpo

La pared del cuerpo de los acantocéfalos está altamente especializada al estilo de vida parásito, por lo que la ausencia total del sistema digestivo se complementa con la presencia de un tegumento adaptado para la absorción de nutrientes. Su constitución general incluye un **tegumento**, una capa de **musculatura circular** y una capa más interna de **musculatura longitudinal** que contacta con la cavidad llena de fluido (Figura 17.3).

El **tegumento** está compuesto por un grueso **epitelio sincicial** cuya membrana posee numerosas invaginaciones que forman criptas, las cuales se abren a la superficie a través de poros que funcionan como un filtro, permitiendo que solo las partículas de cierto tamaño sean captadas por pinocitosis. El tegumento está tapizado externamente por una delgada capa de mucopolisacáridos y glicoproteínas denominada **glicocalix**. Debajo de la membrana plasmática se encuentra el **estrato en barras**, compuesto por un citoplasma homogéneo con fibras

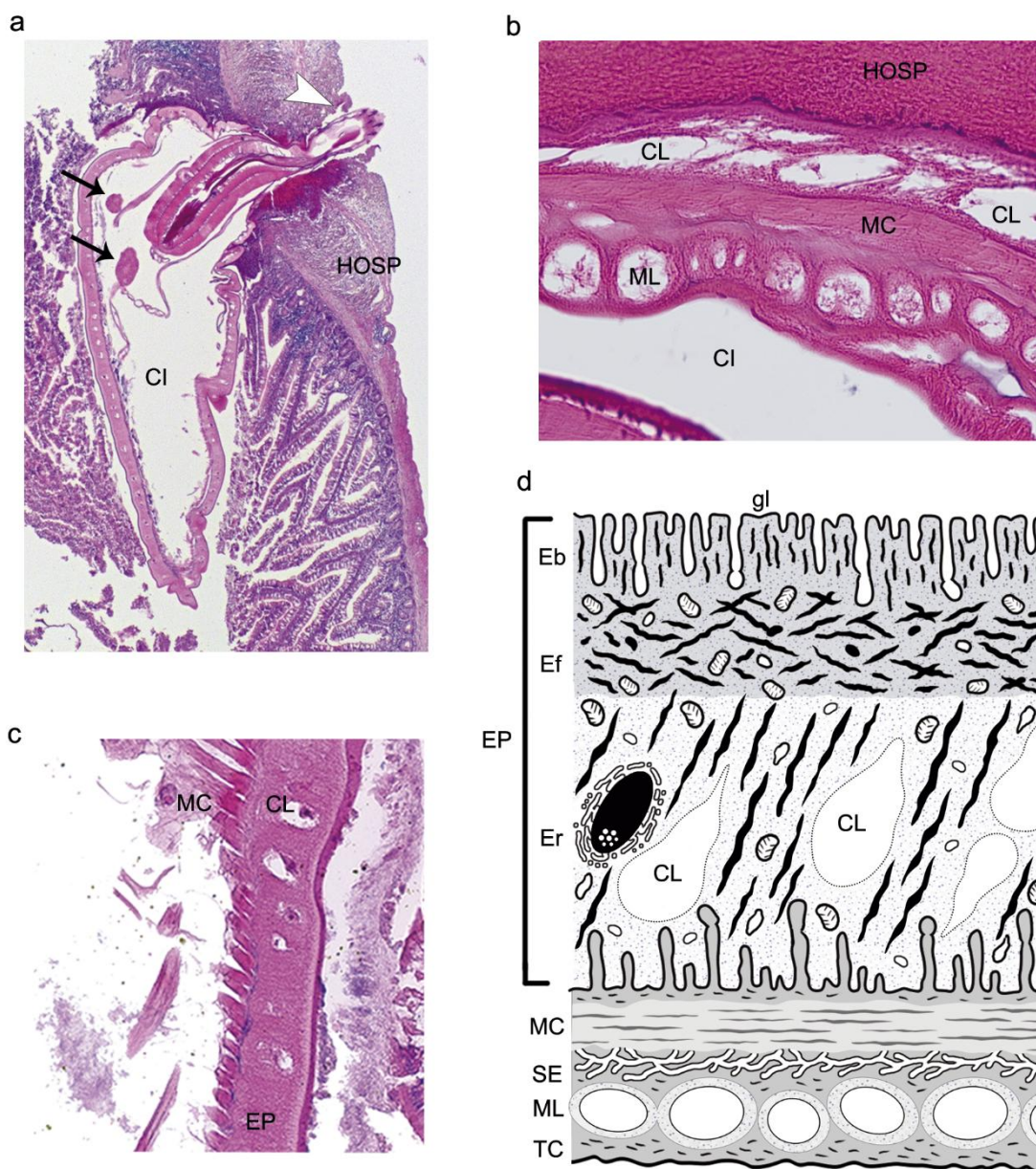
dispuestas radialmente, y que al estar atravesado por las criptas posee un aspecto estriado. A continuación, se observa un **estrato en fieltro**, algo más grueso y formado por una red de filamentos fibrosos desordenados, mitocondrias, gotas lipídicas, lisosomas y vesículas pinocíticas y fagocíticas, algunas conectadas a las criptas del estrato superior. En la base del tegumento se localiza el **estrato radial**, el más activo metabólicamente y responsable en gran medida de la estructura tegumentaria. Contiene gruesos filamentos anclados a la lámina basal, y es en donde se hallan los canales del **sistema lagunar**, depósitos de glucógeno, vesículas, lípidos y la mayoría de las organelas celulares, como mitocondrias, complejos de Golgi, lisosomas, ribosomas y núcleos. El **sistema lagunar** es una red de canales interconectados llenos de fluido que atraviesa el tegumento y las capas musculares subyacentes y es el responsable del transporte de nutrientes (Figura 17.3).

Por debajo de la capa tegumentaria se desarrollan una **capa de musculatura circular** externa y una **capa de musculatura longitudinal** en contacto con el compartimento fluido (Figura 17.3). La ultraestructura de la musculatura es inusual ya que se trata de haces huecos compuestos por un tubo miógeno externo de fibras y un centro no contráctil gelatinoso rico en glucógeno. Las fibras se hallan anastomosadas y su lumen es continuo con el sistema lagunar, lo que facilita un transporte eficiente de nutrientes y desechos a lo largo del organismo, al tiempo que funciona como un esqueleto hidrostático.

Toda esta compleja **pared corporal** proporciona a los acantocéfalos resistencia mecánica, flexibilidad y la capacidad de absorber nutrientes directamente del medio intestinal del hospedador (Roberts et al., 2009).

Figura 17.3

Pared del cuerpo



a, corte histológico sagital de un acantocéfalo sujeto al intestino del hospedador, se señalan los testículos (flechas largas) y la probóscide (flecha corta). b. detalle de la pared del cuerpo en corte sagital. c. detalle de la pared del cuerpo en corte transversal. d. Esquema detallado de la pared del cuerpo. Abreviaturas: HOSP, hospedador; CL, canales lagunares; gl, glicocálix; EP, epitelio; Eb, estrado en barra; Ef, estrato fibroso; Er, estrato radial; MC, musculatura circular; ML, musculatura longitudinal; SE, sistema excretor; TC, tejido conectivo; CI, cavidad interna.

Nota. Imágenes a y b gentileza de Sofía Capasso, imagen b gentileza de Guillermo Panisse, d, ilustración gentileza de Edgardo “Kabe” Solas.

Anatomía interna

Internamente, en el extremo anterior del cuerpo se hallan las estructuras responsables de la eversión de la probóscide. Este proceso ocurre por presión hidrostática y mediante la acción conjunta del sistema lagunar, la musculatura, y los **lemniscos**, que son estructuras alargadas y llenas de fluido, rodeados por el **músculo retractor** del cuello. Cuando este músculo se contrae, el líquido contenido en los lemniscos es empujado hacia el sistema lagunar del tegumento del cuello y la probóscide, lo que genera la extrusión de ambas estructuras. El tronco encierra una cavidad llena de fluido que contiene los **sacos ligamentarios**, estructuras alargadas y huecas de tejido conectivo suspendidos en la cavidad, contienen a las gónadas y se extienden desde la parte posterior del saco de la probóscide hasta la parte posterior del cuerpo (Figura 17.4).

Su **sistema reproductor** de los acantocéfalos es conspicuo, los órganos se hallan contenidos dentro de uno o dos sacos ligamentarios que pueden ser permanentes o desintegrarse con la maduración del parásito, dependiendo de la especie. En las **hembras**, el **ovario** madura y se fragmenta en numerosas **bolas ováricas** durante la etapa juvenil, las cuales flotan libremente en la cavidad del cuerpo o se hallan sostenidas dentro de los **sacos ligamentarios**, creciendo antes de la fecundación. Cada bola ovárica contiene una oogonia sincicial, responsable de la producción de ovocitos maduros y de su soporte nutricional y mecánico. La fecundación ocurre dentro de estas bolas, allí las cigotas inician su desarrollo antes de liberarse en la cavidad corporal, donde se completa la embriogénesis. En la parte posterior del saco ligamentario se encuentra la **campana uterina**, un órgano muscular en forma de embudo que actúa como filtro, permitiendo el paso de los huevos maduros hacia el **útero** y la **vagina**, mientras que los huevos inmaduros son devueltos a los sacos ligamentarios a través de pequeñas hendiduras. Los huevos maduros son generalmente ovalados y se distinguen tres membranas, la membrana del ovocito, la membrana de fertilización y la membrana de la cáscara que puede variar en espesor (Figura 17.4).

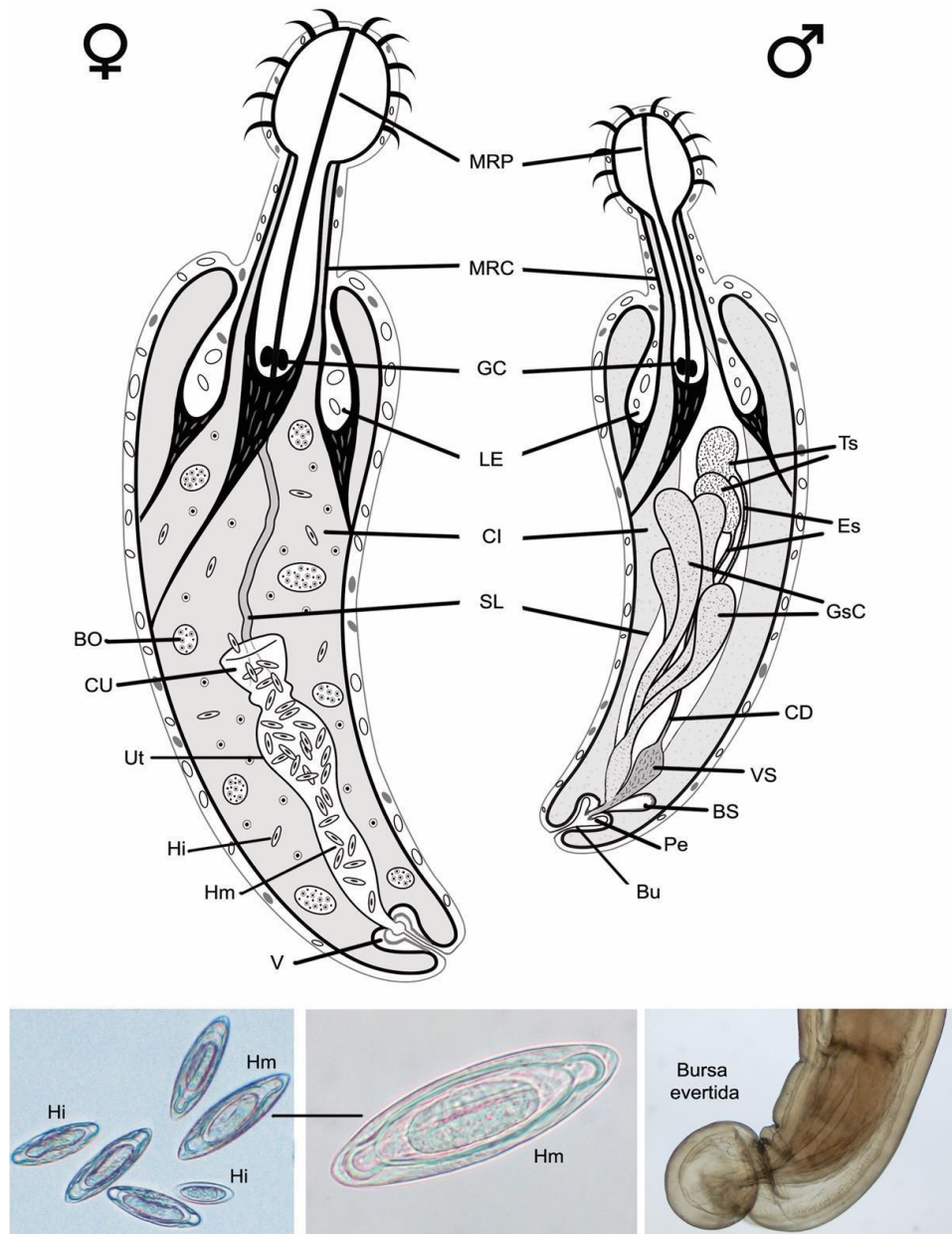
Los **machos** presentan **dos testículos** en tándem contenidos en un **saco ligamentario**, cuyos **espermiductos** confluyen en un **conducto deferente**, que puede expandirse para formar una **vesícula seminal**, la cual conduce a un órgano copulador o **pene**. Además, poseen entre una y ocho **glándulas del cemento** que drenan su contenido al espermiducto o a la vesícula seminal. Luego de la cópula, las glándulas del cemento liberan una sustancia que se endurece rápidamente y sella la vagina de la hembra. El pene se aloja dentro de una **bolsa copuladora o bursa** en forma de campana, la cual se everta por acción de la **bolsa de Saeftigen**, un saco muscular que, al contraerse, impulsa el líquido del sistema lagunar hacia la bursa, generando la presión hidrostática necesaria para su proyección (Figura 17.4).

El **sistema nervioso** de los acantocéfalos se halla muy reducido, consta de un **ganglio cefálico** ubicado dentro del saco proboscideo (Figura 17.4), del cual surgen nervios hacia la pared del tronco, los órganos reproductores, la probóscide y distintos órganos sensoriales ubicados en la base y el extremo de la probóscide, en los laterales del cuello, y en el área genital del macho entre otros. El ganglio cefálico regula la actividad muscular e integra las señales

recibidas provenientes de los órganos sensoriales. Estos órganos se ubican justo debajo del fondo de depresiones circulares formadas por el adelgazamiento del tegumento, que se asemejan a poros. Dependiendo del taxón, estas depresiones pueden situarse en la punta de elevaciones cónicas del tegumento presomal, similares al cráter de un volcán.

Figura 17.4

Ilustración esquemática de hembra y macho de acantocéfalos



Abreviaturas: MRP, músculo retractor de la probóscide; MRC, músculo retractor del cuello; GC, ganglio cefálico; LE, lemnisco; CI, cavidad interna; SL, saco ligamentario; BO, bola ovígera; CU, campana uterina; U, útero; Hi, huevo inmaduro; Hm, huevo maduro; V, vagina; Ts, testículos; Es, espermiductos; CD, conducto deferente; GsC, glándulas del cemento; VS, vesícula seminal; BS, bolsa de Saeftigen; Pe, pene; Bu, bursa.

Nota. Ilustración gentileza de Edgardo "Kabe" Solas.

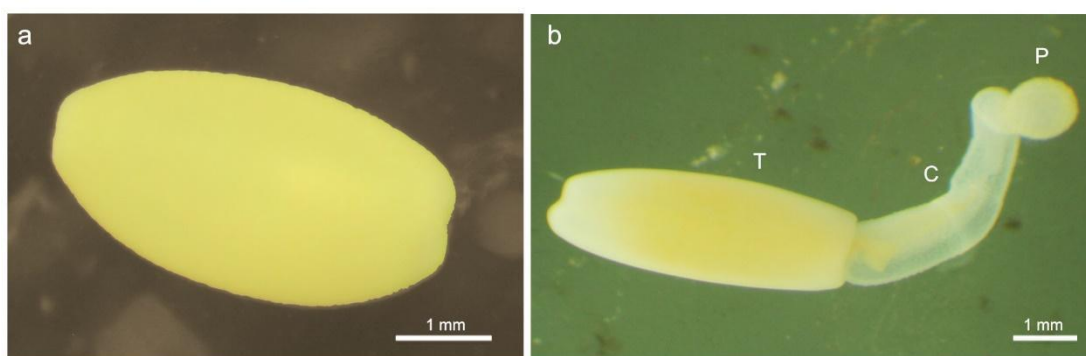
La mayoría de los acantocéfalos carecen de **sistema excretor** y las sustancias de desecho se eliminan por difusión a través de la pared del cuerpo, se cree que las criptas de la capa externa del tegumento están involucradas en la descarga de iones, agua y otros desechos metabólicos. Solo algunos acantocéfalos (Oligacanthorhynchida) poseen un sistema excretor del tipo protonefridial (Figura 17.3d). Los acantocéfalos carecen de sistema circulatorio y tampoco existen órganos respiratorios, el intercambio gaseoso ocurre por difusión simple a través de la pared del cuerpo.

Estadios larvales

Dentro del huevo se desarrolla una larva **acantor**, alargada y con un rostelo con seis a ocho ganchos en su extremo anterior, que emerge del huevo cuando este ingresa al hospedador intermediario, un artrópodo. Allí atraviesa la pared del intestino del hospedador y evoluciona la acantela, que crece y desarrolla los primordios genitales. El siguiente estadio es la larva infectiva o cistacanta que en general posee los extremos invaginados dentro de una pared quística de aspecto hialino (Figura 17.5a). Cuando el hospedador intermediario artrópodo o el hospedador paraténico (ej. peces) es ingerido por el hospedador definitivo, la proboscidea se evierte (Figura 17.5b), se adhiere a la pared intestinal y madura sexualmente.

Figura 17.5

Larva cistacanta de Profilicollis chasmagnathi en hemocèle de cangrejo



a. larva con extremos invaginados. b. probóscide y cuello evaginado luego de ser ingerida por hospedador definitivo.

Phylum Chaetognatha

Introducción

Los chaetognatos comprenden unas 150 especies de invertebrados marinos, principalmente planctónicos, voraces depredadores. Son de tamaño moderado, con una longitud de entre 0,5 y 12 cm. Se distribuyen por todos los océanos del mundo (Brusca et al., 2023).

Morfología

Son hidrodinámicos, con una simetría bilateral prácticamente perfecta. Internamente, septos transversales dividen el cuerpo celomado en cabeza, tronco y cola. La cabeza presenta una boca situada ventralmente en una depresión llamada vestíbulo. Lateralmente a la boca se encuentran largas espinas prensiles, móviles, y delante de la boca se encuentran hileras de dientes cuticulares. Los márgenes dorsolaterales de la cabeza poseen un pliegue muscular llamado capucha. Un par de pequeños fotorreceptores pigmentados se encuentran dorsalmente en la cabeza. También dorsalmente se encuentra un anillo de células ciliadas, la corona ciliada, que probablemente desempeña funciones quimiorreceptoras. El tronco posee uno o dos pares de aletas laterales horizontales, y la cola una aleta caudal. Las aletas son pliegues epidérmicos simples que encierran una gruesa lámina de matriz extracelular de soporte; ciertas células epidérmicas alargadas forman los radios de las aletas. El tronco contiene el intestino recto, que termina ventralmente en la unión tronco-cola, y dos ovarios. Los gonoporos femeninos se ubican lateralmente en el extremo posterior del tronco. Los testículos ocupan la cola, que suele estar llena de masas de espermatozoides en proceso de diferenciación. Dos vesículas seminales sobresalen lateralmente, entre las aletas laterales y caudal (Müller et al., 2005).

La epidermis es estratificada con una delgada cutícula en la región ventral de la cabeza. Presentan una musculatura organizada longitudinalmente, ubicada en cuadrantes. El celoma es impar y reducido en la cabeza, aunque un par de mesenterios lo divide en dos bolsas en el tronco y la cola.

El sistema nervioso ventral con una cadena ganglionar circumesofágica, un ganglio ventral en el tronco y los nervios que conectan estos ganglios ventrales con el plexo neuronal intraepidérmico y basiepidérmico.

El órgano retrocerebral, una estructura presumiblemente sensorial, está incrustado en la parte posterior del cerebro y se abre dorsalmente a través de dos conductos cortos que convergen en un solo poro.

Figura 17.6

Aspecto general de un Chaetognatha

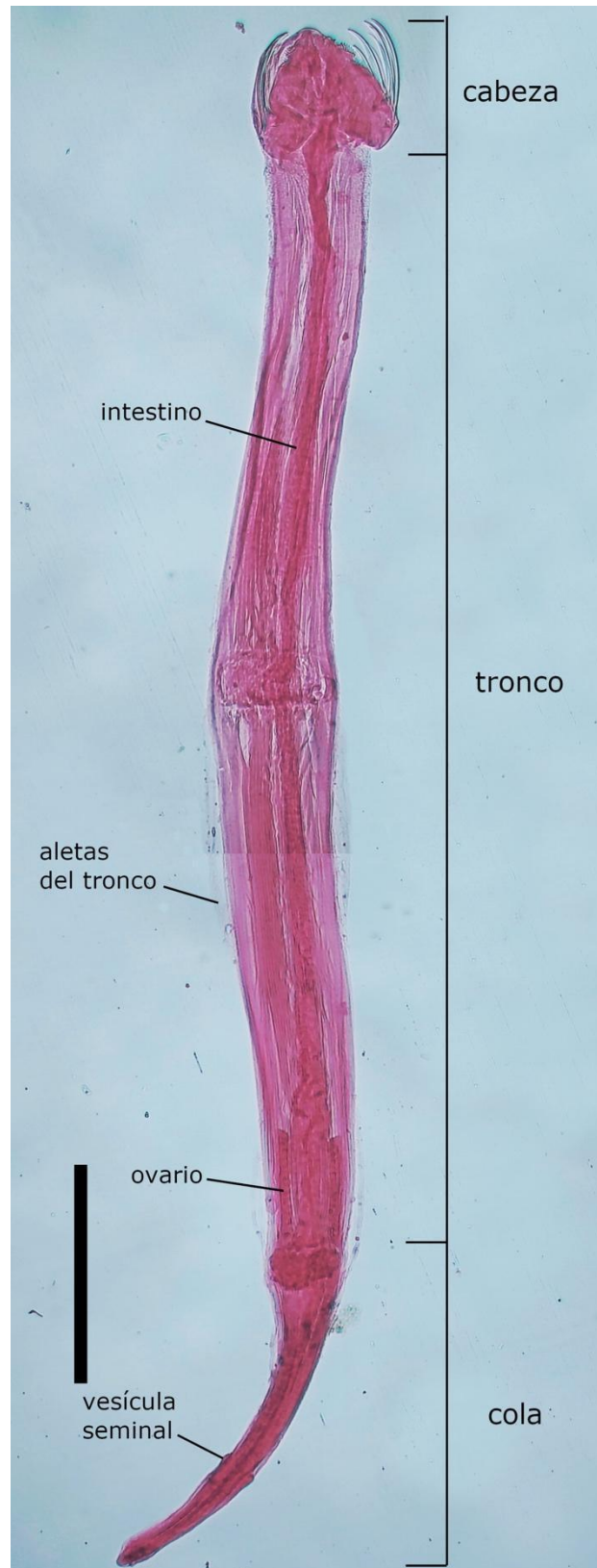


Figura 17.7

Detalle de la cabeza de un Chaetognatha



Escala: 50 μ m.

Referencias

- Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates, Fourth Edition*. Oxford University Press.
- Müller, C. H. G., Harzsch, S. y Perez, Y. (2005). Chaetognatha. En A. Schmidt-Rhaesa (Ed.), *Miscellaneous Invertebrates* (pp 164-282). De Gruyter Brill.
- Roberts, L., Schmidt, G. D. y Janovy, J. (2009). *Foundations of Parasitology*. G.D. Schmidt & L.S. Roberts. Boston: McGraw-Hill Education. 701pp.

CAPÍTULO 18

Phylum Nematoda y Phylum Nematomorpha

Julia Inés Díaz, Francisco Brusa y Lisandro Negrete

Phylum Nematoda

Los nematodos (del griego *nema*: hilo; *eidés*: con aspecto de) forman un grupo extenso de animales bilaterales, acelomados fluidos con distribución mundial (Bush et al., 2001). Habitan ambientes terrestres, marinos y de agua dulce, y se encuentran en casi todos los hábitats húmedos. Si bien la mayoría de los nematodos son de vida libre, este *phylum* incluye numerosos parásitos de plantas y animales, muchos de los cuales afectan la producción agrícola-ganadera tienen implicancias en la salud del ser humano, animales domésticos o silvestres.⁵

Morfología externa

La mayoría de los nematodos son organismos alargados, blanquecinos, con extremos afilados y sección transversal redonda, por lo que se los conoce comúnmente como *gusanos redondos*. Su tamaño puede variar desde unos pocos milímetros hasta varios centímetros. Son dióicos con dimorfismo sexual, siendo la hembra generalmente de mayor tamaño que el macho (Figura 18.1).

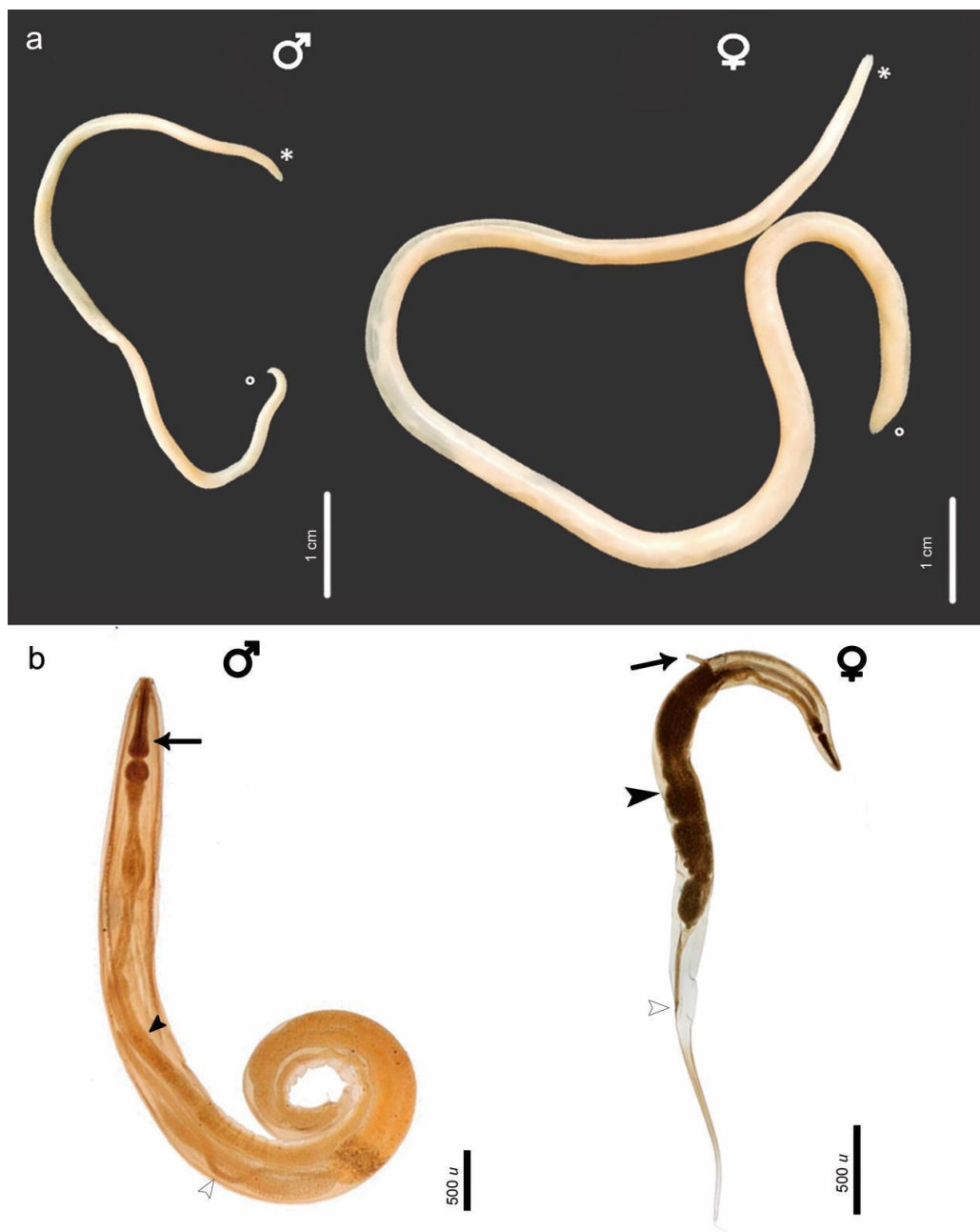
En ambos sexos, la boca se encuentra en posición terminal en el extremo anterior, y puede estar rodeada por seis o tres pequeños labios, u otras estructuras derivadas dependiendo del grupo, como pseudolabios laterales o interlabios, etc. (Figura 18.2).

El ano (o cloaca en el caso de los machos) es una hendidura ventral, transversal, subterminal. El extremo posterior del macho suele ser curvado (forma de J) y presentar diferentes estructuras asociadas al proceso de cópula (ej. papilas, alas caudales, bursa, espículas, etc.) (Figura 18.3). En cambio, el extremo posterior de las hembras no presenta una curvatura notable (Figuras 18.1 y 18.6).

⁵ En este capítulo se hará énfasis sobre la morfología de los nematodos zooparásitos.

Figura 18.1

Morfología externa

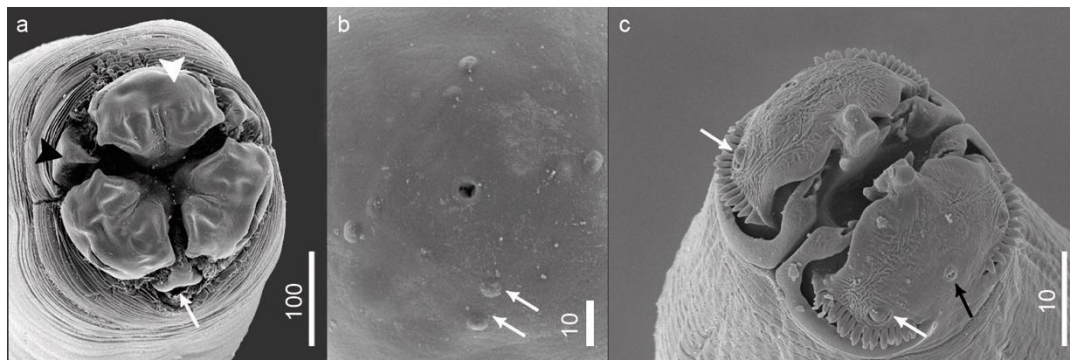


a. *Sulcascaris sulcata*, macho y hembra fotografiados en lupa binocular, * extremo anterior, °extremo posterior. b. *Wallcomia hugoti* aclarados y observados al microscopio óptico, macho indicando esófago muscular (flecha larga), intestino (flecha corta negra) y testículo (flecha corta blanca) y hembra indicando vulva eversible (flecha larga), útero /flecha corta negra) y ano (flecha blanca).

Nota. Imagen a, gentileza de Ezequiel Palumbo, imagen b, gentileza de Victoria Canova.

Figura 18.2

Extremos anteriores de nematodos zooparásitos fotografiados al microscopio electrónico de barrido



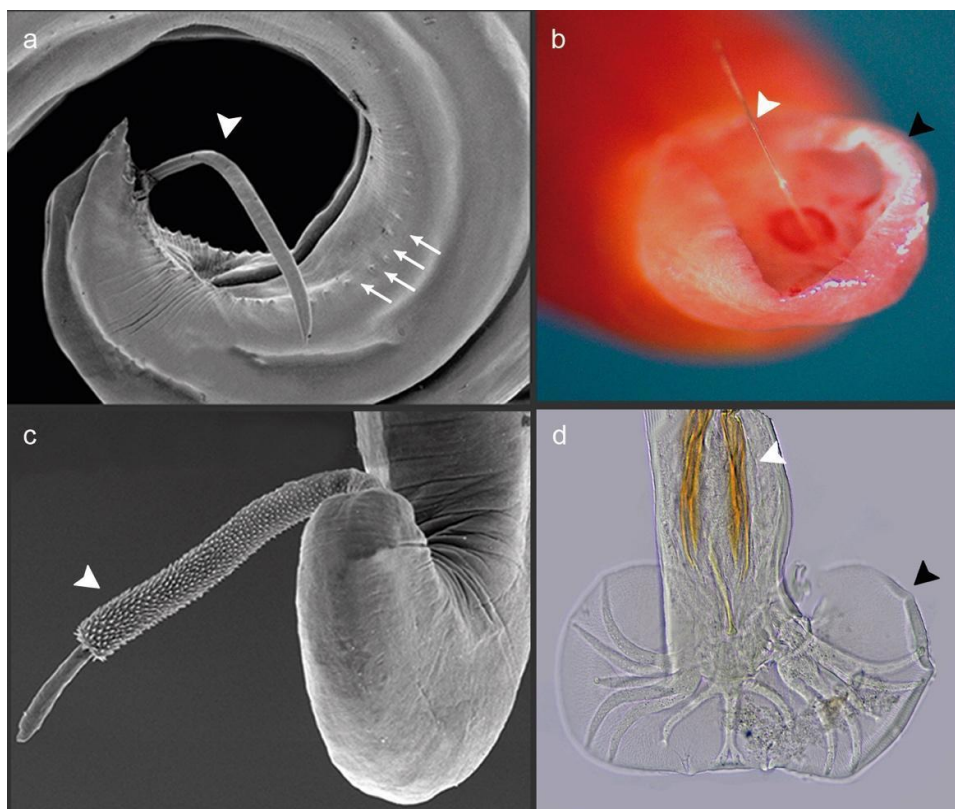
a. *Contracaecum* sp. portando tres labios (flecha blanca), interlabios (flecha negra), poro excretor ventral (flecha blanca delgada). b. *Pelecitus tercostatus*, se observan boca circular y papilas cefálicas (flechas). c. *Ingliseria cirrohamata* con dos pseudolabios, se indican papilas cefálicas (flecha blanca) y ánfidos (flecha negra). Escala en micras.

Nota. Imagen a gentileza de Lucas Garbin.

Pared del cuerpo

La pared del cuerpo de los nematodos está formada por una **cutícula** de naturaleza proteica que recubre todo el cuerpo, el estomodeo, proctodeo, poro excretor y vagina. A lo largo de la cutícula se observan **estriaciones transversales** que no corresponden a estructuras internas, ya que el animal no es segmentado. Además, puede presentar diferentes engrosamientos laterales, sublaterales, caudales, conocidos como **alas**. En algunos grupos pueden desarrollarse una serie de costillas o áreas cuticulares elevadas dispuestas longitudinalmente conocidas como **synlophe**, u otras **ornamentaciones** cuticulares como **cordones**, **espinas**, etc. (Figura 18.4).

La **cutícula**, es secretada por la hipodermis, es elástica pero poco extensible, adquiere mayor o menor grosor de acuerdo a los grupos. Se compone de tres capas, la más externa es la **capa cortical**, compuesta por aminoácidos, colágeno y una polifenol-oxidasa. Puede mostrar estriaciones, pelos, púas, papilas y poros para el intercambio con el entorno. En su superficie, se observa una fina capa lipídica, llamada **epicutícula** de naturaleza antigénica. La **capa media o matriz** presenta una serie de canales llenos de una sustancia rica en aminoácidos aromáticos, y una matriz compuesta por proteínas albuminoideas de bajo peso molecular, así como proteínas fibrosas similares a la elastina y la fibrina. También se pueden encontrar hidratos de carbono y algunos lípidos. Finalmente, la **capa fibrosa o basal** es la más interna y se divide en tres estratos: externo, medio e interno. Esta capa contiene colágeno (Figura 18.5).

Figura 18.3*Extremos posteriores de nematodos zooparásitos machos*

a. *Contracaecum* sp. b. *Dioctophyme renale* fotografiado a lupa binocular. c. *Trichuris navonae*. d. *Wallcomia hugoti*. Se indican espículas (flecha blanca), papilas caudales (flecha blanca delgada) y bursa caudal (flecha negra).

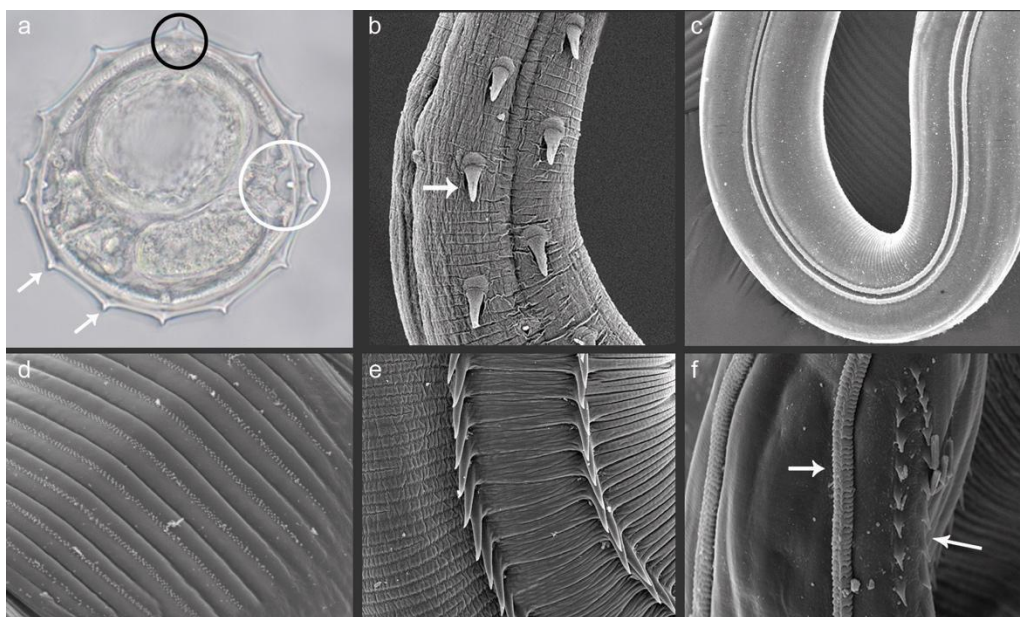
Nota. Imágenes gentileza de Lucas Garbin (a), Marcos Butti (b), Rosario Robles (c), Victoria Canova (d).

Inmediatamente debajo de la cutícula y separada por una lámina basal, se encuentra la **hipodermis**, la cual está constituida por un tejido citoplasmático sincicial o celular (Figura 18.5), con los núcleos situados en zonas engrosadas que forman las **bandas hipodérmicas longitudinales** (Figuras 18.4a y 18.5a). Estas bandas o cordones recorren el cuerpo y dividen la musculatura somática subyacente en cuatro cuadrantes. Las bandas hipodérmicas dorsal y ventral contienen los **cordones nerviosos longitudinales** (Figuras 18.4a y 18.5a), y en cada banda lateral está presente un **canal excretor** (Figuras 18.4a, 18.5a, 18.6 y 18.7). Internamente a la hipodermis se encuentran los **músculos longitudinales**, una sola capa de células mioepiteliales de gran tamaño. Estas células son intermedias entre lisas y estriadas, constan de una porción contráctil adosada a la hipodermis y una porción protoplasmática en la cual se encuentra el núcleo, las mitocondrias y la acumulación de glucógeno y grasas. La porción protoplasmática emite prolongaciones hacia los nervios que corren por los canales hipodérmicos dorsal y ventral (Figura 18.5).

La presión ejercida por el líquido mantiene la forma del cuerpo y actúa como un **esqueleto hidrostático** contra el cual los músculos y toda la pared corporal actúan para lograr la locomoción. Los paquetes musculares dorsales y ventrales longitudinales de un lado y del otro del cuerpo funcionan de manera antagónica. Cuando un campo muscular se contrae, el lado opuesto del cuerpo se alarga para aliviar la presión hidrostática. Las contracciones alternadas de los campos musculares resultan en ondas sinusoidales en el plano dorsoventral que se desplazan a lo largo de la longitud del cuerpo.

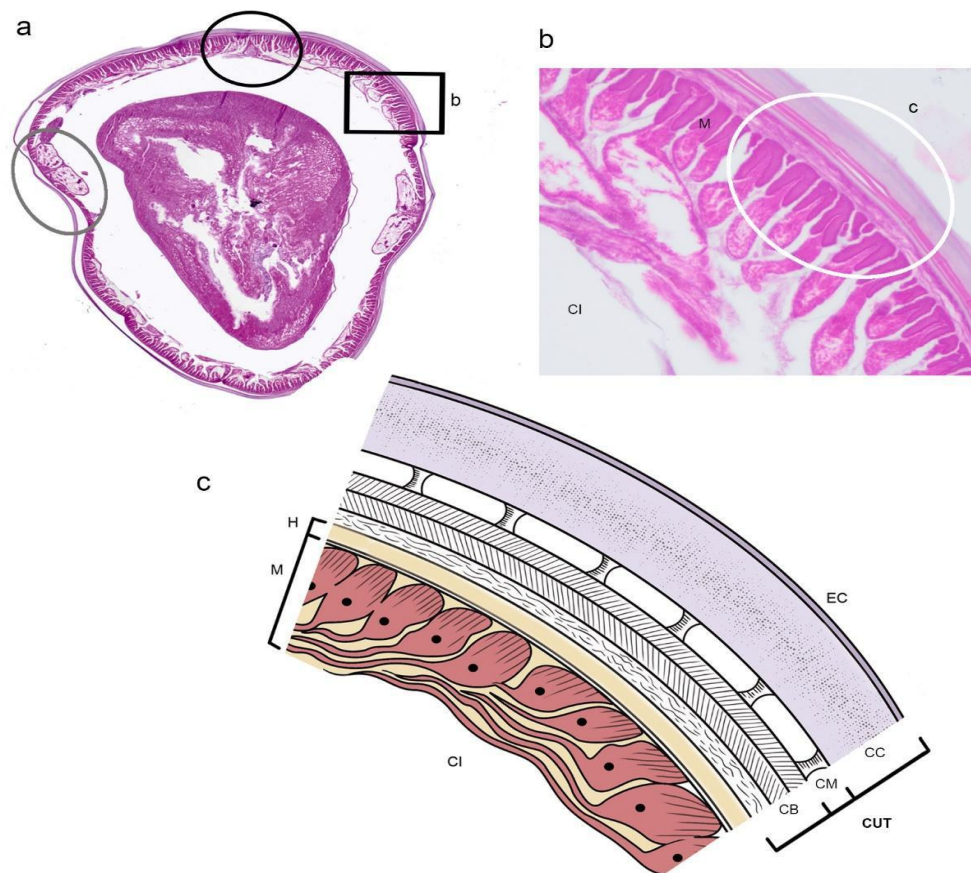
Figura 18.4

Estructuras y ornamentaciones cuticulares



a. corte transversal a nivel del intestino mostrando synlophe (flechas), cordón hipodérmico dorsal (círculo negro), cordón hipodérmico lateral con canal excretor (círculo blanco). b. espinas laterales (flecha). c. surco lateral. d. estriaciones transversales. e. espinas dobles laterales. f. cordón cefálico y espinas.

Nota. Imagen gentileza de Victoria Canova (a), Rosario Robles (d).

Figura 18.5*Pared del cuerpo*

a. Corte transversal de *Ascaris lumbricoides* a nivel del intestino, en el que se destacan los cordones hipodérmicos dorsal (óvalo negro) y lateral (óvalo gris). b. detalle de la pared del cuerpo. c. Esquema de las capas de la pared del cuerpo. Abreviaturas: EC, epicutícula; CUT, cutícula; CC, capa cortical; CM, capa media o fibrosa; CB, capa basal; H, hipodermis; M, musculatura; CI, cavidad interna.

Nota. Captura de imágenes gentileza de Guillermo Panisse. Ilustración de Edgardo “Kabe” Solas.

Anatomía interna

El **sistema digestivo** es completo, formado por un tubo largo y recto que va desde la boca hasta el ano o cloaca en el caso de los machos (Figuras 18.6 y 18.7). La **boca** generalmente abre en una **cavidad bucal o estoma** seguida por una **faringe o esófago muscular** (Figuras 18.1b, 18.6 y 18.7) que se utiliza para succionar el alimento hacia el intestino en oposición a la alta presión hidrostática del compartimento del tejido conectivo. La **faringe** es redonda en la sección transversal, y en reposo, su lumen está colapsado y tiene una forma **trirradial** (en forma de Y).

Cuando se llena de alimento, el lumen se expande y se vuelve circular. Luego de la faringe o esófago muscular puede observarse un esófago glandular que es en donde comienza la digestión, este se continúa con un **intestino** medio (Figuras 18.6 y 18.7) que es un tubo aplanado dorsoventralmente, que se extiende hacia atrás para unirse al corto **recto** recubierto de cutícula.

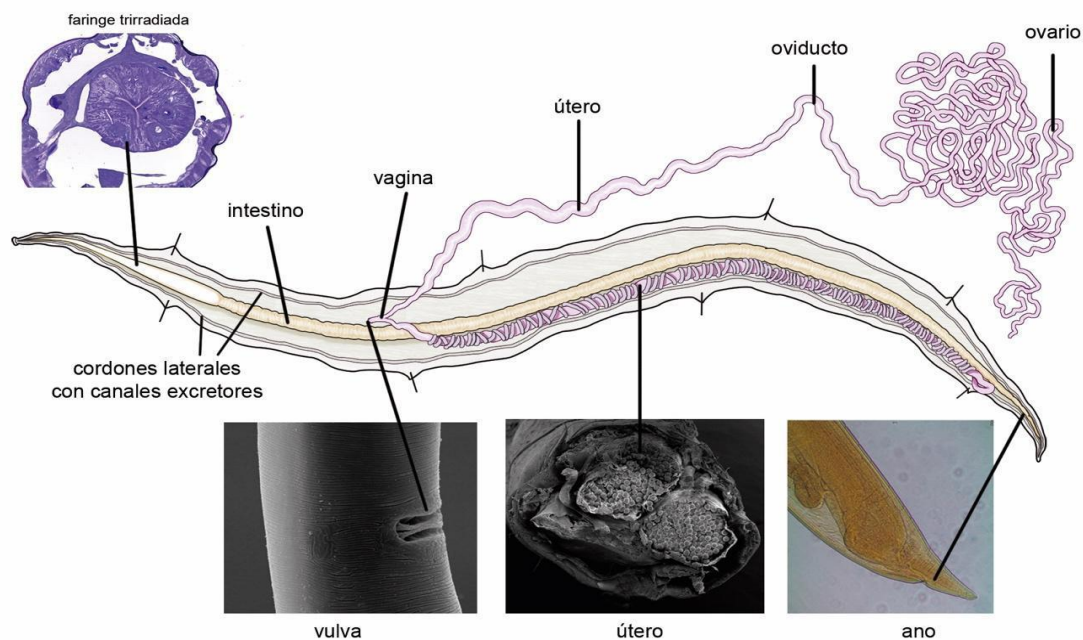
Los **sistemas reproductivos** en ambos sexos son tubos largos y afilados, enrollados en el compartimento del tejido conectivo (Figuras 18.6 y 18.7). El **sistema reproductivo femenino** (Figura 18.6) en general tiene forma de Y, cada brazo consta de un **ovario** en el extremo ciego, un **oviducto** y un **útero**, estos últimos se unen para formar una **vagina común** que abre al exterior en la **vulva** (de manera independiente del tubo digestivo) ubicada en la línea media ventral, a diferentes distancias del extremo anterior. La vulva puede ser una simple hendidura (Figura 18.6), poseer un apéndice vulvar o ser eversible (Figura 18.1b). Los ovarios son sólidos, y forman una masa de hilos de pequeño diámetro en el centro. Los oviductos tienen un diámetro mayor y es en donde ocurre la fertilización de los óvulos. Las partes más anchas son los úteros, donde los huevos fertilizados ingresan. Aquí, reciben una cáscara quitinosa y experimentan el desarrollo embrionario. Muchas hembras de nematodes son ovovivíparas, por lo que las larvas eclosionan en el útero.

El **sistema reproductivo masculino** es esencialmente un solo tubo largo y muy enrollado (Figura 18.7). El extremo libre del tubo es el **testículo**, que continúa como un **conducto deferente** más grueso, este último se ensancha formando una **vesícula seminal**, que conduce los espermatozoides a través de un corto **conducto eyaculador** hacia la **cloaca**. Generalmente presentan dos **espículas copulatorias** quitinosas contenidas en vainas espiculares en la pared de la cloaca. Pueden evertirse a través de la cloaca y se utilizan para mantener abierta la vulva de la hembra durante la cópula. En algunos grupos puede existir un cirro, espinoso o no, o un gubernáculo que orienta a las espículas en la cópula (Figura 18.4). El extremo posterior del macho puede portar otras estructuras como papilas, ala caudal y/o área rugosa, que intervienen en la cópula (Figura 18.4).

En los nematodes el **sistema excretor** tiene características únicas en el reino animal, puede ser glandular o tubular. El primero es el más simple y se halla en nematodes más basales, consta de una o dos células grandes (*renetas*) que colectan los productos de excreción y los elimina por un **poro excretor** cerca del extremo anterior (Figura 18.8). El sistema tubular es el más común dentro del grupo y consta de un sistema de canales en forma de H o U que son prolongaciones citoplasmáticas de una o dos células excretora de gran tamaño (Figura 18.8). Los canales corren por los cordones hipodérmicos laterales longitudinalmente (Figuras 18.4a y 18.7) y se conectan entre sí mediante un canal transversal cerca del extremo anterior del cuerpo, y un conducto excretor corto lleva el fluido hasta el poro excretor que se ubica en la línea media ventral (Figura 18.2a). Este sistema cumple una función principalmente osmorreguladora.

Figura 18.6

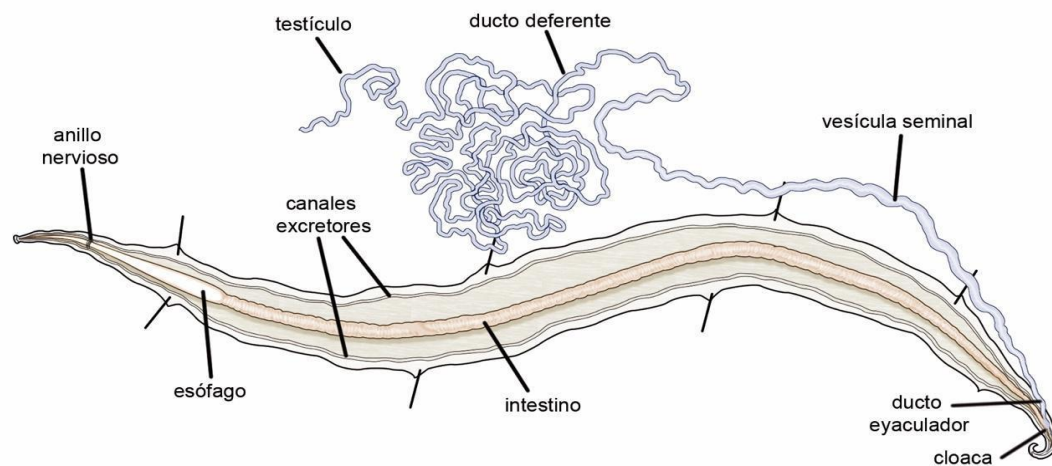
Disección esquemática de hembra de nematode



Nota. Ilustración gentileza de Edgardo “Kabe” Solas.

Figura 18.7

Disección esquemática de macho de nematode



Nota. Ilustración gentileza de Edgardo “Kabe” Solas.

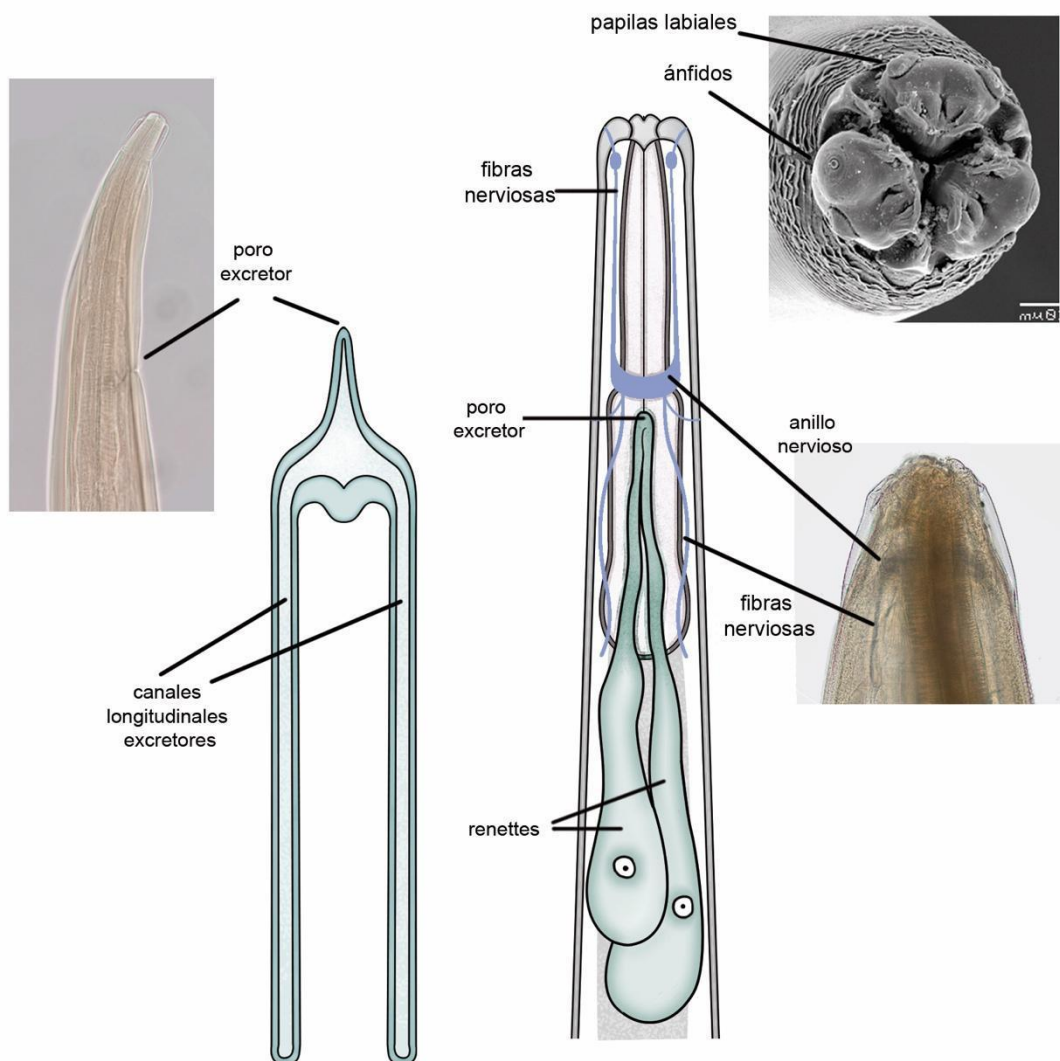
El **sistema nervioso** de los nematodes es muy sencillo, consta de un **anillo nervioso** que rodea la primera porción del tubo digestivo del que parten **cordones nerviosos dorsal y ventral** hacia los extremos del cuerpo (Figura 18.8). Existen terminaciones nerviosas hacia órganos de

los sentidos como *papilas labiales*, *papilas caudales*, *cilios*, *deiridos*, *ánfidos*, *fasmidios*, los más importantes ubicados en los extremos anterior y posterior del cuerpo (Figura 18.8).

Los nematodos carecen de sistema circulatorio. El transporte se realiza mediante el movimiento del fluido del compartimento del tejido conectivo.

Figura 18.8

Sistema excretor y sistema nervioso de nematodos



Nota. Fotografías gentileza de Victoria Canova y de Guillermo Panisse. Ilustración gentileza de Edgardo “Kabe” Solas.

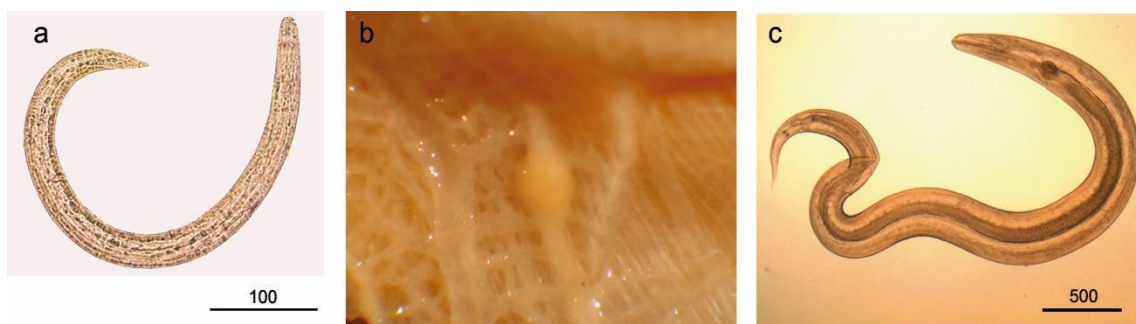
Estadios inmaduros

Luego de la eclosión los nematodos pasan por cuatro estadios juveniles y cuatro mudas de la cutícula hasta alcanzar la madurez. Durante su desarrollo los juveniles sufren cambios

morfológicos más o menos evidentes dependiendo de los grupos, como formación de nuevas estructuras en el extremo anterior (ej. labios, dientes, papilas, etc.) y posterior (ej. forma de la vaina, largo de la cola), modificaciones en la morfología del sistema digestivo asociados a cambios en la alimentación, y el desarrollo de los órganos reproductores. Los ciclos de vida son sumamente variados, entre los zooparásitos los estadios juveniles pueden ser de vida libre o parásitos. Muchos juveniles se enquistan en los tejidos de sus hospedadores intermediarios (Figura 18.9).

Figura 18.9

Estadios juveniles 3 de nematodes



a. *Aelurostrongylus abstrusus*. b. *Strongyluris* sp. enquistado en tejido del hospedador. c. *Strongyluris* sp. desenquistado.

Nota. Fotografías gentileza de Romina Valente.

Phylum Nematomorpha

Los nematomorfos son un pequeño grupo de alrededor de 365 especies descritas, comúnmente conocidos como gusanos crin de caballo. Miden entre 1 y 3 mm de diámetro y hasta 1 m de longitud. La mayoría de las especies se encuentran en agua dulce (Gordioidea) (Brusca et al., 2023; Ruppert et al. 2004).

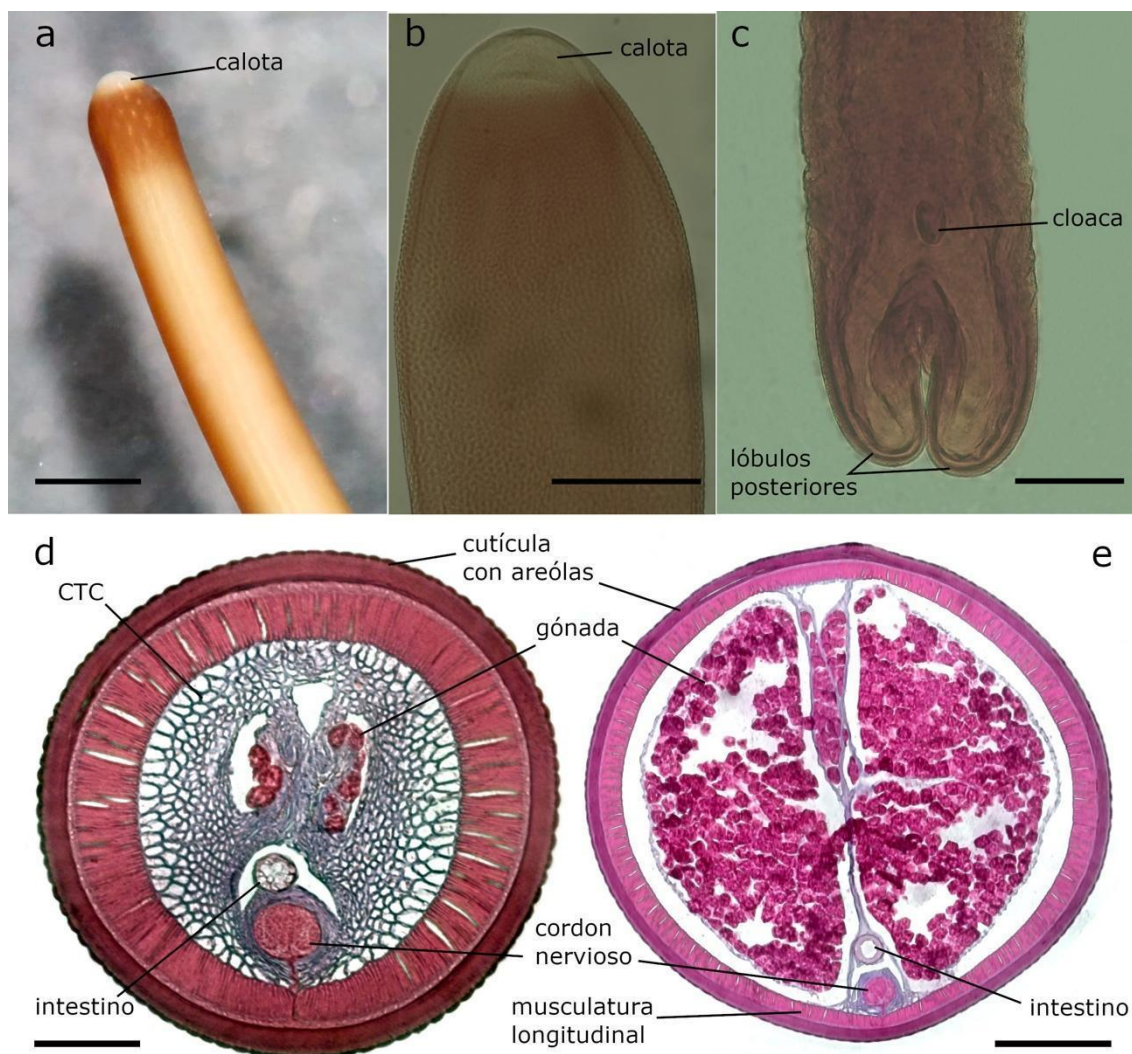
Son acelomados con células mesenquimáticas y órganos que ocupan el compartimiento del tejido conectivo (CTC). Las gónadas son voluminosas y ocupan un gran volumen del cuerpo (Figura 18.10). El tracto digestivo es en gran parte no funcional. Los nematomorfos poseen solo musculatura longitudinal (Figura 18.10).

La cutícula es muy gruesa y consta de una capa externa homogénea y una capa interna fibrosa, laminada. Esta capa homogénea suele formar protuberancias, verrugas o papilas (areólas), algunas de las cuales presentan espinas apicales o poros. Algunas especies presentan dos o tres lóbulos caudales en el extremo posterior, que pueden presentar dimorfismo sexual (Figura 18.10).

La epidermis forma cordones epidérmicos ventrales (Gordioidea), o dorsales y ventrales (Nectonematoidea) que contienen tractos nerviosos longitudinales. En Gordioidea, el cordón ventral se encuentra en posición submuscular y está conectado a la epidermis por una delgada lámina (Figura 18.10). Debajo de la epidermis se encuentra una sola capa de células musculares longitudinales.

Figura 18.10

Detalle de la morfología externa e interna de nematomorfos



a, vista general del extremo anterior de un nematomorfo adulto; b, detalle de la calota despigmentada; c, extremo posterior de un macho con dos lóbulos posteriores; d y e cortes transversales de nematomorfos adultos a la con distinto estado de maduración de la gónada. CTC, compartimiento del tejido conectivo. Escalas: a, 300 μ m, b y c, 150 μ m, d y e, 100 μ m.

Referencias

- Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates, Fourth Edition*. Oxford University Press.
- Bush A. O., Fernández J. C., Esch G. W. y Seed J. R. (2001) *Parasitism*. The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 566 pp.
- Ruppert E. E., Fox R. S. y Barnes R. D. (2004). *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach*, 7th Ed Brooks/Cole Thompson, Belmont, 962 pp.

CAPÍTULO 19

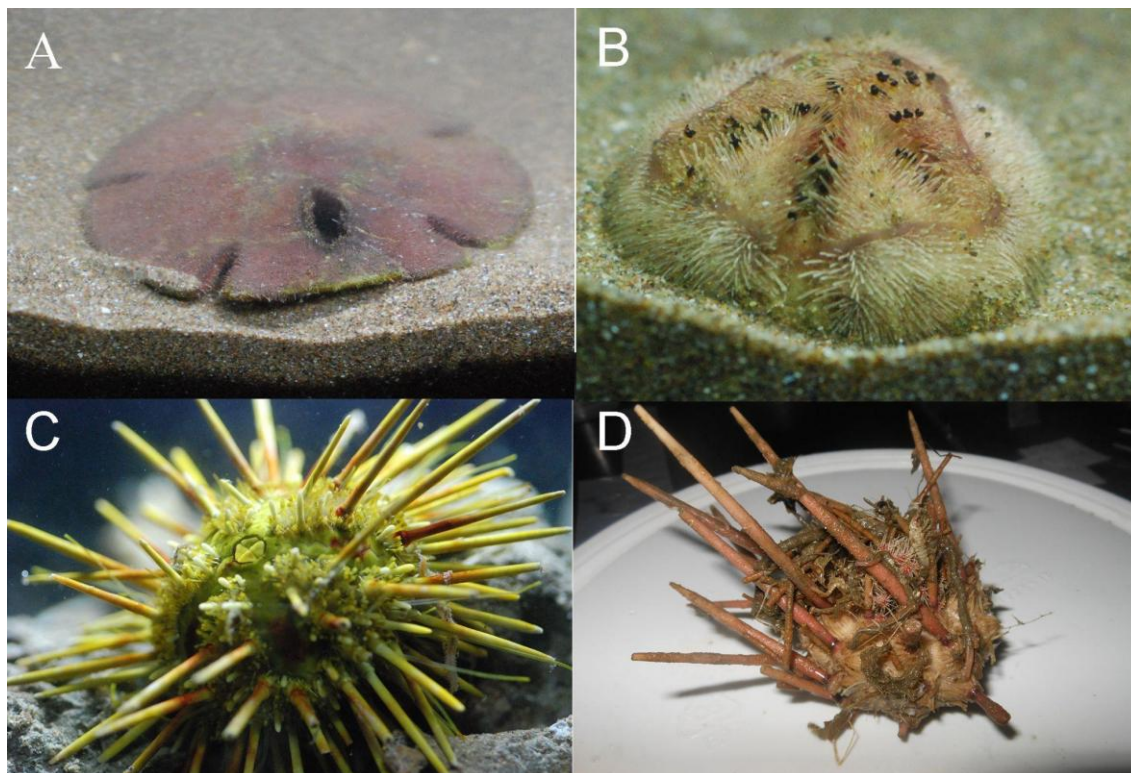
Phylum Echinodermata. Echinoidea y

Holothuroidea

Mariano I. Martinez y Renata M. Pertossi

Echinoidea

Dentro de los equinoideos actuales existen dos grandes grupos monofiléticos, la subclase Euechinoidea y Cidaroidea. Entre los Euechinoidea existen dos morfologías notoriamente distintas, los erizos regulares y los irregulares. Esta diferenciación está dada principalmente por la simetría de los individuos adultos. Mientras que los erizos regulares presentan formas corporales de aspecto globoso y con una clara simetría radial pentámera, los erizos irregulares poseen cuerpos más o menos comprimidos dorso-ventralmente, con forma ovalada o ligeramente circular, y una simetría bilateral secundaria (Figura 19.1). Dentro de los Cidaroidea encontramos únicamente formas regulares, es por ello que esta denominación es una agrupación no válida, ya que no representa una clasificación natural. En cambio, los erizos irregulares sí forman un grupo monofilético, Irregularia, por lo que su agrupamiento tiene validez desde el punto de vista filogenético (Hyman, 1955, Saucède et al., 2003, Kroh y Smith, 2010, Kroh, 2020, Kroh y Mooi, 2025). Dentro de los erizos irregulares se distinguen dos grupos, los cuales se dividen según los que presentan linterna de Aristóteles, Neognathostomata o dólares de arena, y los que carecen de dicha estructura, Atelostomata o erizos corazón. Además, ambos grupos se diferencian en cuanto a su arreglo morfológico, los erizos corazón tienen una testa ovoide, más o menos arqueada aboralmente y, principalmente en los espatangoideos (orden de Atelostomata), el ambulacro anterior forma una muesca frontal, dándole un aspecto acorazonado, del cual deriva su nombre vulgar. En el caso de los dólares de arena su aspecto es discoidal, con el cuerpo aplanado dorso-ventralmente y la testa presenta perforaciones conocidas como lúnulas (Hyman, 1955).

Figura 19.1*Aspecto externo de equinoideos*

A. Dólar de arena *Encope emarginata* de cerca de 5 cm, B Corazón de mar, *Tripylus excavatus* de 4 cm. C. Erizo regular, *Arbacia dufresnii* y D. el cidárido *Austrocidaris canaliculata*, ambos de 3 cm de testa.

Nota. Foto A, B y C de Pablo Penchaszadeh, D de Jonathan Flores.

En nuestro país, hay representantes de todos los grupos mencionados anteriormente (Brogger et al., 2013). Dentro de los cidaroideos, *Austrocidaris canaliculata* es una de las especies más comunes. De forma regular y con espinas largas y robustas, habita desde el submareal hasta aguas profundas (Flores et al., 2019). Los euequinoideos regulares están representados por varias especies, entre ellas *Pseudechinus magellanicus*, un pequeño erizo con espinas delgadas y cortas, muy frecuente en el intermareal de la costa patagónica (Brogger et al., 2013). Entre los erizos irregulares se destaca *Corparva liryda*, una especie de aguas profundas recientemente descrita en el cañón submarino Mar del Plata (Flores et al., 2021). También se encuentra *Abatus cavernosus*, un pequeño erizo corazón de hábitos infaunales, y el dólar de arena *Encope emarginata*, cuyo límite austral de distribución se encuentra en el norte de la provincia de Buenos Aires.

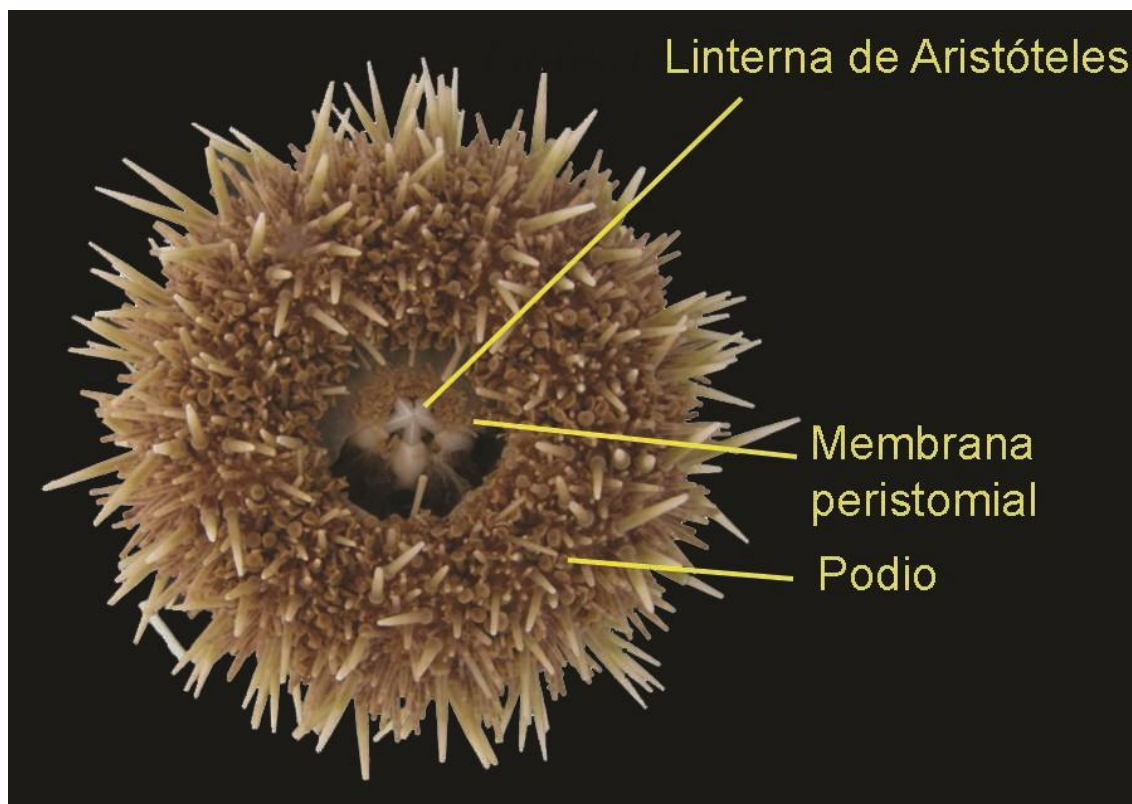
Anatomía externa

Los equinoideos presentan una testa formada por placas fusionadas, entre las cuales se distinguen dos tipos de placas: ambulacrales e interambulacrales. Estas se disponen formando diez columnas, en hileras de dos placas del mismo tipo contiguas. Las columnas de un mismo tipo de placas se ubican alternadamente, dando lugar a cinco áreas ambulacrales y cinco áreas interambulacrales intercaladas. Las placas ambulacrales presentan perforaciones o poros, correspondientes a los pies ambulacrales y también presentan pequeños tubérculos donde se insertan los apéndices. Las placas interambulacrales solo llevan tubérculos de diferentes tamaños. En el caso de los erizos irregulares, las placas ambulacrales de la superficie aboral cercanas al sistema apical presentan poros agrandados y pies ambulacrales modificados con funciones respiratorias, este conjunto de placas ambulacrales modificadas forma los pétalos o petaloides.

En la superficie oral de los equinoideos se encuentra la boca, rodeada de una zona membranosa llamada peristoma (Figura 19.2). Los cidaroideos presentan pequeñas placas en el peristoma, a diferencia de los euequinoideos que no las presentan. En el borde del peristoma de los euequinoideos es donde se ubican las branquias externas, excepto en los erizos irregulares que están ausentes. En los erizos irregulares, al igual que en los cidaroideos, el intercambio gaseoso ocurre a través de pies ambulacrales modificados.

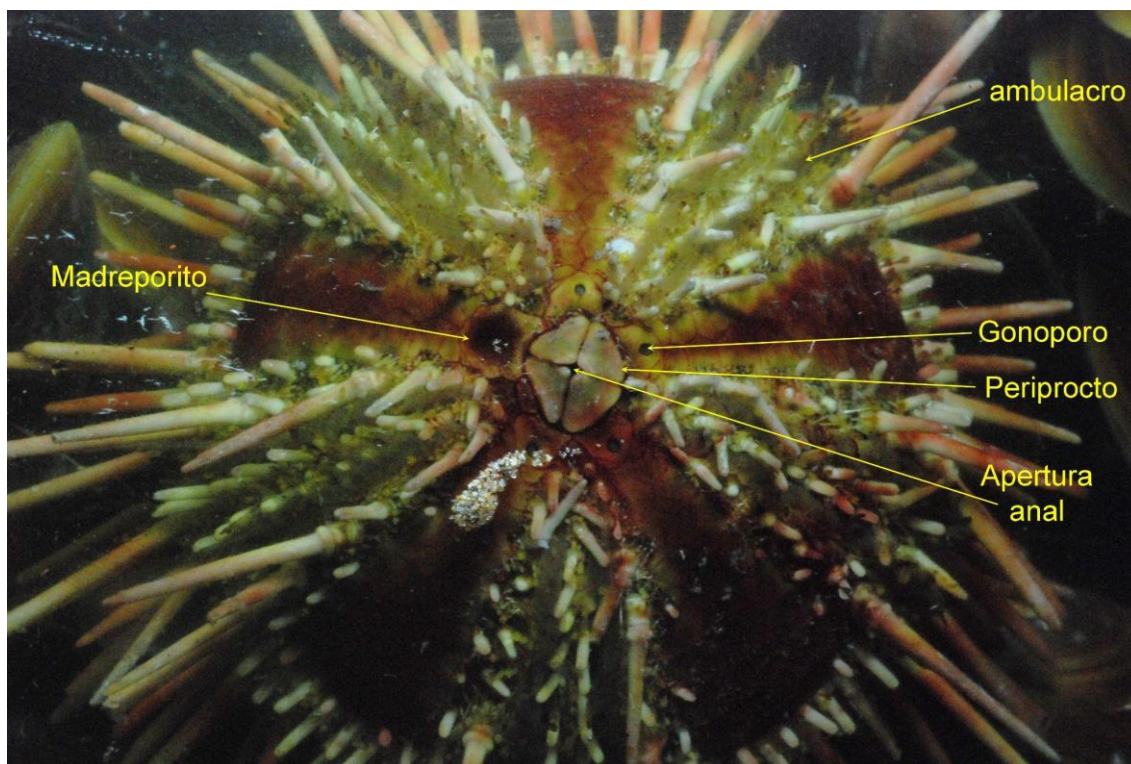
Figura 19.2

Vista oral de Pseudechinus magellanicus



Se observa en el centro los dientes de la linterna de Aristóteles y la membrana peristomial que se encuentra retirada en una región y permite ver el resto del aparato masticador. Además, se observa la gran cantidad de podios. Ejemplar de 2 cm de diámetro.

En la superficie aboral se encuentra el sistema apical. En los erizos regulares, esta estructura está formada por la abertura anal, rodeada por una zona membranosa o periprocto, que contiene pequeñas placas anales, seguida de placas genitales y placas ocelares. A diferencia del sistema apical de los erizos regulares, en los erizos irregulares el periprocto y la abertura anal no forman parte del mismo, ya que durante la ontogenia estas estructuras migran posteriormente hacia el margen de la testa, sobre la cara marginal o inframarginal, definiendo así un eje antero-posterior con la posición del peristoma (Saucde et al., 2003). Las placas genitales presentan un gonoporo y una de las placas se modifica en madreporito. En los erizos regulares son cinco placas genitales, mientras que en los erizos irregulares esta cantidad puede verse reducida según la especie. Los gonoporos están conectados con cada una de las gónadas (Figura 19.3).

Figura 19.3*Vista de la región apical de Arbacia dufresnii*

Se observa en el centro el periprocto conformado por cuatro placas que cubren la apertura anal. Además, se observan los gonoporos y las placas genitales, una de las cuales se diferencia en madreporito. En *A. dufresnii* se diferencia claramente la región ambulacral con los pies ambulacrales o ambulacros y la región interambulacrales que carece de estos. Ejemplar de 4 cm de diámetro.

Sobre la superficie externa de la testa de los equinoideos se pueden observar apéndices tales como espinas, pedicelarios y esferidios. Las espinas, al igual que el resto de las estructuras de la testa, están compuestas de carbonato de calcio y otros minerales. Se disponen sobre unas protuberancias presentes en las placas llamadas tubérculos, de las cuales se fija la musculatura que le da movimiento a las espinas. En la mayoría de las especies las espinas son macizas, aunque en algunas otras pueden ser huecas. Las espinas se catalogan en dos grupos, las primarias son las de mayor tamaño y están presentes en las placas interambulacrales, mientras que las secundarias son más pequeñas y están tanto en las placas interambulacrales como ambulacrales (Hyman, 1955). La diferencia de tamaños entre las espinas primarias y secundarias es más evidente en los erizos regulares. La función de las espinas está relacionada con la defensa, pueden tener asociadas glándulas de veneno, y la motilidad de los equinoideos. Los pedicelarios son pequeñas estructuras en forma de pinza compuestas por tres partes: el tallo o pedúnculo, el cuello y la cabeza, la cual, a su vez, está formada por tres valvas (rara vez dos o cuatro). Estas valvas están articuladas entre sí y mediante la acción de ligamentos se produce la apertura y el cierre de los pedicelarios. Estos pequeños apéndices participan en la alimentación

ya que pueden capturar materia orgánica, en la limpieza de la testa quitando partículas u organismos incrustantes que pudieran establecerse sobre ella y en la defensa, dado que algunos pedicelarios tienen asociados glándulas de veneno. Los esferidios son estructuras muy pequeñas, de forma ovoide o esférica, que se distribuyen en las áreas ambulacrales de los euequinoideos, mientras que están ausentes en los cidarioideos. Su función está relacionada con el equilibrio.

Anatomía interna

Internamente presentan un digestivo completo, con boca y ano. La faringe asciende verticalmente por el centro del aparato masticador cónico conocido como linterna de Aristóteles, presente en todos los equinoideos menos en el grupo de los erizos irregulares espatangoideos. Se compone de varias piezas y musculatura, con cinco dientes que se pueden observar externamente en la boca. El tamaño de esta estructura es variable dependiendo del grupo, en erizos regulares tiene formas más alargadas mientras que en dólares de arena es más aplanada, esto está asociado a la morfología de los organismos y su modo alimenticio. En el caso de los corazones de mar, que carecen de linterna de Aristóteles, la boca está parcialmente cubierta por el labrum, una proyección a modo de labio de la placa interambulacral posterior a ella.

Luego de la faringe, se continua en un esófago el cual desciende oralmente y desarrolla un bucle y continúa con un intestino festoneado y anclado al mesenterio interno de la testa. En vista aboral el bucle es en la dirección contraria a las agujas del reloj para luego realizar otro bucle en la dirección de las agujas del reloj y culminar en la parte final o recto que se conecta con la abertura anal (Figura 19.4).

Figura 19.4

Disección en vista dorsal de un ejemplar de Tripylaster philippii



El bucle del sistema digestivo presenta una modificación dada la disposición posterior y lateral del ano. Ejemplar de aproximadamente 5 cm.

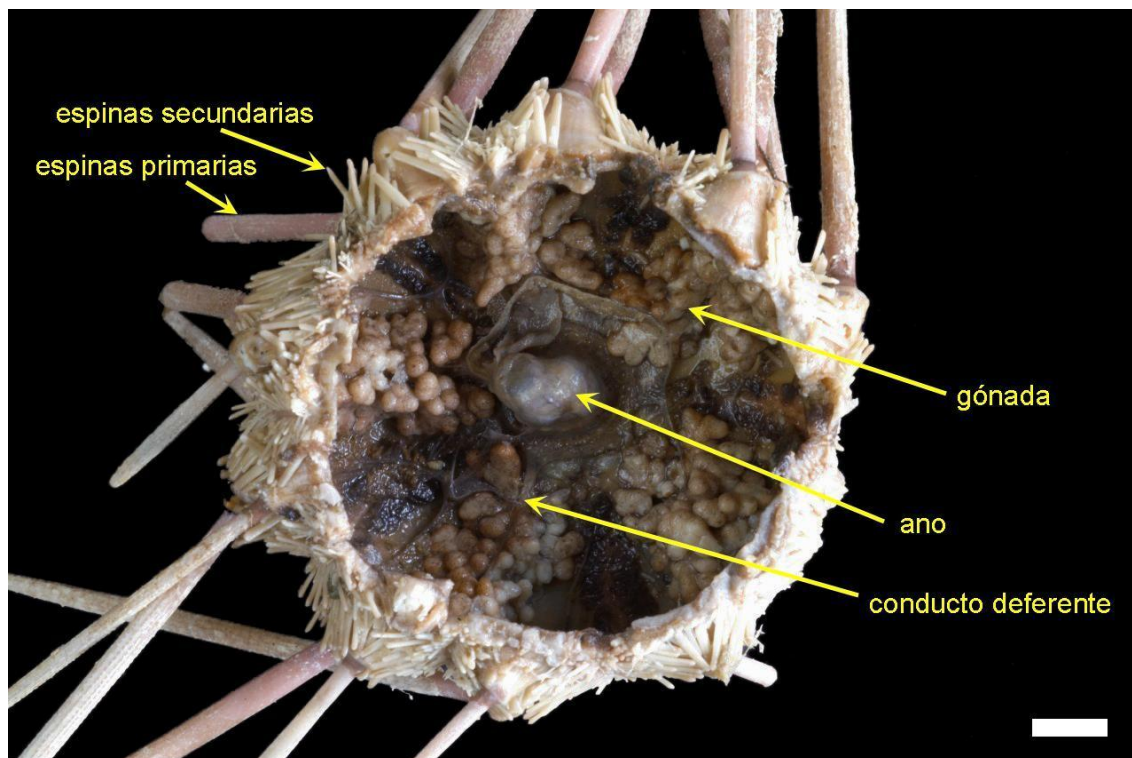
Nota. Foto de Jonathan Flores.

El sistema reproductor está conformado por gónadas, cinco en el caso de los regulares y de tres a cinco en los irregulares. Estas gónadas están dispuestas en la parte aboral del mesenterio y se comunican con el exterior por los gonoporos (Figuras 19.5 y 19.6) (Hyman, 1955). En muchos países las gónadas son un bocado culinario exclusivo, que lleva al cultivo de algunas especies cuyas gónadas presentan un tamaño óptimo para el consumo. En nuestro país, la especie *Loxechinus albus* es una de ellas, si bien su explotación no se compara con la que ocurre en Chile, donde su consumo es ampliamente mayor. Recientemente se ha comenzado un

mercado incipiente focalizado en el uso medicinal de la especie *Arbacia dufresnii*. Esta especie dista del tamaño que presenta *L. albus*, pero su distribución a lo largo de la costa patagónica y su abundancia permiten estos emprendimientos (ver Brogger et al., 2013, Rubilar y Cardozo, 2021).

Figura 19.5

Vista oral de un ejemplar de *Austrocidaris canaliculata*



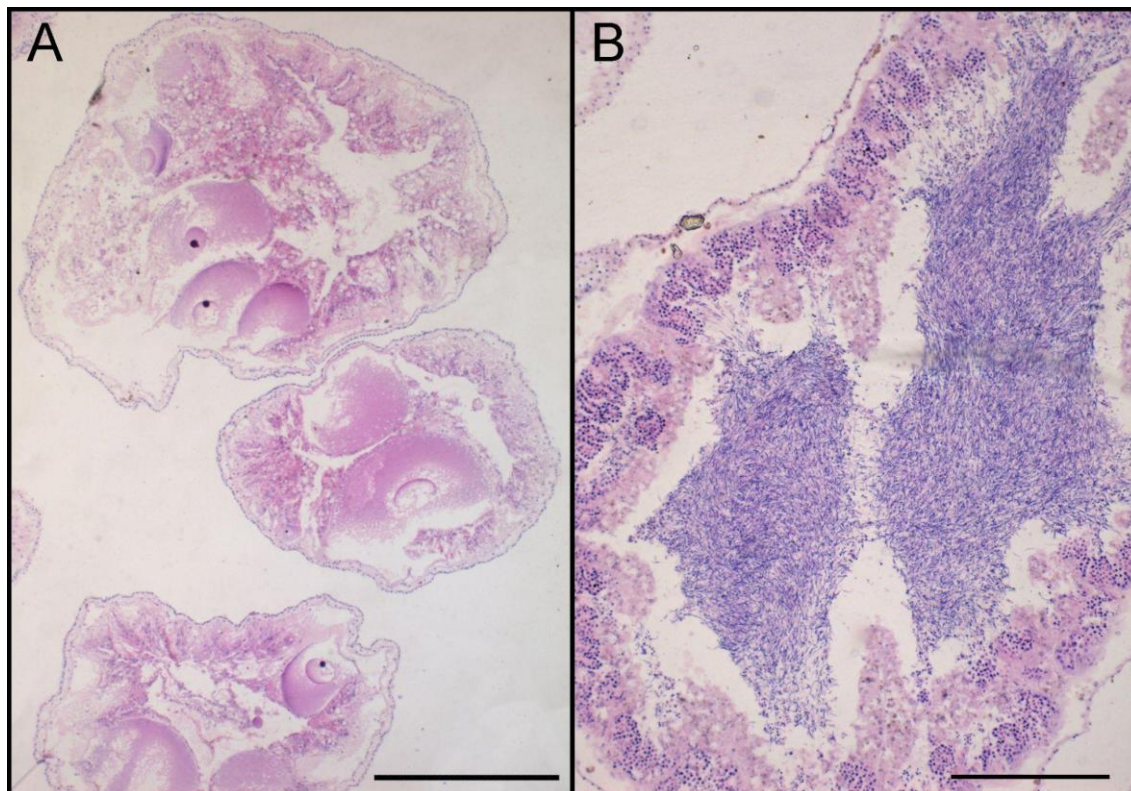
Disección donde se quitó la linterna de Aristóteles y el sistema digestivo, se observan las cinco gónadas en la cara interna de la testa en la región aboral y el conducto deferente que conecta con los gonoporos. Además, se observa un detalle de la vista externa, donde se ven los tubérculos y las espinas primarias y secundarias. En el centro se observa la parte interna del ano. Escala 5 mm.

Nota. Foto de Jonathan Flores.

Puntualmente en cuanto a la reproducción, se conoce el ciclo reproductivo de varias especies de erizos, como el de *Loxechinus albus*, *Arbacia dufresnii* y *Pseudechinus magellanicus* (Pérez et al., 2010, Brogger et al., 2010, Marzinelli et al., 2006). Las dos últimas, son las especies más comunes dentro de los fondos intermareales y submareales someros de Argentina, liberan gametas al mar y, tanto la fecundación como el desarrollo larval, ocurren en la columna de agua. En el caso de *Arbacia dufresnii*, su desarrollo larval ha sido estudiado en varias ocasiones, siendo el primer estudio conocido el realizado por Bernasconi (1942), en el que se observaron hasta 12 estadios.

Figura 19.6

Corte histológico de Austrocidaris canaliculata

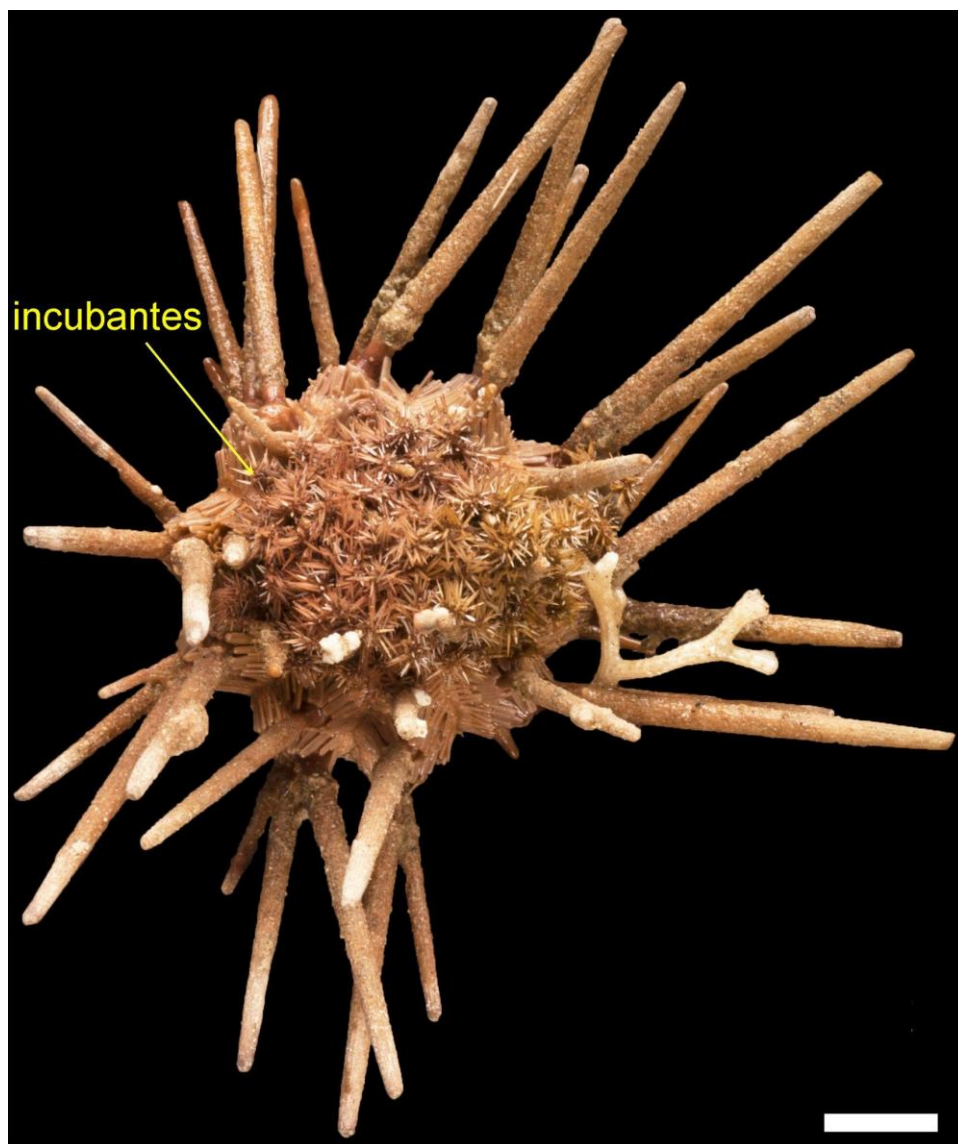


A. Corte histológico de una hembra de *Austrocidaris canaliculata*, se observan los oocitos en crecimiento. B. Corte histológico de un macho de *Austrocidaris canaliculata*, se observan en el centro del lumen los espermatozoides. Escala A:500 μ m, B: 200 μ m. Nota: Fotos de Jonathan Flores.

Por otro lado, existen estudios sobre especies con desarrollo protegido. En *Austrocidaris canaliculata*, un cidárido de aguas someras y profundas de Argentina, se observa un compartimento donde ocurre el desarrollo de los embriones hasta la etapa juvenil. Dicha estructura se origina por el hundimiento del sistema apical formando una cámara con la testa y, además, dicha cámara es protegida externamente por las espinas primarias circundantes que se inclinan sobre ella (Figura 19.7) (Flores et al., 2019). Otro ejemplo es el erizo corazón espatangoideo *Abatus cavernosus*, en el que los incubantes se desarrollan dentro de cuatro bolsas o bolsillos formados por el hundimiento de cuatro ambulacros dorsales, mientras que el ambulacro anterior, ubicado en el eje de simetría bilateral, permanece libre de incubantes. En estas bolsas, las crías completan su desarrollo durante aproximadamente nueve meses (Gil et al., 2009).

Figura 19.7

Vista aboral de un ejemplar de Austrocidaris canaliculata



En el centro se observa el sistema apical cubierto por incubantes, de esta forma se lleva adelante el desarrollo protegido en esta especie. Escala 1 cm.

Nota. Foto de Jonathan Flores.

Holothuroidea

Anatomía externa

Los holoturoideos o pepinos de mar, presentan un cuerpo que varía en forma y tamaño, desde una forma cilíndrica hasta aplanada, algunos grupos en vista lateral pueden disponerse en U.

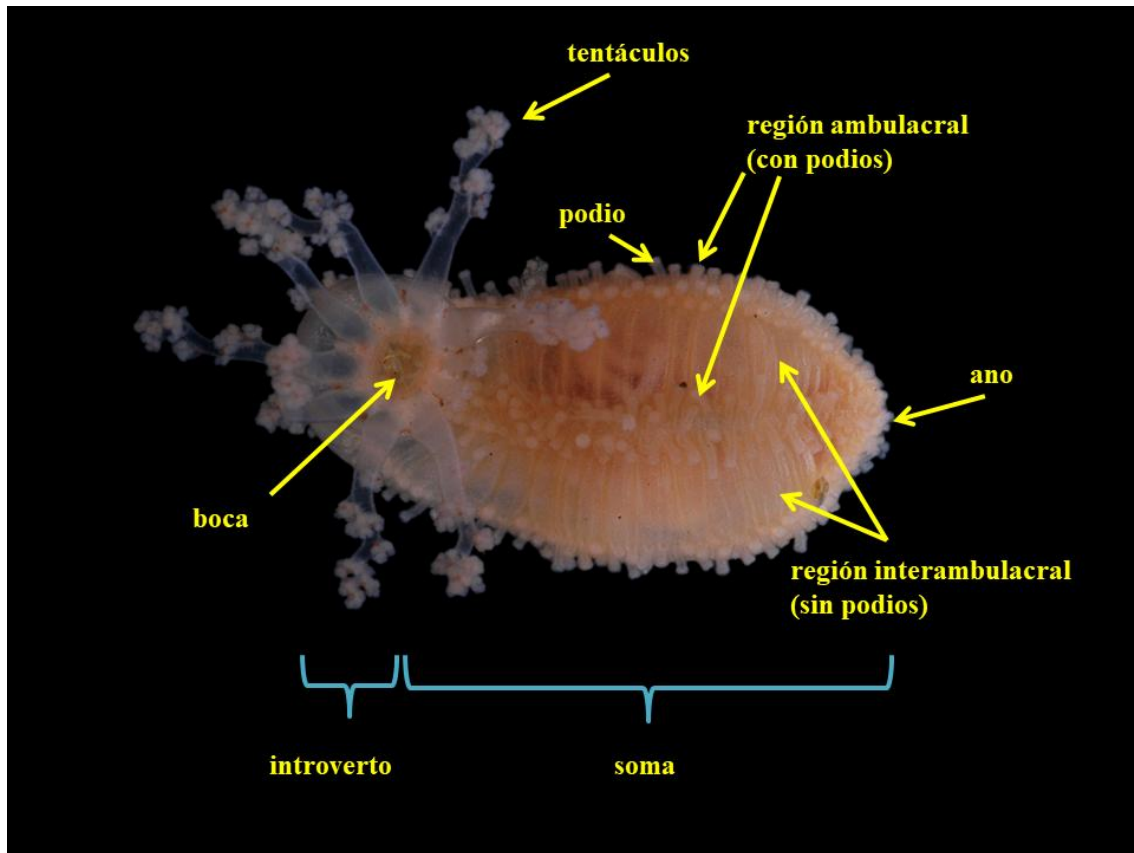
Además, presentan tallas que varían desde unos milímetros hasta 2 metros y una amplia gama de colores (Hyman, 1955; Hendler et al., 1995).

Entre las variantes morfológicas clásicas que encontramos en nuestro país podemos enumerar dos, los organismos vermiformes y los aplanados. Dentro de los vermiformes se encuentran prácticamente todas las especies de Argentina. La parte anterior de estos organismos de morfología vermiforme presenta tentáculos que rodean la boca y el gonoporo. Esta sección del cuerpo se conecta con el resto del soma por el introverto. La boca y los tentáculos pueden encontrarse en algunos grupos hacia la región ventral. El soma presenta en algunos los pies ambulacrales, los cuales, por su presencia o disposición, permiten distinguir taxones. Los podios o pies ambulacrales son la parte visible del sistema vascular acuífero (Hyman, 1955). En el extremo posterior se encuentra el ano, el cual puede disponerse en algunos grupos, ligeramente hacia la región dorsal (Figura 19.8).

En el caso de las formas aplanadas, una de las formas clásicas son los miembros de la familia Psolidae. Aunque su morfología se aleja bastante de la forma común, su presencia en el extremo sur de América es destacable, de las 28 especies para aguas someras de Argentina, 5 corresponden a esta familia (Martinez et al. 2024). En este grupo la boca y el ano pueden presentar estructuras que protegen ambos orificios conocidas como valvas, el soma presenta estructuras conspicuas de carbonato de calcio conocidas como escamas. Además, la región dorsal respecto a la ventral presenta grandes diferencias morfológicas, la región ventral no presenta escamas y en algunos géneros, es el único sector que presenta pies ambulacrales (Figura 19.9). En la región ventral se ven las tres regiones ambulacrales, dos laterales y una central, en algunas especies esta última puede estar ausente, las laterales suelen continuarse en la región anterior y posterior (Figura 19.10) (Hyman, 1955; Pawson, 1969; Martinez et al., 2013).

Figura 19.8

Vista externa de un ejemplar de Thandarum hernandezi

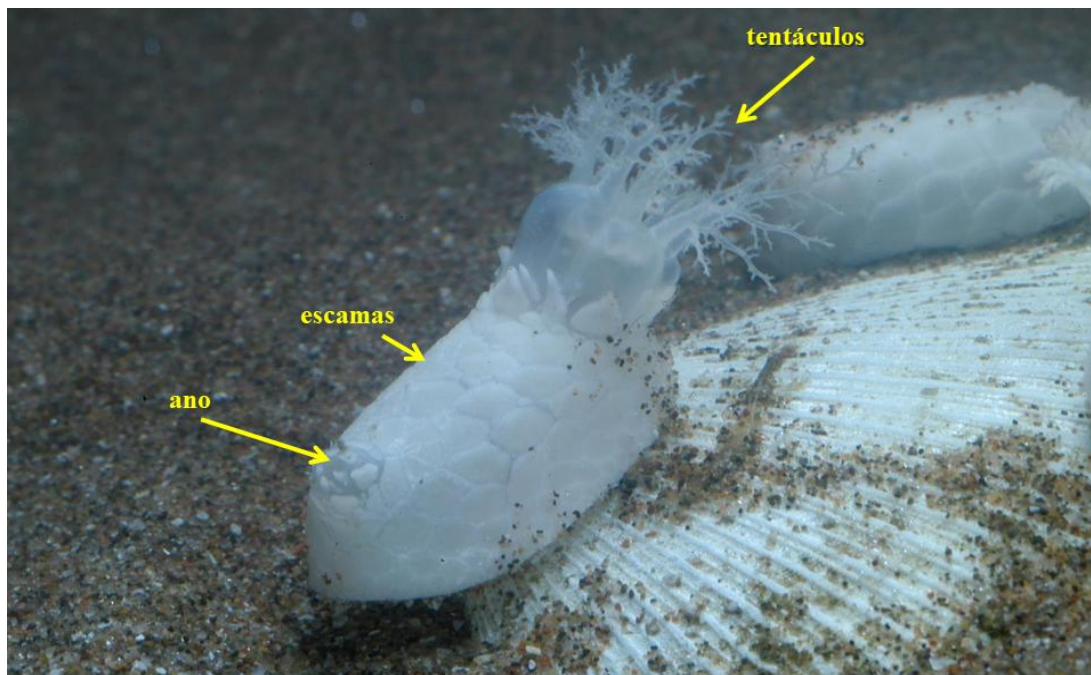


Ejemplar de *Thandarum hernandezi* de aproximadamente 2 cm, el cual ejemplifica la anatomía de la morfología vermiforme.

Nota. Foto de Guido Pastorino.

Figura 19.9

Ejemplar de *Psolus patagonicus*

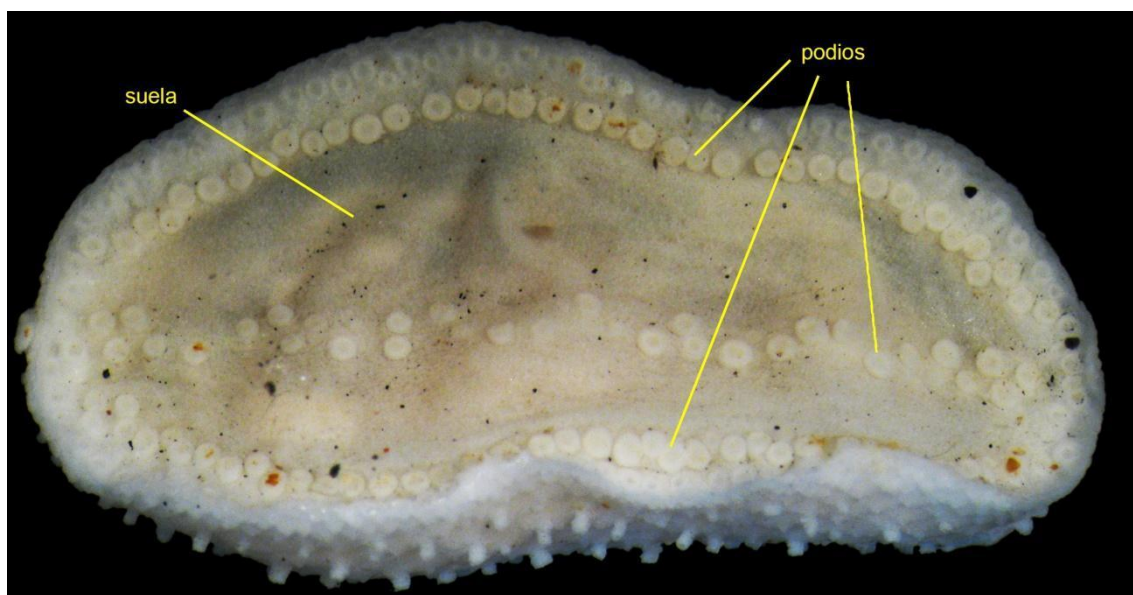


Ejemplar de *Psolus patagonicus* de aproximadamente 2 cm con sus tentáculos evaginados, se observa la morfología aplanada en vista dorsal.

Nota. Foto de Guido Pastorino.

Figura 19.10

Vista ventral de *Psolidium dorsipes*



Vista ventral morfología aplanada de un ejemplar de *Psolidium dorsipes* de 1.5 cm de largo.

Nota. Foto de Mariano I. Martinez.

Anatomía interna

En la anatomía interna, podemos destacar el sistema vascular acuífero, con una disposición pentamérica, se compone de un anillo que rodea la faringe conocido como canal anular (Figuras 19.11, 19.12 y 19.13). A partir del canal anular se extienden canales radiales hacia los tentáculos, y hacia los cinco canales principales, que se extienden hacia la parte posterior del cuerpo, dispuestos dos dorsales y tres ventrales. Estos canales se corresponden con las cinco áreas ambulacrales, que reciben el nombre de bivium (dos áreas ambulacrales dorsales) y trivium (tres áreas ambulacrales ventrales). Las áreas ambulacrales presentan diversas modificaciones dependiendo del grupo en particular, existiendo especies que presentan podios sólo en las áreas ambulacrales (e.g. *Pentactella leonina*), otros en todo el cuerpo incluyendo las áreas interambulacrales (e.g. *Havelockia pegi*), otros solo con podios en la región ventral (e.g. *Psolus patagonicus*), o bien sin presencia de podios (e.g. *Chiridota pisanii*) (Pawson, 1969, Martínez et al., 2013).

Figura 19.11

Esquema de la anatomía interna de un holoturoideo

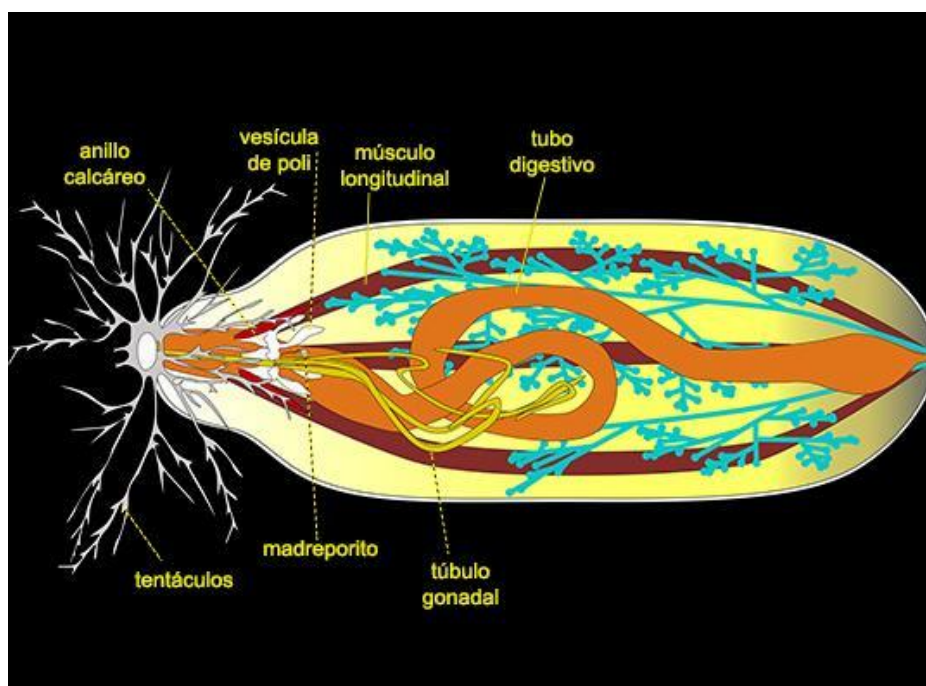
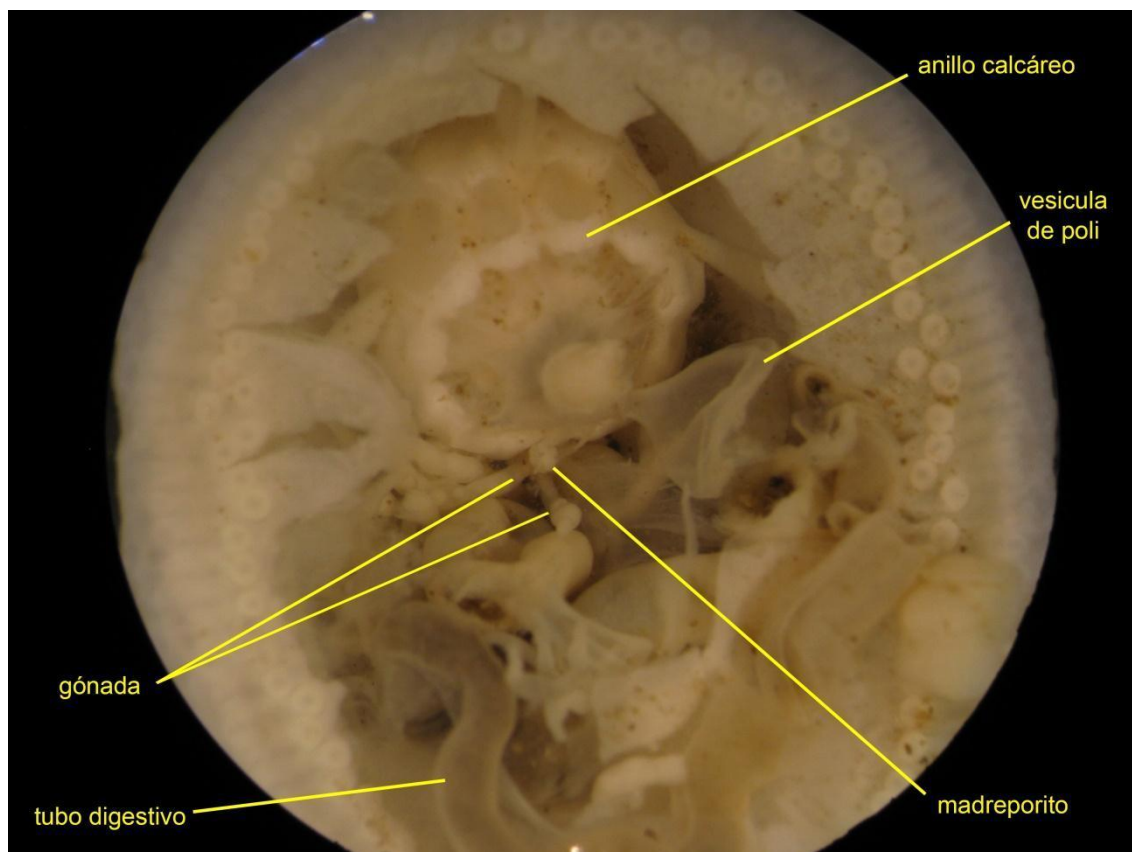


Figura 19.12*Disección de la región anterior de una holoturia*

Disección de un ejemplar donde se quitó la faringe y se observa, en vista ventral, el madreporito. Además, se observa el intestino, la gónada conformada por túbulos, el anillo calcáreo y la vesícula de Poli. Diámetro del anillo calcáreo, 1 mm.

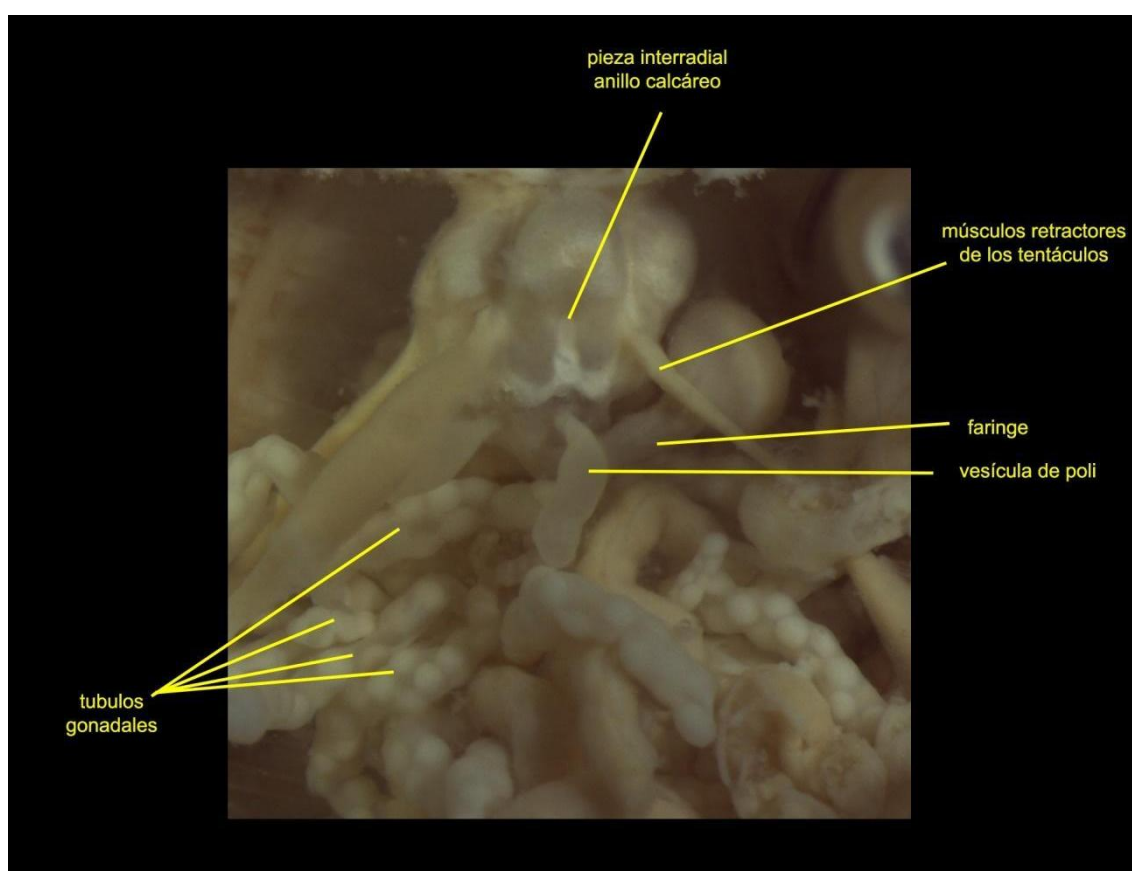
Nota. Foto de Mariano I. Martínez.

El canal anular presenta además de los canales radiales, vesículas de Poli y el o los canales pétreos que finalizan en el madreporito, que se encuentra en la cavidad celomática, solo en algunas especies del orden Elasipodida el canal pétreo puede estar conectado al exterior (Hyman, 1955). En esta región anterior, también encontramos el anillo calcáreo, este anillo de carbonato de calcio está conformado por 10 hasta 18 piezas dependiendo de la especie y su morfología es diagnóstico a nivel de familias (Figuras 19.11, 19.12 y 19.13). Presenta igual cantidad de piezas radiales, ubicadas en la región de los ambulacros o radios, que de interradales, ubicadas en las zonas interambulacrales o interradales (Hyman, 1955; Pawson y Fell, 1965; Thandar, 1989). El mismo es soporte de la faringe, cordones nerviosos y canal anular (Hyman, 1955). Smith & Reich (2013) proponen que el mismo sería una estructura homóloga a la linterna de Aristóteles de los equinoideos. En la región del anillo calcáreo, dispuesto dorsalmente, se encuentra parte del sistema reproductivo, reducido a una única gónada, pero conformada por varios túbulos conectados a un gonoducto (Figura 19.14), el cual se conecta al exterior a partir de un gonoporo. La mayoría de los holotúridos son dioicos sin dimorfismo sexual

(Hyman, 1955; Hendler et al., 1995). Otra estructura interna relevante son los árboles respiratorios. Estos consisten en una serie de ramificaciones con dos ramas principales, una izquierda y otra derecha, conectadas al último tramo del tubo digestivo o cloaca (Hyman, 1955). Asociados a los árboles respiratorios se encuentran los túbulos de Cuvier, elementos defensivos que pueden contener sustancias tóxicas y son expulsados cuando los individuos se ven amenazados. Tanto estos como los árboles respiratorios no se encuentran en todos los grupos, en particular los túbulos no son comunes en las especies del Atlántico sudoccidental (ver Hyman, 1955; Martínez et al. 2024).

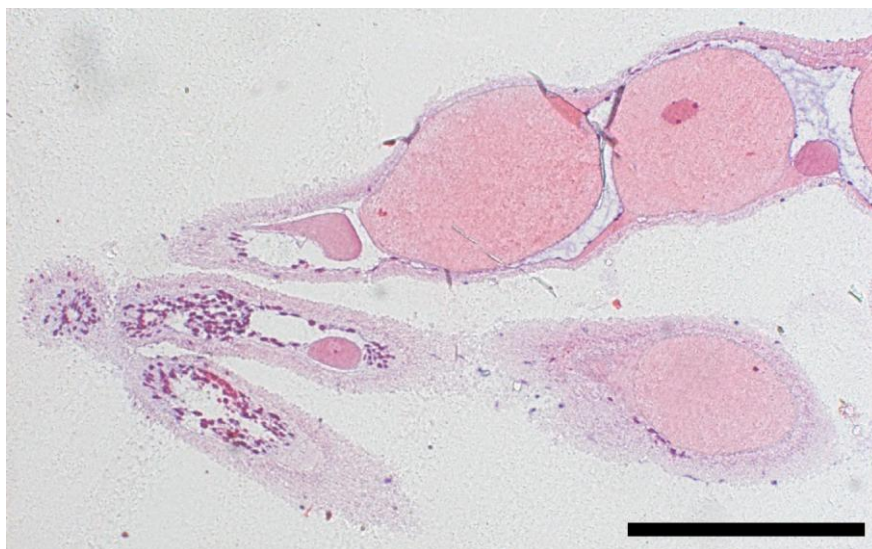
Figura 19.13

Disección de un cucumárido



Anatomía interna de un cucumárido, presenta hasta cuatro vesículas de poli, gónada en estadio previo a la evacuación, lo que resulta en una gran cantidad de túbulos con oocitos en crecimiento, en su interior. Además, se observa un músculo retractor de los tentáculos fijado a la región anterior de la pieza radial del anillo calcáreo. Como referencia de tallas, el diámetro del anillo calcáreo es de 1 mm.

Nota. Foto de Mariano I. Martínez.

Figura 19.14*Detalle de la gónada de Pentactella perrieri*

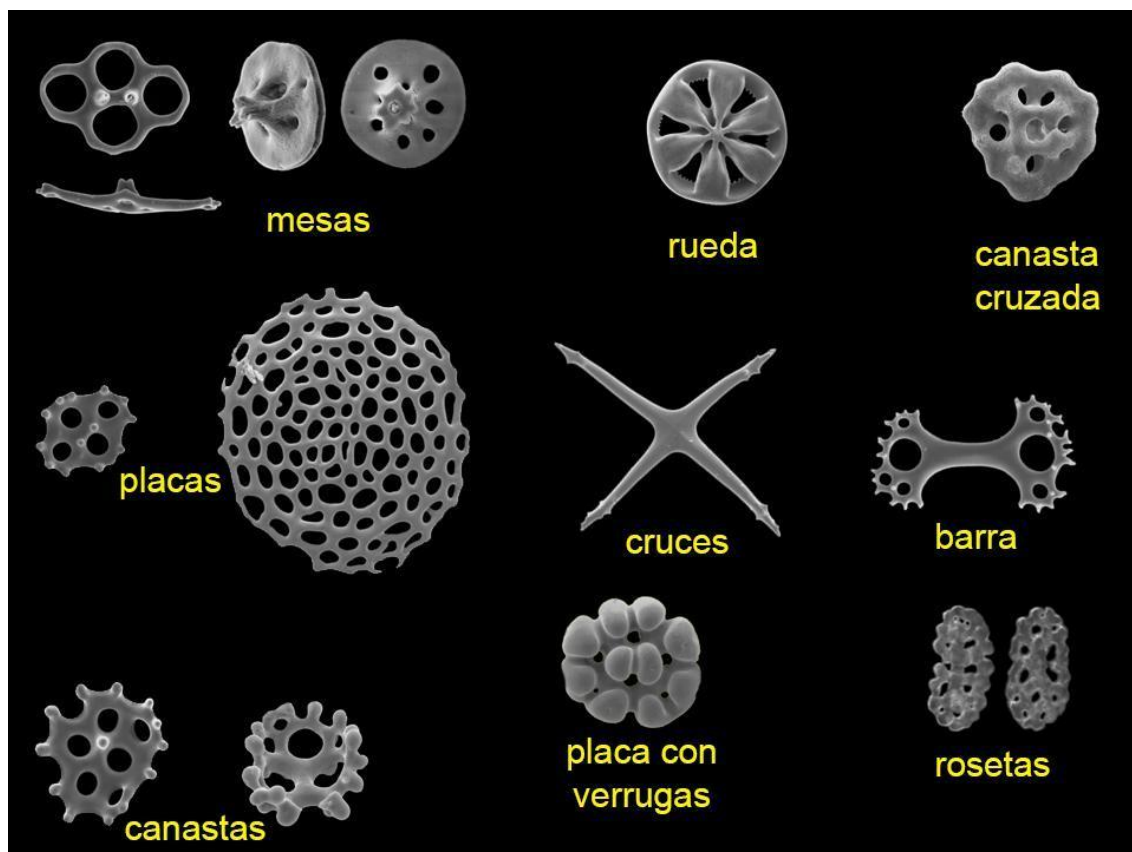
Detalle de tres túbulos gonadales, en dos de ellos se observan los oocitos en distintas etapas de desarrollo. Para uno de los túbulos, se ve la conexión con el gonoducto, en el extremo anterior (izquierda de la imagen). Escala 500 μ m.

Nota. Imágen de microscopio óptico, tomada por Mariano I. Martinez.

La musculatura en la clase Holothuroidea está compuesta por cinco bandas musculares longitudinales, las cuales recorren el mesenterio del individuo anterior-posterior. Además, existen músculos retractores de los tentáculos que se unen a las piezas radiales del anillo calcáreo y a los músculos longitudinales. De esta manera el anillo, conjuntamente con los músculos, permite la retracción y extracción de los tentáculos (Figura 19.13). Este movimiento conjuntamente con el sistema vascular acuífero que quita turgencia a los tentáculos permite que los mismos se retraigan (Hyman, 1955; Hendler et al., 1995). El sistema digestivo es completo, con faringe, esófago, estómago, intestino y cloaca. El tubo digestivo presenta una vuelta completa y puede ser a favor o en contra de las agujas del reloj (Hyman, 1955; Hendler et al., 1995). endoesqueleto calcáreo, cuya unidad es conocida como osículos, presenta en los holoturoideos una gran importancia dado que la morfología y disposición permiten diferenciar especies. En holoturoideos cada forma recibe un nombre propio según la morfología que tiene, lo que facilita su descripción (Figura 19.15).

Figura 19.15

Diversidad de osículos



Diversidad de formas que pueden encontrarse en la fauna de nuestro país. Las más grandes pueden tener tamaños de hasta 300 μm , mientras que las más chicas menos de 50 μm .

Nota. Imágenes de microscopio electrónico de barrido, tomadas por Fabián Tricarico y Mariano I. Martínez.

Para observar estas estructuras, se extrae una porción pequeña (1 x 1mm) de tejido, del tegumento de un ejemplar, se deja en un baño de lavandina pura durante 1 a 2 minutos y se observa al microscopio óptico. Las morfologías, su tamaño y cantidad; así como la posición del cuerpo de la cuál fueron extraídas, colaboran en la identificación de las especies.

Referencias

- Bernasconi, I. (1942). Primeros estados larvales de *Arbacia dufresnii* (Blv). Physis, Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales 19(53): 305–317.
- Brogger, M. I., Martínez, M. I. y Penchaszadeh, P. E. (2010). Reproduction of the sea urchin *Arbacia dufresnii* (Echinoidea: Arbaciidae) from Golfo Nuevo, Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the UK 90: 1405–1409.

- Brogger, M. I., Gil, D. G., Rubilar, T., Martínez, M. I., Díaz de Vivar, E., Escolar, M., Epherra, L., Pérez, A. F. y Tablado, A. (2013). Echinoderms from Argentina: Biodiversity, Distribution and Current State of Knowledge. En: Alvarado J. J. y Solís-Marín, F. A. (eds) Echinoderms Research and Diversity in Latin America. Springer, Berlin, 658 pp.
- Flores, J. N., Brogger, M. I. y Penchaszadeh, P. E. (2019). Reproduction and development of the brooding sea urchin *Austrocidaris canaliculata* from deep-sea off Argentina. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 143: 35–42.
- Flores, J. N., Penchaszadeh, P. E. y Brogger, M. I. (2021). Heart urchins from the depths: *Corparva lyrida* gen. et sp. nov. (Palaeotropidae), and new records for the southwestern Atlantic Ocean. Revista de Biología Tropical 69(Supl.1): 14–34.
- Gil, D. G., Zaixso, H. E. y Tolosano, J. A. (2009). Brooding of the sub-Antarctic heart urchin, *Abatus cavernosus* (Spatangoida: Schizasteridae), in southern Patagonia. Marine Biology: 156: 1647–1657.
- Giménez, J. y Penchaszadeh, P. E. (2010). Brooding in *Psolus patagonicus* (Echinodermata: Holothuroidea) from Argentina, SW Atlantic Ocean. Helgolander Marine Research 64: 21–26.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. y Kier, P. M. (1995). Sea Stars, Sea Urchins and Allies, Echinoderms of Florida and the Caribbean 390 pp.
- Hernández, D. A. (1981). Holothuroidea de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina) Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Hidrobiología: 4: 151–168.
- Hernández, D. A. (1985). Holothuroidea del Mar Argentino. PhD, Buenos Aires, Argentina.
- Hyman, L. H. (1955). Echinodermata. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, Toronto, London 762 pp.
- Kroh, A. y Smith, A. B. (2010). The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids. Journal of Systematic Palaeontology 8(2): 147–212.
- Kroh, A. (2020). Phylogeny and classification of echinoids. En: Developments in Aquaculture and Fisheries Science (Vol. 43, pp. 1–17). Elsevier B.V.
- Kroh, A. y Mooi, R. (2025). World Echinoidea Database. Consulta: <https://www.marinespecies.org/echinoidea> 2025-03-26.
- Martínez, M. I., Thandar, A. S. y Penchaszadeh, P. E. (2013). A new species of *Havelockia* Pearson, 1903 from the Argentine Sea (Holothuroidea: Dendrochiroidea: Sclerodactylidae). Zootaxa 3609: 583–588.
- Martínez, M. I., Martínez-Salinas, A. P. y Moura, R. B. (2024). Chapter 14. Knowledge of biodiversity and reproduction in sea cucumbers from southern South America to the Antarctic Peninsula. En: Mercier, A., Hamel, J. -F., Suhrbier, A. y Pearce, C. (Eds.), The World of Sea Cucumbers. Academic Press, pp. 201–220. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95377-1.00006-0>
- 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(1): 127–136.

- Pawson, D. L. (1969). Holothuroidea from Chile report no. 46 of the Lund University Chile expedition 1948-1949. *Sarsia* 38: 121–146.
- Pawson, D. L. y Fell, H. B. (1965) A revised classification of the dendrochirote holothurians. *Breviora* 214: 1–7.
- Pérez, A. F., Boy, C.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, Argentina. *Polar Biology* 33: 271–280.
- Rubilar, T. y Cardozo, D. (2021). Blue Growth: Sea Urchin Sustainable Aquaculture, Innovative Approaches. *Revista de Biología Tropical* 69(S1): 474-486.
- Saucède, T., Mooi, R. y David, B. (2003). Combining embryology and paleontology: origins of the anterior-posterior axis in echinoids. *Comptes Rendus - Palevol* 2(6–7): 399–412.
- Smith, A. B., Reich, M. (2013). Tracing the evolution of the holothurian body plan through stem-group fossils. *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 670–681.
- Thandar, A. S. (1989). The sclerodactylid holothurians of southern Africa, with the erection of one new subfamily and two genera (Echinodermata: Holothuroidea). *South African Tydskr Dierk* 24: 290–304.

CAPÍTULO 20

Phylum Echinodermata. Crinoidea, Ophiuroidea y Asteroidea

Mariano I. Martinez y Renata M. Pertossi

Crinoidea

Anatomía general

Los crinoideos se dividen en dos grandes grupos: los pedunculados, que poseen un pedúnculo o tallo y, los comatúlidos que incluyen a todos los crinoideos que, después de una etapa larval pedunculada de pentacrinoideo, retienen solo una pequeña porción superior agrandada denominada centrodorsal (Figura 20.1). Sin embargo, estudios moleculares recientes (Rouse et al., 2013) reubicaron a dos familias de pedunculados (Bourgueticrinidae y Guillecrinidae) dentro del orden Comatulida. Debido a esta reestructuración, es importante advertir que los términos “comatúlido” y “feather star” ya no son estrictamente equivalentes.

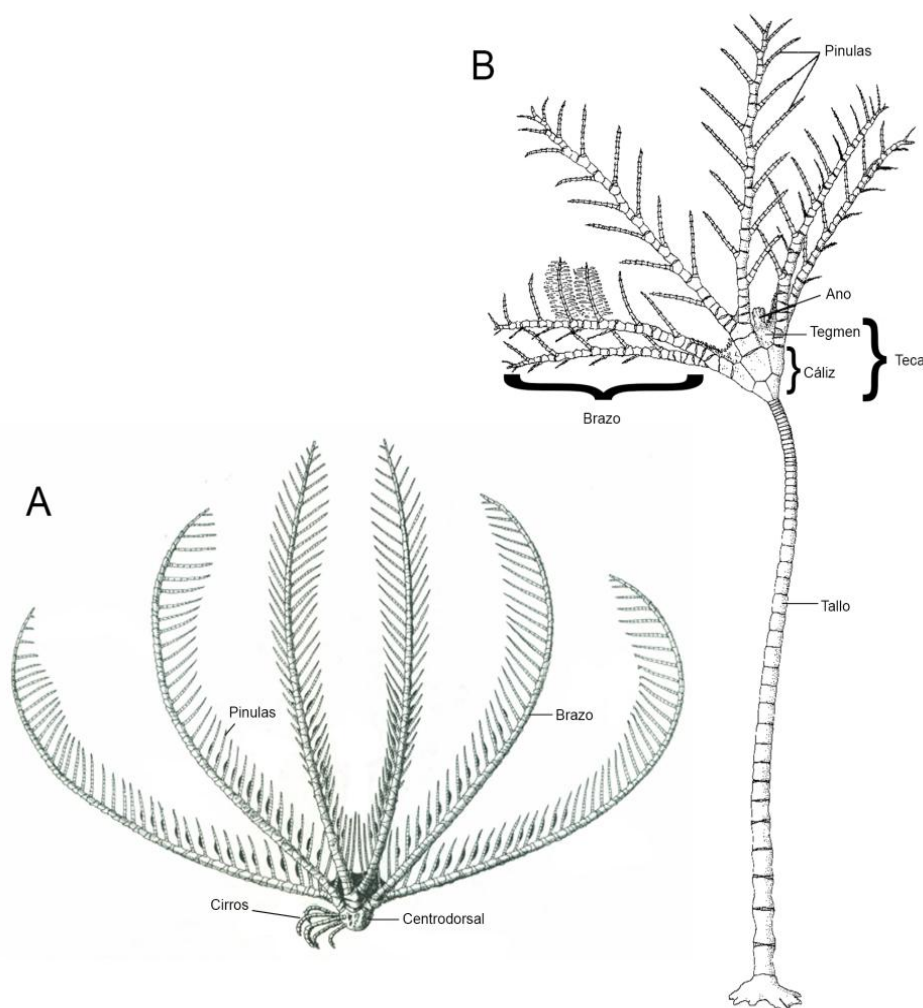
Antes de comenzar con la anatomía externa de los crinoideos comatúlidos, tenemos que entender que cada parte del cuerpo está formado por osículos que, dependiendo la ubicación llevarán un nombre correspondiente. Nos centraremos en crinoideos comatúlidos, ya que, hasta el momento, son los más representativos en el Atlántico Sudoccidental. Comenzaremos ubicándonos en la superficie aboral y luego en la superficie oral. En la superficie aboral, que en el caso de los crinoideos es la cara del sustrato, se encuentran el centrodorsal, que es el mayor osículo y su forma varía desde discoidal a hemisférica, cónica o cilíndrica (Figura 20.1A). El centrodorsal presenta un polo aboral, que puede o no estar cubierto de cirros y puede ser plana, convexa o cónica, y su superficie puede ser lisa, papilosa o espinosa. Además, el centrodorsal está cubierto por numerosas cavidades, denominados cuencos cirrales que están involucrados en la inserción de apéndices no ramificados denominados cirros. Estos cirros están compuestos por pequeños osículos, que aquí se denominan cirrales. El último cirral se encuentra modificado en una garra terminal y el penúltimo se encuentra provisto de una espina opositora (Messing 1997; Roux et al. 2002).

Seguido del centrodorsal se encuentran tres series de osículos denominados basales, que en los comatúlidos actuales se encuentran reducidos, salvo en los atelecrínidos. Debido a esta reducción, el centrodorsal se apoya directamente en cinco osículos denominados radiales. Cada radial representa el primer osículo del radio. Seguido de cada radial, se encuentran los osículos lbr2 o axilar. Cada axilar posee dos caras articulares distales que darán origen a dos brazos

formados por osículos que aquí se denominan braquiales (IIbr1, IIbr2, etc.). Cada división de estos brazos se la denomina: serie braquial o braquitaxis, pueden o no bifurcarse dependiendo de la especie (Messing 1997). Los tres primeros braquitaxis, conforman tres series conocidas como primibraquial (IBr), secundibraquial (IIBr) y tertibraquial (IIIBr) y pueden o no tener más series adicionales (Figura 20.2). El acrónimo con el cual se simbolizan las series de braquitaxis es Br, anteponiendo el número de serie del cual se trata (i. e. para las series adicionales IVBr, VBr, etc.). El acrónimo concluye con el número de braquiales que conforman ese braquitaxis, que se indica en números arábigos, en el caso de que el primibraquial esté conformado por dos braquiales se indica como IBr2. Los patrones de ramificaciones de los brazos a menudo son diagnósticos a nivel género o familia (Hyman 1955; Messing et al. 2000).

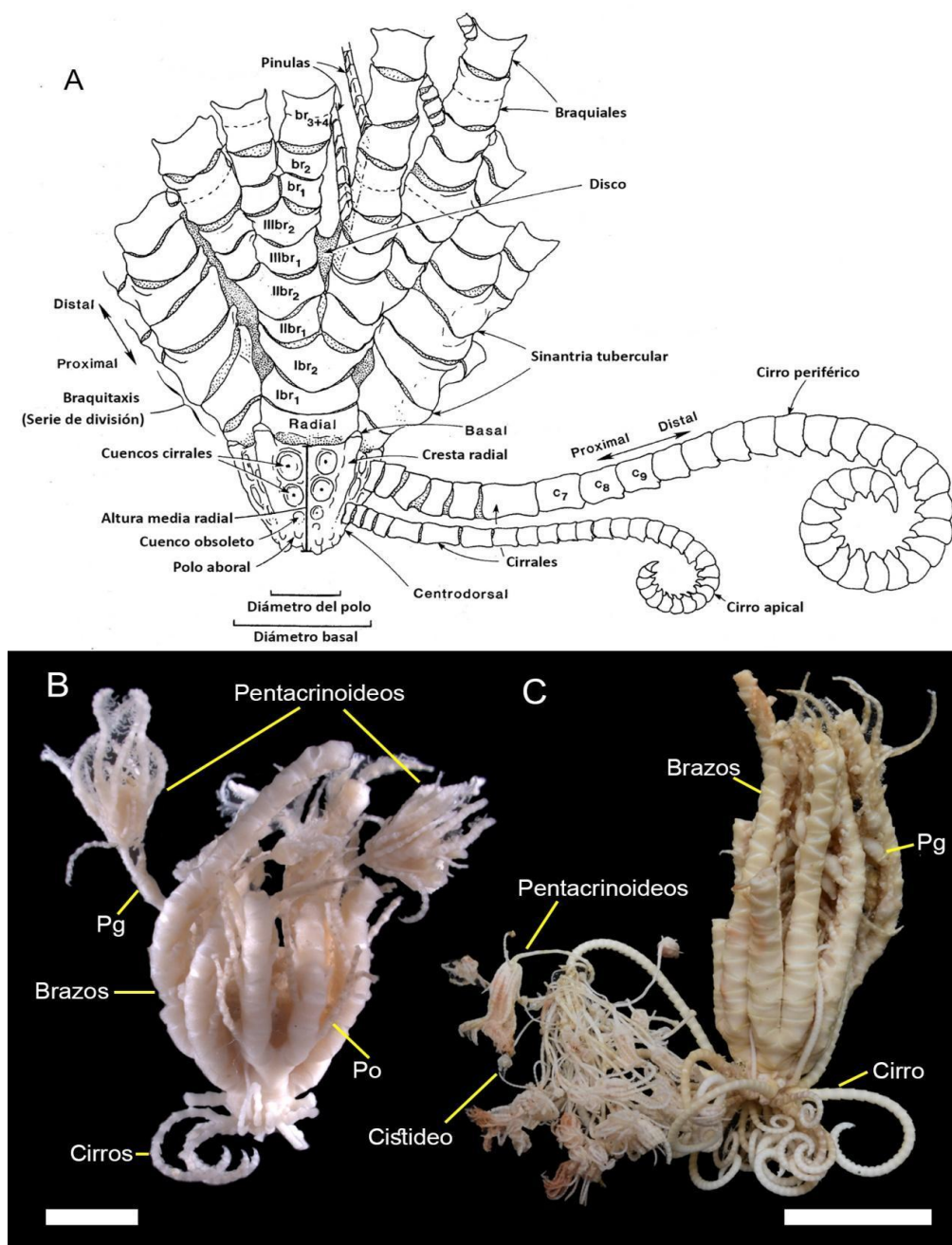
Figura 20.1

Aspecto general de Crinoidea



A Esquema de un comatúlido. B Esquema de una forma pedunculada.

Nota. Adaptado de Messing et al., 2000.

Figura 20.2**Morfología de Crinoidea**

A. Esquema representativo de un comatúlido con vista aboral de un centrodorsal y la región proximal de un radio. lbr1, lbr2: braquiales de la primera serie de división. Ilbr1, Ilbr2: braquiales de la segunda serie de división. br1, br2: osículos que conforman un brazo, denominados braquiales. c7, c8, c9: cirrales.

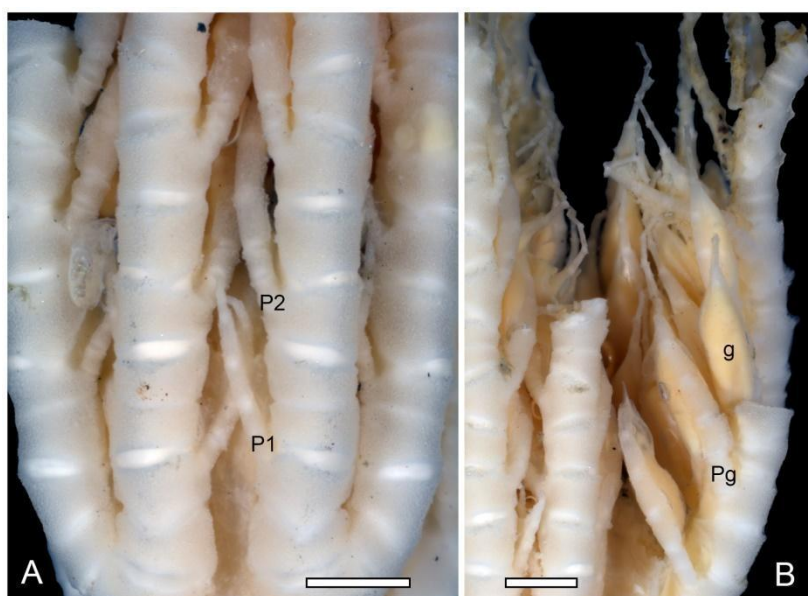
Nota: Adaptado de Messing et al., 2000. Representantes del Atlántico Sudoccidental
 B *Phrixometra nutrix*. C *Isometra vivipara*. Pínula genital (Pg), pínula oral (Po). Escalas: B: 2mm, C:1mm. Fotos de Renata M. Pertossi.

Todos los brazos de los comatúlidos tienen pequeños apéndices segmentados no ramificados que se observan de forma alternada, denominadas pínulas (Figura 20.3). La presencia de estas

estructuras le da al brazo una apariencia similar a una pluma. Suelen estar modificadas a lo largo de todo el brazo, y se diferencian en tres grupos, pínulas orales, pínulas genitales y pínulas distales. Las primeras son notoriamente distintas, son las más proximales, pueden carecer de surco ambulacral, suelen ser más largas y flexibles, o más robustas, y en vida se encuentran dobladas sobre el disco en contraste con el resto que están extendidas. Las segundas, las pínulas genitales, presentan la particularidad de que en ellas se desarrollan las gametas y están modificadas. Por lo general, estas son similares o más cortas y robustas que el último grupo, las pínulas distales, que presentan un surco ambulacral el cual es clave en la alimentación de los organismos, dado que permite la recolección de partículas en suspensión. El surco ambulacral, que continúa de las pínulas distales a los brazos y luego hasta el tegmen, presenta ambulacros del sistema vascular acuífero los cuales permiten el transporte de las partículas desde las pínulas distales hacia el tegmen donde se encuentra la boca (Hyman 1955; Messing 1997).

Figura 20.3

Detalle de *Isometra* sp.



Ejemplar recolectado frente a Mar del Plata. A Brazos con pínulas orales (Po: P1, P2) .B Brazos con pínulas genitales (Pg) y gónadas (g). Escala: A-B: 1 mm.

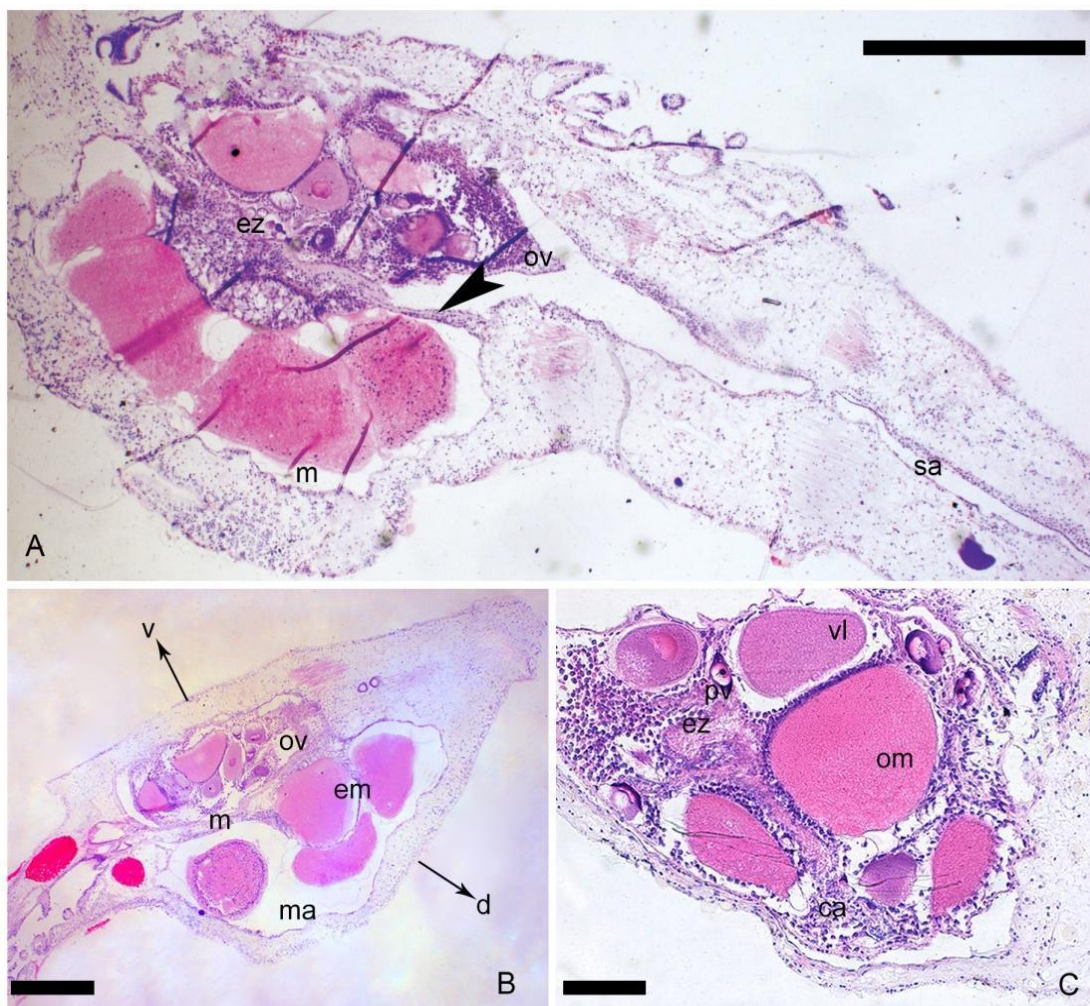
Nota: Foto de Renata M. Pertossi.

Sistema reproductor

Los crinoideos presentan sus gónadas en las pínulas genitales (Pg). Para Argentina se describen especies incubantes, y presentan sus marsupios también, en las pínulas genitales. Por ejemplo: en un corte histológico de una Pg de *Isometra vivipara* podemos observar un ovario interno, separado por una membrana, el marsupio donde incubaba sus larvas doliolarias (Figura 20.4).

Figura 20.4

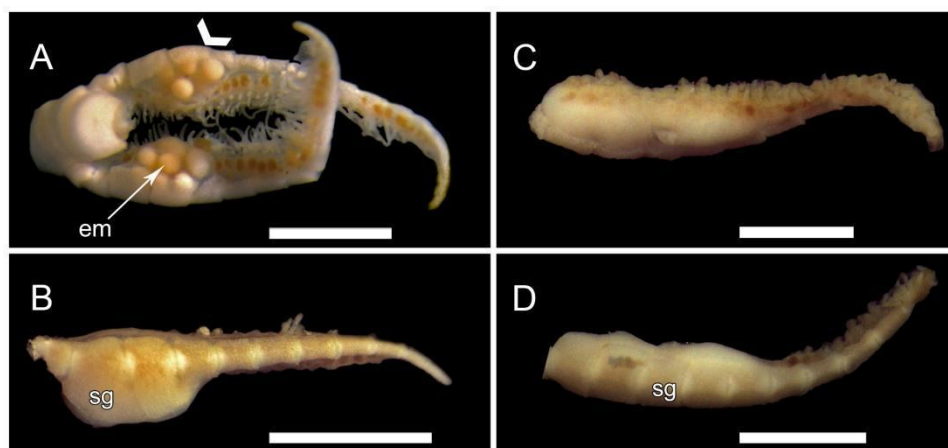
Cortes histológicos de Isometra vivipara



Cortes histológicos. A Pínula genital con ovario (ov), marsupio (m), espermatozoides en el ovario (ez), surco ambulacral (sa). B Sección longitudinal de una pínula genital de una hembra con ovario (ov), membrana que separa el ovario del marsupio (m), embrión (em) y marsupio (ma), lado ventral (v), lado dorsal (d). C Ovario con oocitos previtelogénicos (pv), oocitos vitelogénicos (vl), oocitos maduros (om) y células acompañantes (ca). Escalas de referencia: A: 0,5 μ m; B: 200 μ m; C: 100 μ m.

Nota. Imágen de microscopio óptico de Renata M. Pertossi.

Las hembras presentan un ensanchamiento de sus pinulares (segmentos) de las Pg que permite la contención de las gónadas y marsupios. En cambio, en los machos este ensanchamiento es gradual (Figura 20.5).

Figura 20.5*Pínulas de Isometra vivipara*

A Vista ventral de pínulas genitales de una hembra, con marsupio (punta de flecha) y embriones (em) y larvas doliolarias. B Vista dorsal de una pínula genital de una hembra, con pinulares ensanchados (sg). C Vista ventral de una pínula genital de un macho. D Vista lateral de una pínula genital de un macho, con pinulares gradualmente ensanchados (sg). Escala: A-D: 2 mm.

Nota. Foto de Renata M. Pertossi.

Phrixometra nutrix, otra especie que encontramos en aguas argentinas, también presenta dimorfismo sexual (Pertossi y Martinez, 2022). Externamente en vista de lupa estereoscópica observamos un marsupio en forma de bolsillo donde incuba todos sus estadios larvales: pedunculadas cistídea y pentacrinoídea, donde luego se liberan de ese pedúnculo como juveniles libres. En cambio, se encontró que los machos poseen una papila genital en uno de sus laterales.

Figura 20.6*Pínulas genitales de Phrixometra nutrix*

A Detalles del marsupio con embriones. B Pínula genital femenina con larva pentacrinoidea en el marsupio, círculo punteado muestra la fijación del pedúnculo al los pinulares. C Porción del brazo con pínulas genitales femeninas con larvas cistidea en el marsupio. D Porción del brazo con pínula genital masculina con papila genital (punta de flecha). Pínula genital (Pg), larva cistidea (ci), embriones (e), marsupio (m), osículos (o), larva pentacrinoidea (lp), pedúnculo (p). Escalas: A, E: 0,5 mm; B, D: 1mm.

Nota. Foto de Renata M. Pertossi.

Ophiuroidea

Anatomía externa

Los ofiuros o estrellas serpientes están formados por un disco central y brazos articulados. A pesar de su similitud con las estrellas de mar, presentan diferencias significativas. Por un lado, las ofiuras presentan un disco bien definido con brazos delgados y bien delimitados. Además, se encuentran protegidos y recubiertos por osículos llamados escudos, placas, escamas, etc (Hendler et al., 1995).

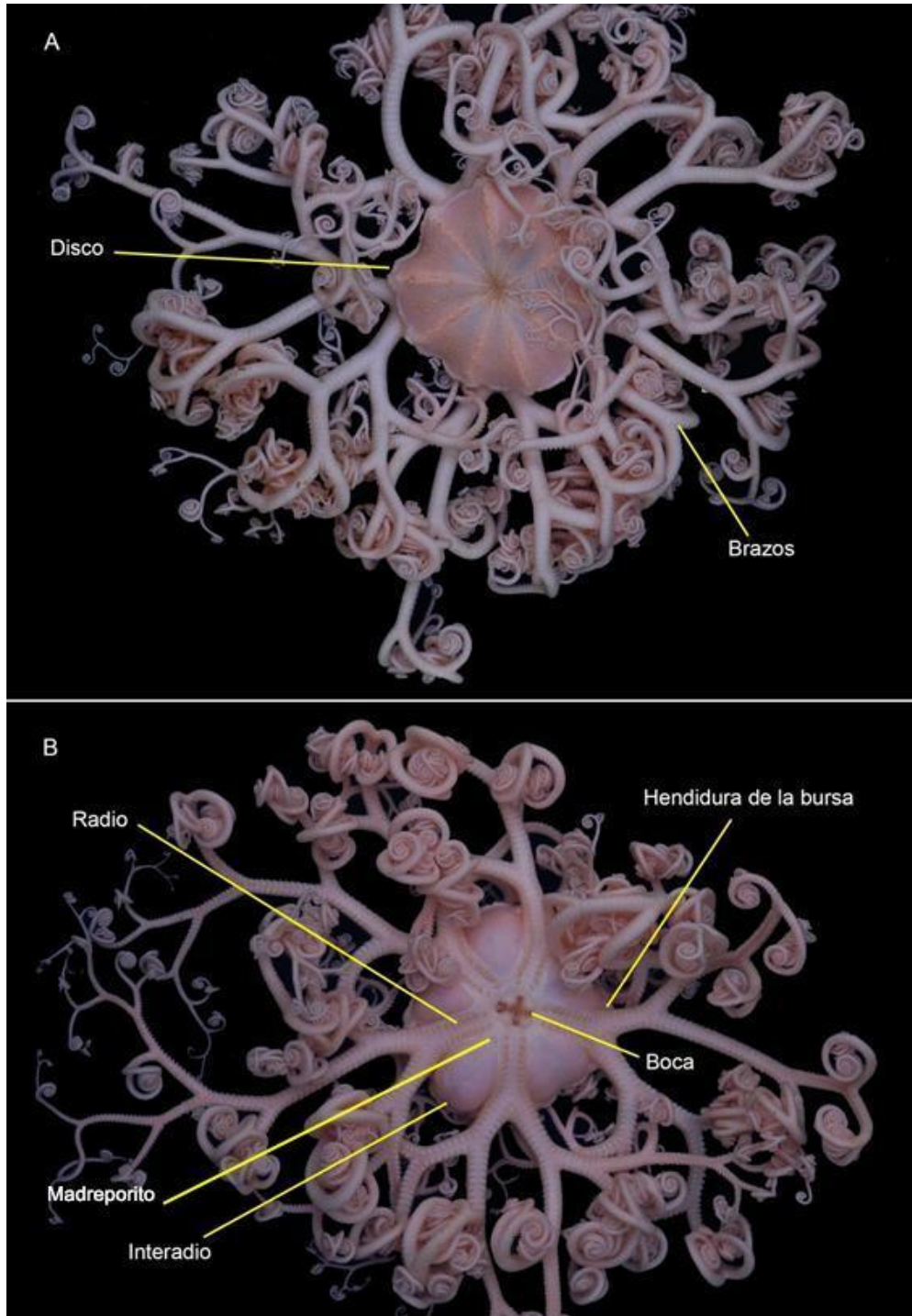
En la superficie dorsal, algunas especies presentan escudos radiales o placas diferenciadas (Ophiomyxidae) y otras especies presentan escamas, espinas, tubérculos o gránulos. Estas últimas pueden tener brazos ramificados como ocurre con las especies de la familia Gorgonocephalidae o los brazos pueden no estar ramificados y poseer solo espinas como en Amphiuridae (Hendler et al., 1995).

En la superficie ventral, se encuentra la boca con escudos orales de los cuales uno se diferencia en madreporito, que suele ser un escudo agrandado y perforado (Figura 20.7). Los brazos se encuentran cubiertos de placas dorsales, ventrales y laterales asociados a espinas involucradas en la alimentación y defensa. No presentan un surco ambulacral abierto (ver

contraste con Asteroidea) ya que se encuentran recubiertas por placas mencionadas anteriormente (Hyman 1955; Hendler et al. 1995).

Figura 20.7

Vista de *Gorgonocephalidae*



Gorgonocephalus chilensis presente en Argentina. A Superficie dorsal o aboral. B Superficie ventral u oral.

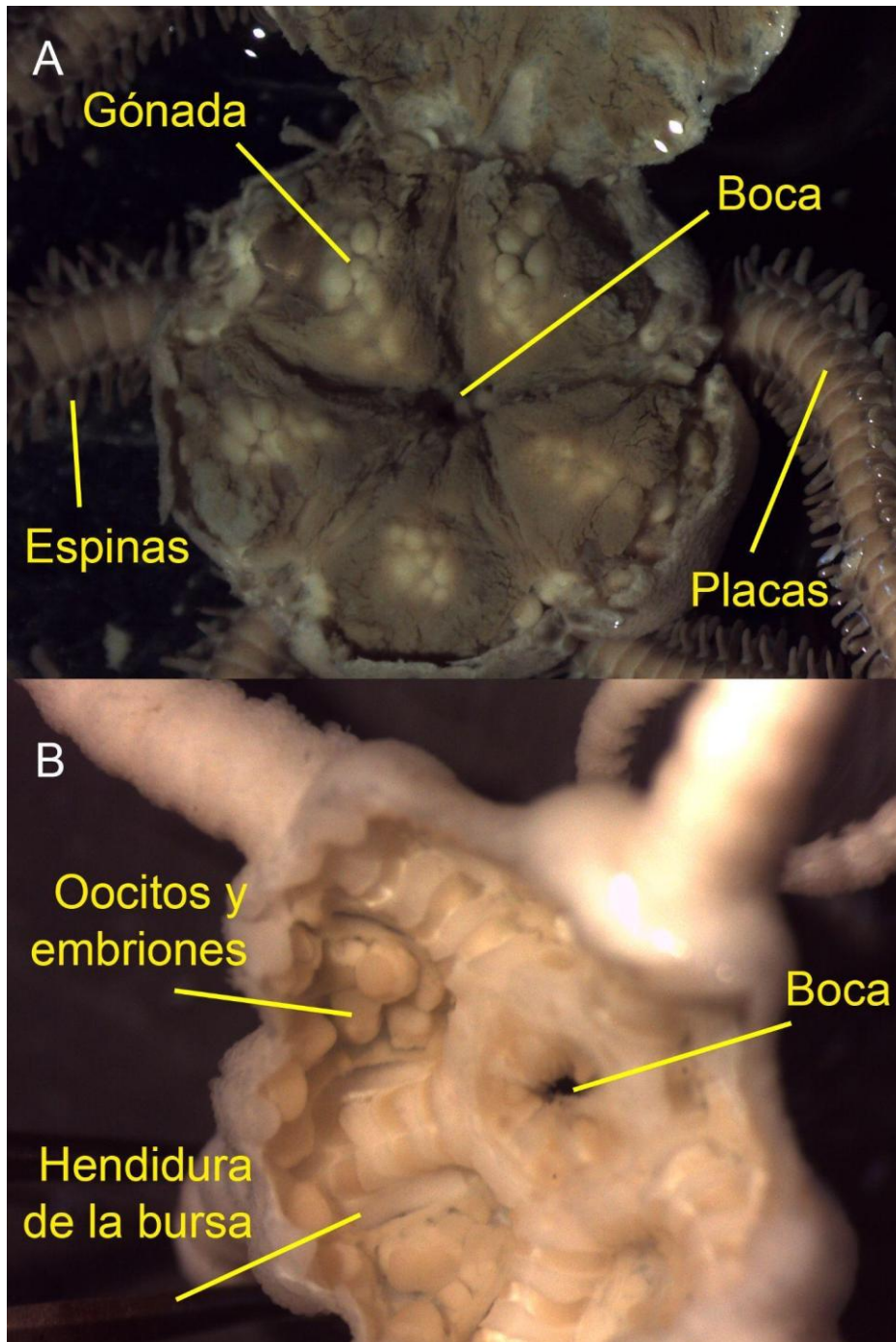
Nota. Fotos de Guido Pastorino.

Anatomía interna

A diferencia de las estrellas de mar, el sistema digestivo de las ofiuras es relativamente simple con una boca en la parte inferior del disco central y sin ano. Los residuos se expulsan a través de la boca, la cual está conectada a un estómago, confinado al disco central donde se encuentran también las gónadas y unos sacos o bursas, involucradas en la respiración y en algunas especies, en la protección de las crías. Las bursas se conectan con el exterior por las hendiduras de la bursa las cuales están en la base de los brazos (Hendler et al. 1995; Berecoechea et al. 2017). La ubicación de la gónada es variable, pero en la mayoría de las ofiuras se encuentra estrechamente asociada a las bursas, y las hendiduras, pueden estar asociadas tanto a la salida común de las gametas como a la salida de incubantes (Figura 20.8). Gran parte de las especies de este grupo son gonocóricas o de sexos separados, aunque existen ejemplos de hermafroditas. Uno de ellos es *Astrotoma agassizii*, que se distribuye en aguas del Atlántico Sur y Antártida, esta especie, además, es incubante, se encontraron entre 15 a 20 juveniles en cinco de las diez bursas (Berecoechea et al., 2017).

Figura 20.8

Disección en vista aboral de un Ohiuroidea



Vistas orales de A. *Ophioplocus januarii* y B. *Astrotoma agassizi*.

Asteroidea

Anatomía externa

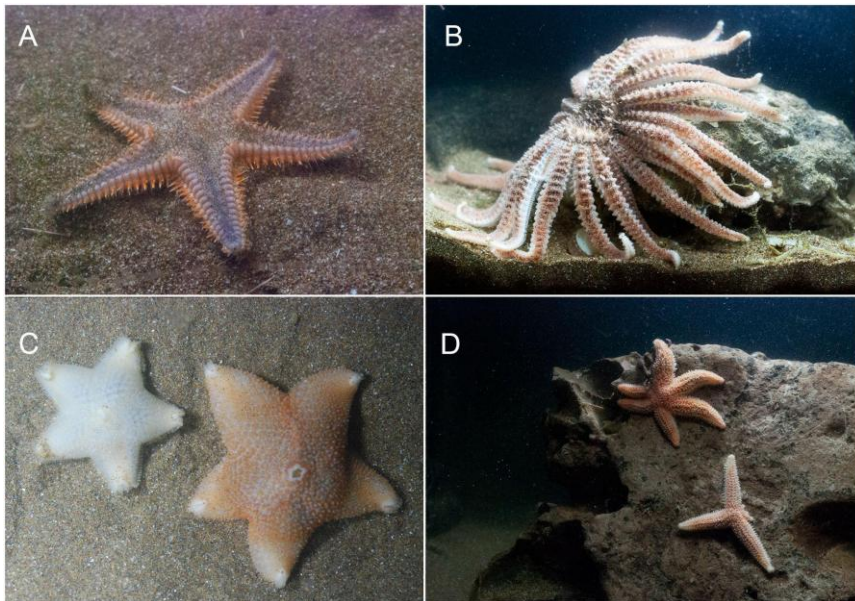
Los asteroideos incluyen a las emblemáticas y tan conocidas estrellas de mar. El disco central no se diferencia como ocurre en las ofiuras y suelen tener cinco brazos, aunque se conocen con hasta 50. La longitud de los brazos puede ser varias veces mayor que el diámetro del disco, como en *Astropecten* o *Labidiaster* o apenas sobrepasar el borde del disco en especies con forma pentagonal como ocurre con especies del género *Pteraster* o *Ctenodiscus* (Figuras 20.9 y 20.12). Además, todas las estrellas de mar tienen la capacidad de reemplazar una parte de su cuerpo tras una autotomía natural o lesión, por lo que no es inusual encontrar estrellas con brazos de diferentes tamaños y coloración (Figura 20.9D) (Chia y Walker 1991; Clark y Downey, 1992).

En la superficie dorsal o aboral incluye una gran placa diferenciada denominada madreporito, generalmente de un color contrastante (Figura 20.10). Algunas estrellas de mar, pero no todas, poseen un ano cerca del centro del disco, a menudo acompañado de un anillo de espinas o placas. En la superficie ventral u oral se encuentra la boca en el centro, desde donde parte un surco ambulacral hacia cada uno de los brazos. Este surco ambulacral presenta pies ambulacrales o podios (Figura 20.11), los cuales están involucrados en la locomoción, excavación, recolección de alimento y en algunos casos respiración. Dependiendo de la familia de estrellas de mar, los pies ambulacrales presentan terminaciones en punta o con ventosas (Clark y Downey, 1992; Hendler et al., 1995).

La superficie del cuerpo puede presentar pedicelarios, estos son apéndices en forma de mandíbula encargados de diversas funciones como la manipulación de presas o la remoción de partículas de las pápulas, estructuras globosas responsables del intercambio gaseoso. Se diferencian de los pedicelarios de los erizos de mar en que generalmente están formados por dos valvas y carecen de osículo en el tallo o parte inferior (Hendler et al., 1995). Existen dos tipos de pedicelarios: pedunculados (orden Forcipulatida) o sésiles (orden Valvatida). Pedicelarios pedunculados: formados por un pedúnculo y una cabeza formada por tres osículos móviles en forma de pinzas o tijeras. Pedicelarios sésiles: formado por dos o más osículos móviles que se articulan sobre osículos adyacentes, actuando como si se tratase de una pinza (Hyman, 1955). Aunque existen excepciones, como es el caso de *Bernasconiaster pipi*, una especie distribuida frente a la Argentina, que presenta pedicelarios en forma de cruz. Además de los pedicelarios, existen otras estructuras de carbonato de calcio, las paxilas, comunes en especies de fondos blandos como las de los órdenes Paxillosida y Valvatida. Las paxilas mantienen libre de partículas a las pápulas, permitiendo el intercambio gaseoso en especies infaunales de fondo blando y en algunas especies, la protección de las crías. Una de estas especies es *Ctenodiscus australis* (Figura 20.12), que presenta una amplia distribución batimétrica y geográfica frente a las costas de Argentina. En esta especie las crías, se desarrollan debajo de las paxilas en la superficie dorsal (Rivadeneira et al., 2017).

Figura 20.9

Aspecto general de Asteroidea

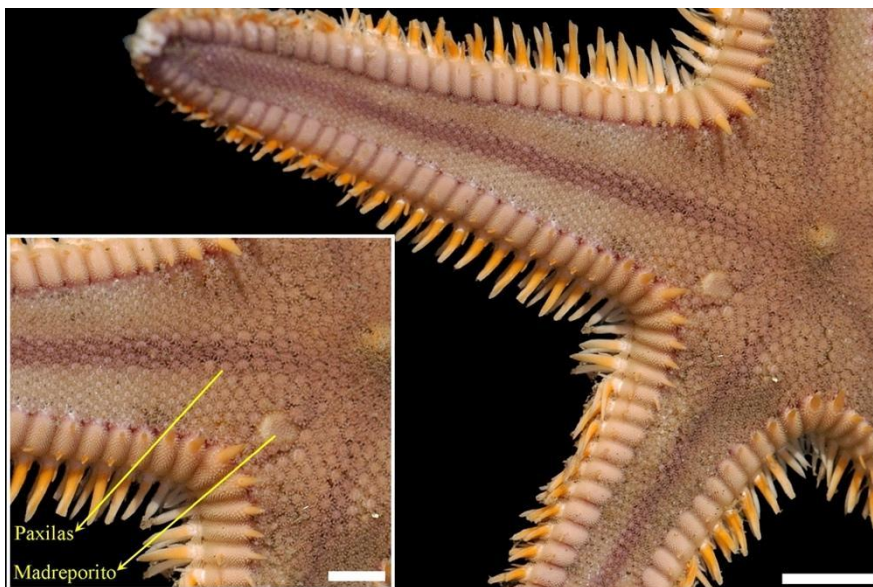


A. *Astropecten* sp. de 3 cm de radio. B *Labidiaster radiosus* de hasta 5 cm de radio C. *Pteraster* sp. de 2 cm de radio. D *Allostichaster capensis* de aproximadamente 2 cm de radio.

Nota. Fotos de Pablo Penchaszadeh.

Figura 20.10

Detalle de Astropecten sp. en vista aboral

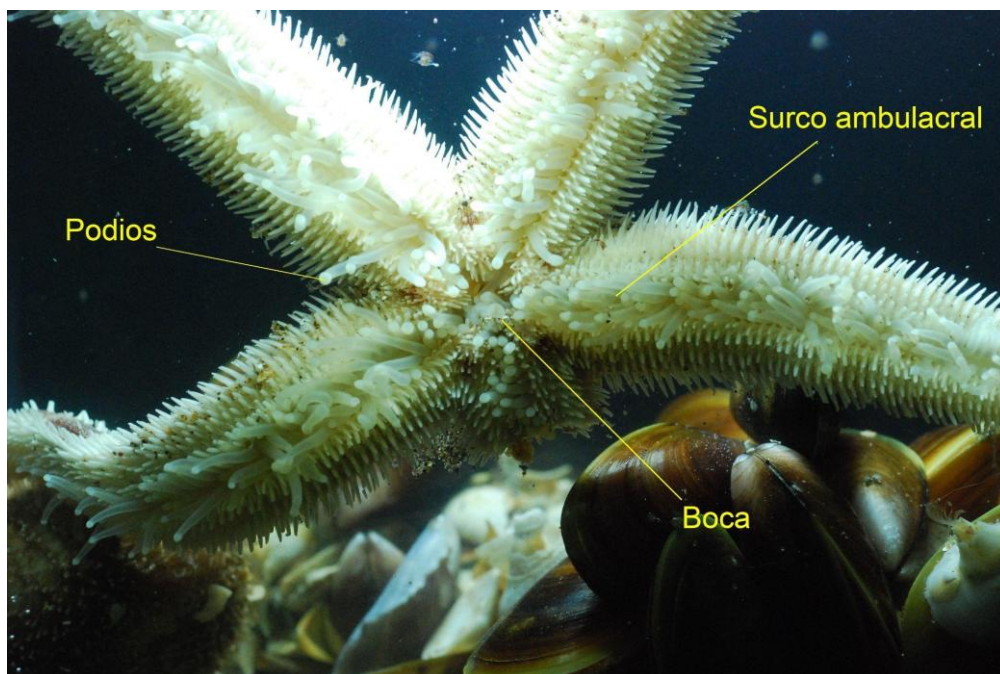


Se observan las paxilas y madreporito como así también espinas laterales.

Nota: Foto de Guido Pastorino.

Figura 20.11

Vista oral de Luidia sp.



Ejemplar de *Luidia* sp. de aproximadamente 5 cm de radio.

Nota. Foto de Pablo Penchaszadeh.

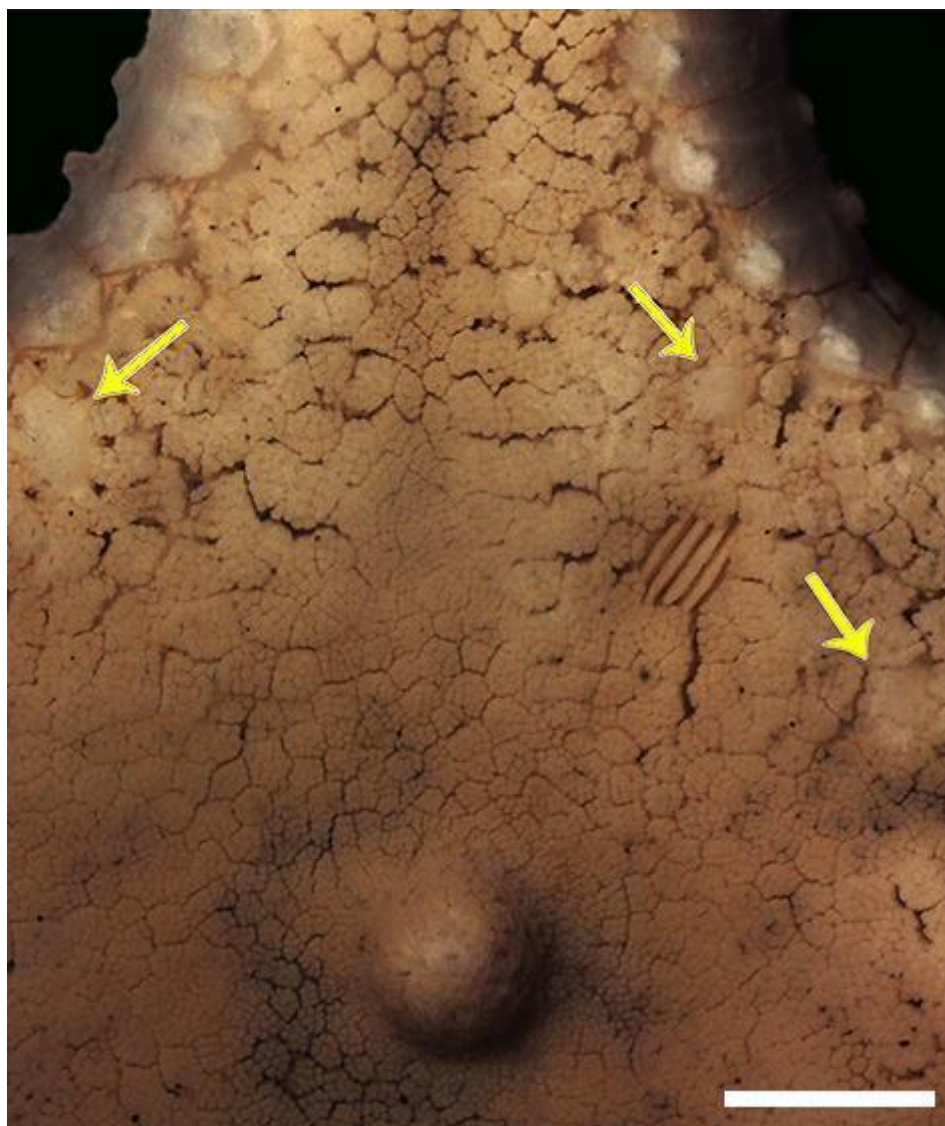
Anatomía interna

Debajo del tegumento se encuentra una gruesa capa de tejido conjuntivo denominada dermis en donde se localizan los osículos. Estos osículos pueden tener forma de bastones o placas (Hyman, 1955). En la mayoría de las estrellas de mar las gametas, tanto masculinas como femeninas se liberan en grandes cantidades al mar y presentan un desarrollo libre, solo un número reducido de especies presentan desarrollo protegido. En estas especies la incubación puede ocurrir en distintas partes del cuerpo de las hembras (Figura 20.12), por ejemplo en *Anasterias antarctica*, especie presente en las costas de Argentina, retiene a sus crías en la parte oral y presumiblemente no se alimenta durante la incubación (Gil et al., 2011; Perez et al., 2017). Otras especies de Argentina, *Diplopteraster verrucosus* también incuba a sus crías, pero lo hace en cámaras nidamentales dentro del cuerpo de la hembra (Fraysse et al., 2018), y *Bernasconiaster pipi*, incuba a sus crías en la parte oral (Rivadeneira et al., 2020).

El desarrollo gonadal está estrechamente relacionado con la transferencia de nutrientes, desde diferentes órganos, estos funcionan como reservas energéticas al momento de la reproducción. Un ejemplo de esto es lo que ocurre con *Cosmasterias lurida* que está presente en la plataforma argentina y reserva energía que le permite la maduración gonadal y desove, en los ciegos pilóricos, el estómago y la pared del cuerpo (Cossi et al., 2017).

Figura 20.12

Vista aboral de *Ctenodictus australis*



Ejemplar de *Ctenodictus australis* incubando sus crías en la cara aboral. Con flechas amarillas se destacan los incubantes que se encuentran protegidos por las paxilas, las cuales cubren la región dorsal de esta especie. Escala 2mm.

Referencias

- Berecoechea, J. J., Brogger, M. I. y Penchaszadeh, P. E. (2017). New evidence of brooding in the deep-sea brittle star *Astrotoma agassizii* Lyman, 1876 from a South Western Atlantic Canyon, Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 127: 105–110.
- Chia, F. S. y Walker, C. W. (1991). Echinodermata: Asteroidea. En: Reproduction of Marine Invertebrates. Echinoderms and Lophophorates, Vol. 6, Giese AC, Pearse JS y Pearse VS (eds.), Boxwood Press, Pacific Grove, California, pp. 301–353.

- Clark, A. M. y Downey, M. E. (1992). *Starfishes of the Atlantic*. Chapman and Hall, London, 820 pp.
- Cossi, P. F., Boy, C. C. y Pérez, A. F. (2017). Pattern of energy allocation during the gametogenesis of the asteroid *Cosmasterias lurida* (Forcipulatida: Stichasteridae) from the Beagle Channel, Ushuaia, Argentina. *Revista Biología Tropical* 65: 197–206.
- Fraysse, C. P., Calcagno, J. A. y Perez, A. F. (2018). Asteroidea of the southern tip of South America, including Namuncurá Marine Protected Area at Burdwood Bank and Tierra del Fuego Province, Argentina. *Polar Biology* 41:2423–2433.
- 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.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. y Kier, P. M. (1995). *Sea stars, sea urchins and allies, Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington y London, 390 pp.
- Hyman, L. H. (1955). *Echinodermata*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, Toronto, London, 762 pp.
- Messing, C. G. (1997). Living Comatulids. *Paleontological Society*, 3, 3–30.
- Messing, C. G., Améziane, N. y Eleaume, M. (2000). Echinodermata Crinoidea: Comatulid crinoids of the KARUBAR Expedition to Indonesia. The families Comasteridae, Asterometridae, Calometridae and Thalassometridae, in CROSNIER A. (ed.), *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, vol. 21. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 184: 627–702.
- Pérez, A. F., Fraysse, C., Boy, C. C., Epherra, L. y Calcagno, J. (2017). Reproductive biology and energetics of the brooding sea star *Anasterias antarctica* (Echinodermata: Asteroidea) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 65: 221–232.
- Pertossi, R. M., & Martinez, M. I. (2022). Reproductive biology of the brooding feather star *Phrixometra nutrix* from the southwestern Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 189, 103874.
- Rivadeneira, P. R., Brogger, M. I., Penchaszadeh, P. E. (2017). Aboral brooding in the deep water sea star *Ctenodiscus australis* Lütken, 1871 (Asteroidea) from the Southwestern Atlantic. *Deep Sea Research Part I* 123: 105–109.
- Rivadeneira, P. R., Martinez, M. I., Penchaszadeh, P. E., Brogger, M. I. (2020). Reproduction and description of a new genus and species of deep-sea asteriid sea star (Echinodermata; Asteroidea) from the southwestern Atlantic. *Deep Sea Research Part I* 163: 103348.
- Rouse, G. W., Jermin, L., Oji, T., Young, C. M., Lanterbecq, D., Eeckhaut, I., ... & Messing, C. G. (2013). Fixed, free and fixed: Phylogeny and Permian-Triassic origin of extant crinoid echinoderms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66, 161-181.
- Roux, M., Messin, C. G., & Améziane, N. (2002). Artificial keys to the genera of living stalked crinoids (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*, 70(3), 799–830.

Autores

Coordinadores

Brusa, Francisco

Doctor en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciado en Biología (Orientación Zoología), (FCNyM-UNLP). Profesor Adjunto Facultad de Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Investigador Independiente Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata. Jefe de la División Científica Zoología Invertebrados del Museo de La Plata (FCNyM-UNLP) y Curador General de la Colección de Invertebrados del Museo de La Plata. Libro publicado: *Platyhelminthes: Rhabdocoela: Typhloplanidae*. Margraf Publishers GmbH, Weikersheim, Germany. 2016. Capítulos de libros: *Platyhelminthes*. Vol. V: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. En Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*. Elsevier. 2020. "Turbellaria" simbiontes. En *Macroparásitos: Diversidad y Biología*. EDULP. 2017. Área de investigación-extensión: *Platyhelminthes no-Neodermata una nueva ventana para explorar la filogenia del phylum* (CONICET-UNLP). Mención Especial Premio Estímulo Jóvenes Investigadores Fundación Museo de La Plata. 2012.

Damborenea, Cristina

Doctora en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Licenciada en Biología (Orientación Zoología) de la misma Facultad. Investigador Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata. Coordinador de la Unidad Funcional de Digitalización del Museo de La Plata. Editor y autor de libros como *Keys to Neotropical and Antarctic Fauna: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates 4th Edition Volume 5*, Elsevier, 2020; *Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano*, 2006, EDULP. Autor de libros como *Platyhelminthes: Rhabdocoela: Typhloplanidae*. Margraf Publishers GmbH, Weikersheim, Germany, 2016; *Introducción a la taxonomía: manual de ejercitaciones*, 2013, EDULP. Autor de numerosas publicaciones científicas y capítulos de libros en la línea de investigación *Diversidad de Turbellaria (Platyhelminthes) comensales y de vida libre de la región Neotropical*.

Negrete, Lisandro

Doctor en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciado en Biología (Orientación Zoología), (FCNyM-UNLP). Jefe de Trabajos Prácticos en Cátedra Zoología Invertebrados I (FCNyM-UNLP). Investigador Adjunto del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata (FCNyM-UNLP). Publicaciones: *When looks can*

be deceiving: a new cryptic land planarian species of *Choeradoplana* Graff, 1896 (Platyhelminthes: Geoplanidae) from Argentina. Systematics and Biodiversity, 2024. Integrative taxonomy of land planarians (Platyhelminthes: Geoplanidae) from the Andean-Patagonian Forests from Argentina and Chile, with the erection of two new genera. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2021. Trying to take over the world: Potential distribution of *Obama nungara* (Platyhelminthes: Geoplanidae), the Neotropical land planarian that has reached Europe. Global Change Biology, 2020. Capítulos de libros: Phylum Platyhelminthes. En Macroparásitos: Diversidad y Biología. EDULP. 2017. Participación (PICT, PIP) y dirección (UNLP) en proyectos relacionados con la biodiversidad y filogenia de platelmintos triclados continentales. Premio de la Fundación Idea Wild, 2008.

Autores

Calderón, Rodrigo

Licenciado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Becaria doctoral CONICET. Tema: Diversidad, distribución y modalidades reproductivas de corales escleractinios (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia) del cañón submarino Mar del Plata y zona adyacente. . Diversity, distribution and reproductive traits of scleractinian corals (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia) in the Mar del Plata submarine canyon and adjacent area. Calderón, R., Penchaszadeh, P. E., Lauretta, D. (2024). On the reproduction of the solitary cold-water coral *Fungiacyathus fragilis* Sars, 1872 (Cnidaria: Scleractinia), and a new record in the SW Atlantic Ocean deep sea. Coral Reefs, 1-8.

Cerino, Nadia

Licenciada en Biología (CAECE) con especialización en marina. Oficial principal en Prefectura Naval Argentina. Lauretta, D., M., Cerino, N.; Bernal, M. C., Risaro, J. 2019. Corales de aguas frías en el Mar Argentino. Ciencia Hoy. Cerino, N., Lauretta, D., M. 2013. *Armadillologorgia albertoi* sp. nov.: a new primnoid from the Argentinean deep sea. Zootaxa. 3741(3): 369-376.

de Lucía, Micaela

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP). Ayudante Diplomado en la Cátedra Malacología (FCNyM-UNLP). Becaria Posdoctoral de CONICET. Publicaciones: Phylogenetic and morphological study of the genus *Potamolithus* (Truncatelloidea: Tateidae) in hotspots of diversity at the Paranaense Forest, Argentina, with the addition of six new species (2021); The most problematic freshwater invasive species in South America, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), and its status after 30 years (2022); Diversity of non-marine mollusks in the southernmost Paranaense forest of the world

(2022). Tema de Investigación: Estado de conservación del género endémico *Potamolithus* (Mollusca, Gastropoda, Tateidae) en la Cuenca del Plata.

Díaz, Julia Inés

Doctora en Ciencias Naturales y Licenciada en Biología (orientación Zoología), Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Profesora Adjunta en las Cátedras Zoología General e Introducción a la Biología, FCNyM (UNLP). Investigadora Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Laboratorio de Biodiversidad y Epidemiología Parasitaria en Animales Silvestres y Humanos, del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP). Palumbo EO,, Díaz JI & V González Carman. 2025. Parasite diversity in sea turtles of the temperate SW Atlantic: a bridge between systematics and ecology. *Marine Biology* 172 (54). Fusaro B, & JI Díaz. 2025. Parasitism in wild penguin populations: a comprehensive global assessment of macro- and microparasites and their implications. *Antarctic Science*. 37(2):79-86. Díaz JI, et al. 2023. Morphological and molecular data reveal the complete life cycle of the flatworm helminth *Parorchis trophoni* sp. nov. (Trematoda: Philopthalmidae) from the Southwestern Atlantic coast, Argentina. *Polar Biology* 46(8):737-748. Proyectos de investigación en curso. Interacciones parásito-hospedador en ambientes extremos: estado sanitario de aves marinas antárticas (CONICET-UNLP). Monitoreo de parásitos y patógenos de aves migratorias de larga distancia en humedales costeros de Argentina (CONICET-UNLP). Evaluación parasitaria de tortugas marinas en el Atlántico Sudoccidental (CONICET-UNLP). Parásitos y agentes infecciosos de la Boa Curiyú en El Bañado La Estrella, Formosa, Argentina (CONICET-UNLP). Miembro de la Asociación Parasitológica Argentina. Miembro del Birds and Marine Mammals' Antarctic Wildlife Health Network – Grupo de Expertos del Comité Científico de Investigaciones Antárticas.

Drago, Fabiana

Dra. En Ciencias Naturales, Lic. En Biología Or. Ecología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP). Docente Investigador FCNyM-UNLP. Jefe de Trabajos Prácticos con dedicación exclusiva en la Cátedra Parasitología General (FCNyM). Profesor Adjunto en la Colección Helmintológica del Museo de La Plata. Investigador asociado de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (C.I.C.). Tema de investigación: Helmintos parásitos de aves de la Argentina: diversidad, ecología y vinculación con sus hospedadores intermediarios. Actualmente dirige un proyecto de investigación de la UNLP sobre Helmintos parásitos de aves y participa en un PICT sobre moluscos de importancia económica y sanitaria que se desarrolla en Misiones. Publicaciones disponibles en <https://www.researchgate.net/profile/Fabiana-Drago-2/research>

Gutiérrez Gregoric, Diego E.

Doctor en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP). Es jefe de Trabajos Prácticos en la Cátedra de Zoología Invertebrados I, Profesor Libre de Malacología (FCNyM-UNLP), jefe de la Sección Malacología de la División Zoología Invertebrados e Investigador Independiente CONICET. Publicaciones: Diversity hotspots of freshwater gastropods: three new species from Uruguay River (South America) (2016); Freshwater mussel conservation in southern South America: update on distribution range and current threats (2024); Expansion of *Sinotaia quadrata* (Mollusca: Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae) in two major rivers from Argentina (2024). Tema de Investigación: Conservación de Moluscos Acuáticos continentales de la Argentina: Diagnóstico sobre Biodiversidad nativa y Bioinvasiones.

Lauretta, Daniel

Dr. en Ciencias de la Universidad de Buenos Aires (UBA). Investigador Adjunto CONICET en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN). Calderón, R., Penchaszadeh, P. E., Lauretta, D. (2024). On the reproduction of the solitary cold-water coral *Fungiacyathus fragilis* Sars, 1872 (Cnidaria: Scleractinia), and a new record in the SW Atlantic Ocean deep sea. *Coral Reefs*, 1-8. Bridges, A. et al. (2023). Review of the central and South Atlantic shelf and deep-sea benthos: science, policy and management. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review (OMBAR)*, pp. 127-218. DOI: 10.1201/9781003363873-5. Risaro, J., Lauretta, D. (2023). *Seapens* (Cnidaria: Octocorallia: Pennatuloidae) from the Mar Del Plata submarine canyon and outskirts. *Zootaxa*, 5389(4), 401-433. Miembro del comité científico y asesor (SAC) de CORDAP (desde 2021) <https://cordap.org/>

Martínez, Mariano I.

Dr. en Ciencias de la Universidad de Buenos Aires (UBA). Profesor Titular, Zoología de Invertebrados, Universidad CAECE. Investigador Adjunto CONICET en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN). Martínez MI, Martínez-Salinas AP, Moura RB (2024). Knowledge of biodiversity and reproduction in sea cucumbers from southern South America to the Antarctic Peninsula (Chapter 14). En: *The World of Sea Cucumbers: Challenges, Advances, and Innovations*, Eds: Mercier A, Hamel J-F, Pearce C, Suhrbier A. Pp: 201–220. Martínez MI, Alba-Posse E, Penchaszadeh PE (2020). Reproductive features in the sea cucumber *Pentactella perrieri* (Ekman, 1927) (Holothuroidea: Cucumariidae): a brooding hermaphrodite species from the southwestern Atlantic Ocean. *Polar Biology* 43: 1383–1389. Teso V., M. Martínez, D. Lauretta, G. Pastorino, D. Urteaga, A. Averbuj, M. Brogger, F. Arrighetti, P. Rivadeneira, J. Flores, R. Pertossi, N. Sánchez, L. Pacheco, J. di Luca, C. Sánchez Antelo, J. Risaro, R. Ciocco and P.E. Penchaszadeh. 2020. Protected development in deep-sea invertebrates. A case of study in the southwestern Atlantic Ocean deep-sea. *Environment Coastal and Offshore magazine, Deep-Sea Special Edition*: 48-51. Dirección de proyecto sobre biodiversidad y reproducción en

equinodermos del Atlántico Sudoccidental, con énfasis en la clase Holothuroidea. Proyecto en desarrollo en el MACN. Ganador del Premio a la producción científica de investigadores (período 2019-2020) del MACN, Premio UBA a la divulgación científica 2015 y, en dos oportunidades (2014 y 2018), del DAAD Research stay Award. Actualmente, miembro del grupo de especialistas en holoturoideos de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.

Núñez, Verónica

Dra. En Ciencias Naturales, Lic. En Biología Or. Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP). Jefe de Trabajos Prácticos (JTP) en la Colección de la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata y Docente investigador de la FCNyM-UNLP (JTP con dedicación exclusiva en la Cátedra Zoología Invertebrados I), cuya línea de investigación es el estudio de los helmintos parásitos de aves silvestres y su vinculación a posibles hospedadores intermediarios moluscos. Actualmente dirige un proyecto de investigación de la FCNyM-UNLP sobre moluscos del NE y participa en otros dos (un PICT sobre moluscos terrestres de importancia económica y sanitaria que se desarrolla en Misiones y otro de la FCNyM-UNLP sobre helmintos de aves).

Pertossi, Renata M.

Dra. en Ciencias de la Universidad de Buenos Aires (UBA). Becaria Posdoctoral CONICET en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN). Pertossi RM; Martinez MI (2022). Reproductive biology of the brooding feather star *Phrixometra nutrix*, from the southwestern Atlantic. Deep-Sea Research I 189. Pertossi RM; Penchaszadeh PE; Martinez MI (2021). Brooding comatulids from the southwestern Atlantic, Argentina (Echinodermata: Crinoidea). Marine Biodiversity. vol. 51, 51–59. Pertossi RM; Brogger MI; Penchaszadeh PE; Martinez MI (2019). Reproduction and developmental stages in the crinoid *Isometra vivipara* Mortensen, 1917 from the southwestern Atlantic. Polar Biology 42:807–816. Proyecto de investigación: Caracterización morfológica, reproductiva y genética de crinoideos (Echinodermata: Crinoidea: Comatulida) del Atlántico Sudoccidental y del Sector Antártico Argentino. Ganadora en 2023 del PADI Foundation Grant, en 2022 de la Deep-sea British Society Award, y en 2022 del Lerner-Gray Award del American Museum of Natural History. También ha realizado estadías de investigación en colecciones biológicas de Chile, Alemania, Dinamarca y Francia.

Risaro, Jessica

Licenciada en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Becaria doctoral CONICET. Tema: Diversidad y modalidades reproductivas de corales blandos (Cnidaria: Anthozoa: Pennatulacea) del Cañón Submarino Mar del Plata y zona adyacente. Diversity and reproductive strategies of soft corals (Cnidaria: Anthozoa: Pennatulacea) from the Mar del Plata Submarine Canyon and adjacent zone. Risaro, J. A. 2020. *Umbellula pomona* sp. nov., new sea pen from Mar del Plata Submarine Canyon (Cnidaria:

Pennatulacea). European Journal of Taxonomy. Risaro, J., Lauretta, D. (2023). Sea pens (Cnidaria: Octocorallia: Pennatuloidae) from the Mar Del Plata submarine canyon and outskirts. Zootaxa, 5389(4), 401-433.

Brusa, Francisco

Anatomía e histología de invertebrados : atlas descriptivo / Francisco Brusa ; Cristina Damborenea ; Lisandro Negrete ; Coordinación general de Francisco Brusa ; Cristina Damborenea ; Lisandro Negrete. - 1a ed. - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; La Plata : EDULP, 2026.

Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga

ISBN 978-950-34-2760-6

1. Morfología. 2. Biología. 3. Zoología. I. Brusa, Francisco, coord. II. Damborenea, Cristina, coord. III. Negrete, Lisandro, coord. IV. Título.
CDD 570

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata

48 N.º 551-599 / La Plata B1900AMX / Buenos Aires, Argentina

+54 221 644 7150

edulp.editorial@gmail.com

www.editorial.unlp.edu.ar

EduLP integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2026

ISBN 978-950-34-2760-6

© 2026 - EduLP

n
naturales


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA