

Los animales actuales

Introducción a su conocimiento
para estudiantes de las ciencias naturales

Marcela Lareschi y Miriam C. Pérez
(coordinadoras)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

LOS ANIMALES ACTUALES

INTRODUCCIÓN A SU CONOCIMIENTO PARA ESTUDIANTES
DE LAS CIENCIAS NATURALES

Marcela Lareschi
Miriam C. Pérez
(coordinadoras)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



A nuestros hijos, Iván Paolocá, Josefina y Julieta Vizcaino

Agradecimientos

Agradecemos a los docentes de la Cátedra de Zoología General quienes colaboraron con la redacción de este libro en forma comprometida y desinteresada; a los estudiantes de la asignatura quienes, a través de los años, con sus consultas e inquietudes nos enseñaron en nuestra tarea docente; a Alda González por la presentación de este libro; a Leopoldo Soibelzon por sus aportes durante la etapa de postulación y a Sergio Vizcaíno y a los docentes de Zoología III Vertebrados de la FCNyM por facilitarnos bibliografía y brindarnos asesoramiento.

Estamos muy agradecidas también a los siguientes colegas y amigos por las fotografías, dibujos y/o edición de las figuras que ilustran el libro: Jorge Barneche (capítulo 10), Patricia Bein (capítulos 15 y 16), Guillermo Blustein (capítulo 4), María Eugenia Cano (capítulo 10), Georgina Ciucci (capítulo 4), Mario Espinoza Carniglia (capítulo 10), Luis Giambelluca (capítulo 10), Gabriel Gorrin Armas (capítulo 10), Gerardo Marti (capítulo 10), Nora Matías (capítulos 10 y 11), Martín Mazzeo (capítulo 16), María Laura Morote (capítulos 3, 10, 11 y 14), Evelin Quishpe Males (capítulo 10), Paula Marcotegui (capítulo 6), Santiago Nava (capítulo 10), Lisandro Negrete (capítulo 6), Eugenia Novara (capítulos 15 y 16), Martín Panella (capítulo 15), Cecilia Paola (capítulo 12), Maydel Pérez Valle (capítulo 4), Edgardo "Kabe" Solas (capítulo 6), Josefina Vizcaíno (capítulo 4) y Agustina Zivano (capítulo 6).

Finalmente, queremos agradecer al equipo de la Colección Libros Cátedra de la UNLP por darnos la posibilidad de llevar a cabo esta propuesta; a la FCNyM de la UNLP por la formación de excelencia que nos dio y por brindarnos el espacio para desarrollar nuestra tarea docente; al CEPAVE y al CIDEPINT, en cuyos espacios trabajamos y encontramos el apoyo necesarios para la realización del libro.

*Para el que mira sin ver
La tierra es tierra nomás
Nada le dice la pampa
Ni el arroyo, ni el sauzal*

*Pero la pampa es guitarra
Que tiene un hondo cantar
Hay que escucharla de adentro
Donde nace el manantial*

*En el silbo de los montes
Lecciones toma el zorzal
El cardo es como un pañuelo
Dice adiós y no se va...*

*...Y pensar que para muchos
La tierra es tierra nomás.*

—Atahualpa Yupanqui, *Para el que mira sin ver* (canción)

Índice

Presentación	9
<i>Alda González</i>	
 Introducción	 10
 Capítulo 1	
La enseñanza de la Zoología	12
<i>Tristán Simanauskas</i>	
 Capítulo 2	
Reino animalia (= metazoa)	18
<i>Marcela Lareschi, Miriam C. Pérez, Nora B. Camino, Julia I. Diaz, Claudia Cédola</i> <i>y Andrea V. Armendano</i>	
 Capítulo 3	
Porifera	26
<i>Miriam C. Pérez y Claudia Cédola</i>	
 Capítulo 4	
Cnidaria y Ctenophora	34
<i>Miriam C. Pérez</i>	
 Capítulo 5	
Bryozoa y Brachiopoda	44
<i>Tristán Simanauskas</i>	
 Capítulo 6	
Platyhelminthes	51
<i>Julia I. Diaz, Regina Draghi y Yasmín Croci</i>	

Capítulo 7

Mollusca 61

Carolina Ocon y Tristán Simanauskas

Capítulo 8

Annelida 72

Laura Armendáriz

Capítulo 9

Nematoda 82

Nora B. Camino, Sandra E. González, Consuelo Vallina y Julia I. Díaz

Capítulo 10

Arthropoda 87

*Marcela Lareschi, Nora B. Camino, Andrea V. Armendano, Sandra E. González
y Graciela Varela*

Capítulo 11

Echinodermata y Hemichordata 101

Andrea V. Armendano y Marcela Lareschi

Capítulo 12

Chordata: Cephalochordata, Tunicata 110

Analía Paola

Capítulo 13

Cyclostomata 118

Nora B. Camino y Sandra E. González

Capítulo 14

Chondrichthyes, Actinopterygii y Sarcopterygii 122

Nora B. Camino, Sandra E. González y Yasmín Croci

Capítulo 15

Lissamphibia 128

Miriam C. Pérez

Capítulo 16

Sauropsida: Lepidosauria, Chelonía y Archosauria (Crocodylia) 135

Miriam C. Pérez

Capítulo 17

Sauropsida, Archosauria (Aves)..... 144

Diego Ignacio Archuby y Luciano Noel Segura

Capítulo 18

Synapsida. Mammalia 156

Facundo Iacona

Autores 164

Presentación

Alda González

La asignatura Zoología General pertenece al área introductoria y es común a casi todas las carreras de las Licenciaturas de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. Es una asignatura muy abarcativa, con una amplia temática que incluye el conocimiento de los animales y el rol que cumplen en la naturaleza, teniendo en cuenta aspectos fundamentales de la biología animal, la biodiversidad, la etología, la ecología y la zoogeografía. La presente obra "Los animales actuales. Introducción a su conocimiento para estudiantes de las Ciencias Naturales" es una herramienta de fácil acceso y comprensión para el estudiante inicial de ciencias y proporciona conocimientos básicos que le permitirá a los alumnos el abordaje de las materias biológicas correlativas. La información que se recibe durante el proceso de aprendizaje en la formación universitaria es tan grande que si no se enseña a ordenar la información, es seguro que ésta se olvide y no pueda ser utilizada cuando sea necesario. Este libro persigue este fin brindando información que permita la comprensión de la organización general de los animales, relacionando la morfología y la función, la biología y el comportamiento, la distribución y los factores que la condicionan o modifican. Ha sido concebido para estudiantes que inician una formación en biología, por ello su contenido está dirigido, fundamentalmente, al estudio de los principales grupos de animales. Es una obra de gran importancia en el marco del aprendizaje de la asignatura Zoología General, que permitirá el proceso de construcción del conocimiento en forma conjunta. Disponer de este material favorecerá, sin duda, la formación de los estudiantes de grado de las diferentes carreras con base biológica.

INTRODUCCIÓN

La zoología es parte fundamental del aprendizaje de las ciencias naturales, dado que los animales, de los que formamos parte los mismos humanos, son uno de los grupos que integran los seres vivos que pueblan nuestro planeta. La enseñanza de la Zoología permite conocer la diversidad de animales y sus relaciones, y de qué manera estos contribuyen en la estructura y organización de los ecosistemas, que características anatómicas y fisiológicas poseen en común y en cuáles se diferencian, y de esa manera poder indagar sobre el origen y evolución de los mismos. Asimismo, el conocimiento sobre los animales nos permite establecer acciones para su manejo y conservación, en beneficio de nuestra propia sociedad y de la biosfera en su totalidad.

La asignatura Zoología General constituye una materia básica en la formación de los estudiantes de las cuatro carreras de grado (y de las cuatro orientaciones de una de ellas) de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). El objetivo general de la asignatura es aportar los conocimientos necesarios para interpretar e integrar las leyes naturales que guían y limitan a todos los componentes biológicos y que dan como resultado una gran diversidad de la vida animal. Los conocimientos alcanzados una vez terminada la cursada, sirven de base para que los estudiantes puedan comprender en el futuro las materias correlativas.

Este libro reúne los principales contenidos referidos a la diversidad de los animales actuales, incluyendo aspectos fundamentales sobre su enseñanza y generalidades acerca de la morfología externa e interna, biología e importancia sanitaria y/o económica de las especies de los diferentes grupos animales. El objetivo de la obra es acercar a los estudiantes de la FCNyM, y de otras unidades académicas de la UNLP, información actualizada, en español y en un lenguaje comprensible para ingresantes a la vida universitaria, mencionando y/o mostrando imágenes de ejemplares representativos de la Argentina, cuando sea posible, lo cual es sumamente valioso como un primer acercamiento a su fauna.

El libro está organizado en 18 capítulos cuyos autores somos docentes de la Cátedra de Zoología General de la FCNyM de la UNLP. Cada capítulo consta de una introducción general, una descripción de los principales caracteres anatómicos y fisiológicos del grupo, ejemplos de los representantes de la fauna local, esquemas y/o fotos para ayudar a la comprensión del tema y referencias bibliográficas actualizadas que serán de gran utilidad para quienes deseen profundizar sus conocimientos en determinadas áreas.

En el primer capítulo se exponen los lineamientos básicos de la enseñanza formal interactiva de la zoología para estudiantes de Ciencias Naturales. En el segundo capítulo se plantea una reseña sobre los principales eventos evolutivos desde la aparición de la vida sobre la tierra, los

primeros registros de Metazoos hasta las formas actuales, se discuten las teorías más probables y se presenta el *bauplan*, esto es, la base estructural, arquitectónica y funcional del diseño corporal de un animal. En el capítulo 3 se presenta el Phylum Porifera, comúnmente llamadas *esponjas*, sus tipos celulares y organización. El capítulo 4 está dedicado a los Radiados, es decir, a aquellos animales con simetría radial. Se abordan los phyla Cnidaria y Ctenophora, marcando la importancia del polimorfismo y modos de vida característicos de estos grupos. A partir del capítulo 5 y hasta el final del libro se presentan los Bilateria, organismos que poseen simetría bilateral. El capítulo 5 está enfocado a los Bryozoa y Brachiopoda. En los capítulos 6 y 9 se estudian dos grupos importantes de animales con muchos representantes parásitos, estos son los phyla Platyhelminthes y Nematoda; se enfatiza en las adaptaciones al parasitismo, se exponen los principales ciclos de vida y su importancia sanitaria. En los capítulos 7, 8 y 10 se presentan los tres grandes grupos de invertebrados esquizocelomados: Mollusca, Annelida y Arthropoda, con referencias específicas a la importancia sanitaria y económica de cada uno de ellos. Los capítulos 11 al 18 están enfocados hacia los grandes grupos de deuterostomados: phyla Echinodermata, Hemichordata y Chordata. En este último se presentan por separado los ciclóstomos (lampreas y myxines), los vertebrados pisciformes (peces óseos y cartilagosos) y la transición al medio terrestre de los primeros tetrápodos con las adaptaciones surgidas en los distintos sistemas y la colonización del medio terrestre con la aparición del huevo amniota (anfibios, *reptiles*, aves y mamíferos).

El libro, que estará disponible y de acceso libre, servirá de apoyo para el desarrollo de las actividades de una asignatura básica de todos los estudiantes de la FCNyM. De este modo contribuirá a fortalecer la formación de los estudiantes en las ciencias naturales, la cual será completada con las asignaturas correlativas, ofreciendo una perspectiva general y sencilla sobre los diversos grupos animales actuales. Se espera que el libro facilite la asistencia de los estudiantes a las clases con una base sólida de conocimiento que les permita avanzar más eficientemente en el desarrollo de los contenidos e intercambiar saberes con los docentes.

CAPÍTULO 1

La enseñanza de la Zoología

Tristán Simanauskas

Lineamientos básicos de la enseñanza formal de la zoología para estudiantes de Ciencias Naturales

La transición entre secundaria y universidad

La asignatura Zoología General forma parte del primer año de plan de estudios de las carreras de grado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP): Licenciaturas en Antropología, Geología y Geoquímica así como de todas las orientaciones de la Licenciatura en Biología que incluye la orientación Botánica, Ecología, Paleontología y Zoología. La ubicación en el primer año responde a que la misma es introductoria al conocimiento básico para los estudiantes de las carreras de ciencias naturales. Pero esta ubicación conlleva un primer desafío: la cursan alumnos que acaban de ingresar a la educación superior desde la educación media. En relación al momento de ingreso, Pierella y otros (2019), plantean que: “En Argentina, esos momentos de pasaje ponen de manifiesto la heterogeneidad de las trayectorias académicas de quienes los transitan, al mismo tiempo que develan las dificultades de las instituciones para garantizar la inclusión educativa en contextos de profunda desigualdad y fragmentación social.” (p. 4) A su vez, estos autores hacen hincapié en las dificultades que atraviesan los ingresantes en relación con las exigencias académicas, asumir el *oficio de estudiante* es adaptarse a los ritmos impuestos por la universidad los cuales son muy distintos a los de la educación media.

Frente a esto, se propone intentar articular los tiempos subjetivos, trayendo al espacio universitario las experiencias de conocimiento y ritmo propios de la educación media, integrándose y al mismo tiempo transformándolos. Los docentes del primer año destacan la ausencia de interés, deseo o compromiso por parte de varios ingresantes y en ciertas dificultades para desempeñarse autónomamente en las actividades académicas; aquí proponemos no caer en el *adultocentrismo*, el deseo de los docentes de un cambio hacia la *adultez*, por el contrario, acompañar al alumno en la comprensión de las problemáticas propias de todos los momentos de transición. En otras palabras, asumir, docentes y alumnos que es un proceso transicional que no se resuelve instantáneamente.

La enseñanza que ofrece la educación superior es a nivel profesional con la finalidad de que los estudiantes adquieran conocimientos específicos para después poder entrar al campo laboral. Esta formación profesional no solo implica adquirir y manejar datos, conceptos y procesos propios del campo de conocimiento, sino principalmente la adquisición de un lenguaje de especialidad, en este caso, un lenguaje zoológico. De acuerdo con Morales (2004) se parte de dos presupuestos: el primero es que el lenguaje está ligado necesariamente al conocimiento y el segundo que la percepción que tenemos los humanos de nuestro entorno está mediada por la cultura que es, precisamente, su síntesis. El desarrollo científico y tecnológico, desde sus inicios hasta la actual globalización, ha requerido incrementar la investigación científica sobre los lenguajes de especialidad, los que han servido como herramientas no solamente para el etiquetado de los nuevos conocimientos y tecnologías, sino también como herramientas importantes para su transmisión. A modo de ejemplo en Zoología, podríamos citar *aquella cavidad general del cuerpo que poseen ciertos animales y que se deriva de expansiones en forma de saco a partir del tubo digestivo embrionario*, pero resulta más sintético utilizar el término *enteroceles*.

Los alumnos ingresantes, como el conjunto de la sociedad, manejan un lenguaje natural o común con referencia al conocimiento general, cotidiano o familiar; adquirir el lenguaje de especialidad o científico requiere de tiempo y por sobre todo, de un proceso de comprensión e incorporación del concepto, sumado a la *traducción* de la terminología específica. Volviendo al ejemplo anterior, no solo alcanza con explicar de qué hablamos cuando decimos enterocelos, sino de aclarar que *énteron* significa intestino y *celes* cavidad, lo que permite al alumno asociar término y concepto. Este proceso, requiere de una formación de los docentes en etimología de la nomenclatura zoológica, y a su vez en adquirir la costumbre de *traducir* las palabras de especialidad frente al alumnado. Un glosario de términos desarrollados o presentados en cada clase, que incluya la etimología, contribuiría a mejorar y acelerar el proceso de apropiación del lenguaje de especialidad.

Por otro lado, y no menos importante, al ser una asignatura troncal y común a varias carreras y orientaciones, la misma es cursada por alumnos con distintas visiones e intereses en relación a la Zoología; hablamos de alumnos *fascinados* por mirar el material, leer y participar de las clases y otros indiferentes, aburridos o absolutamente *odiados*, generando el desafío de contener a los entusiastas y entusiasmar a los detractores. La explicación o la simple repetición de la importancia del estudio de la zoología en el futuro de sus carreras, no alcanza para revertir la situación. Me permito proponer frente a esta situación, la búsqueda de referencias populares, comunes a distintas áreas del conocimiento, que permitan un acercamiento, empatía, un cruce de intereses. Así, aunque resulte obvia la referencia, en la clase de Moluscos comentar sobre la existencia de las acumulaciones de valvas de lapas y cholgas en las dunas de la costa patagónica como resultado de consumo de estos moluscos por parte de grupos humanos originarios, puede resultar atractivo para un alumno de Antropología, o citar la importancia de los corales y otros organismos en la formación de las rocas calizas a lo largo de la historia del planeta y en la actualidad, lo sea para un estudiante de Geología. Las referencias folclóricas, etnográficas, médicas, económicas, literarias, a cómics o películas, son elementos de los cuales echar mano, sin

miedo de caer en la banalidad, pues el valor de estas asociaciones despierta empatía con la zoología y por lo tanto intereses.

El proceso de enseñanza–aprendizaje

La enseñanza no puede entenderse más que en relación al aprendizaje y esta realidad relaciona no sólo a los procesos vinculados a enseñar, el acto docente, sino también a aquellos vinculados a aprender, el proceso del alumno; en este sentido, el proceso enseñanza aprendizaje es un sistema de comunicación intencional que se produce en un marco institucional y en el que se generan estrategias encaminadas a provocar el aprendizaje.

En la enseñanza de la zoología, y en particular en Zoología General de la FCNyM de la UNLP, se establecen dos escenarios: las clases teóricas, a cargo de los profesores, y los trabajos prácticos a cargo de los respectivos jefes de trabajos prácticos. Las clases teóricas son expositivas y en las mismas el docente presenta los temas que conforman el corpus de contenidos de la asignatura; es el espacio de contacto con los conceptos y principios teóricos de la zoología. Los trabajos prácticos, se dan en un espacio que bien podríamos considerar y comparar con laboratorios. En este espacio los alumnos se ponen en contacto con el material, con el objeto directo de estudio de la zoología, los animales. Ya en 1908, Isabel Chamans en sus *Apuntes acerca de la enseñanza de la zoología* nos recuerda que: “La Zoología es una ciencia de *observación comparada* porque estudia a los seres observando sus caracteres, estableciendo las afinidades, las diferencias, para luego, ordenando los resultados de su comparación, establecer un parentesco, clasificarlos y definirlos.” (p. 386). En los trabajos prácticos de zoología, los alumnos se ponen en contacto con animales vivos, disecados o conservados en alcohol, o partes de los mismos como sus huesos, valvas o faneras, con preparados histológicos y maquetas. La importancia de la observación directa, de tocar y explorar estos objetos de estudio, radica en el refuerzo de la legitimidad y autenticidad de lo dicho o escrito con relación a ese animal; estos animales o sus restos, son una prueba tangible de su existencia y la *objetivación* refuerza el acto cognitivo y favorece la asimilación de los conceptos.

El contacto de los alumnos con el material está mediado por jefes de trabajos prácticos y ayudantes y es en estos espacios, como bien plantea Camino y otros (2016) “...en los que se desarrollan procesos de enseñanza-aprendizaje donde los docentes podemos enriquecernos de las sugerencias y necesidades que tienen los alumnos. El proceso de enseñanza-aprendizaje es, por excelencia, un acto de comunicación, donde profesor y alumno interactúan con el fin de lograr los objetivos de aprendizaje.” (p. 306). Así, los prácticos de Zoología General son un ámbito de aprendizaje interactivo, una forma de enseñanza basada en generar proactividad en los estudiantes a través de actividades prácticas, debates, preguntas abiertas, etc. Los docentes presentan el material y las actividades y son los estudiantes quienes deciden cuál es la mejor forma de resolver el problema; por tanto, están más involucrados con lo que están aprendiendo y se recibe *feedback* tanto del profesor como del resto de la clase.

Tal como se planteaba anteriormente, la problemática entorno a la transición secundaria-universidad en torno a los cambios de ritmo, a la adquisición del lenguaje de especialidad y a la aceptación o reconocimiento de la importancia del estudio de la zoología por parte de los alumnos de las distintas carreras, requiere de un rol activo del docente universitario, el verdadero “mediador entre un conocimiento altamente especializado proveniente de un campo académico profesional y el sujeto en formación...” (p.306).

La importancia del estudio de las ciencias naturales, y de la zoología en especial, frente a los desafíos actuales

El contenido de la asignatura Zoología General comprende el conocimiento de los animales y el rol que los mismos cumplen en la naturaleza. Conocer los animales implica aprender cómo están formados, cómo funcionan, cómo viven y cómo se reproducen; en otras palabras, las distintas morfologías y biologías que caracterizan a los integrantes del Reino Animalia. Este contenido define *qué* es un animal, mientras que cómo viven, cómo se reproducen, cómo actúan frente a su ambiente, entre sí y cómo se distribuyen, definen *qué hacen*, cuál es el rol de los animales en los sistemas naturales. Ahora bien, estos conocimientos básicos desarrollados en la asignatura tienen como objetivo mayor contribuir a que el alumno interprete los procesos biológicos generales, que conozca la gran diversidad animal actual con un enfoque evolutivo y que adquiera las herramientas que permitan en el futuro de su carrera la comprensión de las materias biológicas correlativas.

Hoy podemos establecer los siguientes grandes campos del conocimiento a los cuales aporta el estudio de los animales: biomédico, biotecnológico, biología evolutiva y la problemática ambiental.

Dermápteros o zorros voladores, conviviendo con especies de roedores y de cerdos domesticados en los ambientes selváticos antropizados del sudeste asiático, todos portadores y/o reservorios de versiones del coronavirus. Los virus zoonóticos representan una amenaza constante para la humanidad como ha demostrado, y de qué modo, la pandemia de Covid-19. Mosquitos vectorizando plasmodios y virus, vinchucas transmisoras de tripanosomas, pulgas y ratas contagiando bacterias, son solo unos ínfimos ejemplos. El estudio de la zoología, de la fisiología, biología, etología y ecología de los animales, resulta clave en la prevención y solución de las zoonosis, es decir, las infecciones originadas en los animales que causan entre el 70 y el 75% de las infecciones que afectan a los humanos.

La biotecnología es una rama interdisciplinaria de las ciencias biológicas que consiste en la creación o modificación de productos a través de la aplicación y desarrollo tecnológico a partir de seres vivos, partes de los mismos o sistemas biológicos. Los productos e insumos desarrollados por esta tecnología están dirigidos hacia la farmacología, medicina, bromatología, residuos y contaminantes, la industria general y la de los alimentos en especial, la ganadería y la agricul-

tura, entre otras. Según datos del primer censo 2023 sobre industrias biotecnológicas, la Argentina se encuentra en el puesto 10 a nivel mundial. De la totalidad de empresas en desarrollo biotecnológico en nuestro país, el 12% son de salud animal, el 25% agropecuarias y el 24% de salud humana.

El estudio de la zoología aporta a este gran universo tecnológico a partir de los conocimientos no solo sobre la genética, sino también de la anatomía y biología de los animales, pues si bien los desarrollos biotecnológicos son principalmente transgénicos, la transferencia de genes de una especie a otra, la misma se sustenta en los conocimientos que surgen de la epigenesis, los planes corporales, la anatomía y fisiología de los animales.

La biología evolutiva del desarrollo, la Evo-Devo, el actual marco teórico explicativo de la evolución de los animales y plantas, se basa en comparar el desarrollo de diferentes organismos y así establecer sus relaciones de parentesco, relaciones filogenéticas. Presenta un enfoque multidisciplinar al cual contribuyen la genética del desarrollo y la genética evolutiva pero también la paleontología, la ecología, así como la sistemática, la morfología y la anatomía comparada y es en este sentido que el actual paradigma evolutivo, manifiesta la importancia del estudio del plan corporal o *bauplan* de los animales. Este es un campo específico del estudio de la zoología, que lleva siglos desarrollándose, el estudio de la simetría, de la segmentación corporal, del desarrollo de cavidades del cuerpo, extremidades, etc.

Finalmente, y no por ello menos importante, la importancia del estudio de la zoología en la problemática ambiental. Hoy, los especialistas optimistas en biodiversidad calculan que la tasa de extinción es 100 veces mayor que la tasa natural de extinción, y se acelera; los pesimistas estiman que es unas 1000 veces más alta. Estas tendencias de extinción son una verdadera crisis de la biodiversidad general y animal en particular que incluye artrópodos, moluscos, mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces. Entre las causas la pérdida de ambientes silvestres terrestres debido al proceso de antropización, la contaminación y sus cambios físico-químicos en los ecosistemas y, por supuesto, el calentamiento global, impactan sobre la totalidad de los phyla. Por otro lado, la sobreexplotación de especies marinas y terrestres impacta sobre moluscos, artrópodos y peces, así como aves, artrópodos y mamíferos producto de la extracción para masotismo. Claramente no podemos hablar de pérdida de biodiversidad si no sabemos qué especies existen, y dónde viven, así es como cobra relevancia el estudio de la sistemática, la biología y ecología de los animales.

Referencias

- Álvarez Álvarez, C. (2017). ¿Es interactiva la enseñanza en la Educación Superior? La perspectiva del alumnado. *Revista de Docencia Universitaria*, 15 (2), 97-112.
- Camino, N., González, S. y González, A. (2016). Propuesta de actualización en la enseñanza de la Zoología general en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP: participación de los

- alumnos. *I Jornadas sobre las Prácticas Docentes en la Universidad Pública*. <http://se-dici.unlp.edu.ar/handle/10915/61421>
- Corica, A., Polo Arnejo, R.E. y Merbhilaá, J. (2023). Los procesos de transición de la escuela secundaria a la universidad: un estudio sobre las trayectorias formativas y los dispositivos de acompañamiento a jóvenes estudiantes en el AMBA. *Anuario De Investigación USAL*, 9. Recuperado a partir de <https://p3.usal.edu.ar/index.php/anuarioinvestigacion/article/view/6403>
- Grilli Silva, J. y Coelho, J. (2017). Enseñanza de la zoología con un enfoque CTS: cefalópodos y la comunicación visual. Una experiencia educativa en la formación docente. *Revista Iberoamericana de Ciencia, Tecnología y Sociedad - CTS*, 12 (35), 39-57. http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1850-00132017000200003
- Morales Morales, M.J. (2004). Lenguaje y conocimiento común y especializado. *Revista Interamericana de Bibliotecología*, 27 (1), 45-72.
- Paolocá, I. (2020). Todo lo que nos rodea: estudio de representaciones sociales de lo ambiental y la naturaleza en una facultad de Ciencias Naturales. *Folia Historica del Nordeste*, 37, 107-126. <https://revistas.unne.edu.ar/index.php/fhn/article/view/4167>
- Pierella, M. P. (2019). Entre recorridos señalizados y caminos cerrados: la transición entre la escuela media y la universidad desde la perspectiva de profesores y profesoras de primer año. *Archivos De Ciencias De La Educación*, 13 (16), e074. <https://doi.org/10.24215/23468866e074>

CAPÍTULO 2

Reino animalia (= metazoa)

*Marcela Lareschi, Miriam C. Pérez, Nora B. Camino,
Julia I. Díaz, Claudia Cédola y Andrea V. Armendano*

Introducción

La *Teoría colonial* sostiene que los organismos pluricelulares (metazoos) se originaron de flagelados unicelulares. En este gran laboratorio, que fue y continúa siendo la Tierra, se desarrollaron diferentes modelos de organización que además de reflejar la filogenia, explican de alguna manera los límites de la estructura y funcionalidad de una determinada forma de vida. Para interpretar la diversidad y complejidad de los seres vivos se analiza el tipo de simetría (radial o bilateral), presencia de cefalización, tipo de clivaje embrionario (espiral o radial), número de hojas embrionarias (diblastico o triblastico) y la presencia de cavidad en el cuerpo como una convergencia a lo largo de la historia evolutiva de los bilateria (blastoceloma, esquizoceloma o enteroceloma).

Los animales se caracterizan por ser organismos pluricelulares con células eucariotas rodeadas de una matriz extracelular compuesta de colágeno y glucoproteínas elásticas, que pueden calcificarse para formar estructuras como conchas, huesos y espículas. Los animales llevan a cabo funciones vitales esenciales, tales como la alimentación, respiración, circulación, excreción, respuesta a estímulos, movimiento y reproducción. Son heterótrofos, no tienen cloroplastos ni pared celular, presentan una gran capacidad de movimiento y su desarrollo embrionario incluye una fase de blástula que determina un plan corporal fijo, aunque muchas especies pueden sufrir una metamorfosis posterior a la eclosión o nacimiento como en los Artrópodos.

La base estructural, arquitectónica y funcional del diseño corporal de un animal se denomina *plan corporal* o *bauplan* (del alemán) y significa literalmente plan estructural o diseño. Es decir, si un organismo *funciona*, todos sus componentes deben ser compatibles tanto funcional como estructuralmente. Todos los organismos deben desarrollar las funciones vitales mencionadas, básicas para sobrevivir y dejar descendencia, las cuales se basan en principios biológicos, físicos y químicos similares. Son los *bauplans* particulares de cada grupo los que van a delimitar las disponibilidades para llevar a cabo sus funciones vitales. En este sentido, el *bauplan* puede entenderse como el plan estructural común dentro un determinado taxón que expresa estabilidad morfológica, pero además que ciertos aspectos de la morfología embrionaria y/o del adulto pueden variar más que otros, es decir, que los bauplans deben considerarse como conjuntos de

planes corporales, dentro de un sistema ancestro-descendiente. Por ejemplo, las ballenas presentan un *bauplan* diferente al de otros mamíferos, pero todos comparten el *bauplan* de los Mamalia. Esto se debe a que los *bauplans* surgen de la combinación de caracteres ancestrales (plesiomórficos) y derivados (apomórficos). En resumen, el *bauplan* de un animal se refiere a la disposición interna de sus tejidos, órganos y sistemas, a su simetría, al número de extremidades y segmentos corporales que posee.

Los animales son un grupo de organismos sumamente diversos que habitan en ambientes acuáticos y terrestres de todo el planeta y que presentan una gran diversidad de formas y tamaños. Entre los grupos más numerosos se destacan los Artrópodos, los Moluscos y los Cordados, con especies que ocupan distintos nichos ecológicos en los ecosistemas y algunas de las cuales son de importancia en la salud y/o economía humana.

Las formas más simples de animales multicelulares pertenecen al Clado Parazoa que contiene a los phyla Mesozoa, Placozoa y Porifera. Este clado se caracteriza porque el desarrollo embrionario se detiene en el estadio de blástula manteniéndolo hasta el estado adulto.

A partir del Clado Eumetazoa, que incluye los Radiata y los Bilateria, se pueden encontrar tejidos y sistemas de órganos, respectivamente. El Clado Radiata, formado por los phyla Cnidaria o Celenterata y Ctenophora, presenta capas germinales que darán origen al ectodermo y endodermo formando así tejidos con células especializadas que desarrollan conexiones intercelulares. Presentan además un plexo nervioso que acompaña a la simetría radial del clado y que se adapta al modo de vida sésil. El desarrollo embrionario alcanza el estadio de gástrula. En los Bilateria, surge la tercera capa germinal: el mesodermo, que se ubicará entre el ectodermo y endodermo. Los tejidos derivados de estas tres capas germinales permiten la formación de los sistemas de órganos. Se observa así, el tubo digestivo que se abre al exterior al menos por un orificio (boca) y puede perderse secundariamente en las formas parásitas; genes *Hox* que se encargan de controlar el desarrollo; la presencia de fibras musculares (derivadas del mesodermo) que mejoran el movimiento y amplían la capacidad locomotora y un sistema nervioso, que como consecuencia de la cefalización concentra en la región anterior los órganos sensoriales encargados de percibir y procesar los estímulos del medio externo e interno. Es principalmente la adquisición de la cefalización lo que les permitió a los Bilateria captar y responder más rápidamente a los estímulos que aquellos de otros clados.

Con el fin de clasificar a los animales en base a sus atributos o características que presentan en común, es necesario conocer los diferentes planes de organización de los principales grupos. Entre estas características se destacan: la simetría, la cefalización y la presencia o ausencia de cavidades corporales.

La clasificación de los animales

La escuela clasificatoria actual es la *Sistemática Filogenética* o *Cladística* que establece que las clasificaciones deben reflejar las relaciones genealógicas de los grupos de organismos. En

este contexto, se denomina *clado* a la agrupación de organismos que contiene a todos los descendientes de un antepasado común y a ese antepasado, por lo cual es un grupo *monofilético* o *grupo natural*. Los taxones que estudia la Cladística deben ser grupos monofiléticos o clados. El Reino Animalia constituye un grupo monofilético y es uno de los cinco reinos del dominio Eukaryota. En este libro se sigue la clasificación propuesta por Giribet y Edgecombe (2020), donde los animales vivos se diferencian en dos clados: Parazoa y Eumetazoa y en este último se diferencian otros clados. Se destaca en color azul aquellos grupos que se tratarán en los siguientes capítulos (Figura 2.1).

Los Parazoa

Las formas más simples de animales multicelulares pertenecen al Clado Parazoa y entre los phyla que abarca se encuentran los poríferos (Phylum Porifera). Como se mencionó, los Parazoa se caracterizan por su desarrollo embrionario que se detiene en el estadio de blástula manteniéndolo hasta el estado adulto, en estos organismos no se forman tejidos verdaderos.

Los Eumetazoa

Los animales del Clado Eumetazoa, que incluye a los Radiata y a los Bilateria, presentan tejidos y sistemas de órganos, respectivamente.

El desarrollo embrionario de los animales del Clado Radiata, que incluye a los phyla Cnidaria y Ctenophora, alcanza hasta el estadio de gástrula. Los radiados presentan dos capas germinales, denominados por esta condición *diblásticos*, que darán origen al ectodermo (externo) y al endodermo (interno), los cuales originarán los tejidos con células especializadas y que desarrollan conexiones intercelulares. Los Radiata presentan además un plexo nervioso que acompaña a la simetría radial y que se adapta al modo de vida sésil.

A poco de la aparición de los Bilateria, se produjo una dicotomía en los procesos de desarrollo y la tercera hoja embrionaria apareció en dos linajes diferentes: los protóstomos y los deuteróstomos. Entre los phyla que abarcan los Bilateria se encuentran Platyhelminthes, Mollusca, Annelida, Bryozoa, Brachiopoda, Arthropoda, Nematoda, Echinodermata, Hemichordata y Chordata.

Los protostomados

Los protostomados presentan las siguientes sinapomorfías:

- Segmentación en espiral y determinada.

-Formación de la boca a partir del blastoporo. El ano, si está presente, se forma como una abertura secundaria en el extremo opuesto.

-Sistema nervioso formado por una concentración de ganglios en la región anterior y cordones longitudinales ventrales, a veces fusionados entre sí.

-Las primeras dos divisiones del embrión originan una célula (D) que tiene un destino especial, contribuyendo a la formación del mesodermo.

-El celoma (cavidad secundaria) se forma por esquizocelia.

En los protostomados el mesodermo puede ubicarse bajo tres modalidades diferentes:

-Puede rellenar completamente la cavidad primaria del cuerpo (blastocel), ubicándose entre el ectodermo y endodermo, dando origen a los animales *acelomados compactos* (sin celoma), como ocurre en los Platyhelminthes o gusanos planos. En estos animales los órganos se encuentran empotrados en el mesodermo limitando, en cierta manera, el desarrollo de los órganos y el tipo de movimiento del animal.

-En otros protostomados, como en Nematoda, el mesodermo se adosa contra el ectodermo y deja libre una cavidad que es el blastocele (cavidad primaria), de ahí que a esta cavidad se la denomina *blastoceloma* o *acelomado fluido*, antiguamente se la llamaba pseudoceloma porque parecería tener celoma verdadero.

-Finalmente, la otra modalidad en la que se dispone el mesodermo es tapizando todo el blastocel con mesodermo, delimitando una cavidad secundaria del cuerpo denominada *celoma*. En particular, en los animales protóstomos, el mesodermo surge como un tejido macizo que crece como dos masas laterales al blastoporo a partir de células teloblásticas cuyo origen es de la célula D y usualmente prolifera tapizando por dentro al ectodermo y endodermo. Este modo de formación del mesodermo y celoma se denomina *esquizocelia*.

La presencia de una cavidad en el cuerpo, ya sea blastoceloma o celoma (por esquizocelia o enterocelia), facilitó un mejor desarrollo de los órganos, nuevos movimientos gracias al esqueleto hidrostático, libre circulación de fluidos dentro de la cavidad y la facultad de dar albergue transitorio a los embriones.

Sobre la base de análisis filogenéticos los protostomados se organizaron en dos clados: Ecdisozoa y Spiralia. El Clado Ecdisozoa incluye a Nematoda y Arthropoda en tanto que el Clado Spiralia incluye a Platyhelminthes, Mollusca, Annelida, Brachiopoda y Bryozoa, entre otros.

Clado Ecdysozoa

Los animales del clado Ecdysozoa se caracterizan por presentar una cutícula externa de material orgánico trilaminar la cual, si bien brinda protección frente a las condiciones ambientales, limita el crecimiento de los organismos. Por este motivo, los animales deben cambiar periódicamente su cutícula por una nueva para permitir el crecimiento. Este proceso, controlado por la secreción de la hormona ecdisona se denomina *ecdisis* o *muda*. Los organismos de este clado evidencian también la pérdida de cilios locomotores. Los Nematodos y los Artrópodos son algunos de los phyla que integran este clado.

Clado Spiralia

Los animales del Clado Spiralia se caracterizan por tener un desarrollo embrionario con una segmentación del huevo en espiral. Algunos integrantes del clado no presentan cavidades como por ejemplo los Platyhelminthes; otros grupos, por el contrario, poseen un verdadero celoma (esquizoceloma) que actúa como un esqueleto hidrostático ayudado por músculos (circulares y longitudinales), presentan tractos ciliares (por ej. branquias, metanefridios), larva trocófora y pueden o no poseer lofóforo, como por ejemplo Annelida, Mollusca, Brachiopoda y Bryozoa.

Los deuterostomados

Entre los Bilateria, los deuterostomados abarcan a los organismos de los phyla Echinodermata, Hemichordata y Chordata, conformando un grupo monofilético cuyos integrantes comparten las siguientes sinapomorfías:

- Segmentación del huevo radial, o sea que las primeras divisiones ocurren de forma paralela o perpendicular al eje que aparece entre los extremos. Asimismo, la segmentación es indeterminada dado que, si se elimina una célula, el embrión es capaz de compensar esa pérdida.

- El celoma se forma juntamente con el mesodermo a partir de los bordes dorsolaterales del arquenterón (*enterocelia*).

- El ano deriva del blastoporo y la boca es una neoformación.

- Presencia de hendiduras branquiales en la faringe al menos en alguna etapa del desarrollo ontogenético (ausentes secundariamente en el Phylum Echinodermata), condición denominada *faringotremia*.

Entre los deuterostomados, es importante destacar la sucesión de eventos evolutivos fundamentales que dieron lugar a la gran diversidad del Phylum Chordata, por un lado, la transición desde el medio acuático al terrestre incluyendo modificaciones anatómicas, fisiológicas y desde el punto de vista ecológico, y por otro la conquista del medio terrestre con la aparición del huevo amniota.

Paso de la vida en el medio acuático al medio terrestre

La hipótesis más probable acerca de la transición al medio terrestre por parte de los primeros tetrápodos postula que un linaje de Sarcopterigios depredadores del Devónico habrían experimentado una serie de cambios fisiológicos y ecológicos a lo largo de millones de años de evolución que llevaron a la aparición de los primeros anfibios.

Ciertos vertebrados pisciformes fueron adaptándose a la vida en aguas poco profundas y contaron con la posibilidad de erguirse sobre las aletas pectorales para *tragar* aire atmosférico; esta condición a su vez les habría permitido un cambio en los hábitos alimenticios, es decir, la utilización de recursos de las áreas marginales de lagos o estuarios. Las plantas vasculares, los caracoles pulmonados y los artrópodos con tráqueas ya habían colonizado exitosamente las

áreas terrestres y consecuentemente se convirtieron en una fuente alimenticia abundante para los primeros tetrápodos.

El ambiente terrestre generó nuevos desafíos, uno de ellos fue el cambio en la locomoción. La atmósfera es mucho menos densa que el agua y la fuerza de gravedad también se tornó un factor relevante, por lo tanto, aparecieron modificaciones estructurales en los miembros y en la columna vertebral para evitar que el peso del esqueleto aplaste las partes blandas del cuerpo. De esta forma las extremidades reforzadas permitieron abrirse paso entre la vegetación circundante.

El sistema respiratorio también sufrió modificaciones importantes en virtud que la concentración de oxígeno es más abundante en el aire que en el agua, en este sentido se desarrollaron pulmones e intercambio gaseoso a través de la piel. También se modificó el sistema circulatorio, se incrementó la vascularización y apareció la doble circulación que incluyó un circuito menor (corazón-pulmón-corazón) y un circuito mayor o sistémico (corazón-resto del cuerpo-corazón) como un primer paso hacia la separación de la sangre oxigenada de la carboxigenada.

Dado que la economía del agua en ambientes terrestres es fundamental para evitar la desecación, el sistema excretor experimentó grandes modificaciones. El tegumento se adaptó con diferentes cubiertas protectoras (escamas, osteodermos, etc.) y las excretas fueron abundantes en moléculas de menor toxicidad que puedan eventualmente retenerse durante cierto tiempo en la vejiga (urea, ácido úrico).

En cuanto a la reproducción, los primeros tetrápodos, así como los anfibios actuales, necesitaron de la cercanía con cuerpos de agua dulce dado que la fecundación ocurre en el agua, eran ovulíparos, carecían de anexos extraembrionarios y sus fases larvales y juveniles se desarrollaban en el agua.

Los amniotas: la conquista del medio terrestre

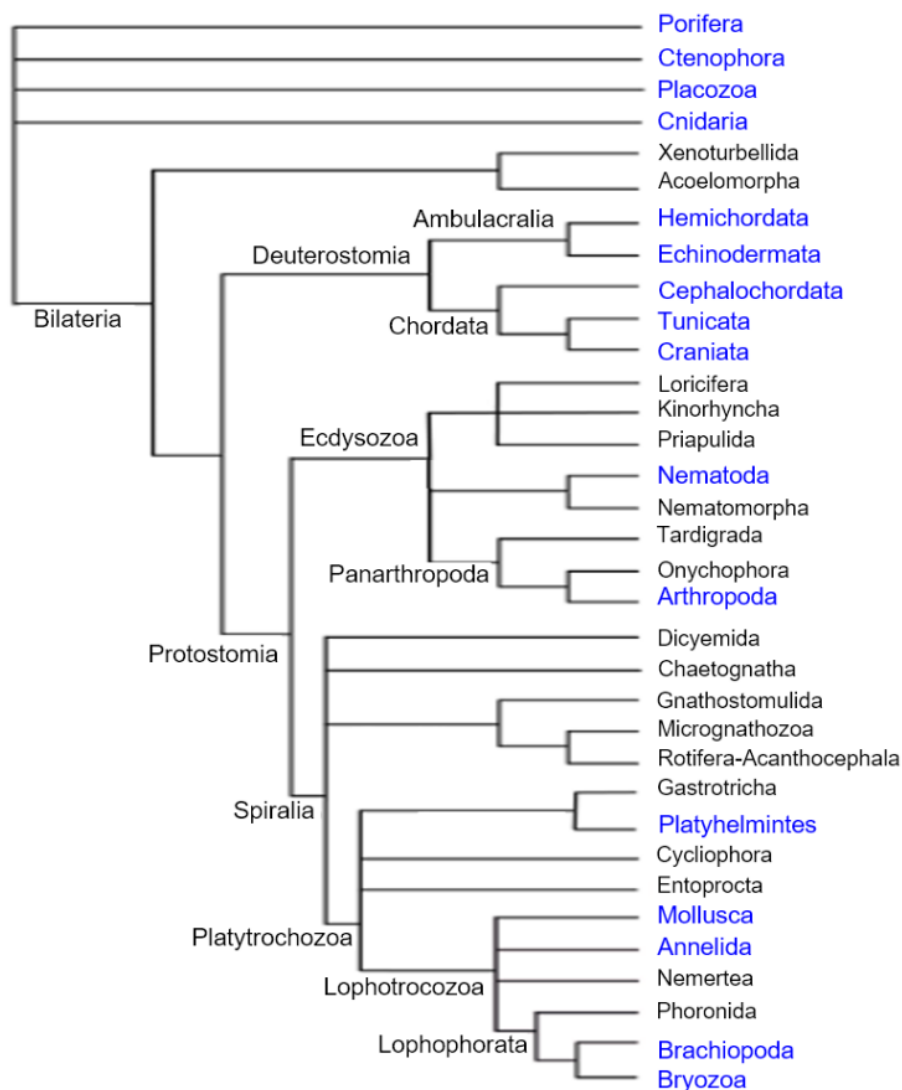
Los cambios morfológicos y fisiológicos alcanzados por los primeros tetrápodos incluyeron modificaciones en el esqueleto para sostener el cuerpo en el aire y resistir las tensiones e impactos que se producen durante el movimiento, la caída o el salto, la eficiencia en los sistemas respiratorio, circulatorio y excretor marcaron la transición a la vida en el medio terrestre. Sin embargo, los huevos sin anexos extraembrionarios y sin cáscara, la piel fina y húmeda y sus larvas, a menudo con branquias, confinaron a los anfibios a hábitats terrestres húmedos o de agua dulce.

La conquista del medio terrestre se logró con la aparición del huevo amniota. Los embriones están protegidos por membranas que los rodean: amnios, corion y alantoides. Este hito es fundamental en la historia de los vertebrados, dado que señala la independencia del medio acuático para la reproducción. Estas membranas cumplen diferentes funciones. El amnios encierra una cavidad con líquido generando un entorno acuático para el embrión; el alantoides cumple funciones respiratorias y de almacenamiento de desechos nitrogenados, por fuera de estas membranas se encuentra el corion a través del cual pasan libremente el oxígeno y el dióxido de carbono. El exterior está protegido por una cáscara porosa que permite el paso de gases respiratorios y

vapor de agua, que puede ser flexible o rígida, y provee protección mecánica; por la presencia de esta cáscara el huevo recibe también el nombre de huevo *cleidoico*.

La aparición del huevo amniota, es decir, huevos con amnios, corion y alantoides, marca la independencia del medio acuático por parte de los tetrápodos y la posibilidad de conquistar el medio terrestre.

Figura 2.1. Filogenia de los Metazoa



Nota. Modificado de Giribet y Edgecombe (2020).

Se representan en color azul los grupos de animales que trataremos en el libro.

Referencias

Ageitos de Castellanos, Z.J. y Lopretto, E.C. (1990). *Los invertebrados. Tomo II. Los agnatozoos, parazoos y metazoos no celomados*. Librería Agropecuaria, Buenos Aires.

- Armendano, A., González, A. y Martorelli, S. (2016). *Conceptos claves en biología*. Colección Libros de cátedra. Universidad Nacional de la Plata. EDULP.
- Barnes, R.S., Calow, P., Olive, P.J., Golding, D. y Spicer, J.I. (2001). *The Invertebrates: a new synthesis* (3th Edition). Blackwell-Science Editors. United Kingdom.
- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. (2005). *Invertebrados*. 2da edición. McGraw Hill / Interamericana de España S.A..
- Giribet, G. y Edgecombe, G. (2020). *The Invertebrate Tree Of Life*. Princeton University Press.
- Hickman, P.C. Jr., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. y l'Anson H. (2020). *Principles of Integrated Zoology*. 18a Ed. McGraw-Hill. 844 pp.
- Hyman, L.H. (1940). *The invertebrates*. New York: McGraw-Hill.
- Montero, R. y Autino, A. (2018). *Sistemática y Filogenia de los Vertebrados. Con énfasis en la fauna argentina*. 3ra Ed. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Pechenik, J. (2005). *Biology of the Invertebrates*. 5a Ed. Mac Graw- Hill.
- Ruppert E.E. y Barnes, R.D. (1996). *Zoología de los invertebrados*. 6ta edición. McGraw-Hill.

CAPÍTULO 3

Porifera

Miriam C. Pérez y Claudia Cédola

Introducción

Los Porifera, comúnmente conocidos como *esponjas*, son animales sésiles, es decir que viven adheridos a sustratos. La mayoría de los animales buscan activamente su alimento, en el caso de los que viven fijos a una superficie, atraen el alimento hacia ellos mediante el batido del agua. En los Porifera, esta función se lleva a cabo gracias a un tipo particular de células denominadas *coanocitos* que están provistas de un collar gelatinoso y un flagelo. El batido del flagelo permite atrapar el alimento, obtener oxígeno a su vez que contribuye a eliminar los productos de desecho. Generalmente las esponjas se encuentran adheridas a sustratos duros naturales como rocas, corales, conchillas de moluscos o raíces pero también es común hallarlas fijadas a sustratos artificiales como cascos de barcos, muelles y boyas. Es factible encontrar esponjas con distintas formas en función de la disponibilidad de sustrato y las corrientes de agua dominantes.

Estas formas de vida sésil conllevan mecanismos de dispersión de las especies por medio de larvas que nadan libremente en la columna de agua formando parte del plancton. Estas larvas son arrastradas por las corrientes, encuentran nuevos sustratos, se asientan, se desarrollan y crecen hasta llegar a la fase adulta cerrando de este modo sus ciclos de vida. Esta forma de reproducción es de tipo sexual, es decir con intervención de gametos que aportan variabilidad genética en las poblaciones. Asimismo, las esponjas pueden reproducirse asexualmente con formación de brotes o producción de gémulas que son formas de resistencia ante condiciones adversas; en este caso, no hay aporte de nuevo material genético (clones).

La denominación Porifera de este grupo alude a que poseen el cuerpo completamente atravesado por miles de poros diminutos. Este diseño corporal actúa como un verdadero filtro de muchos litros de agua por día y ubica a las esponjas como importantes consumidores primarios en sus ecosistemas. La mayoría de los Porifera no poseen simetría, es decir, son asimétricos, aunque en algunas especies puede vislumbrarse una simetría de tipo radial. Son un grupo antiguo, con un gran número de especies en el registro fósil que aparece desde el Cámbrico e incluso algunos autores afirman que están presentes desde el Precámbrico. Estudios recientes morfológicos y moleculares las ubican como el taxón hermano del resto de los grupos animales. Poseen un sostén esqueletario que puede ser fibroso o rígido. La parte fibrosa está formada por una proteína llamada espongina (característica del grupo) y la parte rígida por estructuras microscópicas llamadas espículas cuya naturaleza química puede ser silícea o calcárea. La composición

de las espículas condiciona la ubicación de las esponjas en el perfil marino, pues las espículas de CaCO_3 no resisten la presión de la columna de agua en altas profundidades, algo que sí ocurre con las esponjas que poseen espículas silíceas. Además, la forma y composición de las espículas son consideradas para realizar la sistemática del grupo. Hay muchas especies de esponjas que viven en los mares pero muchas otras especies habitan las aguas dulces (ríos, arroyos, lagunas) y las aguas salobres. Varían en tamaño desde unos pocos milímetros hasta dos metros de diámetro y muchas de ellas poseen colores vivos, amarillo, rojo, naranja y púrpura.

Muchas esponjas, o bien los microorganismos que son simbiosis de ellas, producen una gran variedad de metabolitos con diversas actividades biológicas tales como antiparasitaria, anticancerígena, antifouling, antifúngica e inmunodepresora. Algunas esponjas tienen además un rol activo en los procesos de bioerosión arrecifal pues propician la remoción de sustratos duros facilitando así la liberación de carbonato de calcio que luego será reutilizado por otras especies de la comunidad marina.

Morfología general externa e interna

Los Porifera son animales multicelulares, las células se agrupan con diferentes funciones pero no llegan a formar verdaderos tejidos. Son agregados de varios tipos de células diferentes que se mantienen unidos por una matriz extracelular, solo en un grupo particular de esponjas llamado Homoscleromopha es factible encontrar una incipiente presencia de tejido. Las esponjas están completamente perforadas por poros menores llamados *ostíolos* por donde ingresa el agua (Figura 3.1). De allí el agua es conducida a una cavidad mayor, el *espongiocel*, y finalmente sale al exterior por un orificio mayor denominado *ósculo*. En ese recorrido el agua aporta alimento, oxígeno y eventualmente gametos que provienen de otras esponjas.

La superficie externa de las esponjas está tapizada por un tipo de células planas llamadas *pinacocitos* que en conjunto conforman el pinacodermo. Internamente se encuentra otro tipo celular característico del grupo, los *coanocitos*, que en conjunto forman el coanodermo, se los puede encontrar tapizando el espongiocel o ubicados en canales o cámaras. Entre estas dos capas celulares se encuentra una matriz gelatinosa de naturaleza proteica, el *mesohilo*, que contiene células de varios tipos llamadas amebocitos y elementos esqueléticos.

Tipos celulares

La ausencia de tejidos y órganos en los Porifera implica que todos los procesos vitales ocurren a nivel celular. Las funciones respiratoria y de excreción se llevan a cabo por difusión en cada una de las células. En esponjas de agua dulce, el exceso de agua se expulsa al exterior de la célula por medio de vacuolas contráctiles semejantes a las que se encuentran en Protozoos.

Si bien las esponjas pasan su vida adulta adheridas a sustratos pueden visualizarse algunos estímulos particulares, esto es, unos pocos movimientos muy limitados y lentos como contracción de ostíolos u ósculo en función del ingreso o salida del agua.

Coanocitos

Son células de forma ovoide, cuya parte basal se incrusta en el mesohilo y su otro extremo es libre. La parte expuesta está provista de un collar gelatinoso que atrapa el alimento en suspensión y un flagelo que bate el agua. El alimento se desliza por el interior del collar y es conducido hasta la base donde es fagocitado por el cuerpo celular. La digestión se produce en el interior de los arqueocitos (un tipo particular de célula) para su digestión, por lo tanto la digestión es intracelular. Los coanocitos también intervienen en la reproducción sexual.

Pinacocitos

Son células delgadas y finas que tapizan el exterior y eventualmente el interior de las esponjas. El pinacodermo no es un tejido verdadero porque carece de una membrana basal; la excepción se encuentra en las Homoscleromorpha donde una incipiente membrana basal sirve de apoyo a las células aunque no alcanza a formar un verdadero tejido.

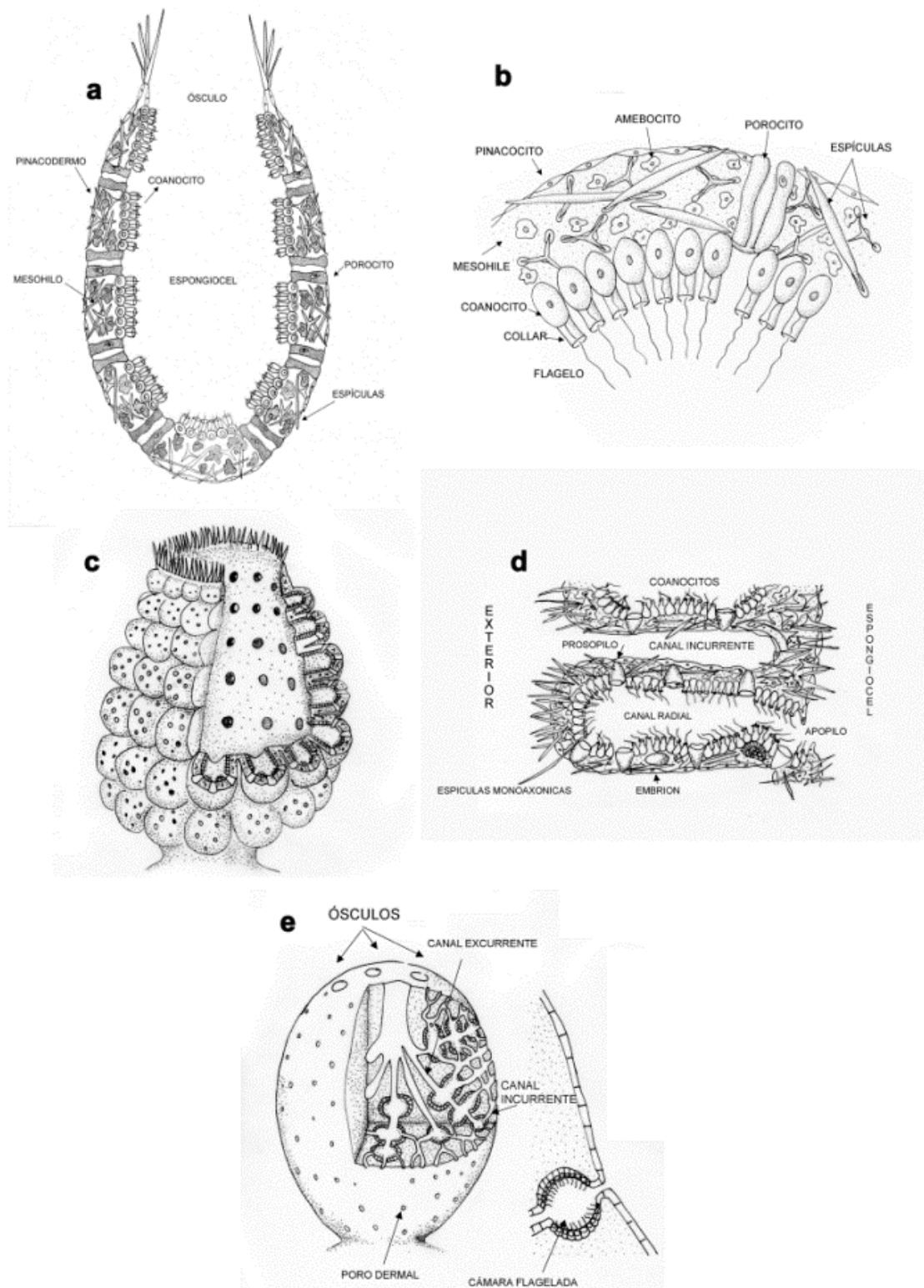
Arqueocitos

Son células ameboidales que se mueven en el mesohilo con potencialidad para producir otros tipos celulares y cumplir varias funciones, por ejemplo, fagocitosis. Un tipo particular de células ameboidales llamadas *esclerocitos* están encargadas de la producción de espículas y otras llamadas *espongiocitos* secretan las fibras de espongina.

Elementos esqueléticos

Las esponjas pueden poseer un esqueleto fibroso o rígido. Aquellas esponjas que son blandas están provistas de fibras de un tipo particular de colágeno (proteína) llamado espongina. En los esqueletos rígidos los elementos esqueléticos típicos son las *espículas* y su composición química tiene valor sistemático, es decir, sirven para realizar la clasificación del grupo. Las espículas pueden ser de carbonato de calcio o silíceas y su disposición y cantidad de rayos son característicos de las distintas especies (Figura 3.2).

Figura 3.1. Complejidad morfológica en Porifera



Nota. a. Vista general de Ascon; b. Detalle de la pared del cuerpo en una esponja Ascon; c. Vista general de Sicon; d. Detalle de la pared del cuerpo en Sicon; e. Vista general de Leucon con detalle de las cámaras flageladas

Figura 3.2. Elementos esqueléticos (espículas) de Porifera

Forma y función

Las esponjas son animales suspensívoros, es decir se alimentan de bacterias, organismos planctónicos y detritos. El recorrido del agua en una esponja se inicia con la entrada del agua a través de los ostíolos. Una vez dentro de la esponja, el agua avanza gracias al movimiento producido por el flagelo de los coanocitos y el alimento en suspensión es atrapado por el collar. Las partículas son entonces fagocitadas y pasan al interior celular donde son digeridas. La captura del alimento depende de su disponibilidad en el flujo de agua y la eficiencia del mecanismo en qué tipo de diseño corporal tiene la esponja.

Hay tres diseños estructurales principales en los Porifera que difieren en la ubicación de los coanocitos.

-*Asconoide*: es el diseño más simple, los coanocitos tapizan el espongiocel que es amplio. El agua ingresa por los ostíolos, los flagelos de los coanocitos baten el agua captando nutrientes y oxígeno. Por último, el agua cargada con los desechos sale por el ósculo. Solo se encuentran en la Clase Calciespongia.

-*Syconoide*: son esponjas más complejas que las asconoides, son de forma tubular y la pared del cuerpo presenta un espesor mayor plegándose hacia el interior. Los coanocitos se ubican en canales ofreciendo una superficie mayor para la incorporación de nutrientes. El recorrido del agua es más tortuoso; el agua ingresa por los poros dermales, de allí pasa al canal incurrente, luego se filtra por pequeñas aberturas (prosopilos) hacia canales radiales donde los coanocitos toman el alimento, seguidamente el agua sale por otros orificios (apopilos), llega al espongiocel y sale al exterior por el ósculo. Se encuentran en las Clases Calciespongia y en algunas Hexactinellida.

-*Leuconoide*: es el tipo de diseño estructural más complejo, con un incremento considerable en la cantidad de coanocitos que se encuentran alojados en cámaras y una marcada reducción del espongiocel; la eficiencia en la incorporación de alimentos es mayor y el agua puede salir al exterior por varios ósculos. La mayoría de las esponjas presentan esta morfología.

Regeneración y reproducción

Las esponjas poseen un alto poder de regeneración de las partes dañadas. Si una esponja está separada en pequeños fragmentos o en unas pocas células puede volver a unirse y formar nuevas esponjas. Esta propiedad se denomina embriogénesis somática. La regeneración que sigue a la fragmentación es un medio de reproducción asexual. Dado que en la fragmentación la esponja se rompe en varias partes y cada una de ellas es capaz de convertirse en una nueva esponja, este mecanismo se considera un tipo de reproducción, es decir, de un progenitor se obtienen varios individuos descendientes.

La reproducción asexual puede ocurrir por la formación de brotes externos o gémulas (yemas) internas. Los brotes externos pueden eventualmente separarse del cuerpo de la esponja y asentarse en las cercanías o flotar hasta colonizar nuevos sustratos. Las gémulas son comunes en esponjas de agua dulce. Los arqueocitos se acumulan en el mesohilo y son rodeados de espículas silíceas (anfiscos); son formas de resistencia, cuando la esponja progenitora muere, las gémulas caen al fondo del río o laguna donde habitan y permanecen allí hasta que las condiciones se tornan nuevamente benignas, es decir, cuando el cuerpo de agua se descongela en climas fríos o bien cuando llegan las lluvias o el deshielo en épocas de sequía. Cada gémula posee un orificio por donde surgen las células que originarán una nueva esponja. Esta forma de reproducción también actúa como una forma de dispersión dado que las gémulas pueden ser involuntariamente trasladadas por otros animales de ambientes acuáticos de un lugar a otro y así colonizar nuevos sustratos. Cabe señalar que la reproducción asexual genera clones, es decir, descendientes genéticamente idénticos a sus progenitores, es un tipo de reproducción en la que no intervienen gametos.

En los Porifera también existe la reproducción sexual; las esponjas son monoicas es decir que indistintamente pueden formar gametas femeninas o masculinas, por lo general por transformación de los coanocitos o, en ocasiones, de los arqueocitos. La fecundación ocurre cuando el esperma proveniente de una esponja ingresa con las corrientes de agua a otra esponja y es fagocitado por los coanocitos que lo transportan hacia los oocitos. Son en su mayoría vivíparas, dado que el cigoto formado luego de la fecundación es retenido en el cuerpo del progenitor para su nutrición, de allí deriva en una larva ciliada nadadora llamada parenquímula que es lecitotrófica, es decir se alimenta de sus propias reservas. Las células flageladas de la parenquímula, dirigidas hacia el exterior, migran hacia el interior después que la larva se asienta y se convierten en coanocitos en las cámaras flageladas.

Sistemática

Clase Calciespongia

Se caracterizan por tener espículas calcáreas, es decir formadas por carbonato de calcio. Las espículas son con un solo eje (monoaxonas) o pueden tener tres o cuatro rayos. Pueden ser asconoides, syconoides o leuconoides y son todas marinas. Ejemplos: *Leucosolenia*, *Sycon*.

Clase Hexactinellida

Llamadas esponjas vítreas, son formas de aguas profundas. Son esponjas cuya morfología se acerca a una simetría radial. Presentan espículas silíceas de seis rayos a menudo formando redes. Son de tipo syconoide o leuconoide y exclusivamente marinas. Ejemplo: *Euplectella*.

Clase Demospongia

Presentan espículas silíceas que pueden estar unidas por espongina o directamente estar ausentes. Son todas de tipo leuconoide y pueden ser marinas o de agua dulce. Ejemplos: *Spongia*, *Hippospongia*.

Clase Homoescleromorpha

La característica del grupo es que los pinacocitos se asientan en una membrana basal que es considerado como un tejido incipiente. Pueden o no poseer espículas. Ejemplos: *Plakina*, *Oscarella*.

Fauna argentina

La cuenca parana-platense contiene una diversa fauna de esponjas y ésta presenta variaciones en el tamaño y especies presentes. En el alto Paraná-Uruguay, donde las aguas son corrientosas, cristalinas y bien oxigenadas, predominan las formas de pequeño tamaño (*Oncosclera* sp.) y baja producción de gémulas. Esto contrasta con la fauna del Paraná medio e inferior, del Uruguay y Río de La Plata, donde las aguas son turbias, con baja disponibilidad de oxígeno en los cuales hay mayor producción de gémulas (*Drulia baresii*).

El litoral marino cuenta también con una amplia diversidad de esponjas, si bien queda mucho todavía por prospectar en particular en la región antártica. *Rosella nuda* es una especie antártica con registros en las costas de provincia de Buenos Aires, *Haliclona* sp. y *Halichondria* sp. pueden también encontrarse en la costa bonaerense, entre otras.

Referencias

- Chen, C., Feng, Q., Algeo, T., Zhang, L., Chang, S. y Li, M. (2023). New sponge spicules from the Ediacaran-Cambrian transition in deep-water facies of South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 627, 11714. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111714>
- Hickman, P.C. Jr., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. y l'Anson H. (2020). *Principles of Integrated Zoology*. 18a Ed. McGraw-Hill.
- Nava, H., Figueroa Camacho, A., Haro Medrano, C. y Villegas Sánchez, B. (2015). Esponjas marinas. Importancia ecológica en los ecosistemas arrecifales. *Biodiversitas*, 123, 12-16.

Prieto, I., Paola, A., Pérez, M., García, M., Blustein, G., Schejter, L. y Palermo, J. (2022). Anti-fouling diterpenoids from the sponge *Dendrilla antarctica*. *Chemistry & Biodiversity*, doi.org/10.1002/cbdv.202100618

CAPÍTULO 4

Cnidaria y Ctenophora

Miriam C. Pérez

Introducción a los Cnidaria y Ctenophora

Ambos phyla incluyen animales diblásticos, es decir, con dos hojas embrionarias a partir de las cuales se forman los tejidos adultos, poseen nivel de organización tisular. En su desarrollo embrionario pasan por los estadios de blástula y gástrula. Presentan simetría radial que se caracteriza porque las partes del organismo están dispuestas concéntricamente alrededor de un eje oral-aboral y más de un plano imaginario. A través de este eje se generan mitades que son imágenes especulares entre sí, como podría lograrse al cortar una torta. Muchos organismos de este grupo presentan simetría birradial que se caracteriza porque solo dos planos que pasan por el eje oral-aboral producen imágenes especulares; esta disposición ocurre dado que ciertas estructuras se encuentran de a pares.

Phylum Cnidaria

Los Cnidaria son un grupo muy antiguo que aparece en el registro fósil hace unos 550 millones de años. Son animales acuáticos, principalmente marinos y solo unas pocas especies de agua dulce. Indudablemente las células características y que le dan nombre al grupo son los cnidocitos. El tipo más común de estas células contienen los nematocistos que se desenvainan en funciones de defensa o ataque y se encuentran ubicados en invaginaciones del ectodermo. Un tipo particular de cnidocito son los nematocistos que constan de cápsulas diminutas compuestas de un material similar a la quitina y que contienen un filamento tubular enrollado que puede tener pequeñas púas o espinas. En algunos antozoos la descarga de estas células está sincronizada mediante mecanorreceptores (sensores de estímulos mecánicos) que perciben pequeñas moléculas orgánicas emitidas por la presa, lo que genera su eyección y de este modo su captura.

Aunque en su mayoría los cnidarios son sésiles como por ejemplo los corales, anémonas de mar e hidras, muchos se mueven o nadan lentamente; otros cnidarios como las medusas son activos nadadores y depredadores de otros organismos.

Las funciones de excreción y respiración se realizan por difusión en tanto que existe una red nerviosa a modo de plexo con células sensoriales especializadas formando, por ejemplo, estatocistos (órganos del equilibrio) u ocelos (fotosensibles), entre otros.

La adquisición de una cavidad gastrovascular o celenterón es un avance importante que aparece con los Radiados; es una cavidad con una abertura única la exterior, ciega y a menudo septada, que sirve tanto para el transporte como para la digestión.

Forma y función

Los cnidarios son organismos diblásticos con una hoja derivada del ectodermo y otra del endodermo separadas por una masa gelatinosa llamada mesoglea. En la pared del cuerpo aparecen distintos tipos celulares, entre ellos, células epiteliomusculares que conectan células epiteliales con una base de miofibrillas permitiendo a los organismos moverse e incluso doblarse sin contar con un tejido muscular verdadero dado que carecen de la tercera hoja embrionaria. También hay células glandulares, sensoriales y cnidocitos. La mesoglea es la capa intermedia y gelatinosa que actúa como esqueleto elástico, puede ser más delgada como en los pólipos o ser gruesa como en las medusas.

Entre las características más distintivas de los cnidarios se destaca el polimorfismo, esto es, la presencia de formas pólipo y medusa. Las formas pólipos son esencialmente sésiles y las formas medusas viven libremente flotando y nadando como parte del plancton. Si bien la morfología de ambos tipos es en apariencia distinta, una medusa es un pólipo *dado vuelta* que adquiere forma de campana. Es decir, en ambos se encuentran estructuras similares pero en posición invertida. La superficie cóncava oral de la medusa es comparable a la superficie oral del pólipo con sus tentáculos extendidos hacia la boca en tanto que la superficie convexa superior lo es a la superficie cilíndrica del cuerpo del pólipo.

Es importante destacar que un mismo cnidario puede poseer las dos formas características, pólipo y medusa, con alternancia de generaciones. Las formas pólipo presentan aspecto tubular con un extremo adherido al sustrato y el otro donde se abre la boca rodeada de tentáculos, de allí conduce a la cavidad gastrovascular (o celenterón) en saco ciego. Si bien en general las formas polipoides son sésiles también se encuentran colonias de pólipos que navegan libremente como la Fragata portuguesa (*Physalia*) (Figura 4.1).

Se pueden reproducir asexualmente por brotación a partir de una saliencia o brote lateral del progenitor desarrollando una boca y tentáculos. Pueden desprenderse o bien mantenerse adheridos al progenitor dando origen a una colonia, en ese caso comparten la cavidad gastrovascular. Otras formas de reproducción asexual se observan en anémonas de mar (Anthozoa), en ellas se puede producir por fisión, en el que un pólipo se divide por la mitad dando origen a otro individuo, o por laceración pedal en el que el disco pedal escinde sus tejidos y origina nuevos pequeños individuos.

En las colonias se encuentran pólipos de distintas morfologías y funciones. Un tipo de pólipo son los hidrantes, encargados de la alimentación de la colonia y fácilmente reconocibles por la

presencia de tentáculos alrededor de la boca; otro tipo son los pólipos reproductores denominados gonangios que carecen de tentáculos y dan origen a las medusas.

Las formas medusa son nadadoras y con forma de campana, de allí que posean simetría radial tetrámera, es decir, que las estructuras se repiten cuatro veces. En la zona inferior y media de la campana (subumbrela) se abre la boca que puede estar rodeada por tentáculos. Desde la boca los alimentos ingeridos son conducidos a un sistema de canales que llevan en principio al esófago, luego al estómago, de allí a los conductos radiales que desembocan en un conducto circular que recorre toda la campana para terminar en conductos tentaculares ciegos, por lo tanto la cavidad gastrovascular es continua desde la boca hasta los tentáculos.

Las medusas poseen órganos para la orientación y equilibrio llamados estatocistos y órganos de percepción de luz/sombra llamados ocelos.

En general se denominan hidromedusas a las medusas de los hidrozoos y escifomedusas a las medusas de los escifozoos, la diferencia entre ambas es la presencia en las primeras de una estructura llamada velo en el borde interno de la campana que ayuda en la natación. Los Scyphozoa incluyen las formas con medusas de gran tamaño y pólipos muy pequeños. Los Hydrozoa presentan ambas formas, pólipos y medusas. Los pólipos pueden ser solitarios o formar colonias. Asimismo, puede faltar la fase medusoide como en los Anthozoa y en algunos géneros de hidrozoos de agua dulce como por ejemplo en *Hydra*. Los Anthozoa también pueden presentarse formando colonias, como los arrecifes coralinos y los atolones, o bien como pólipos solitarios como las anémonas de mar. Los Cubozoa presentan solamente formas medusoide y los Staurozoa son formas pólipo cuyo extremo distal es similar a una medusa.

Reproducción

Los ciclos biológicos de los cnidarios son muy complejos aunque, si bien se encuentran diferencias entre los grupos, en general son semejantes. Una vez ocurrida la fecundación se forma una cigota, se inicia el proceso de segmentación, pasan por el estadio de mórula y de allí al estadio de bástula, posteriormente deriva en una larva nadadora, ciliada, denominada plánula. Una vez que la plánula encuentra el sustrato adecuado para asentarse, se fija y desarrolla en un pólipo. Los pólipos pueden reproducirse asexualmente por brotación para dar nuevos pólipos o bien pueden producir medusas por gemación o por estrobilación. Las medusas son dioicas, es decir, machos y hembras en distintos individuos y se reproducen sexualmente. Estos ciclos de vida permiten que estos organismos ocupen ambientes pelágicos y ambientes bentónicos.

Alimentación y digestión

Los pólipos son carnívoros y capturan sus presas con la ayuda de los tentáculos que rodean la boca desde donde ingresan a la cavidad gastrovascular. Los pólipos de los anthozoos capturan inclusive peces y complementan su dieta con hidratos de carbono provenientes de sus algas simbiotes.

En las medusas la boca se abre en un manubrio que a su vez puede estar rodeada de brazos orales como en los escifozoos. La digestión es extracelular en la cavidad gastrovascular e intracelular en el interior de células de la gastrodermis. Los residuos son expulsados por la boca.

Red nerviosa

Es una red difusa formada por dos plexos, uno que está cercano a la base de la epidermis y otro cercano a la gastrodermis, ambos interconectados. Si bien no existe una agrupación de células en un sistema nervioso central, los nervios forman estructuras sensoriales que se ubican en los márgenes de la umbrela en estructuras llamadas ropalios que alojan estatocistos, quimiorreceptores y a menudo ocelos, se encuentran en escifomedusas y medusas de cubozoos.

Sistemática

Clase Scyphozoa

Incluye alrededor de 200 especies; son medusas marinas y algunas de gran tamaño (hasta dos metros de diámetro) y con una gran cantidad de mesoglea lo que les otorga el aspecto gelatinoso característico del grupo (Figura 4.2).

Las medusas recuerdan una campana (=umbrela); poseen una boca en la parte inferior que se abre en el extremo de un cilindro llamado manubrio; rodeando la boca se encuentran cuatro brazos orales. Del borde de la umbrela penden tentáculos con numerosos nematocistos.

Los escifozoos se caracterizan por poseer un sistema de canales gastrovasculares llenos de líquido, que finalmente se conectan a la boca a través del manubrio bien desarrollado. Las partículas de comida capturadas por los nematocistos en los tentáculos o bien por los brazos orales se ingieren por la boca y se transportan al estómago a través del manubrio. Luego, la comida se distribuye entre cuatro bolsas gástricas provistas de filamentos gástricos con nematocistos que terminan de paralizar las presas ingeridas; se secretan una gran variedad de enzimas digestivas llevándose a cabo en esta instancia la digestión extracelular. Las partículas de alimento parcialmente digeridas se fagocitan y la digestión se completa intracelularmente. El complejo sistema de canales radiales se ramifica hacia afuera desde las bolsas hasta un canal anular en el margen de la umbrela formando parte de la cavidad gastrovascular. Los canales gastrovasculares intervienen también en el mecanismo de difusión de gases (oxígeno y dióxido de carbono). Algunos escifozoos completan su dieta ingiriendo zooxantelas, algas microscópicas simbiotes que viven en sus tejidos.

Los miembros de la mayoría de las especies de escifozoos pueden nadar activamente contrayendo los músculos y aprovechando las propiedades mecánicas de la mesoglea. Los movimientos se dan gracias a la expulsión rápida del agua contenida por debajo de la campana.

En los escifozoos aparecen estructuras sensoriales con distintas funciones tales como estatocistos (órganos de equilibrio), ocelos (receptores de luz) y quimiorreceptores (perciben determinadas moléculas) contenidos en estructuras en forma de maza llamadas ropalio que se ubican en escotaduras alrededor del borde umbrelar.

Las medusas son sexuadas, machos y hembras, con gónadas que se desarrollan en el tejido gastrodérmico asociadas a las bolsas gástricas. De la unión de las gametas masculina y femenina se forma una cigota a partir de la cual se desarrolla una larva plánula ciliada. Esta larva se fija y se transforma en un pequeño pólipó llamado escifistoma, por brotación puede generar nuevos escifistomas o bien por un proceso de tabicación transversal (estrobilación) dará lugar a numerosas efiras que cuando se separan originan medusas nadadoras. De este modo se cierra el ciclo.

Clase Hydrozoa

La mayoría de los hidrozooos son formas marinas y coloniales que incluyen una fase pólipo y una fase medusa. La base de una colonia de pólipos por donde se fija a un sustrato se denomina hidrorriza. Dentro de la gran variedad de pólipos que conforman la colonia se encuentran los hidrantes (o también llamados gastrozoides) cuya función es la alimentación y son distinguibles porque están provistos de una boca rodeada por tentáculos.

La reproducción asexual es por brotación y generará nuevos pólipos en la colonia; a su vez también por medio de brotación, se originarán medusas en un tipo particular de pólipo denominado gonangio. Las medusas abandonan la colonia y nadan libremente alcanzando la madurez sexual, producen óvulos o espermatozoides según sean hembras o machos, respectivamente.

Luego de la fecundación y formación de la cigota, se desarrolla una larva plánula ciliada nadadora que se asienta a un sustrato generando un pequeño pólipo. Se inicia el proceso reproductivo generando asexualmente una nueva colonia y completando de este modo el ciclo vital. Este tipo de ciclo que consta de una fase asexual representada por los pólipos y una fase sexual representada por las medusas se conoce como alternancia de generaciones o metagénesis.

La medusa de los hidrozooos se caracteriza por ser de menor tamaño que la medusa de escifozoos y por poseer un velo alrededor de la subumbrela que colabora con la natación; alrededor de la campana presenta numerosos tentáculos provistos de nematocistos. Asimismo, otras especies de hidrozooos carecen de fase medusa, como por ejemplo el cnidario de aguas continentales *Hydra*; se reproducen asexualmente por brotación generando nuevos individuos que se desprenden del progenitor o bien sexualmente formando gónadas femenina o masculina (son dioicos) que se disponen sobre los canales radiales, con liberación de las gametas y fecundación en el agua.

Entre las colonias de pólipos se encuentran también muchas especies que secretan esqueletos calcificados, son los llamados falsos corales y los corales de fuego. Los pólipos presentan forma tubular con un extremo libre rodeado de tentáculos con los que captura sus presas y de allí el alimento progresa por la cavidad gastrovascular donde se digiere. Por su parte, en el centro de la subumbrela de las medusas se abre la boca que está en el extremo del manubrio por donde

ingresa el alimento, generalmente capturan pequeños crustáceos, gusanos o larvas; de allí el alimento pasa a un estómago y continúa por cuatro canales radiales que conectan con un anillo que culmina en los tentáculos huecos. La digestión tanto para pólipos como para medusas es extracelular por medio de enzimas en la luz de la cavidad gastrovascular completándose con digestión intracelular en las vacuolas alimenticias de las células de la gastrodermis. Los residuos alimenticios son expulsados por la boca.

Clase Staurozoa

Están representados por un pólipo solitario que vive adherido a un sustrato mediante un disco adhesivo, el aspecto general es de una medusa pero sésil. Se fijan sobre rocas, grava o incluso algas. Presentan ocho brazos que terminan en conjuntos de tentáculos que rodean la boca. Son dioicos y se reproducen liberando gametas al agua, se desarrolla una larva plánula que se arrastra por el fondo y luego se fija formando un nuevo pólipo.

Clase Cubozoa

Son formas medusoides que muestran claramente la simetría radial tetrámera del grupo, con cuatro largos tentáculos que emergen cercanos a los cuatro ropalios y una umbrela cúbica, de allí el nombre de cubomedusas. Los tentáculos presentan numerosos nematocistos altamente urticantes por lo que a este grupo se lo conoce como ‘avispa de mar’. Son activas nadadoras y tienen una red nerviosa bien desarrollada incluso con ocelos complejos que podrían distinguir imágenes. La reproducción es poco conocida, se lleva a cabo por formación directa de medusas desde un pólipo, pero por un mecanismo sin estrobilación como ocurre en los Scyphozoa. Se distribuyen en áreas tropicales y subtropicales.

Clase Anthozoa

Los Anthozoa son todos marinos, no presentan fase medusa es decir son exclusivamente formas pólipo (Figuras 4.3). Pueden vivir solitarios o formar colonias y pueden tener estructura blanda o bien poseer un esqueleto rígido de distinta composición química. Se los conoce como anémonas de mar, abanicos de mar, plumas de mar o simplemente corales.

La simetría radial y birradial en este grupo se presenta con patrones de seis u ocho repeticiones. Para describir la anatomía básica de los antozoos se toma como ejemplo una anémona de mar; tienen forma tubular con un disco pedio por donde se adhieren al sustrato y por el extremo opuesto se abre la boca rodeada por tentáculos dispuestos en círculos. Una característica típica de los antozoos es la cavidad gastrovascular septada, esta condición permite distinguirlos también de los ‘falsos corales’ de Hydrozoa que no presentan septos. Los septos se disponen de pares y tienen musculatura asociada. Ciertos septos de la cavidad gastrovascular están provistos de acontios, estructuras cargadas de nematocistos y células glandulares que ayudan a inmovilizar y digerir a las presas.

La mesoglea de los antozoos contiene células ameboidales. No se encuentran órganos especiales para la respiración o la excreción y estas funciones se realizan por difusión.

El agua que ingresa por la boca está cargada de nutrientes y oxígeno, es conducida a una faringe provista de uno surco ciliado (ocasionalmente dos) llamado sifonoglifo que facilita su avance; a su vez, el agua en el interior de la anémona juntamente con los haces musculares funciona como un esqueleto hidrostático que otorga turgencia.

A pesar que las anémonas viven fijas a sustratos poseen cierta movilidad, pueden desplazarse para atrapar a sus presas o incluso para escapar de sus predadores como estrellas de mar y nudibranquios (moluscos).

En cuanto a la reproducción, las anémonas de mar pueden ser dioicas o hermafroditas. En el caso de las especies monoicas son protrándicas, es decir, madura primero la gónada masculina y luego la femenina para evitar la autofecundación. La fecundación puede ocurrir en el agua o en el interior de la cavidad gastrovascular; se forma una cigota que se desarrolla luego en una larva ciliada que se fija a un sustrato para originar un nuevo pólipo.

La reproducción asexual ocurre comúnmente por laceración pedal o por fisión longitudinal y con menor frecuencia por fisión transversal o por gemación. En la laceración pedal, pequeños trozos del disco del pie se rompen a medida que el animal se mueve y cada uno de estos genera una pequeña anémona.

Los grupos más relevantes de antozoos son los Hexacorales (con simetría hexámera) y los Octacorales (con simetría radial octámera); son los *verdaderos corales* muchos de los cuales forman colonias cuyo crecimiento se ve favorecido por una relación simbiótica compleja con fotosintetizadores unicelulares llamados zooxantelas. De esta forma dan origen a arrecifes y atolones en mares tropicales y subtropicales; algunos autores consideran a estas colonias como pequeñas anémonas que viven en hábitáculos de carbonato de calcio formando un exoesqueleto que ellas mismas secretan. Asimismo, otros corales presentan un endoesqueleto de naturaleza proteica, como por ejemplo las gorgonias o abanicos de mar.

Las anémonas presentan relaciones mutualistas muy interesantes con otras especies. Algunas anémonas se adhieren habitualmente a las conchillas de moluscos que ocupan ciertos cangrejos llamados ‘ermitaños’. El cangrejo fomenta la relación y reconoce por el tacto a su especie favorita, induce a la anémona a que se desprenda de su sustrato original. El cangrejo ermitaño sostiene a la anémona contra su propio caparazón hasta que la anémona está firmemente adherida. De este modo, el cangrejo obtiene cierta protección contra los depredadores en tanto que la anémona logra transporte gratuito y se alimenta de las partículas de comida que arroja el cangrejo.

Otro ejemplo es el de ciertos peces de la familia Pomacentridae que buscan refugio en los arrecifes y forman asociaciones con anémonas; el pez secreta un mucus y de este modo se protege de los nematocistos de la anémona. A su vez, se ha comprobado experimentalmente que el roce de los tentáculos por parte de otros peces provoca la descarga de nematocistos alejando así probables predadores. Por otra parte, la natación de los peces genera un movimiento de agua que mantiene a los corales con suficiente oxígeno y libres de sedimentos.

Los arrecifes conforman ecosistemas muy complejos. Si bien están integrados en su gran mayoría por antozoos también se encuentran foraminíferos, briozoos, poliquetos tubícolas y

moluscos. Sin embargo, el efecto de enfermedades, la disminución de la capa de ozono, la sobreexplotación con fines comerciales, el calentamiento global, la creciente acidificación de los mares y los altos grados de contaminación ponen en riesgo su supervivencia y perdurabilidad. Indudablemente, el crecimiento de los arrecifes coralinos está asociado a la simbiosis que mantienen con zooxanthelas. A través de la fotosíntesis, estas algas proporcionan al coral compuestos orgánicos de bajo peso molecular ricos en energía, principalmente ácidos grasos, gotas de lípidos, aminoácidos, glucosa y glicerol. A cambio, las zooxantelas tienen acceso a los desechos metabólicos del coral esenciales para su crecimiento y al dióxido de carbono para la fotosíntesis. Las zooxantelas también se benefician de esta relación simbiótica al estar protegidas de los herbívoros. Sin embargo, los colores brillantes y variados característicos de los arrecifes coralinos se encuentran seriamente amenazados debido al aumento de la temperatura de los océanos, los corales pierden o expulsan sus simbiontes algales (zooxantelas) volviéndose blancos y quebradizos. Esto se conoce como ‘blanqueamiento’ o ‘coral bleaching’.

Para la formación de los arrecifes de hexacorales se secreta una capa esquelética calcárea que crece paulatinamente desde la base. Esto permite que los pólipos vivos puedan retraerse en la seguridad de este depósito carbonático cuando no se están alimentando. Dado que el esqueleto se secreta debajo del tejido vivo y no dentro de él, el material calcáreo es un exoesqueleto. En muchos corales coloniales el esqueleto puede volverse masivo acumulándose durante muchos años. La parte viva de la colonia forma una lámina de tejido sobre la superficie y las cavidades gastrovasculares están conectadas entre sí.

Phylum Ctenophora

Los Ctenophora son formas nadadoras exclusivamente marinas. Deben su nombre a las ocho hileras de cilios (o peines) que sirven para la locomoción. Presentan simetría birradial con un eje oro-aboral evidente. La disposición de los tejidos es similar a los Cnidaria, esto es, una capa externa o epidermis, una capa interna o gastrodermis y una mesoglea entre ambos tejidos. Son diblásticos. Se alimentan de pequeños crustáceos; presentan una boca que conduce a una faringe también llamada estomodeo, donde se lleva cabo la digestión extracelular, allí el alimento pasa a los canales gastrovasculares donde la digestión se completa intracelularmente. Si bien es conducida hacia canales ciegos, dos canales se abren al exterior a través de un poro anal por el que se vierten las heces. No se encuentran estructuras asociadas a la excreción ni a la respiración y el sistema nervioso se dispone como una red similar a la de Cnidarios. En el extremo contrario a la boca se encuentra el órgano sensorial apical; también poseen estatolitos de carbonato de calcio cuya función está asociada al equilibrio.

A diferencia de los Cnidaria no poseen nematocistos sino coloblastos, estructuras pegajosas que son utilizadas para atrapar presas. Se reproducen fundamentalmente en forma

sexual y son hermafroditas. La reproducción asexual es rara y en los casos en los que se observa es por fragmentación.

Cnidaria y Ctenophora de Argentina

En las costas argentinas se encuentran medusas que presentan algún tipo de riesgo sanitario, dos son hidromedusas *Olindias sambaquiensis* (agua viva o medusa de la cruz) y *Liriope tetraphylla* (pica-pica o tapioca) y una escifomedusa (*Chrysaora lactea*). En cuanto a los corales los más comunes son: *Bathelia candida*, *Javania cristata*, *Flabellum*, *Digitogorgia brochi*, *Convexella magelhaenica*, *Plumarella castellviae*, *Thouarella* sp. y *Heptaprimnoa patagonica*. La diversidad de Ctenóforos es mucho menor que la de Cnidaria y las especies más comunes son *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leidyi* y *Beroe ovata*.

Figura 4.1. *Fragata portuguesa*, Miami, Estados Unidos.



Figura 4.2. Medusas de Scyphozoa: a. Bahamas; b. Puerto Madryn.

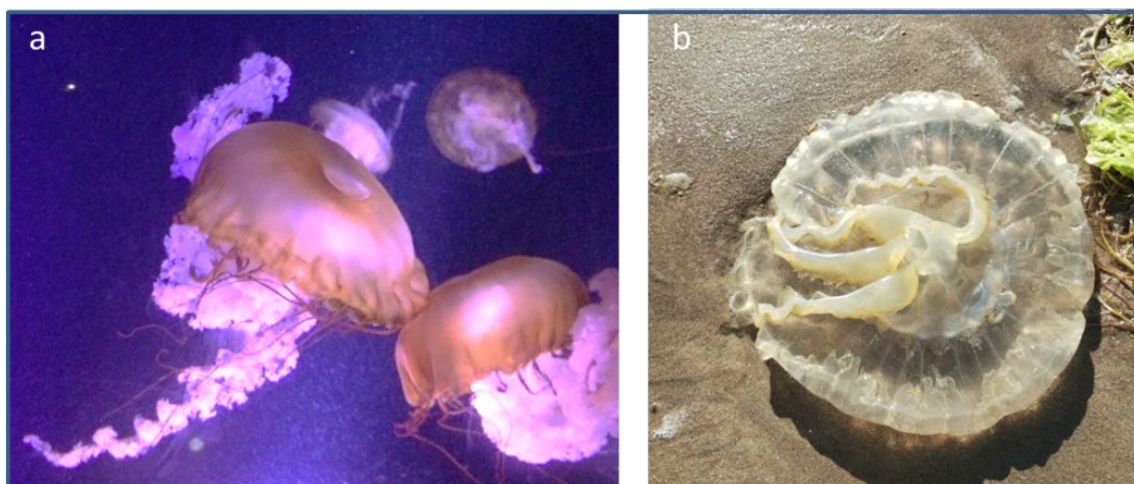
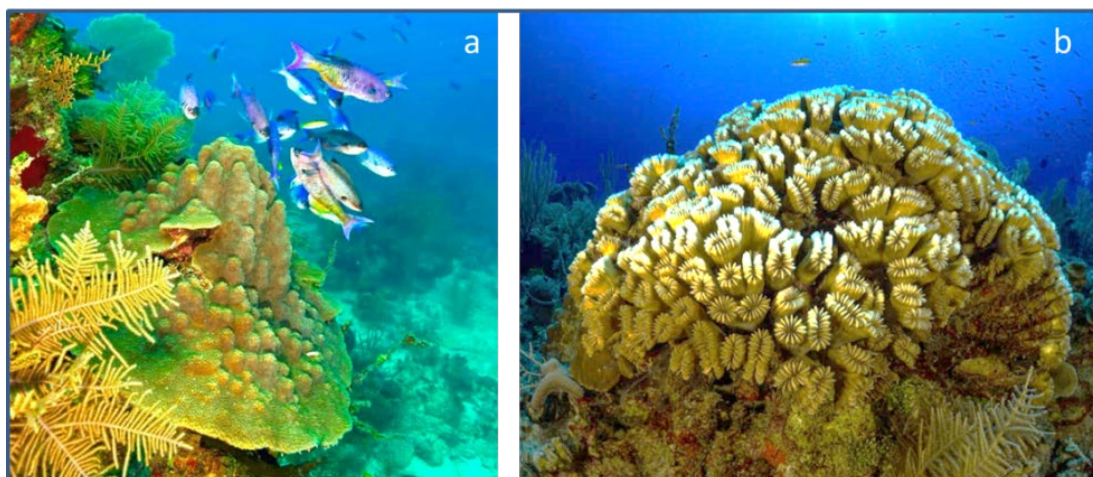


Figura 4.3. a. Corales de Anthozoa, *Orbicella faveolata*; b. Arrecife, *Eusmilia fastigiata*.



Referencias

- Genzano, G.; Puente Tapia, F., Dutto, M. y Schiariti, A. (2020). Las medusas de los balnearios de la provincia de Buenos Aires. *Acta Toxicológica Argentina*, 28 (2), 53-59.
- Puente Tapia, F. y Genzano, G. (2019). Seasonal succession of gelatinous zooplankton (medusae and ctenophores) from Mar del Plata Harbor, Argentina (SW Atlantic Ocean). *Ecología Austral*, 29, 339-351.

CAPÍTULO 5

Bryozoa y Brachiopoda

Tristán Simanauskas

Introducción al Phylum Bryozoa

Los briozoos (del latín *bryon*=musgo y *zoon*=animal) son los denominados vulgarmente animales musgos. Se trata de un phylum en el que se agrupan organismos en su mayoría coloniales y sedentarios, que viven en comunidades acuáticas de agua dulce, salobres y principalmente marinas, desde regiones tropicales hasta polares, en ambientes costeros o en grandes profundidades. Los depredadores de los briozoos son peces, crustáceos, equinodermos, moluscos gasterópodos, entre otros. Como todos los Lophotrocozoa son de simetría bilateral, con tres capas embrionarias (triblásticos), protostomados, pero en el caso de los briozoos debido a la metamorfosis de la larva, no se sabe a ciencia cierta si son esquizo o enterocelomados. El celoma se encuentra reducido, restringiéndose a la zona pericárdica, alrededor de las gónadas y en ocasiones rodeando parte del sistema digestivo. Presentan un nivel de organización de sistemas de órganos complejos. No presentan segmentación corporal. Cuerpo dividido en prosoma o episoma; mesosoma, el lofóforo y metasoma, la masa visceral. Como características propias del grupo las colonias o zoarios, adoptan una variedad de formas, en abanico, arbustivas o ramosas, incrustantes o tapetes. Los animales individuales se denominan zooides, viven en toda la colonia y no son completamente independientes; estos pueden tener funciones únicas o diversas. Cada zooide consta de una zoecio o cubierta protectora que forma la pared del cuerpo y produce el exoesqueleto, y un polípido posee los órganos. La colonia crece en forma asexual mediante gemación, desde los bordes de las especies incrustantes o de las puntas de las colonias ramosas; el zooide fundador de la colonia se llama ancéstrula.

El tipo de zooide más frecuente y generalizado es el autozooide, cuya función es alimentarse y alimentar a toda la colonia; el polípido de estos zooides lleva una corona de tentáculos huecos llamada lofóforo, con el que captura partículas de alimento del agua. Su intestino tiene forma de U, con la boca en el centro del lofóforo y el ano fuera de él. La forma básica del lofóforo es un círculo completo; las células de los tentáculos son ciliadas (dos cilios por célula) y el movimiento de estos filamentos impulsa una corriente de agua desde las puntas de los tentáculos hasta sus bases, por donde sale. Las partículas de comida que chocan con los tentáculos quedan atrapadas por la mucosidad y otros cilios, en las superficies internas de los tentáculos, las partículas se mueven hacia la boca ubicada en el centro. Los zooides no tienen órganos excretores especiales

y los polípidos son eliminados cuando se sobrecargan con productos de desecho. Existen zooides de defensa como los avicularios, los cuales literalmente muerden a cualquier agresor o depredador de la colonia; estos zooides aparecen en varias posiciones: algunos reemplazan a los autozooides, otros encajan en pequeños espacios entre los autozooides y pueden aparecer pequeñas avicularias en las superficies de otros zooides. Los heterozooides o zooides polimórficos que tampoco se alimentan y cumplen con otras funciones, son los: kenozooides (del griego *kenós*=vacío) de función estructural en la construcción de la colonia; mesozooides, que permiten dejar espacio entre los autozooides; espinozooides o vibráculas son espinas huecas y móviles, como tubos pequeños y muy delgados, presentes en la superficie de las colonias, que probablemente sirven para la defensa, limpieza y movimiento de la colonia. Finalmente, los gonozooides actúan como cámaras de cría de huevos fertilizados y de donde sale la larva. Los polimorfos femeninos son más comunes que los polimorfos masculinos o androzoides. Los zooides de todas las especies de agua dulce son monoicos; en las especies marinas los zooides son inicialmente masculinos y luego se tornan femeninos y las colonias siempre contienen una combinación que se encuentra en ambas etapas. En relación a la fecundación el esperma lo emiten al agua, mientras que con respecto a los óvulos, algunas especies son ovulíparas (sueltan los óvulos al agua) y otras fecundan internamente sus óvulos, capturando esperma con el lofóforo. Los briozoos poseen desarrollo mixto o indirecto, con larvas cyphonautes que tienen poca yema, pero con boca y digestivo desarrollado lo que les permite vivir en el plancton, o larvas lecitotróficas con mucha yema y que rápidamente se asientan en una superficie.

Clasificación y diversidad

Las especies de Briozoos descritas hasta el presente son cerca de 5000; los Gymnolaemata y especialmente los Cheilostomata tienen el mayor número de especies, posiblemente debido a su amplia gama de zooides especializados. No se sabe si el Phylum es monofilético, sí que los primeros registros fósiles son del período Ordovícico.

Clase Phylactolaemata

Los miembros de esta clase son todas formas de agua dulce. El esqueleto de estos briozoos no está mineralizado, es gelatinoso o proteico. Con relación a los zooides, sólo presentan autozooides y el lofóforo tiene forma de U. Se conocen unas 50 especies clasificadas incluidas en esta Clase.

Clase Stenolaemata

Se trata de una clase integrada por organismos marinos exclusivamente y viven en los fondos oceánicos. Los zooides tienen forma de tubo, saco o cónica y su exoesqueleto es grueso y calcificado. Esta mineralización ha permitido la preservación de fósiles, permitiendo registrarlos

desde el Ordovícico hasta la actualidad. Con más de 600 especies el orden Cyclostomata es el único vivo, los restantes órdenes son todos fósiles.

Clase Gymnolaemata

Los briozoos de esta clase son en su mayoría marinos. Sus colonias son incrustantes, como tapetes, creciendo sobre algas, rocas o cualquier objeto sumergido, dando origen al nombre del grupo dado que parecen musgo creciendo sobre una superficie. Los zooides son de forma aplana o cilíndrica, con exoesqueleto gelatinoso, proteico o mineralizado, presentando la mayor variedad de heterozooides. Al igual que los Stenolaemata y a diferencia de los Phylactolaemata, el lofóforo es circular. Es la clase con mayor número de especies de la actualidad, cerca de 4.400.

Figura 5.1. *Briozoos incrustantes (Clase Gymnolaemata) sobre un alga acintada, Mar del Plata, Argentina.*



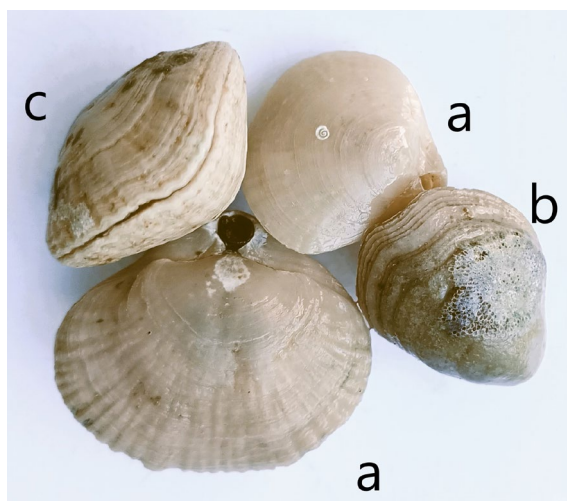
Introducción al Phylum Brachiopoda

Los braquiópodos (del griego *brachion*=brazo y *podo* =pie) son un grupo de organismos marinos muy importantes en el registro fósil, pero con pocos representantes actuales, solo 330 especies identificadas. Son sedentarios y la mayoría viven en agrupamientos debido a la poca dispersión de las larvas, aunque no interactúan entre sí. Forman parte de las comunidades biológicas marinas principalmente y salobres en menor medida, evitando las aguas agitadas y con oleaje fuerte, es por ello que eligen vivir en oquedades y grietas, en pendientes de la plataforma marina y fondos oceánicos, en agua fría y con poca luz. En los ambientes costeros, suelen elegir los de baja energía como las planicies de marea, como es el caso de *Lingula* que se entierra en la arena de playas lodosas. Su carne parece ser poco palatable (sabor desagradable) o tóxico, por lo que no suelen ser atacados ni comidos por otros organismos. Poseen segmentación total, igual y radial, simetría bilateral, tres capas embrionarias, son protostomados y enterocelomados, con tres cavidades celómicas.

Las valvas

Los braquiópodos poseen un manto de tejido epitelial que al igual que en los moluscos, secreta el caparazón o valvas y recubre a los órganos internos y reviste un espacio o cavidad donde entra el agua por acción del lofóforo. Como característica propia del Phylum, el cuerpo de los braquiópodos está cubierto por dos valvas desiguales en tamaño y estructura, una dorsal o braquial y una ventral o peduncular (aunque la mayoría viven con la valva dorsal hacia abajo y la ventral hacia arriba), a diferencia de los moluscos bivalvos donde las valvas son laterales, izquierda y derecha; el plano de simetría corta a las valvas de los braquiópodos en dos mitades especulares. Estas constan de tres capas, un perióstraco y dos capas mineralizadas. El perióstraco puede ser de proteína o quitina, con capas de carbonato de calcio o de fosfato de calcio, articuladas entre sí o no, dependiendo del subfilo. Las valvas se abren por acción de músculos diductores dado que tienen un ligamento elástico como los moluscos y se cierran por músculos aductores. En los braquiópodos inarticulados, existe un sistema muy complejo de músculos que aseguran el enterramiento de los braquiópodos en el sedimento. Entre ambas valvas, o de un foramen en la ventral, asoma un pedicelo o pedúnculo con el cual se fijan al fondo marino o a algún objeto.

Figura 5.2. *Braquiópodos del orden Terebratulida, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.*



Nota. a. vista de la valva braquial y abertura del foramen; b. valva ventral o peduncular; c. valva en vista frontal

El lofóforo

El lofóforo es una corona de tentáculos cuyas células poseen cilios que, al moverse, generan la corriente de agua en el interior de la valva. A semejanza de los briozoos Phylactolaemata, el lofóforo de los braquiópodos tiene forma de U, pero a diferencia de los briozoos, el lofóforo de los braquiópodos ocupa la casi totalidad de la cavidad interna del organismo y jamás sale de entre las valvas. Este órgano está sostenido por un esqueleto hidráulico (con líquido a presión dentro del mismo) por cartílago o por un braquidio calcáreo; este último es un soporte rígido y está unido interiormente a la valva dorsal. El lofóforo cumple con dos funciones, el intercambio

gaseoso y la alimentación. Así funciona como branquia, aunque los braquiópodos también intercambian gases por el manto.

Las valvas se abren para que circule el agua en el interior de la conchilla y el organismo pueda atrapar las partículas alimenticias. Estas últimas, principalmente algas unicelulares o fitoplancton, se pegan a los tentáculos en una mucosidad que es impulsada por las cilias hacia la boca; de allí pasan al esófago y al estómago. Algunos subfilos tienen ano y en otros el intestino termina en un ciego. Como la mayor parte de las partículas que comen son digeribles, producen pocos desechos sólidos y en los que no poseen ano, cada tanto la mucosidad cargada de desechos, es eliminada por la boca a partir de la contracción del intestino.

Sistemas de órganos y reproducción

Los órganos solo ocupan un tercio aproximadamente de esta cavidad del manto. A través del lofóforo y el manto, estos organismos absorben oxígeno y eliminan dióxido de carbono. El oxígeno es distribuido por el celoma y en parte es transportado por un pigmento, la hemeritrina. El sistema circulatorio es abierto, con un corazón que impulsa la sangre hacia el lofóforo y el resto del cuerpo (incluido celoma en el pedúnculo); el sistema nervioso cuenta con nervios y dos ganglios, uno dorsal y otro ventral unidos mediante un anillo periesofágico. La excreción de desechos metabólicos como el amoníaco lo hacen directamente por el manto a pesar de poseer metanefridios. Estos últimos son utilizados para sacar del celoma del manto, los óvulos y espermatozoides generados por las gónadas; la fecundación es externa, aunque algunas especies incuban el embrión. Las larvas de especies articuladas se asientan rápidamente y forman poblaciones densas en áreas bien definidas, mientras que las larvas de especies inarticuladas nadan hasta por un mes y tienen amplias áreas de distribución.

Las larvas de Rhynchonelliformea tienen tres lóbulos larvales, a diferencia de las Craniiformea que solo tienen dos lóbulos larvares. Este tipo de larva tiene un lóbulo frontal ciliado que se convierte en cuerpo y lofóforo, un lóbulo posterior que se convierte en pedículo y un manto a modo de falda, con el dobladillo hacia atrás. Al metamorfosearse en adulto, el pedículo se adhiere a una superficie, el lóbulo frontal desarrolla el lofóforo y otros órganos, y el manto se enrolla sobre el lóbulo frontal y comienza a secretar el caparazón. En los mares fríos, el crecimiento de los braquiópodos es estacional y los animales suelen perder peso en invierno. Estas variaciones en el crecimiento a menudo forman líneas de crecimiento en las conchas. Los miembros de algunos géneros han sobrevivido durante un año en acuarios sin comida.

Clasificación

Históricamente los braquiópodos eran clasificados sobre la base de la presencia de dientes y fosetas en las valvas que las mantienen firmemente unidas, los Articulados, o aquellos cuyas valvas se mantienen unidas por musculaturas, los Inarticulados. La actual clasificación reconoce tres subphyla:

Subphylum Linguliformea

Braquiópodos *inarticulados* con valvas de quitina y fosfato de calcio. Las valvas se mantienen unidas por músculos, con un pedúnculo largo con el que se entierran en fondos arenosos o adheridos a alguna superficie. Poseen tubo digestivo completo con ano. Sus larvas viven durante meses en el plancton, usando el lofóforo para nadar y alimentarse. El pedúnculo aloja órganos internos y posee celoma, viven en madrigueras cavadas en el sustrato blando, retrayendo o emergiendo el borde anterior de la conchilla para filtrar agua. El extremo enterrado del pedúnculo se ancla al sustrato construyendo un pequeño bloque de sedimento duro. Son los únicos braquiópodos de los cuales se alimenta el ser humano.

Subphylum Craniiformea

Braquiópodos *inarticulados* con valvas de quitina pero impregnadas con carbonato de calcio. Las valvas se mantienen unidas por músculos, pero el pedúnculo se encuentra atrofiado y la valva ventral está cimentada sobre la superficie. Poseen tubo digestivo completo con ano. Las larvas de los Cránidos también viven libres en el plancton pero a medida que el caparazón se vuelve más pesado, se van al fondo y se fijan.

Subphylum Rhynchonelliformea

Braquiópodos *articulados* con valvas de carbonato de calcio. Las valvas se mantienen unidas por dientes y fosetas, con un pedúnculo corto y adherido a la superficie. Sin ano. Sus larvas son lecitotróficas, con mucha yema y no se alimentan, están pocos días en el plancton. El pedúnculo de estos braquiópodos no posee celoma en su interior y no tiene el mismo origen embrionario que el de los Linguliformes. En el extremo tienen extensiones en forma de papilas o raíces con los que se anclan a los sustratos.

Los braquiópodos fósiles

Los primeros linajes de braquiópodos aparecen en el Cámbrico temprano, otros surgen durante el Ordovícico y los últimos en el Carbonífero. La edad de oro de estos organismos fue la era Paleozoica, período en el que vivieron los 21 órdenes conocidos. A fines del Paleozoico, en la extinción Pérmico-Triásica, la biodiversidad del grupo se reduce enormemente y durante el Mesozoico se termina de extinguir la mayoría, solo sobreviviendo 5 órdenes que llegaron a la actualidad.

Fueron los principales organismos filtradores y también contribuyeron con sus valvas a la formación de arrecifes, ocupando una amplia diversidad de ambientes y variedad de nichos ecológicos. Se suele sostener que los braquiópodos se extinguieron por competencia con los moluscos bivalvos; sin embargo, ambos grupos coexistieron durante todo el paleozoico y los bival-

vos aumentaron su diversidad sólo a partir de la extinción masiva de los braquiópodos. Los grandes cambios ambientales de la crisis Pérmico-Triásico, habrían afectado la fabricación de las valvas de los braquiópodos, debido a su baja tasa metabólica y respiratoria.

Referencias

- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. (2005). *Invertebrates*. 2a Ed. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts.
- Brusca, R.C.; Moore, W. y Shuster, S.M. (2016). *Invertebrates*, 3a Ed. Sinauer, Sunderland, MA.
- Giribet, G. y Edgecombe, G.D. (2020). *The invertebrate tree of life*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Hickman, C.P.J., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. y l'Ason, H. (2016). *Integrated Principles of Zoology*, 7a Ed. New York McGraw-Hill.
- Miller, S.A. y .Harley, J.P. (2005). *Zoology*. 6a Ed. McGraw Hill, New York, USA.
- Ruppert, E.E, y Barnes, R.D. (1996). *Zoología de los Invertebrados*. 6a Ed. McGraw Hill- Interamericana.

CAPÍTULO 6

Platyhelminthes

Julia I. Diaz, Regina Draghi y Yasmín Croci

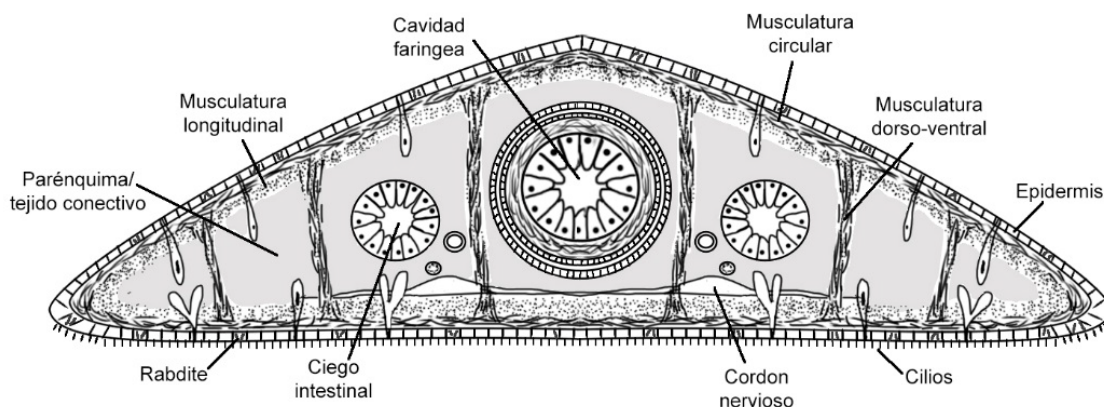
Introducción

Los organismos del Phylum Platyhelminthes (del griego *platy*: plano; *helminthes*: gusano) pertenecen al clado Bilateria ya que poseen simetría bilateral lo cual le ha brindado al grupo una gran capacidad adaptativa. Así, entre los platelmintos se pueden reconocer organismos de vida libre (terrestres o acuáticos) como la mayoría de los turbelarios, y organismos adaptados al parasitismo con gran diversidad estructural, como los digeneos, monogeneos o cestodes.

Los platelmintos son triploblásticos, ya que poseen tres hojas germinales durante su desarrollo embrionario (ectodermo, endodermo y mesodermo), son acelomados compactos, es decir no poseen celoma (cavidad secundaria del cuerpo), y el mesodermo (parénquima) ocupa todo el blastocele (cavidad primaria del cuerpo) (Figura 6.1). Los platelmintos son además protostomados, porque el blastoporo da origen a la boca.

Son animales deprimidos dorsoventralmente que poseen una epidermis celular con rabdites (estructuras secretoras de mucus) en la mayoría de los organismos de vida libre, o un tegumento sincicial (y ciliada en algunos casos) en los organismos parásitos. En el parénquima se observa musculatura circular, longitudinal y transversal bien desarrollada (Figura 6.1). Si bien estos organismos alcanzan un nivel de complejidad estructural en el cual se reconocen órganos y sistemas de órganos, no todos los sistemas están desarrollados. Así, los platelmintos carecen de sistema circulatorio y respiratorio, su diseño corporal aplanado permite la difusión del oxígeno y del dióxido de carbono a través de la pared del cuerpo (Figura 6.1).

Figura 6.1. Corte transversal de una planaria a nivel de la faringe



Nota. Se observan estructuras relacionadas a los diferentes tejidos y sistemas que la conforman

Sistema digestivo

En general, su sistema digestivo es incompleto, está formado por una boca, una faringe, un esófago corto y puede existir un número diferente de ciegos dependiendo del grupo. Este último, debido a la ausencia de un sistema circulatorio, es el encargado del transporte de nutrientes hacia todo el cuerpo, por lo que su forma se relaciona con el tamaño corporal.

Sistema excretor

Tanto la excreción como la osmorregulación se realizan en estructuras tubulares de origen ectodérmico, los protonefridios. Están formados por tres partes: una célula terminal, un conducto y un poro que abre a la superficie corporal. La célula terminal puede presentar un solo cilio (solenocono) o ser multiciliada. En este último caso, si el núcleo de la célula es de posición basal se la conoce como célula flamígera, y si el núcleo es lateral se la conoce como bulbo flamígero. A medida que se incrementa el tamaño corporal el sistema protonefridial se complejiza y es variable en términos de estructura y número de células terminales, forma y ramificación de los conductos y número y ubicación de los poros.

Sistema nervioso

Este sistema en los platelmintos está formado por una masa de células ganglionares anterior y bilobulada, y uno o varios pares de cordones longitudinales que pueden conectarse entre sí transversalmente, por lo que se lo describe como *sistema nervioso en escalera*. Los cordones se conectan también con plexos nerviosos periféricos. Es común la presencia de órganos de los sentidos, pueden tener ocelos, células táctiles, quimiorreceptoras y estatocistos o terminaciones sensoriales en el extremo anterior.

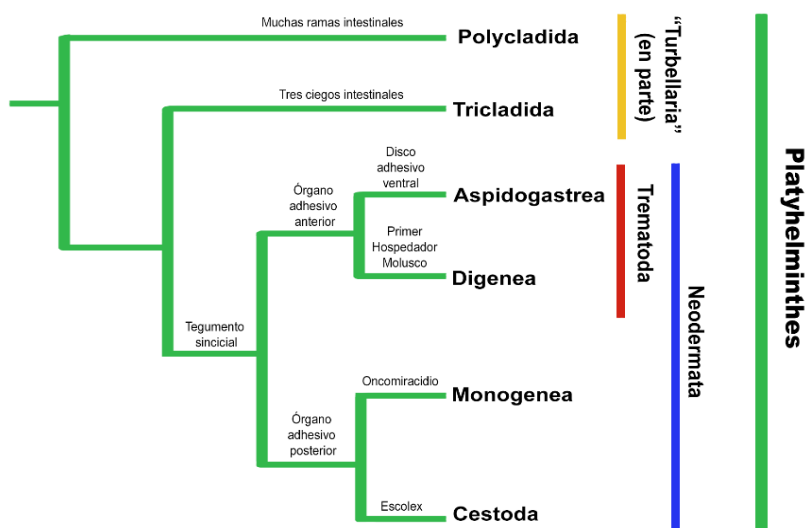
Sistema reproductor

Los platelmintos son en su mayoría hermafroditas con fecundación cruzada y su sistema reproductor es complejo. Además, este sistema presenta variaciones de acuerdo con los hábitos de vida de los diferentes grupos. En algunos grupos (ej. algunos turbelarios), el vitelo que nutre al embrión en desarrollo está contenido dentro de la célula huevo (huevo endolecito), mientras que, en una condición derivada, el vitelo proviene de células del vitelario y se une a los huevos en desarrollo a medida que estos se mueven por el sistema reproductor femenino (huevo ectolecito, presente por ejemplo en formas parásitas). Así, el sistema reproductor femenino puede estar compuesto por uno o numerosos ovarios, glándulas vitelinas, un oviducto que transporta los óvulos, un viteloducto que transporta el vitelo, un ootipo o cámara donde ocurre la fecundación, una vagina, un útero para el almacenamiento de los huevos y un poro para su liberación al exterior. Además, existen glándulas de la cáscara y adhesivas, así como estructuras para el almacenaje del esperma que se recibe en la cópula (bursas o receptáculos). El sistema reproductor masculino incluye uno, dos o numerosos testículos conectados a vasos eferentes que se unen para formar un conducto deferente común, éste desemboca en una vesícula seminal que almacena el esperma hasta el momento de la cópula. Existen también un aparato copulador

compuesto por un penis o por un cirro (órgano copulador extensible) y diferentes tipos de glándulas. La comunicación de estos sistemas con el exterior puede ser por poros individuales o un gonoporo en común. En algunos platelmintos adultos de vida libre se observa también reproducción asexual por fisión. El desarrollo puede ser directo, aunque en la mayoría de los grupos se observa un desarrollo indirecto con diferentes tipos de larvas.

Si bien las características mencionadas previamente definen a los platelmintos, no es posible establecer claras sinapomorfías del grupo. La sistemática dentro del phylum es aún muy discutida y se han presentado diversas hipótesis filogenéticas que incluyen distintas características (ej. morfológicas, embriológicas, genéticas). A los fines didácticos se acepta en este trabajo la diferenciación de dos grandes grupos, el Clado Turbellaria y el Clado Neodermata (Figura 6.2).

Figura 6.2. Relaciones filogenéticas entre los principales clados dentro de *Platyhelminthes*



Nota. Modificado de Hickman et al. (2020). Se mencionan algunas características distintivas de cada clado.

Clado *Turbellaria*

Este es un grupo parafilético que incluye a la mayor parte de los platelmintos de vida libre, aunque existen algunas especies comensales como los temnocéfalos. Su tamaño varía desde unos pocos milímetros hasta varios centímetros. Suelen hallarse debajo de objetos o asociados a vegetación en ambientes marinos, dulceacuícolas o terrestres. La secreción que producen los rabdites de la epidermis al contacto con el agua le confiere una cubierta protectora al organismo contra la desecación. La combinación del movimiento ciliar y la musculatura permiten la locomoción.

Se caracterizan por poseer un sistema digestivo incompleto, con una boca que se abre generalmente en posición media ventral, seguida de una faringe muscular que se ubica en un receptáculo, y un número diferente de ciegos intestinales de acuerdo al grupo. En turbelarios pequeños

es un saco ciego y en los de mayor tamaño puede presentar tres ramas (una anterior y dos posteriores en Tricládidos, como por ejemplo las planarias) o numerosas ramas (Policládidos). Son carnívoros, la faringe se evierte para la toma del alimento, la digestión es fundamentalmente extracelular por acción enzimática, pero también una parte de la digestión ocurre en las paredes del intestino (intracelular). Los productos de desecho de la alimentación se expulsan por la boca.

En las planarias, el sistema de protonefridios está distribuido en todo el parénquima y los conductos se unen formando una red a cada lado del cuerpo del animal y pueden presentar numerosos poros excretores a lo largo del cuerpo por donde se evacúan los productos de excreción.

Los turbelarios poseen ocelos o manchas ocelares sensibles a la luz en el extremo anterior del cuerpo. Además poseen abundantes células táctiles y quimiorreceptoras en todo el cuerpo pero que fundamentalmente se concentran en órganos antero-laterales denominados aurículas. Algunos grupos también presentan papilas adhesivas o ventosas que colaboran en la fijación.

Son organismos monoicos (hermafroditas), con fecundación interna y cruzada, a partir de lo cual se producen huevos que son liberados al medio y de los cuales surgen los juveniles que poseen un desarrollo directo. A su vez, los turbelarios poseen un alto poder de regeneración, pudiendo restablecer partes de su cuerpo luego de alguna fragmentación.

Entre los turbelarios se destacan los *Temnocephala* (ectosimbiontes comensales) (Figura 6.3.c-d), los *Polycladida* (poseen muchas ramas intestinales), los *Tricladida* (con tres ramas intestinales). Las conocidas *Planarias* de agua dulce son típicos exponentes dentro de este último grupo (Figura 6.3.a).

Clado Neodermata

Este es un clado monofilético que incluye a los platelmintos de vida parásita caracterizados por poseer una neodermis sincicial con microvellosidades y sin cilias, constituida por extensiones de células del parénquima. Esas extensiones forman una gran masa citoplasmática en la superficie corporal (aunque algunas formas poseen epitelio ciliado). Esta es una adaptación al parasitismo, proveyendo de una superficie tegumentaria apta para la absorción de los nutrientes. Además, genera una barrera protectora contra el sistema inmune y los productos químicos del hospedador. Existe una gran diversidad y diferentes adaptaciones dentro de este clado, en el cual se incluyen la Clase Trematoda (Subclase Aspidogastrea y Subclase Digenea), Clase Monogenea y Clase Cestoda.

Clase Trematoda

Esta clase incluye a los neodermata parásitos no segmentados, caracterizados por la presencia de uno o dos órganos de fijación situados en la parte ventral del cuerpo. La mayoría son

hermafroditas. Poseen ciclos de vida indirectos y los adultos son parásitos de cavidades naturales. Se incluyen las Subclases Aspidogastres y Digenea, siendo esta última la más diversificada con muchas especies de importancia sanitaria.

Subclase Digenea

Los digeneos se caracterizan por presentar un ciclo de vida con alternancia de generaciones, que incluye al menos un hospedador intermediario invertebrado, en donde se localizan las larvas (muchas de las cuales pueden reproducirse asexualmente), y un hospedador definitivo (usualmente un vertebrado) en el cual se produce la reproducción sexual. Son endoparásitos (con algunas excepciones) cuyos adultos pueden hallarse en diferentes órganos y sistemas, en especial tubo digestivo y glándulas anexas, pulmones, riñones, vejiga urinaria, celoma, vasos sanguíneos, entre otras localizaciones.

Existe una gran diversidad morfológica, aunque en general son organismos pequeños, aplanados y alargados en sentido anteroposterior, pero también pueden ser foliáceos, ovoides, o filiformes. El tegumento puede ser liso o presentar escamas, papilas o espinas. Presentan en general dos ventosas musculares, una anterior u oral, que rodea la boca y una ventral o acetábulo, aunque esta última puede estar ausente en algunos grupos. Estas estructuras en combinación con la musculatura corporal intervienen en el movimiento y la sujeción a los tejidos del hospedador (Figura 6.3.e-f).

El sistema digestivo es incompleto y generalmente incluye una boca, una faringe (no eversible), un esófago y dos ciegos intestinales, y por su forma de vida se alimentan de los tejidos, fluidos corporales y contenido intestinal de sus hospedadores.

La osmorregulación y excreción se realiza a través del sistema protonefridial que incluye una vesícula excretora con forma de V, Y o I, y un poro excretor generalmente terminal.

El sistema nervioso es en escalera y pueden aparecer manchas ocelares en la región anterior. Los digeneos son en general hermafroditas, algunos son capaces de autofecundarse y otros requieren de fecundación cruzada. El sistema reproductor masculino incluye en general dos testículos, una vesícula seminal, un cirro, y el sistema reproductor femenino incluye un ovario, una cámara de fecundación, glándulas de vitelo, un receptáculo seminal, y un útero en donde se almacenan los huevos. Ambos sistemas suelen desembocar en un poro genital común.

Los ciclos de vida de los digeneos son de los más complejos y diversos en la naturaleza, incluyendo diferentes estadios larvales y hospedadores intermediarios. En términos generales, el primer estadio larval, el miracidio, emerge del huevo, es ciliado y nadador, y es el encargado de alcanzar al primer hospedador intermediario, en general un molusco gasterópodo. Dentro de este invertebrado el miracidio da lugar a un segundo tipo de larva denominado esporocisto o a una redia. El primero no se alimenta, y su función es reproducirse asexualmente dando lugar a nuevos esporocistos, redias o cercarias dependiendo de la especie. Las redias son larvas con sistema digestivo, que pueden originar nuevas redias o cercarias, las cuales son nadadoras, y abandonan al hospedador para infectar un segundo hospedador intermediario (invertebrado o vertebrado), en donde se enquistan en forma de metacercaria. La metacercaria madura a adulto

cuando es ingerida por el hospedador definitivo adecuado. En algunos casos las cercarias penetran directamente al hospedador definitivo dando lugar al adulto.

Clase Monogenea

Los individuos de esta clase se caracterizan por ser, en su mayoría, ectoparásitos de branquias y superficie corporal de peces, aunque algunas especies parasitan cloaca y vejiga urinaria de anfibios. Su ciclo de vida incluye un único hospedador en el cual los parásitos se reproducen sexualmente. Poseen un órgano de fijación posterior característico denominado opistohaptor, en general provisto de ganchos y/o ventosas o grapas. Algunas especies poseen además estructuras de fijación anteriores o prohaptores que colaboran en la sujeción (Figura 6.3.b). El sistema digestivo es incompleto, incluye una boca, una faringe y dos ciegos. Los monogeneos presentan un sistema excretor protonefridial y en general dos poros excretores laterales de posición anterior. El adulto genera huevos, que pueden presentar filamentos, que son liberados al ambiente y a partir de los cuales eclosionan las larvas llamadas oncomiracidios. Estas larvas son excelentes nadadoras pero de vida muy corta, por lo que deben encontrar rápidamente un hospedador apropiado para que se desarrolle directamente el adulto. La mayoría de los monogeneos presentan una alta especificidad, tanto por su hospedador como por el sitio de infección a la vez que son muy sensibles a los cambios ambientales, por lo cual son considerados excelentes biomarcadores. Si bien suelen encontrarse en equilibrio con sus hospedadores, en algunos casos pueden generar lesiones en las branquias de los peces provocando patologías.

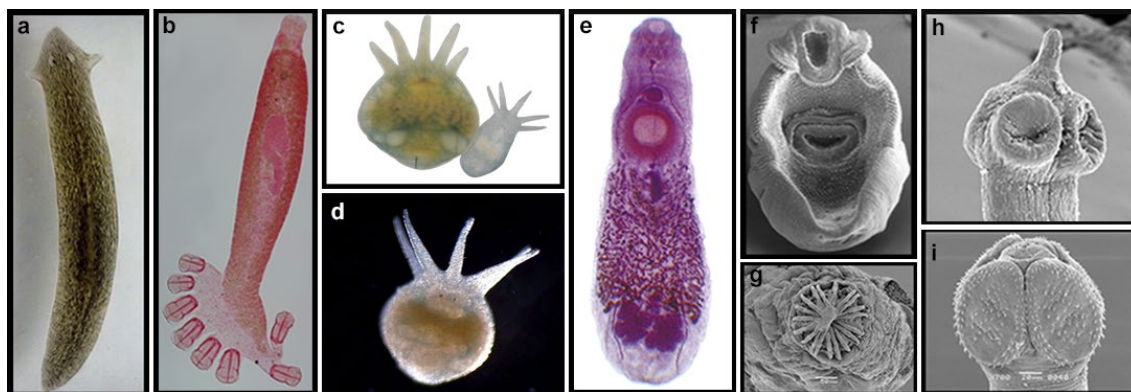
Clase Cestoda

Los miembros de este grupo son los neodermata segmentados conocidos comúnmente como tenias. Poseen ciclos de vida indirectos heteroxenos, con dos o más hospedadores. Los adultos son parásitos de todos los grupos de vertebrados (hospedador definitivo) y habitan el intestino, glándulas anexas y raramente el celoma, mientras que las formas larvales son parásitas de vertebrados o invertebrados (hospedador intermediario). El cuerpo es alargado y se pueden reconocer tres regiones: *escólex*, *cuello* y *estróbilo*. El *escólex*, es un órgano de fijación que puede estar provisto de ventosas, botrios, botridios, ganchos, tentáculos, etc. La morfología del escólex varía según los grupos. El *cuello*, inmediatamente posterior al escólex, es la zona de proliferación de los segmentos o *proglótides* que conforman el estróbilo. El número, tamaño y morfología de los proglótides dependerá de cada una de las especies (Figura 6.3.g-i). Una de las características más importantes de los cestodes es la ausencia total de un sistema digestivo, por lo cual los nutrientes se absorben en forma de pequeñas moléculas a través del tegumento directamente del medio en el que viven.

Los cestodes tienen dos canales excretores principales en cada lado que recorren toda la longitud del animal. Éstos se unen en la última proglótide para formar una vejiga que se abre por un poro terminal. El sistema nervioso en escalera recorre todo el cuerpo con terminaciones nerviosas en el escólex.

Los cestodes son hermafroditas (con algunas excepciones), y la fecundación es en general cruzada. Las proglótides más cercanas al cuello son las inmaduras, luego se observan las maduras y hacia la parte más posterior las grávidas. En cada una de las proglótides maduras se desarrollan los órganos reproductores masculinos y femeninos. A medida que los óvulos son fecundados se desarrollan los huevos que son almacenados en un útero. En algunas especies los huevos son eliminados por un poro uterino, mientras que en otras las proglótides grávidas son las que se van desprendiendo del estróbilo. Tanto huevos como proglótides llenas de huevos son liberados al exterior junto con las heces del hospedador. Los ciclos de vida de los cestodes son muy complejos y diversos, incluyendo diferentes estadios larvales y hospedadores. El primer estadio larval que se desarrolla dentro del huevo posee ganchos en el extremo posterior (3 o 5 pares) dependiendo del grupo. A estas larvas se las conoce como oncosfera, coracidio o licosfera. Los estadios larvales siguientes, llamados colectivamente metacestodes, son variables y dependen del grupo, ambiente en que se desarrollan y los hospedadores intermediarios relacionados. Algunas son monocéfalas (ej. procercoide, cisticerco, procercoide, plerocercioide, estrobilocerco), y otras son policéfalas, como la larva cenuro o la larva hidátide, las cuales desarrollan numerosos escólex, que al alcanzar al hospedador definitivo, darán lugar a numerosos adultos.

Figura 6.3. Vistas generales de platelmintos



Nota. a. *Planaria*, b. *Monogeneo*; c-d. *Temnocéfalos*; e-f. *Digeneos*; g-i. Estructuras de fijación de cestodes.

Especies de importancia sanitaria

Muchos platelmintos, tanto en su estadio adulto como algunas de sus formas larvales poseen importancia sanitaria ya que afectan al ser humano, animales domésticos y de producción. Un ejemplo de importancia en la región Neotropical es el digeneo *Schistosoma mansoni*, responsable de causar la schistosomiasis en América. A diferencia de la mayoría de los digeneos, esta

especie presenta un claro dimorfismo sexual, los machos son más cortos y gruesos y tienen un profundo surco ventral o esquistó donde se acopla la hembra durante la cópula. Los adultos de *S. mansoni* viven en las venas mesentéricas del intestino grueso del ser humano y otros vertebrados. Los huevos que son expulsados con las heces del hospedador, poseen una forma típica con un espolón lateral cerca del extremo posterior. Cuando las condiciones ambientales son favorables el huevo eclosiona una larva ciliada (miracidio) que nada activamente por 24 horas en búsqueda de su hospedador intermediario: un molusco gasterópodo perteneciente al género *Biomphalaria*. Dentro del caracol, el miracidio se reproduce asexualmente originando esporoquistes, dentro de los cuales se desarrollan larvas (cercarias) con cola bifurcada que emergen del molusco y nadan en busca de un hospedador definitivo. En general las infecciones son asintomáticas y en el caso de hallarse manifestaciones clínicas éstas van a depender de la carga parasitaria y el tiempo de infección, entre otras condiciones. La primera fase de la infección corresponde a la penetración de las cercarias causando una reacción pruriginosa. Los casos más severos se asocian a la obstrucción del flujo sanguíneo e infecciones masivas.

Otro ejemplo de digeneo de importancia sanitaria es el de *Fasciola hepatica*, responsable de una importante zoonosis que afecta al ganado ovino y bovino, y accidentalmente al ser humano. El ciclo de vida (Figura 6.4.a) comienza cuando alguno de estos hospedadores definitivos ingiere las metacercarias adheridas a la vegetación acuática. Las metacercarias migran a través de la pared del intestino hacia los conductos biliares donde se desarrollan como adultos. Los huevos son transportados por la bilis y expulsados junto con las heces. En el exterior y bajo condiciones favorables, los huevos se desarrollan y eclosionan liberando el embrión ciliado o miracidio que nada activamente hasta hallar a su hospedador intermediario: moluscos pulmonados del género *Lymnaea*. En el interior del caracol el miracidio madura y por reproducción asexual da lugar a larvas cercarias que salen al exterior donde continúan su desarrollo, se adhieren a la vegetación en donde se enquistan como metacercarias a la espera de ser ingeridas por un hospedador definitivo. Los efectos producidos sobre el hospedador se limitan principalmente al hígado donde ocasionan hemorragias e inflamación. Las fasciolas son capaces de obstruir los conductos biliares hasta ocasionar abscesos.

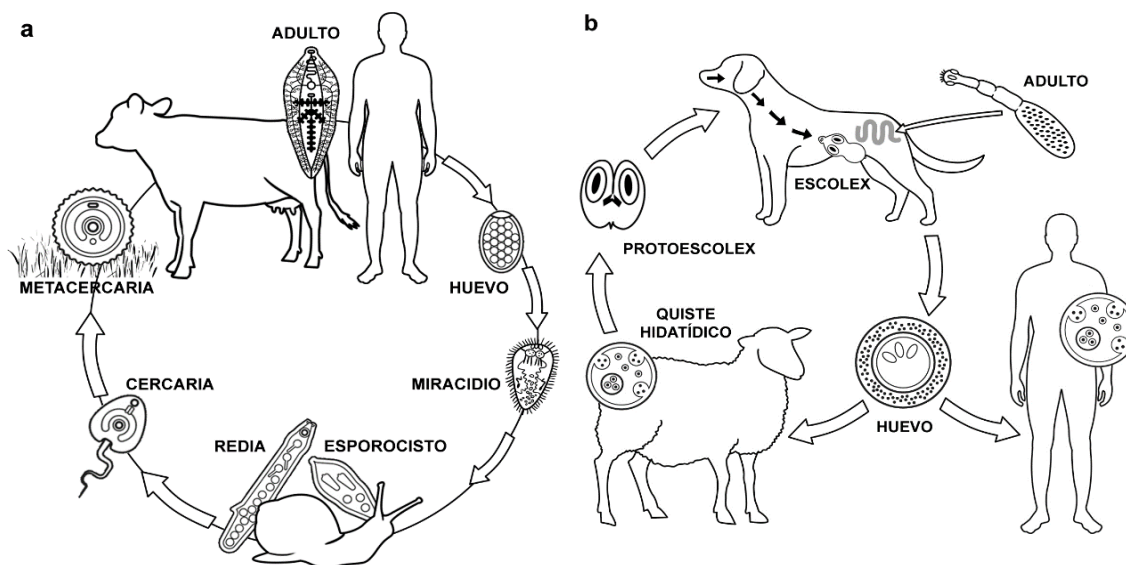
Entre los cestodes de importancia sanitaria se puede mencionar a *Taenia saginata*, uno de los cestodes más frecuentes en los países donde la carne vacuna forma parte de la dieta. Los adultos viven en el intestino delgado del ser humano donde pueden alcanzar hasta 12 m de longitud. Las proglótides grávidas o huevos son liberados al exterior junto con las heces. Luego, el hospedador intermediario, típicamente ganado bovino, ingiere el huevo embrionado presente en la vegetación o en el agua. Una vez en el intestino del hospedador intermediario, la oncósfera (primer estadio larval) atraviesa la mucosa intestinal y migra vía torrente sanguíneo hasta un órgano (hígado, bazo, músculo, encéfalo, etc.) donde se enquista como larva cisticerco a la espera de ser ingerido por el hospedador definitivo. El humano adquiere el parásito al ingerir carne infectada por la larva que se libera en el intestino. La mayoría de las infecciones son asintomáticas.

cas. En el caso de desarrollar sintomatología se puede observar como náuseas, insomnio, pérdida de peso, debilidad, diarrea, así como inflamación abdominal acompañada, a veces, de dolor y obstrucción intestinal.

Dipylidium caninum es otro cestode de importancia sanitaria, ya que es responsable de ocasionar la dipilidiasis, una zoonosis que afecta cánidos y félidos y, en forma accidental puede infectar al hombre. Los adultos viven en el intestino de sus hospedadores desde donde se liberan las proglótides grávidas junto a las heces, las cuales son ingeridas por larvas de pulgas (hospedador intermediario). Una vez allí se liberan las oncósferas que atraviesan la pared del intestino hacia el hemocel del insecto donde se desarrollan como cisticercoides. Los hospedadores vertebrados ingieren accidentalmente las pulgas infectadas y se reinicia el ciclo.

La mayoría de las veces la infección es asintomática. Cuando presenta síntomas, las manifestaciones son inespecíficas e incluyen diarrea, inquietud, dolor estomacal, constipación y palpitaciones cardíacas.

Figura 6.4. Ciclos de vida de platelmintos de importancia sanitaria



Nota. a. Ciclo de vida de Fasciola hepatica; b. Ciclo de vida de Echinococcus granulosus.

El caso de *Echinococcus granulosus* es también de interés. Los adultos se desarrollan en el intestino en mamíferos carnívoros, principalmente perros y otros cánidos (Figura 6.4.b). Se trata de pequeños cestodes con solo tres proglótides (una inmadura, una madura y una grávida). A medida que las proglótides se encuentran grávidas, se desintegran y los huevos son liberados con las heces al exterior. Estos últimos, al ser ingeridos por un hospedador intermediario, generalmente un mamífero herbívoro, liberan una larva oncósfera que atraviesa la pared del intestino delgado y migra por el sistema circulatorio hasta instalarse en diferentes órganos, especialmente hígado y pulmones. Allí, se desarrolla una larva hidátide (quiste hidatídico) que va aumentando de tamaño generando múltiples protoescólices en su interior. Los carnívoros adquieren la infección al ingerir hospedadores infectados. El ser hu-

mano puede constituirse tanto en hospedador definitivo al comer carne infectada y mal cocida, o en hospedador intermediario al ingerir accidentalmente los huevos que desarrollan quistes hidatídicos que van creciendo en diferentes órganos.

Referencias

- Brusca, R. C. y Brusca, G. J. (2005). *Invertebrates*. 2a Ed. Sinauer Ass.
- Hickman, C.P., Keen S.L., Eisenhour, D. J., Larson, A. y l'Anson, H. (2020). *Integrated Principles of Zoology*, 18a Ed.. New York McGraw-Hill.
- Damborenea, C. y Brusa, F. (2017). Cap. 3. Turbellaria En F. Drago (Coord.), *Macroparásitos: Diversidad y Biología* (pp. 68-82).
- Drago, F. y Nuñez, V. (2017). Cap. 6 Phylum Cestoda. En F. Drago (Coord.), *Macroparásitos: Diversidad y Biología* (pp. 83-106).
- Negrete, L. y Damborenea, C. (2017). Cap. 2. Phylum Platyhelminthes. En F. Drago (Coord.), *Macroparásitos: Diversidad y Biología* (pp. 21-35).

CAPÍTULO 7

Mollusca

Carolina Ocon y Tristán Simanauskas

Introducción

Los moluscos (Phylum Mollusca) pertenecen al Clado Lofotrochozoa junto a los Brachiopoda, Ectoprocta (Bryozoa) y Annelida. Las características diagnósticas del Clado son: la presencia de una larva ciliada denominada trocófora, la presencia de un órgano mesodérmico conocido como lofóforo (con forma de herradura con tentáculos ciliados y con funciones respiratorias y en la alimentación) y desarrollo con segmentación espiral. No obstante, estas características pueden no estar presentes en forma conjunta.

El phylum Mollusca (del latín malacos = blando) está integrado por organismos triblásticos, con simetría bilateral, eucelomados, protostomados y, por lo tanto, esquizocelomados. El celoma se encuentra reducido, restringiéndose a la zona pericárdica, alrededor de las gónadas y en ocasiones rodeando parte del sistema digestivo. Presentan un nivel de organización de sistemas de órganos complejos. No presentan segmentación corporal. Pueden hallarse en todos los hábitats, marinos, terrestres y de agua dulce. Como características propias del grupo presentan un cuerpo blando, protegido generalmente por una valva o concha. Ésta es secretada por un repliegue de la pared corporal denominado manto, que delimita una cavidad (cavidad del manto o cavidad paleal) donde se ubican las branquias en las formas acuáticas y desembocan los sistemas digestivo, excretor y reproductor. El manto puede adquirir una mayor vascularización y tomar funciones respiratorias (pulmón) en las formas terrestres. El tejido epitelial que cubre la superficie externa del cuerpo es generalmente ciliado y con presencia de glándulas mucosas, además de terminaciones nerviosas sensoriales.

El plan corporal básico consta de tres partes: una cabeza, un pie muscular de posición ventral con función locomotora, y una masa visceral de posición dorsal. Este plan puede modificarse en las diferentes clases de moluscos actuales. Se considera que el molusco ancestral hipotético presentaba un pie plano reptante, concha dorsal con forma de escudo y cabeza muy poco desarrollada. Como carácter plesiomórfico, se consideran las branquias alojadas en la cavidad del manto y la concha. Se trata de branquias formadas por un eje central del que se proyectan filamentos aplanados a cada lado, se denominan branquias bipectinadas. Cada filamento posee cilios laterales, que crean la corriente de ventilación, y cilios frontales, que retiran las partículas extrañas. Probablemente los moluscos ancestrales hayan tenido varios pares de branquias ubicadas en posición posterior en la cavidad del manto. La concha es una formación de protección

y sostén, que da sustento a los tejidos blandos del animal y soporte a la musculatura. Se la considera como un exoesqueleto rígido, capaz de crecer con el organismo, si bien algunos moluscos han reducido o perdido la concha secundariamente. La valva es segregada por el epitelio que reviste al manto, que es una capa unicelular. Primero va a secretarse el periostraco, que es la parte más externa, constituida por conquiolina, una proteína. Las dos capas más internas están constituidas por carbonato de calcio, pero de diferentes formas cristalinas, la capa central u ostraco está formada por prismas de calcita, mientras que la más interna o hipostraco está compuesta por cristales de aragonita que es lo que se conoce como nácar.

También es característica del grupo la presencia de una estructura raspadora, la rádula, ubicada en una cavidad (la bolsa de la rádula), con capacidad de protrusión a través de la boca y que le sirve al animal para adquirir el alimento, sobre todo a los organismos de hábito raspador-ramoneador.

Los moluscos son generalmente formas dioicas, aunque existen formas monoicas con fecundación cruzada (ej. caracol de jardín). Presentan un tipo de larva ancestral ciliada, nadadora, la larva trocófora (ausente en algunos grupos) y una larva conocida como veliger que ya cuenta con esbozos de pie, valva y manto.

Organización y mecanismos de funcionamiento

Como se mencionó anteriormente, los moluscos presentan un nivel de organización de sistemas de órganos complejos y bien desarrollados y cada sistema puede presentar particularidades propias para las diferentes Clases del Phylum.

El sistema digestivo es completo, con una boca derivada del blastoporo embrionario (es decir que son organismos protostomados) y un ano, que es una formación posterior y que desemboca en la cavidad del manto. En la mayoría de los moluscos se observa un órgano particular, la rádula, ubicada en la boca, dentro de una cavidad o saco denominada bolsa o saco radular. Se trata de una tira o lengüeta compuesta por quitina con pequeños dientes que se utilizan para raspar el alimento y cuyo número varía según la especie. Esta lengüeta se apoya sobre un odontóforo, que es una estructura cartilaginosa a la que se unen músculos que permiten la protrusión y retracción de la rádula a través de la boca. El alimento raspado por los dientes se transporta hacia el esófago y su pasaje puede estar facilitado por la presencia de mucus secretado por células ubicadas en la boca. El alimento pasa luego al estómago, donde se produce la mayor parte del proceso digestivo y luego al intestino donde se produce la absorción, eliminando los desechos a través del ano. Cabe mencionar la presencia de una glándula digestiva o hepatopáncreas que secreta enzimas que intervienen en la degradación del alimento, lo que facilita el proceso. El tracto digestivo tiene diferente grado de complejidad y especialización en función del hábito alimentario y puede presentar extensas zonas ciliares.

El sistema respiratorio consta de órganos especializados como las branquias denominadas ctenidios (de ctenos = peine), pulmones (zona del manto especializada con mayor vascularización) o bien el intercambio gaseoso se realiza a través de la superficie corporal.

Las branquias, presentes en los moluscos acuáticos, son expansiones de la pared del cuerpo ubicadas en la cavidad del manto. Su número varía entre 1, 2 o más pares según el grupo. Su estructura consta de un eje central y laminillas o filamentos laterales, entre los que circula el agua. Un vaso aferente y uno eferente conducen la sangre (hemolinfa) realizándose el intercambio gaseoso por difusión entre ésta y el agua. En las formas terrestres pulmonadas la cavidad del manto se cierra formando una cámara que comunica al exterior mediante un orificio denominado neumostoma, que va a regular la entrada y salida del aire, mientras que el manto se vasculariza intensamente formando el pulmón.

El sistema circulatorio en la mayoría de los moluscos es abierto, con excepción de los cefalópodos (condición secundaria). El corazón generalmente posee tres cámaras, dos aurículas y un ventrículo y la sangre posee pigmentos respiratorios. Se dice que es un sistema circulatorio abierto debido a que la sangre no está contenida dentro de vasos durante todo su circuito a través del cuerpo. Es decir, la sangre es bombeada por el corazón hacia los vasos sanguíneos y luego se vuelca en lagunas hemocélicas, también conocidas como senos, donde la hemolinfa baña los tejidos, regresando luego al corazón. Este tipo de sistema circulatorio es menos eficiente en el transporte de oxígeno y es por eso que se observa en organismos menos activos. Por otra parte, en un sistema cerrado, la sangre siempre es conducida dentro de vasos sanguíneos apareciendo diferentes tipos de vasos como los capilares, de menor calibre. Este sistema es muy eficiente y se relaciona con organismos de mayor actividad, como los cefalópodos.

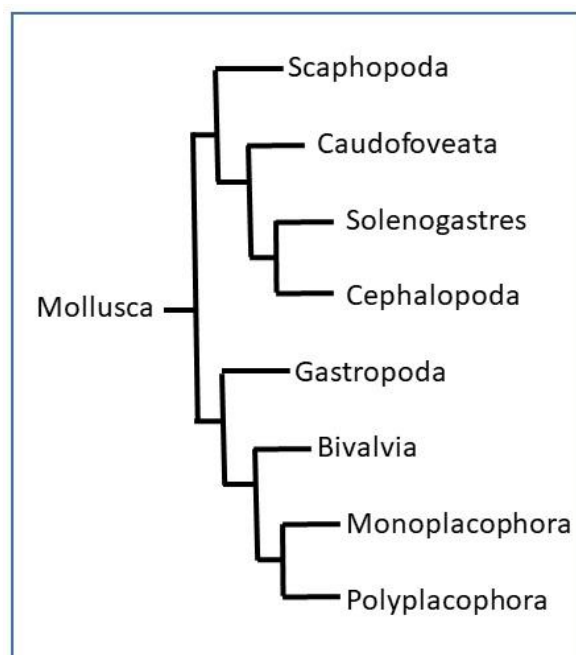
El sistema excretor consta de uno o dos metanefridios; se trata de estructuras tubulares con sus dos extremos abiertos, el primero abre hacia la cavidad celómica (reducida) y se denomina nefrostoma y el segundo abre hacia la cavidad del manto y se denomina nefridioporo. El nefrostoma suele tener su borde ciliado y recibe al líquido celómico que será filtrado en el túbulo, luego los desechos metabólicos resultantes se eliminan a través del poro nefridial. El sistema nervioso está formado por pares de ganglios ubicados en las diferentes regiones corporales (cerebral, pleural, pedal y visceral) conectados mediante cordones nerviosos. Presentan también un plexo subepidérmico y neurosecretores que producen hormonas. En gasterópodos y cefalópodos existe un anillo nervioso centralizado en la zona cefálica, en relación con el mayor desarrollo de órganos sensoriales. Los moluscos presentan órganos táctiles, quimiorreceptores, estatorreceptores (receptores de equilibrio que permiten al animal posicionarse en el ambiente), órganos de la visión simples (fotorreceptores) o altamente especializados como en cefalópodos, que presentan ojos muy similares a los de vertebrados, si bien su origen embrionario es diferente (en este caso se trata de un derivado epidérmico).

Los moluscos presentan sólo reproducción sexual, siendo en su mayoría formas dioicas, si bien existen formas monoicas. El sistema reproductor básicamente está formado por una gónada, un ducto y un poro genital que desemboca en la cavidad paleal. En algunos grupos la

fecundación es externa (ciertas formas acuáticas) mientras que en otros es interna, con presencia de estructuras copuladoras como el estilete de gasterópodos terrestres o el brazo modificado (hectocotilo) de cefalópodos. La cigota sufre un proceso de segmentación espiral, que da por resultado la larva ancestral o larva trocófora, de forma romboide, caracterizada por la presencia de un penacho apical de cilios y una banda ciliada natatoria en la zona media del cuerpo. Esta larva posee un sistema digestivo completo y puede distinguirse la presencia del nefridio. En algunos grupos existe una metamorfosis directa entre esta larva y las formas juveniles, lo que se considera la condición ancestral y puede observarse en poliplacóforos actuales. En otros grupos la trocófora da lugar a otro estadio larval, la velíger, que nada libremente y es exclusiva de moluscos, donde ya se observan esbozos de pie, valva y manto. En muchos moluscos la etapa de trocófora ocurre en el huevo y la velíger eclosiona o bien los juveniles nacen directamente de los huevos. Existen incluso formas vivíparas donde los embriones permanecen en el oviducto hasta llegar al estado de juveniles, momento en el cual son liberados al ambiente.

Caracterización de las Clases

Figura 7.1. *Cladograma que representa las relaciones filéticas entre las distintas Clases del Phylum Mollusca*



Clase Caudofoveata

Los caudofoveados son organismos marinos, vermiformes (con forma de gusanos), con longitudes entre 0.2 a 14 cm. Se entierran en el sustrato con el extremo posterior hacia la superficie, exponiendo las branquias (un par). En el extremo anterior presentan un escudo oral que les permite la selección de las partículas y la rádula, son formas detritívoras. Son dioicos.

Clase Solenogastres

Son formas marinas de aspecto semejante a los caudofoveados. Este grupo carece de rádula y branquias, viven sobre el sustrato y se alimentan de pólipos. Su pie está representado por un surco estrecho medio ventral, el surco pedal. Son formas hermafroditas.

Clase Polyplacophora

Los polioplacóforos o quitones se caracterizan por su forma aplanada dorsoventralmente y la presencia de una valva compuesta por ocho placas que se superponen en su parte posterior y les permiten enrollarse como protección. Generalmente se adhieren firmemente a sustratos rocosos mediante un pie ancho y bien desarrollado y se desplazan cortas distancias mientras se alimentan. Poseen una fuerte rádula que les sirve para raspar las algas de las que se alimentan. El manto forma un fuerte cinturón rodeando al cuerpo hasta la base de las placas. La cavidad del manto rodea al pie, allí se ubican numerosas branquias a los lados del pie. Presentan órganos quimiorreceptores particulares denominados osfradios en los surcos del manto, en la zona cercana al ano. Son formas dioicas donde la larva trocófora sufre metamorfosis dando juveniles sin pasar por el estado de velíger.

Clase Monoplacophora

Son pequeños moluscos (no más de 3 cm) con valva redondeada y un pie que les permite arrastrarse. Se creía que era un grupo extinto, sin embargo, a mediados del siglo XX se encontraron ejemplares vivos, si bien existen pocas especies. La boca presenta una rádula característica, similar a la de polioplacóforos. Presentan repetición de algunos órganos, a diferencia de los demás moluscos (tres a seis pares de branquias, de tres a siete pares de metanefridios, uno o dos pares de gónadas y un sistema nervioso en forma de escalera con 10 pares de nervios pedales).

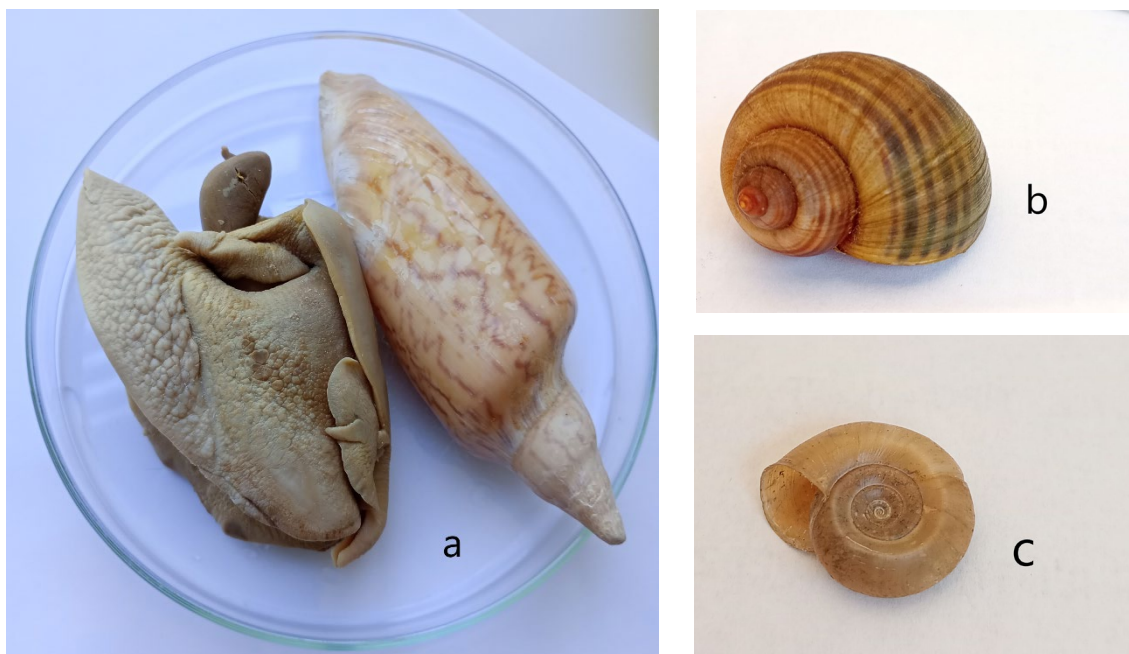
Clase Gastropoda

Esta clase es la más diversa, se encuentran en todos los hábitats. Son formas generalmente sedentarias, con escaso desplazamiento (Figura 7.2). Poseen una valva formada por una sola pieza, pesada, que puede estar enrollada o no. En algunos grupos puede estar ausente (babosas). La valva se estructura desde un ápice (ápex) que es el punto de origen y a partir del cual se van formando las nuevas espiras alrededor de un eje central, la columela. La valva y la masa visceral pueden sufrir enrollamiento, que consiste en el plegamiento espiralado de las mismas. Dependiendo de la dirección de enrollamiento las valvas serán levógiras (hacia la izquierda) o dextrógiras (hacia la derecha, más común). Algunos caracoles presentan un opérculo, que consiste en una placa proteica que cubre la abertura de la valva, permitiendo que el organismo se retraiga. Todos los gasterópodos sufren un proceso de torsión, que no debe confundirse con el mencionado enrollamiento (son procesos evolutivos separados). Durante el desarrollo la larva trocófora da paso a una larva velíger que posee dos lóbulos ciliados natatorios que darán origen al manto, esta larva presenta además un esbozo de valva y un pie. En principio la boca es de

posición anterior y el ano posterior, luego por acción de un músculo retractor asimétrico se produce contracción y acortamiento del cuerpo, desplazando a los órganos 90 grados en sentido antihorario con respecto a la cabeza. Como resultado el ano queda en principio hacia el lado derecho. Posteriormente, el tubo digestivo se mueve tanto lateral como dorsalmente y el ano va a ubicarse por encima de la cabeza, dentro de la cavidad del manto. Finalizado el proceso la branquia, el metanefridio y la aurícula izquierdos quedarán a la derecha, mientras que la branquia, el metanefridio y la aurícula derechos quedarán a la izquierda, y los cordones nerviosos forman una figura de ocho. En la mayoría de los gasterópodos actuales branquias, aurícula y metanefridio del lado derecho se han perdido, dando una condición de asimetría bilateral. Esto evitaría la contaminación de la branquia con los desechos del propio organismo, dada la dirección de la corriente de agua. En algunos grupos se produce un proceso de detorsión, por medio del cual se vuelve a un aspecto similar al inicial.

Según su alimentación los gasterópodos son herbívoros, detritívoros, carroñeros o depredadores, con rádulas bien desarrolladas, con número variable de filas de dientes. Presentan órganos de los sentidos, tales como ojos simples, estatocistos, órganos táctiles y quimiorreceptores. Presentan osfradio, con función quimiorreceptora o mecanorreceptora. En cuanto a su reproducción la mayoría son formas dioicas, aunque existen formas monoicas con fecundación cruzada. La fecundación es mayoritariamente interna, generalmente las crías nacen al estado de velíger o juveniles. Algunas especies, incluidos muchos caracoles de agua dulce, son ovovivíparos incubando sus huevos y crías en su oviducto.

Figura 7.2. Clase Gastropoda



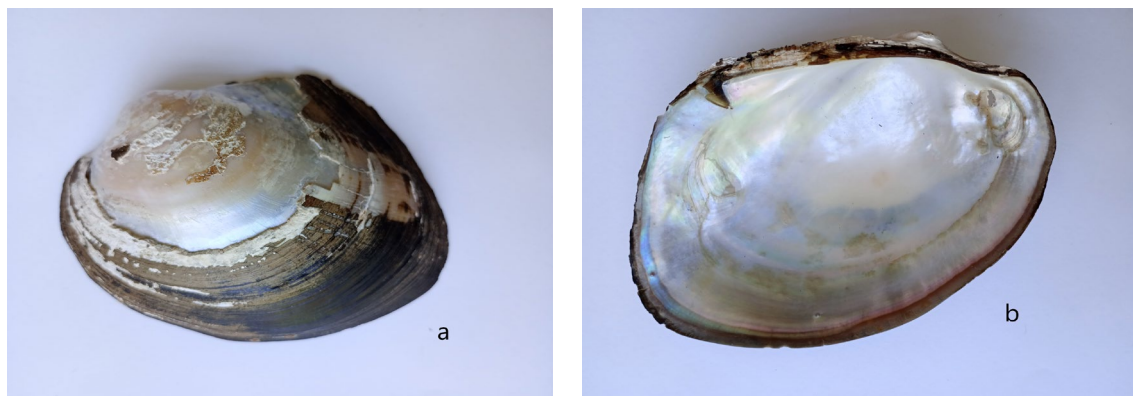
Nota. a. Zidona dufresnei, valva y partes blandas, Buenos Aires, argentina; b. Pomacea canaliculata, caracol manzana; c. Planorbidae, caracol cuerno. a., b. y c. provincia de Buenos Aires, Argentina.

Clase Bivalvia (Pelecypoda)

El nombre de bivalvos hace referencia a la presencia de dos valvas simétricas, izquierda y derecha (Figura 7.3). A este grupo también se lo conoce como pelecípodos (del griego *pelekys* = hacha y *podos* = pie) en referencia a la forma de su pie muscular alargado. Son organismos de forma y tamaño variados, comprimidos lateralmente. Existen tanto formas marinas como de agua dulce, generalmente son formas sedentarias, que pueden ser epifaunales (viven apoyadas sobre el sustrato) o infaunales (enterradas en el mismo) y en algunos casos son formas fijas. En este grupo no se observa una cabeza desarrollada y carecen de rádula, habiendo adaptado sus branquias a la filtración de alimento, mediante la presencia de cilias generadoras de corrientes de agua. Estas branquias se modifican, presentando filamentos alargados y recurvados en forma de W. En algunos grupos el manto se repliega y se modifica en sifones, que son tubos que permiten el ingreso (sifón incurrente) y salida del agua (escurrente). Los filamentos pueden unirse formando láminas. El agua ingresa a través del sifón incurrente, las cilias de los filamentos la impulsan entre las laminillas hacia la zona dorsal, que forma una cámara y luego sale a través de la abertura escurrente.

Las valvas se unen dorsalmente mediante un ligamento llamado charnela y la apertura de éstas se produce por acción de músculos aductores. La parte apical de la valva se denomina umbo y es la zona de origen, a partir de la cual se produce el crecimiento en líneas concéntricas. Estos animales poseen órganos de los sentidos poco desarrollados, con presencia de estatocistos en el pie, osfradios en la cavidad del manto, células táctiles y en algunos casos ocelos simples. Generalmente son organismos dioicos, mayoritariamente con fecundación externa. Pasan por estados de larva trocófora, velíger y en algunos casos gloquidio, que son parásitos de peces o anfibios.

Figura 7.3 Clase Bivalvia



Nota. Anodontites sp., almeja de río, Corrientes, Argentina. a. vista externa de la valva izquierda; b. vista interna de la misma valva.

Clase Scaphopoda

Los escafópodos, conocidos como colmillos o dientes de mar, son moluscos marinos, bentónicos (asociados al fondo). Presentan un cuerpo alargado, con una valva cónica abierta en sus extremos. El manto se fusiona en forma de tubo, rodeando a la masa visceral.

El pie permite que el animal excave el sedimento, mientras el extremo superior de la valva, de menor diámetro, queda expuesto hacia el agua. Carecen de branquias, por lo que el intercambio gaseoso se produce a través de la superficie del manto. Son formas detritívoras, provistas de rádula. Presentan tentáculos que reciben el nombre de captáculos que actúan en la alimentación (con zonas ciliadas y zonas con células mucosas) o bien poseen función sensorial. Son formas de sexos separados, con larva trocófora.

Clase Cefalópodos

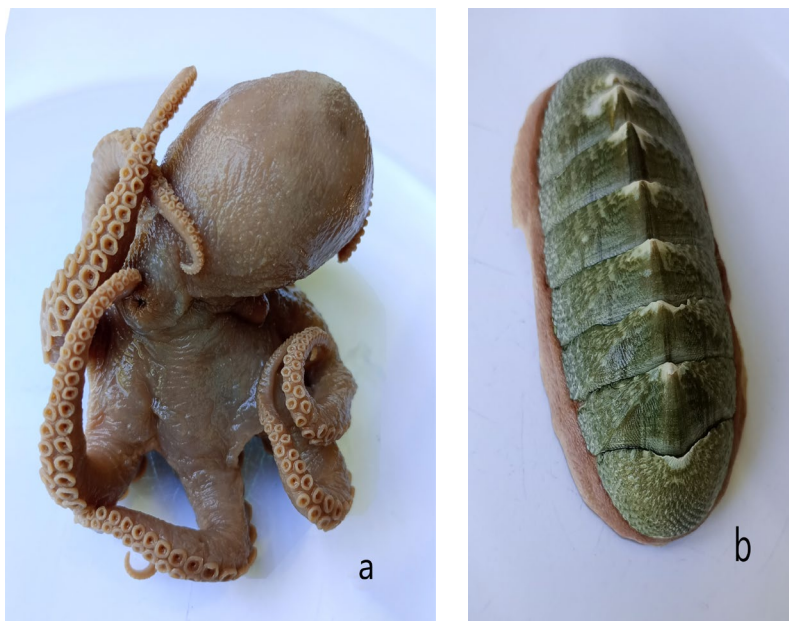
Los cefalópodos son formas exclusivamente marinas, depredadoras (Figura 7.4). En este grupo se incluyen los pulpos, calamares, nautilus, sepias, entre otros. Como su nombre lo indica, la cabeza y el pie se fusionan, éste último se modifica formando brazos o tentáculos. El manto se repliega formando un sifón que interviene en la propulsión del animal. El agua ingresa por contracción de los músculos radiales del manto, que agranda la cavidad paleal y luego es expulsada con fuerza por contracción de músculos circulares a través del embudo o sifón. Los cefalópodos pueden tener valva externa bien desarrollada, espiralada, como en nautilus, pueden carecer de valva, como los pulpos o tener valva interna reducida como en los calamares. La concha de nautilus es enrollada pero muy diferente a la de gasterópodos, presenta cámaras delimitadas por septos. El animal vive en la última cámara, con los tentáculos expuestos. Estas cámaras se comunican por medio de un tejido denominado sífinculo que secreta gas que alivia el cuerpo y brinda mayor flotabilidad.

En este grupo se observa un sistema circulatorio cerrado, más eficiente, con vasos y capilares que llegan a los filamentos branquiales. En la base de las branquias hay corazones accesorios que aumentan la presión para una irrigación más eficiente. El sistema nervioso es el más desarrollado en invertebrados, con un gran cerebro que presenta elevado número de células nerviosas, en algunos casos de gran tamaño como las fibras nerviosas gigantes de calamares. Los órganos de los sentidos están bien desarrollados, destacándose principalmente los ojos, muy complejos (excepto en nautilus), con córnea, cristalino y retina, similares a los de vertebrados pero completamente de origen ectodérmico. Presentan además estatocistos y quimiorreceptores desarrollados. Son organismos con gran capacidad de aprendizaje, lo que ha sido corroborado de modo experimental, y comportamiento complejo. En relación a esto, los cefalópodos presentan cromatóforos en su piel que le permiten cambiar su color o patrón de coloración ante determinados estímulos (presencia de peligro, potencial pareja, etc.). Se trata de células con gránulos de pigmento, rodeadas de músculo que se contrae o relaja expandiendo o retrayendo la membrana celular y dispersando o concentrando el pigmento. Estas acciones se regulan por vía nerviosa y hormonal.

Una particularidad del grupo (excepto nautiloideos) es la presencia de una glándula de la tinta, productora de melanina, asociada a la porción distal del tubo digestivo. Esta secreción es liberada cuando el organismo se ve amenazado, lo que le permite huir de depredadores. En cuanto a la reproducción son formas dioicas, con fecundación interna mediante un espermatóforo (cápsula que engloba a las gametas masculinas) que se libera a la cavidad del manto a través del

poro genital. El macho toma un espermatóforo con su brazo modificado (que recibe el nombre de hectocotilo) y lo inserta en la cavidad del manto de la hembra, donde el oviducto desemboca en el gonoporo femenino. En algunas especies existe cuidado parental y del huevo surgen juveniles sin pasar por estadio de larva nadadora.

Figura 7.4. Clases *Cephalopoda* y *Polyplacophora*



Nota. a. Clase Cephalopoda, Pulpito tehuelche, Octopus tehuelchus, Puerto Madryn, Chubut, Argentina;
b. Clase Polyplacophora, Quitón, Tierra del fuego, Argentina.

Diversidad y ecología

Los moluscos son un grupo con una gran diversidad, con más de 120.000 especies vivas en total y unas 70.000 especies fósiles descritas, por detrás de las más de un millón de especies de artrópodos pero muchas más que las 52.000 de los cordados. El principal hábitat de los moluscos es el ambiente marino donde habrían surgido, desde los ambientes costeros, tanto arenosos como rocosas, los ambientes pelágicos y bentónicos de las plataformas y las mayores profundidades oceánicas. También son muy comunes en ambientes de agua salobre, dulce y ambientes terrestres. Esta amplia diversidad se debería a la gran plasticidad de modos de vida, alimentación y tolerancia fisiológica de este grupo, que les permite habitar y desarrollarse en numerosos ambientes y subambientes. Por ejemplo, entre los moluscos bivalvos hay formas que se cementan a superficies duras (rocas u otros objetos sumergidos) como las ostras; otras se fijan a estas mismas superficies a través del biso, una serie de filamentos que genera el pie muscular (ecto-bisados), como los mejillones y las cholgaz; existen especies que se fijan a través del biso, pero a fragmentos de conchillas en el interior de un sedimento arenoso, conocidas como endobisados. Algunos bivalvos viven apoyados en el fondo marino semienterrados, como los pecten o concha

de peregrino, otros solo apoyados y hasta con la capacidad de contraer sus valvas y poder nadar como las vieiras; también hay numerosas formas enterradas, superficialmente apenas enterrados en el sustrato, como las almejas de río o los berberechos, o profundamente enterrados como *Panopea*. Existen bivalvos que perforan sustratos duros como rocas o madera como los Teredos, perforando embarcaciones o destruyendo muelles de madera. Todos ellos son filtradores, alimentándose de plancton o de partículas orgánicas en suspensión y se los puede encontrar tanto en aguas polares como tropicales, ya que presentan un amplio rango de tolerancia térmica.

Los moluscos cefalópodos son todas formas de vida libre, que viven asociadas a fondos marinos, rocosos o arenosos, aguas abiertas y grandes profundidades. Son depredadores, cazadores activos y en algunos casos muy agresivos como los calamares de Humboldt del Pacífico. Tienen el mayor desarrollo cognitivo entre los invertebrados, siendo el de algunos pulpos un coeficiente intelectual inmediatamente inferior a los delfines, pero muy superior a otros vertebrados. Este gran desarrollo intelectual se debería a la presencia de microARN en sus neuronas, algo muy similar a lo que sucedió en el desarrollo de los vertebrados. Este desarrollo intelectual, sumado a la capacidad de cambiar el aspecto y color de su piel, les permite adaptarse y manipular su entorno, como los pulpos que utilizan objetos como protección o herramientas. También entre los cefalópodos se encuentran los animales más grandes del planeta, como el pulpo gigante del Pacífico con 9 metros de largo, o el calamar gigante que mide entre 13 y 18 metros, tan largo como un cachalote. El encuentro con estos gigantes ha desencadenado a lo largo de la historia, las leyendas sobre bestias o monstruos marinos, como el Kraken de la mitología nórdica. Los cefalópodos también habitan aguas desde polares a tropicales, pero no colonizaron nunca las aguas dulces.

Los gasterópodos son el grupo con mayor diversidad dado que representan más del 77% de las especies de moluscos. Son los únicos moluscos que han colonizado, y en forma muy exitosa, el ambiente terrestre; son también muy comunes en agua dulce y por supuesto marinos. Habitan un número muy grande de ambientes y subambientes, desplazándose sobre sustratos rocosos, arenosos, en la superficie, enterrados o flotando en el plancton. Tienen la mayor diversidad de dietas, dado que hay formas herbívoras, ramoneadoras, pastadoras, cortadoras, omnívoras, carroñeras y depredadoras activas. Los depredadores se alimentan de otros moluscos, equinodermos, corales, anélidos, peces, etc.

En relación a la conservación de la biodiversidad, los moluscos continentales, tanto terrestres como de agua dulce, son los más vulnerables, con casi 2000 especies en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN y solo 41 especies marinas.

Moluscos de interés económico

De acuerdo con la FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura), los moluscos son el tercer grupo de animales marinos más consumido a nivel mundial, representando más del 22% de la industria pesquera, frente al 15% de crustáceos y lejos del

63% de la captura de peces. Entre estos, los más explotados son los cefalópodos, principalmente el calamar, al punto que en algunas pesquerías, como la argentina en los últimos años, se extraen más de 320.000 toneladas anuales un poco por encima de las 300.000 de langostinos y las 100.000 de peces.

Los Bivalvos son el segundo grupo más consumido a nivel mundial, encabezado por los mejillones, seguidos por almejas, ostras y vieiras; sin embargo, la casi totalidad de estos organismos son producto de acuicultura, de producción por parte del ser humano y no de extracción directa. Los principales países exportadores de Moluscos son los asiáticos con el 46% de la producción, solo China exporta casi el 20%. Toda Sudamérica exporta poco más del 9% mundial, con el 4% aportado por Perú y más del 2% por Argentina.

Pero los moluscos no solo son importantes como alimento; desde tiempos inmemoriales fueron utilizados como objetos o fuentes de objetos suntuosos. De los gasterópodos del género *Bolinus* se extrae una tinta conocida como Púrpura Imperial o de Tiro, la cual se utiliza para teñir prendas desde por lo menos el 1600 a.C. Las perlas son verdaderas gemas o piedras preciosas de origen orgánico, dado que son producidas por moluscos, siendo muy apreciadas y utilizadas tanto en el pasado como en la actualidad. La perla por definición es *cualquier concreción, nacada o de otra naturaleza, encontrada en diversas especies de moluscos, marinos o de agua dulce*. Cuando una partícula u objeto entra en el bivalvo y no puede ser expulsado, el manto deposita capas de carbonato de calcio y de conchiolina (nácar) y así crea la perla. Si bien se extraen de organismos libres en la naturaleza, el 89% de las perlas comercializadas hoy en día provienen del cultivo. Las ostras perlíferas pertenecen a distintas familias de bivalvos, Unionidae y Margaritiferidae de aguas dulces y Pteriidae marinas, y no se relacionan con las ostras comestibles de la familia Ostreidae, también marinas.

Algunos moluscos pueden actuar también como hospedadores intermediarios de parásitos de ciclos complejos, como ciertos platelmintos y nematodos, con importancia sanitaria para el hombre o sus animales domésticos. También algunos son considerados plagas de cultivos.

Referencias

- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. (2005). *Invertebrates*. 2a Ed. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts.
- Hickman, C.P.J., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. y l'Ason, H. (2016). *Integrated Principles of Zoology*, 7a Ed. New York McGraw-Hill.
- Miller, S.A. y Harley, J.P. (2005). *Zoology*. 6a Ed., McGraw Hill, New York, USA.
- Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. (1996). *Zoología de los Invertebrados*. 6a. Ed. McGraw Hill- Interamericana.

CAPÍTULO 8

Annelida

Laura Armendáriz

Introducción

Los anélidos comprenden unas 17.000 especies con distribución mundial, muchas de ellas cosmopolitas, que se pueden encontrar en hábitats marinos (donde constituyen la macrofauna bentónica dominante desde la zona intermareal hasta las profundidades), en aguas continentales y en hábitats terrestres húmedos. Esa variedad de ambientes se relaciona con la gran diversidad morfológica que se aprecia en el phylum. Representan uno de los tres principales grupos de animales con segmentación, por lo que comprender la evolución del plan corporal de los anélidos es crucial para dilucidar aspectos de la evolución de Bilateria.

En particular, la región Neotropical alberga una gran diversidad de anélidos de agua dulce con 233 especies representadas en 82 géneros. Sin embargo, el conocimiento de ellos es limitado y se estima que las citas deben estar subestimadas puesto que hay amplias zonas geográficas que carecen de registros o éstos son muy dispersos. Dentro de la Región Neotropical, Argentina es el país con mayor número de anélidos dulceacuícolas registrados, seguido por Brasil. Si bien muchas especies presentes en la región son cosmopolitas o tienen una amplia distribución, en algunos casos (tanto a nivel de familias como de géneros) se evidencian ciertos patrones: algunos taxa son representativos de los ambientes andino-patagónicos en tanto otros son característicos de zonas tropicales; por otra parte, en muchos de los registros de la región se aprecia un alto grado de endemismos.

Los anélidos son triploblásticos, protostomados, celomados pertenecientes al clado Lophotrochozoa. Son gusanos segmentados que desarrollan su celoma por esquizocelia. La segmentación del tronco es visible externamente como anillos y se refleja internamente por la disposición en serie de los compartimentos celómicos separados entre sí por tabiques intersegmentarios. Presentan un plan corporal metamérico (metamería homónoma en la gran mayoría de los casos), donde cada segmento del cuerpo o metámero es una unidad repetida en serie de órganos nerviosos, excretores y circulatorios, además de los compartimentos celómicos. Este diseño corporal les ha permitido desarrollar el hábito excavador.

El cuerpo está formado por un prostomio, un tronco segmentado y un pigidio. La cabeza puede presentar, en algunos grupos, apéndices sensoriales como palpos, cirros y antenas, y estructuras de alimentación como tentáculos. El primer segmento corporal, a continuación del

prostomio, es el peristomio y contiene la boca. El pigidio contiene el ano y en algunos casos también lleva órganos sensoriales y de inserción. Muchos anélidos presentan manojos de varillas quitinosas de origen epidérmico denominadas quetas o setas, dispuestas en haces dorsolaterales (o dorsales) y ventrolaterales (o ventrales) en los segmentos, que les ayuda a anclar el cuerpo durante la locomoción o excavación y, en las formas acuáticas, a nadar.

Clasificación

Tradicionalmente los anélidos se clasificaron en Polychaeta, Oligochaeta e Hirudinea, estos dos últimos reunidos dentro de Clitellata. Estudios recientes basados en caracteres moleculares, así como también en el hallazgo de nuevos registros fósiles los agrupan en dos clados principales: Errantia y Sedentaria (que incluye a Clitellata) junto con otros clados menores. Sin embargo, las relaciones dentro del phylum todavía no se comprenden bien, la clasificación de las categorías taxonómicas superiores está en revisión y aún falta llegar a un consenso amplio. Tanto Polychaeta como Oligochaeta representan actualmente grupos parafiléticos, mientras que Hirudinida, las sanguijuelas, forma un grupo monofilético bien sustentado (Figura 8.1).

Dentro de Annelida, la evolución de los dos clados principales pudo ser impulsada por la adaptación a dos modos de vida diferentes. Los representantes del clado Errantia muestran una estrategia de vida más móvil, más activa, con parápodos conspicuos y lóbulos noto y neuropodiales prominentes, y una mayor percepción sensorial con el desarrollo de antenas, palpos y ojos; comprende a la mayoría de los gusanos marinos conocidos vulgarmente como poliquetos. Por otra parte, los representantes del clado Sedentaria son más sésiles, con una marcada reducción de los apéndices de la cabeza y del cuerpo (los lóbulos noto y neuropodiales de los parápodos son pequeños o están reducidos) y una disposición de las quetas más cercana a la pared del cuerpo; comprende a otros gusanos marinos habitantes de tubos y galerías, así como también a los Clitellata que incluye, como se mencionó anteriormente, a los oligoquetos y a las sanguijuelas (Figura 8.2).

Figura 8.1. Relaciones filogenéticas entre los anélidos.

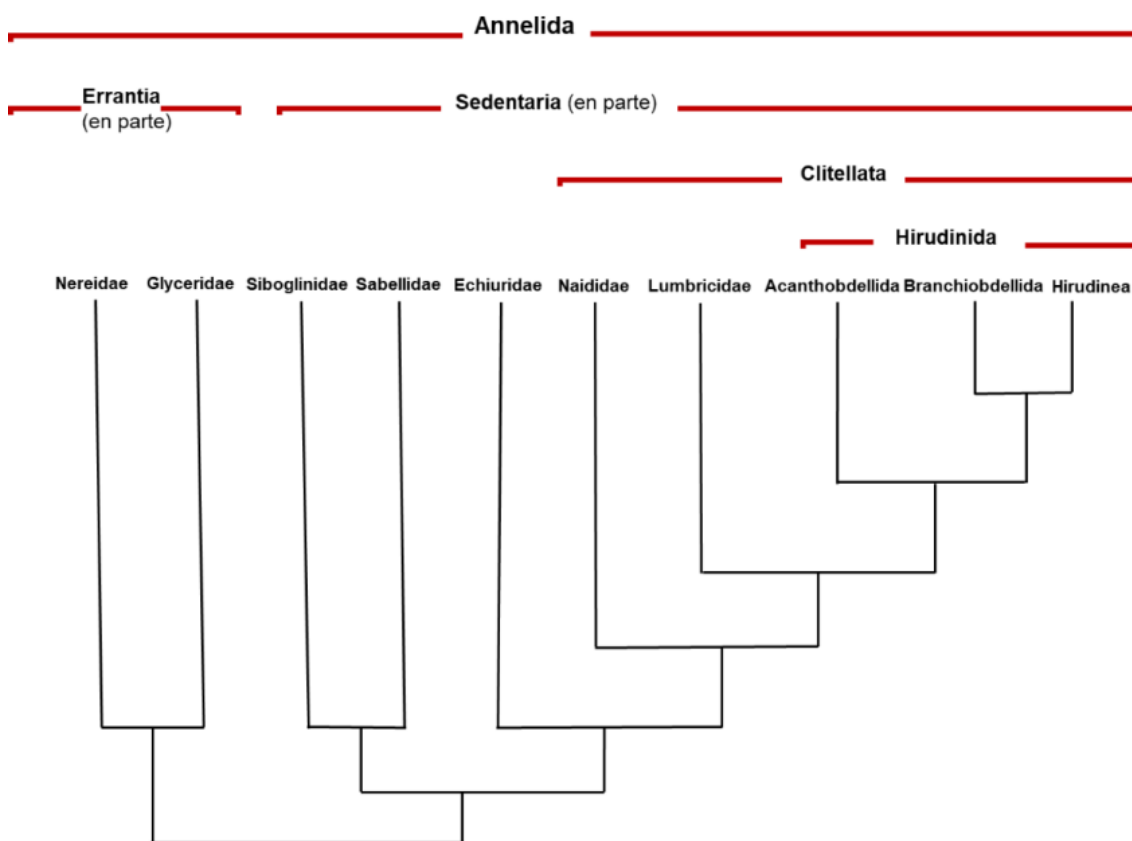
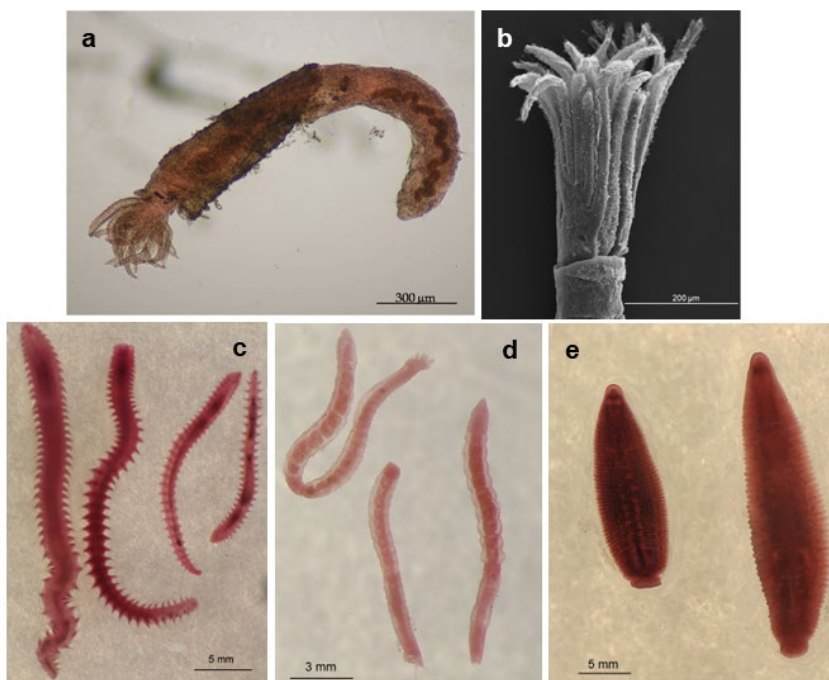


Figura 8.2. Diversidad de anélidos



Nota. a. *Monroika clarae* (Sedentaria, Fabriciidae), un representante tubícola del Río Uruguay; b. Detalle de la corona de radiolas en *M. clarae* como se observa al microscopio electrónico de barrido; c. Ejemplares de *Nephtys fluviatilis* (Errantia, Nephtyidae), integrante del bentos del Río de la Plata; d. Naidídeos (Sedentaria, Clitellata) de arroyos pampeanos vegetados; e. Ejemplares de *Helobdella*, un hirudíneo frecuente en ambientes acuáticos bonaerenses (a la izquierda en vista dorsal, a la derecha en vista ventral). En a., b., d. y e. los ejemplares se tiñeron con eritrosina B.

Clado Errantia

Este clado reúne a los poliquetos móviles frecuentes en ambientes marinos y de aguas salobres, con pocos representantes de aguas continentales. El cuerpo está formado por una cabeza bien diferenciada con órganos sensoriales especializados. Típicamente presentan un prostomio, que puede o no ser retráctil y que a menudo lleva ojos, tentáculos y palpos sensoriales. A continuación, el peristomio, que rodea a la boca y puede tener quetas, palpos o, en formas depredadoras, mandíbulas quitinosas. El tronco segmentado presenta apéndices carnosos llamados parápodos (con lóbulos: notopodio y neuropodio), con cirros y manojos de quetas, que participan en la locomoción, alimentación y, en los casos que llevan branquias, también en la respiración.

La pared del cuerpo está formada por una cutícula delgada, no quitinosa, secretada por la epidermis; por debajo de ésta hay capas de musculatura circular y longitudinal, y luego el peritoneo que rodea al amplio celoma con líquido en su interior. El aislamiento efectivo de los compartimentos celómicos cumple un rol importante en la locomoción y, como se mencionó anteriormente, ha permitido en estos organismos el hábito excavador y la construcción de madrigueras.

El sistema digestivo no está segmentado sino que corre a lo largo de todo el cuerpo desde el extremo anterior al posterior, atravesando cada tabique intersegmental. Consta de un intestino anterior, uno medio y un intestino posterior. El intestino anterior incluye un estomodeo revestido por cutícula (en algunos casos con mandíbulas), una faringe y un esófago; se continúa con el intestino medio, cuya superficie puede estar aumentada por pliegues o ciegos; y finaliza en un intestino posterior, formado por un recto proctodeal corto y el ano ubicado en el pigidio. En muchas especies este sistema tiene glándulas asociadas (venenosas, esofágicas, productoras de moco). Estos anélidos suelen ser depredadores y carroñeros.

Para el intercambio gaseoso los poliquetos utilizan los parápodos y varias especies presentan branquias, en otros casos este intercambio ocurre a través de toda la superficie del cuerpo. Tienen un doble sistema de transporte de alimentos, desechos y gases respiratorios: el fluido celómico y el sistema circulatorio cerrado. La sangre circula en un sistema de vasos de diferentes calibres: presentan un vaso longitudinal dorsal, que transporta la sangre desde el extremo posterior del cuerpo hacia el anterior, y un vaso longitudinal ventral que la conduce posteriormente. La sangre fluye entre estos dos vasos a través de redes capilares segmentarias en los parápodos, tabiques y alrededor del intestino. Muchos poliquetos presentan pigmentos respiratorios como hemoglobina, clorocruorina o hemeritina.

Los órganos excretores consisten en protonefridios, en otros casos son protonefromixios, pero la mayoría presentan metanefridios. Un metanefridio está formado por un embudo ciliado o nefrostoma que se abre al compartimento celómico, filtra el líquido celómico y se continúa con un largo conducto nefridial (donde se produce una reabsorción selectiva de sustancias) para finalmente desembocar en un poro excretor. Hay un par de metanefridios por segmento.

El sistema nervioso consiste en ganglios cerebrales dorsales que se conectan con un ganglio subfaríngeo a través de un conectivo circunfaríngeo. Un cordón nervioso ventral doble recorre la

longitud del cuerpo, con ganglios dispuestos metaméricamente. Los órganos de los sentidos están muy desarrollados e incluyen ojos (que pueden variar desde simples manchas oculares hasta órganos bien desarrollados), órganos nuchales (fosas o hendiduras sensoriales ciliadas cuya función sería quimiorreceptora) y estatocistos (que participan en la orientación del cuerpo).

Los poliquetos no tienen gónadas u órganos sexuales permanentes, sino que su sistema reproductor es simple: las gónadas surgen temporalmente a partir del peritoneo en los segmentos corporales y liberan las gametas al celoma. Estas gametas luego son transportadas al exterior a través de los gonoductos, de los metanefridios o por la ruptura de la pared del cuerpo. Por lo general tienen sexos separados (son dioicos), la fecundación es externa y el desarrollo es a través de una larva trocófora. Algunas especies son capaces de regenerar diferentes partes del cuerpo (como los palpos, los parápodos, ciertos segmentos), y otras utilizan estas capacidades regenerativas para la reproducción asexual por fragmentación. Algunos poliquetos presentan epitokia, que consiste en la producción de organismos sexualmente reproductivos (los epitocos, temporalmente adaptados a un modo de vida pelágica), a partir de la transformación de organismos no reproductivos (los atocos) o por la producción asexual de nuevos epitocos. Los epitocos son capaces de nadar desde los fondos marinos hacia arriba en la columna de agua, y mediante esa migración ascendente sincronizada forman un enjambre reproductivo de epitocos que asegura el desove y la fertilización exitosa, permitiendo el desarrollo de las larvas trocóforas en el hábitat planctónico adecuado para su supervivencia.

Clado Sedentaria

Este clado reúne a los poliquetos que viven en tubos o madrigueras y también a los miembros del clado Clitellata. En estos poliquetos la cabeza a menudo se modifica mediante la formación de tentáculos que utilizan para la captura del alimento. Los parápodos suelen ser pequeños y, a veces, modificados para ayudar a anclar al gusano en su tubo mientras que las quetas pueden tener forma de gancho para adherirse a la pared del tubo. Los parápodos pueden funcionar en la respiración, pero muchas especies también tienen branquias. Los tubos son construidos por cada individuo y pueden ser de diferente composición: algunos son de naturaleza orgánica, apergaminados, membranosos o coriáceos, otros son calcáreos y otros son simplemente formados por el aglutinamiento de granos de arena o de restos de organismos cementados con secreciones mucosas producidas por los gusanos. Muchas especies cavan madrigueras en la arena o el barro, recubriéndolas luego con mucosidad. La mayoría de estos poliquetos son marinos (con pocas especies de aguas continentales) y se alimentan de partículas y detritos que capturan mediante los cilios de los tentáculos y secreciones de moco.

Clase Clitellata

Incluye a los oligoquetos, como las lombrices de tierra y otras formas de aguas continentales, y a las sanguijuelas. Todos los miembros de este clado presentan clitelo: una estructura reproductiva única formada por la pared corporal engrosada debido al desarrollo de células glandulares epidérmicas en la región de los segmentos genitales y cuya posición a lo largo del cuerpo varía en las diferentes familias del clado. Las glándulas del clitelo colaboran en la reproducción ya que secretan el capullo en el cual se depositan los óvulos, los espermatozoides y donde ocurre la fecundación, y también secretan la albúmina necesaria para el desarrollo del embrión. Todos los clitelados son organismos hermafroditas o monoicos que exhiben un desarrollo directo por lo que no forman larva trocófora, sino que pequeños gusanos emergen de los capullos. Además, los clitelados carecen de parápodos. Los oligoquetos son comunes y generalmente muy abundantes en ambientes dulceacuícolas asociados a diferentes tipos de sedimentos (principalmente arenosos y limo-arcillosos), vegetación acuática emergente o sumergida, y también en ambientes terrestres húmedos; las sanguijuelas son en su mayoría habitantes de la superficie (no cavan madrigueras) y son abundantes en ambientes acuáticos continentales (lagunas, lagos, ríos, arroyos) y en suelos húmedos; muy pocos clitelados son marinos.

Los oligoquetos

Presentan quetas menos numerosas que los poliquetos (como implica el nombre del grupo, oligo: prefijo de origen griego que significa poco) y dispuestas individualmente o en manojos en haces ventrales y/o dorsales de algunos o todos los segmentos corporales; las formas acuáticas suelen tener quetas más largas y numerosas que las especies terrestres. Como ya se señaló, no presentan parápodos.

El sistema circulatorio y las estructuras excretoras son típicos de los anélidos en general, pero los sistemas digestivo y nervioso presentan en oligoquetos ciertas particularidades. Especialmente en las formas terrestres el esófago tiene asociadas glándulas calcíferas que secretan los iones de calcio que han sido incorporados con el alimento y de esta manera regulan el equilibrio ácido-base de los fluidos corporales. A continuación del esófago el alimento se almacena temporalmente en el buche y luego es conducido hacia la molleja donde es molido por la acción mecánica de las paredes musculares y el recubrimiento de cutícula. La digestión y la absorción se producen en el intestino, en las especies terrestres la superficie interna del intestino se pliega dorsalmente para formar un tiflosol, aumentando así la capacidad de digestión y absorción. Rodeando al intestino hay masas de células pigmentadas llamadas cloragógenas que participan en la síntesis de glucógeno y grasas, y también desempeñan un papel en la excreción produciendo urea o amoníaco. La mayoría de los oligoquetos se alimentan de detritos, algas y materia orgánica en descomposición.

El principal vaso sanguíneo es el vaso dorsal longitudinal, cuyas paredes musculares y provistas de válvulas proporcionan gran parte de la fuerza de bombeo en la circulación de la sangre,

actuando como un corazón. Recibe sangre de los vasos de la pared del cuerpo y del tracto digestivo y la dirige anteriormente hacia dos a cinco pares de arcos aórticos. La función de los arcos aórticos es mantener una presión constante en el sistema y dirigir la sangre hacia los vasos longitudinales ventral y subneural y desde ellos hacia el extremo posterior del cuerpo, garantizando así un flujo sanguíneo unidireccional. La sangre contiene células ameboides incolores y, en la mayoría de los casos, hemoglobina como pigmento respiratorio disuelto en el plasma. El intercambio gaseoso ocurre a través de la superficie corporal, pero algunas especies acuáticas presentan branquias en la región posterior del cuerpo.

Cada segmento corporal, excepto los tres primeros y el último, lleva un par de metanefridios. Cada metanefridio ocupa partes de dos segmentos sucesivos: el nefrostoma se encuentra justo por delante de un tabique intersegmentario y conduce por un pequeño túbulo ciliado a través del tabique hacia el segmento posterior, donde se continúa con una vejiga y finalmente el nefridioporo. Los oligoquetos acuáticos excretan amoníaco; los terrestres suelen excretar urea y algunos desechos nitrogenados se eliminan también a través de las células cloragógenas.

El sistema nervioso consiste en un ganglio cerebral supraentérico (por encima de la faringe), nervios conectivos que pasan alrededor de la faringe y se reúnen en un ganglio subentérico para continuar luego en un cordón nervioso ventral con un par de ganglios fusionados en cada segmento. Se han encontrado en el cerebro y en los ganglios de oligoquetos y poliquetos células neurosecretoras que cumplen una función endocrina y secretan neurohormonas relacionadas con la regulación de la reproducción, las características sexuales secundarias y la regeneración. Para los movimientos de escape rápidos, la mayoría de los anélidos, y en particular los oligoquetos, tienen fibras o axones gigantes ubicados en el cordón nervioso ventral que presentan una mayor velocidad de conducción y hacen posible la contracción simultánea de la musculatura de varios segmentos. Los órganos de los sentidos (fotorreceptores, quimiorreceptores) están distribuidos por todo el cuerpo.

Los oligoquetos son hermafroditas y cada individuo tiene órganos masculinos y femeninos restringidos a segmentos particulares, generalmente en la región anterior del cuerpo. Los testículos (uno o dos pares) forman espermatozoides que maduran en vesículas seminales, de allí pasan a embudos y conductos espermáticos hasta los poros genitales masculinos, para luego ser expulsados durante la cópula. Los ovarios (un par) descargan los óvulos en la cavidad celómica (en ovisacos), donde los embudos ciliados de los oviductos los llevan al exterior a través de los poros genitales femeninos. La mayoría de los oligoquetos presentan además receptáculos seminales (o espermatecas) que reciben y almacenan el espermatozoide de la pareja durante la cópula. Cuando se aparean, los gusanos juntan sus superficies ventrales y se mantienen unidos por secreciones del clitelo y quetas ventrales especiales. Después de la cópula, cada gusano secreta un capullo alrededor de su clitelo. Por movimientos del cuerpo y a medida que el capullo avanza, los óvulos, la albúmina y el espermatozoide de la pareja (almacenado en los receptáculos seminales) se vierten en el capullo y la fecundación entonces ocurre allí adentro. Luego el capullo es deslizado más allá del extremo anterior del gusano y sus extremos se cierran produciendo un cocón sellado con forma de limón. El desarrollo embrionario ocurre dentro del capullo y eclosiona un

gusano juvenil con aspecto semejante al del adulto. Ocurre entonces un desarrollo directo sin metamorfosis y los juveniles no desarrollan el clitelo hasta que alcanzan la madurez sexual. Muchas especies de aguas continentales son capaces además de reproducirse asexualmente por fragmentación o brotación; esta reproducción asexual es un evento estacional que alterna con la actividad sexual.

Los Hirudinida: las sanguijuelas

Las sanguijuelas se caracterizan por su cuerpo segmentado y anillado, por lo general aplastado dorsoventralmente, así como por la presencia de dos ventosas musculares: una anterior que rodea la boca y otra posterior, ventral al ano, que utilizan como órganos de locomoción y también para adherirse a presas y hospedadores. Tienen un número fijo de segmentos (34) pero parecen tener más debido a que cada segmento está marcado externamente por surcos transversales para formar anillos superficiales. Carecen por completo de quetas. Las sanguijuelas son más especializadas que los oligoquetos, muchas especies son carnívoras o carroñeras de pequeños invertebrados, algunas son parásitos temporales y otras son ectoparásitos permanentes de vertebrados e invertebrados que nunca abandonan a su hospedador.

El sistema digestivo incluye la boca, la cavidad bucal, las mandíbulas, una probóscide, la faringe, glándulas salivales (que en las especies hematófagas secretan el anticoagulante llamado hirudina), el esófago, el estómago o buche, un intestino con ciegos que aumentan la superficie de absorción y brindan un espacio para el almacenamiento del alimento, y finalmente el ano que se abre dorsalmente a la ventosa posterior.

Las sanguijuelas carecen de compartimentos celómicos y en casi todas las especies los tabiques intersegmentales han desaparecido y la cavidad celómica está invadida por tejido conectivo y un sistema de espacios llamados lagunas, presentando así una construcción corporal más o menos sólida. Estas lagunas celómicas forman un sistema regular de canales llenos de líquido celómico, que en algunos casos sirve como sistema circulatorio auxiliar. En algunas especies faltan los vasos sanguíneos y el sistema de senos celómicos forma el único sistema hematovascular. El intercambio de gases ocurre a través de la pared del cuerpo, excepto en algunas pocas especies que tienen branquias. Algunas sanguijuelas poseen hemoglobina disuelta en el fluido circulatorio.

En su sistema excretor poseen entre 10 y 17 pares de nefridios, además de celomocitos y algunas otras células especializadas que también pueden participar en funciones excretoras. Los nefrostomas son embudos ciliados asociados a los vasos celómicos, en una disposición que posiblemente evolucionó con la reducción del celoma y la pérdida de los tabiques intersegmentales. Algunos hirudíneos poseen grupos de nefrostomas denominados órganos ciliados.

Las sanguijuelas tienen dos cerebros: uno es anterior y está compuesto por seis pares de ganglios fusionados (formando un anillo alrededor de la faringe); el otro es posterior y está compuesto por siete pares de ganglios fusionados. Hay 21 pares adicionales de ganglios segmentarios a lo largo del cordón nervioso doble. Además de las terminaciones nerviosas sensoriales libres y las células fotorreceptoras en la epidermis, hay una fila de órganos sensoriales, llamados

sensilas, en el anillo central de cada segmento; algunas especies poseen ocelos. El sistema nervioso produce neurosecreciones que controlan algunas actividades, como por ejemplo las vinculadas a la reproducción y/o los cambios rápidos en el color del cuerpo que se aprecian en ciertas especies.

Como todo clitelado, las sanguijuelas son hermafroditas con fecundación cruzada. Presentan un número variable de testículos pares (5 a 10) que conducen a un aparato copulador y gonoporo masculino ubicado en el segmento X. Los espermatozoides son transferidos por un pene o por impregnación hipodérmica (un espermatóforo es expulsado de uno de los individuos y penetra en el tegumento del otro). Hay un solo par de ovarios que pueden extenderse a través de varios segmentos cuyos oviductos se unen en una vagina común y finalmente un gonoporo femenino en el segmento XI. Después de la cópula, el clitelo secreta un capullo que recibe los óvulos y el espermato. El clitelo solo se forma durante la temporada de reproducción. Las sanguijuelas pueden enterrar sus capullos en el barro, adherirlos a objetos sumergidos o, en especies terrestres, colocarlos en suelo húmedo. Algunas especies muestran cierto grado de cuidado parental por sus capullos, fijándolos a sus propios cuerpos y manteniendo también sus crías adheridas luego de la eclosión. El desarrollo es directo, similar al de los oligoquetos. La reproducción asexual es desconocida entre los hirudíneos.

Referencias

- Bick, A. y Armendáriz, L. (2021). A new freshwater fabriciid species (Sabellida, Fabriciidae) from the Uruguay River, Argentina, with some remarks on the relationships of *Monroika* Hartman, 1951, *Manayunkia* Bourne, 1884 and *Brandtika* Jones, 1974. *Zootaxa*, 4966 (2), 187–201. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4966.2.6> }
- Brusca, R. C. y Brusca, G. J. (2003). Chapter 13. Phylum Annelida: The Segmented Worms. En: R.C. Brusca, y G. J. Brusca, (Ed.) *Invertebrates*. 2ª Ed. (pp. 387-443).
- César, I.I., Ocón, C., Paggi, A.C, Rodrigues Capítulo, A., Spacessi, F., Tangorra, M. y Tassara, M.P. (2000). Diversidad de invertebrados bentónicos del Río de la Plata. *Biología Acuática*, 19, 27-63.
- Hickman, Jr C. P., Keen, S. L., Eisenhour, D. J., Larson, A. y l'Anson, H. (2017). Chapter 17. Annelids and allied taxa. En: C.P. Hickman, Jr., S.L Keen, D.J. Eisenhour, A. Larson, y H. l'Anson (Eds.), *Integrated principles of zoology*. 17a Ed., (pp. 363-384).
- Marchese, M.R., Alves, R.G., Ocegüera-Figueroa, A., Glasby, C.J., Gil, J.; Martin, D., Tim, T., Gelder S.R. y Damborenea, C. (2020). Chapter 12. Phylum Annelida. En: C. Damborenea, C. Rogers y J.H. Thorp (Eds.). *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*, Volume V: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. (pp. 431-486).
- Struck, T.H. (2011). Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, Volumen 49 (4), 340–345.

Struck, T.H., Paul, C., Hill, N., Hartmann, S., Hösel, C., Kube, M., Lieb, B., Meyer, A., Tiedemann, R., Purschke, G. y Bleidorn, C. (2011). Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature*, 471 (7336), 95-98. <https://doi.org/10.1038/nature09864>.

CAPÍTULO 9

Nematoda

*Nora B. Camino, Sandra E. González, Consuelo Vallina
y Julia I. Díaz*

Introducción

Los organismos incluidos dentro del phylum Nematoda (del griego *nema*: hilo; *eidés*: con aspecto de) son conocidos comúnmente como gusanos redondos. Son organismos bilaterales, acelomados fluidos, en los que la cavidad corporal primaria (pseudoceloma) otorga mayor libertad de movimientos y brinda un mejor espacio para el desarrollo y diferenciación de los sistemas de órganos. El fluido además facilita la circulación de sustancias, almacenamiento de productos de desecho y como órgano hidrostático. El phylum se incluye dentro del clado Ecdisozoa debido a que presentan una cutícula externa, que debe mudarse periódicamente para permitir el crecimiento.

La morfología corporal de los nematodos incluye formas alargadas con ambos extremos ahuecados. La mayoría miden menos de 5 cm de longitud y muchos son microscópicos, aunque algunos parásitos alcanzan más de 1 m de longitud. Este es uno de los filo más diversos del reino animal pudiéndose hallar nematodos en todo tipo de ambientes, y si bien la mayoría son organismos de vida libre, muchas especies están adaptadas al parasitismo.

La estructura del cuerpo se podría decir que es la de dos tubos, uno dentro de otro. El primer tubo corresponde a la pared del cuerpo, formada por una cutícula de material orgánico y trilaminar, una hipodermis y músculos somáticos. El segundo tubo, corresponde al sistema digestivo completo, formado por una boca, un estoma o cavidad bucal, una faringe o esófago, un intestino y un ano (o cloaca en los machos) que abre en el extremo posterior del cuerpo (Figura 9.1).

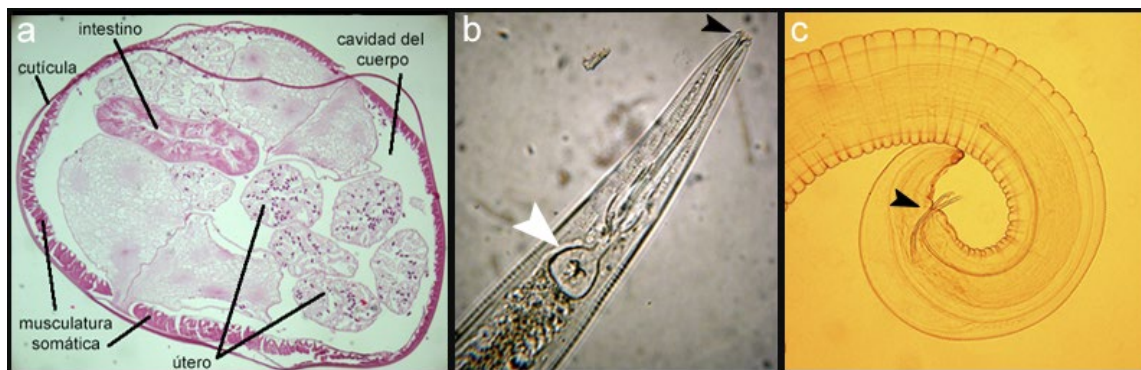
Los nematodos poseen un tejido muscular muy característico formado por una sola capa de células longitudinales que se apoyan en la hipodermis, y otras fibras musculares asociadas a estructuras y órganos como el estilete, la vagina y el útero, las espículas y el gubernáculo, y músculos del esófago.

Sistema nervioso

El sistema nervioso está formado por dos anillos nerviosos, uno anterior que es el anillo nervioso esofágico y el otro posterior que constituye el ganglio preanal. Ambas concentraciones nerviosas están conectadas por los troncos nerviosos dorsal y ventral que corren a lo largo de

los cordones hipodérmicos. Presentan órganos de los sentidos quimiosensitivos como los anfídios en el extremo anterior y los fasmidios en el extremo caudal. El anillo nervioso esofágico tiene conexiones con los ganglios y papilas cefálicas ventrales, dorsales y laterales como los anfídios, y el anillo nervioso posterior se conecta con los fasmidios y el apéndice caudal.

Figura 9.1. Morfología general de los nematodes



Nota. a. Corte transversal de nematode; b. Extremo anterior mostrando boca (flecha negra) y esófago (flecha blanca); c. Extremo posterior de un macho mostrando las espículas (flecha)

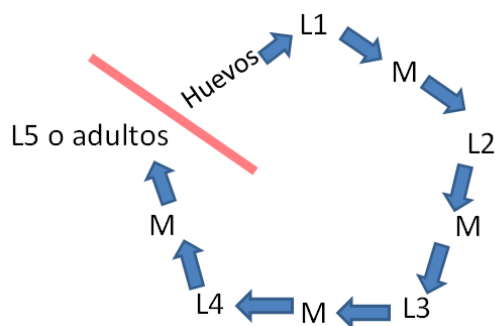
Sistema excretor

El sistema excretor puede ser glandular con células llamadas rennetes que evacúan los productos de excreción al exterior a través de un poro ventral anterior. En los nematodes parásitos predomina un sistema tubular (en U o en H) con conductos que recorren el cuerpo por los canales hipodérmicos laterales. El sistema funciona principalmente en la osmorregulación. Los nematodes carecen de órganos especializados para realizar el intercambio gaseoso y de sistema circulatorio y estas funciones ocurren por difusión a través del líquido interno.

Sistema reproductor

En cuanto a la reproducción, los nematodes son dioicos, raramente monoicos, y en muchos casos se observa alternancia de generaciones singámicas con partenogénesis. Presentan dimorfismo sexual, siendo el macho más pequeño que la hembra y, en general, curvado ventralmente en su extremo posterior, pudiendo presentar un par de espículas copuladoras (Figura 9.1.c) y diferentes estructuras accesorias como papilas, bolsas o expansiones cuticulares. El macho posee un testículo, una vesícula seminal y un conducto eyaculador que desemboca en la cloaca. La hembra posee dos ovarios, cada uno conectado con un oviducto, un receptáculo seminal, un útero y una vagina.

La fecundación es interna y la mayoría son ovíparos, aunque algunos son ovovivíparos. Los huevos son expulsados al exterior por una vulva de posición ventral y dan lugar a un primer estadio larval (L1). Durante el desarrollo postembrionario los organismos experimentan cuatro mudas (M) de la cutícula, lo cual les permite aumentar de tamaño, y cuatro estadios larvales (L1-L4), luego de la cuarta muda emerge la forma preadulto (L5) o adulta. Durante este proceso las larvas sufren cambios morfológicos que son bastante evidentes (Figura 9.2).

Figura 9.2. Esquema general del ciclo de vida de los nematodos. L: larva, M: muda.

Formas libres y parásitas. Nematodos de interés sanitario

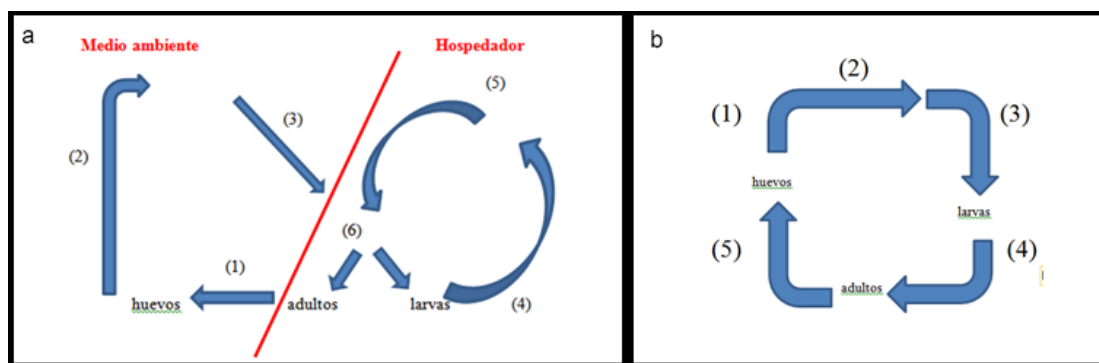
Existen nematodos de vida libre (terrestres, marinos o de agua dulce) siendo formas detritívoras o descomponedoras, los cuales cumplen un rol importante en el reciclado de nutrientes o como eslabones basales en las cadenas alimenticias. Muchos nematodos son parásitos, de plantas, de invertebrados o de vertebrados incluido el ser humano. En las especies parásitas de vertebrados la infección puede ocurrir por penetración pasiva (i.e. ingesta de huevos o larvas que se hallan en el ambiente o en un hospedador intermediario), penetración activa (i.e. las larvas penetran activamente la pared del cuerpo del hospedador), o puede ocurrir por transmisión vectorial (i.e. un insecto hematófago inocula la larva infectante). En muchos ciclos de vida de nematodos parásitos de vertebrados, las larvas deben encontrar un hospedador intermediario adecuado para mudar y alcanzar el siguiente estadio larval. Muchas de estas especies tienen importancia sanitaria y/o zoonótica ya que pueden afectar al ser humano causando diferentes patologías y/o enfermedades.

Una especie de nematode muy común parásita de los humanos es *Ascaris lumbricoides* (Figura 9.3.a). Los adultos viven en el intestino delgado de las personas. Allí, las hembras pueden producir alrededor de 200.000 huevos por día, que salen del cuerpo con las heces (1). Los huevos fecundados se desarrollan en el suelo, favorecidos por un ambiente húmedo, cálido y sombreado (2). Las personas se infectan al ingerir huevos presentes en alimentos que entraron en contacto con tierra contaminada (3). Los huevos eclosionan en el intestino delgado (4), liberando larvas (5) que penetran la pared del intestino delgado y viajan a través de los vasos linfáticos y el torrente sanguíneo hasta los pulmones. Una vez en el interior de los pulmones, las larvas pasan a los alvéolos pulmonares, ascendiendo hasta la parte superior de las vías respiratorias, donde son deglutidas (6) y llegan al intestino delgado dando lugar al adulto (Figura 9.3.a).

Otra especie de nematode muy común que parasita a humanos, especialmente a niños, es *Enterobius vermiculares* (Figura 9.3.b). Los adultos de esta especie viven en el intestino. Las hembras grávidas migran al exterior a través del ano y se arrastran por la piel perianal en donde depositan los huevos (1) provocando prurito. Los huevos pueden ser ingeridos cuando las personas se llevan las manos a la boca después de haberse rascado el área perianal (autoinfección) o tras manipular ropa y otros objetos contaminados (2). Una vez ingeridos los huevos, llegan

hasta el intestino delgado, donde se liberan las larvas (3). Los parásitos adultos se establecen entonces en la luz del ciego intestinal (5) (Figura 9.3.b).

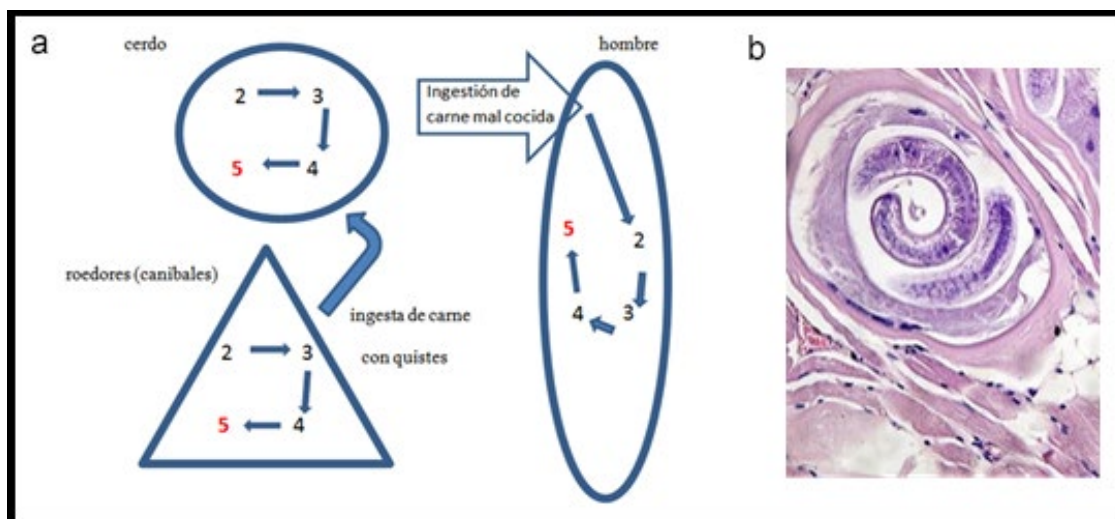
Figura 9.3. Ciclos de vida de nematodos parásitos: a. *Ascaris lumbricoides*; b. *Enterobius vermicularis*



Una especie de importancia zoonótica en nuestra región es *Trichinella spiralis* (Figura 9.4.a). Los adultos de esta especie viven en el intestino delgado de su hospedador definitivo, un carnívoro u omnívoro como cerdos, osos, zorros, jabalíes, roedores. Luego de la fecundación, las hembras liberan las larvas que migran a los músculos estriados, donde se enquistan. El ciclo de vida de estas larvas sólo continúa si otro carnívoro ingiere las larvas enquistadas. Después de la exposición al ácido gástrico y la pepsina, las larvas se liberan de los quistes en el intestino delgado y penetran en la mucosa intestinal en donde se desarrollan en adultos.

Los seres humanos pueden infectarse accidentalmente cuando comen carne cruda, poco cocinada o poco procesada de animales infectados, generalmente cerdo. En las personas las larvas migran y se enquistan en la musculatura (Figura 9.4.b), incluyendo el diafragma y el corazón, aunque también alcanzan otros órganos como el cerebro y los pulmones, provocando dolores musculares y edemas.

Figura 9.4. *Trichinella spiralis*. a. Ciclo de vida; b. Larva enquistada en músculo



Referencias

- Barnes, R.D. (1989). *Zoología de los invertebrados*. 5a Ed. Interamericana.
- Barnes, R.S.K., Calow, P., Olive, P.J.W., Golding, D.W. y Spicer, J.I. (2001). *The Invertebrates: a new synthesis*. 3a Ed. Blackwell-Science Editors.
- Curtis, H. Barnes, N., Shnek, A., y Massarini, A. (2007). *Biología*. 7a Ed. Editorial Médica Panamericana.
- Hickman, C.H., Keen S.L., Eisenhour D.J. y l'Anson H. (2021). *Principios Integrales de Zoología*. 18a Ed. S.L. Servet Diseño y Comunicación.
- Navone, G.T., Achinelly M.F., Notarnicola J. y Zonta M.L. (2016). Cap.10. Nematoda. En F. Drago (Coord.), *Macroparásitos: Diversidad y Biología* (pp. 128-152).

CAPÍTULO 10

Arthropoda

*Marcela Lareschi, Nora B. Camino, Andrea V. Armendano,
Sandra E. González y Graciela Varela*

Introducción

Los artrópodos (del griego árthron, articulación, y poús, pie) constituyen el grupo más numeroso y diverso del Reino Animalia. Abarcan más de 1.300.000 especies, las cuales constituyen el 80% de todas las especies animales conocidas, y están representados tanto por un rico registro fósil como por formas vivientes con una amplia distribución. Los artrópodos habitan en todas las regiones de la biosfera terrestre y en todos los ambientes: desde las profundidades del océano hasta grandes alturas y desde los trópicos hasta las regiones polares del norte y del sur. Hay especies adaptadas a la vida en el aire, otras en la tierra, en aguas dulces, salobres y marinas, y de vida parásita de plantas y otros animales.

Los artrópodos miden entre 0,1 mm y 60 cm de longitud, si bien hay registros fósiles mayores. Son animales activos y enérgicos con una amplia diversidad en su alimentación, aunque la mayoría son herbívoros. Si bien muchos artrópodos propagan graves enfermedades a otros animales silvestres y domésticos, incluidos los humanos, y pueden dañar la economía de estos últimos, son esenciales para la polinización de muchas plantas alimenticias y también sirven como alimento en el ecosistema, producen medicamentos y generan productos como seda, miel y cera de abejas; pueden ser también utilizados como controladores biológicos de otros artrópodos.

Características generales

Todos los artrópodos presentan en común las siguientes características que les permitieron alcanzar su gran diversidad y abundancia: un exoesqueleto versátil, metamería heterónoma con tagmatización y apéndices articulados.

El exoesqueleto y la ecdisis

Los artrópodos poseen un exoesqueleto, llamado cutícula, que es altamente protector sin perder flexibilidad o movilidad. La evolución de este exoesqueleto cuticular se manifiesta en la

adquisición de la quitina, que es un polisacárido. La cutícula es secretada por la epidermis monoestratificada subyacente y consta de una procutícula interna, relativamente gruesa, y una epicutícula externa relativamente delgada, y a su vez, cada una de ellas consta de varias capas.

La epicutícula está compuesta de proteínas, a menudo con lípidos. La proteína se estabiliza y endurece mediante un entrecruzamiento químico, llamado esclerotización, lo que aumenta su capacidad protectora. En muchos insectos, la capa más externa de la epicutícula está compuesta de ceras que reducen la pérdida de agua.

La procutícula se divide en una exocutícula, que se secreta antes de una muda, y una endocutícula, que se secreta después de la muda. Ambas capas están compuestas de quitina unida a proteínas. La quitina es un polisacárido nitrogenado resistente que es insoluble en agua, álcalis y ácidos débiles. La procutícula no sólo es flexible y liviana, sino que también brinda protección contra la deshidratación y otras tensiones biológicas y físicas. En la mayoría de los crustáceos algunas zonas de la procutícula están impregnadas de sales de calcio que si bien reduce la flexibilidad, aumentan la fuerza.

La cutícula está adelgazada en las articulaciones permitiendo el movimiento, también forma crecimientos internos (apodemas) donde se insertan los músculos. La cutícula también puede revestir el intestino anterior y posterior, revestir y sostener las tráqueas y adaptarse para formar piezas bucales, órganos sensoriales, órganos copuladores y fines ornamentales.

Este exoesqueleto cuticular no se expande y los artrópodos, a medida que crecen, deben deshacerse de su cubierta exterior a intervalos y desarrollar una más grande, mediante un proceso que se denomina muda o ecdisis. Los artrópodos pueden mudar muchas veces antes de llegar a la edad adulta y algunos continúan mudando en la adultez.

Metamería heterónoma con tagmatización

Los artrópodos presentan segmentos desiguales (metamería heterónoma), los cuales se agrupan en unidades funcionales que se denominan tagmas. A este proceso se lo llama tagmatización.

Apéndices articulados

Los artrópodos presentan un par de apéndices por segmento, que pueden estar reducidos. Los segmentos de los apéndices son palancas huecas movidas por músculos internos, la mayoría de los cuales son estriados, lo que proporciona una acción rápida. Los apéndices pueden ser unirrámeos, formados por un solo eje, característicos de los artrópodos terrestres (arácnidos, miriápodos e insectos); o birrámeos, formados por dos ejes, en los artrópodos acuáticos (ej. crustáceos). Los apéndices están modificados para funciones especializadas, tales como sensoriales, obtención y manipulación de alimentos, locomoción terrestre y natación.

Organización y mecanismos de funcionamiento

Sistema digestivo

Los artrópodos presentan un sistema digestivo completo con apéndices bucales modificados para diferentes hábitos alimenticios. Este sistema está compuesto por tres porciones, el estomodeo, el mesodeo y el proctodeo. El estomodeo y el proctodeo derivan del ectodermo, se encuentran en el extremo anterior y posterior del animal, respectivamente, y están cubiertos por cutícula que se muda. En el estomodeo se encuentran los primeros apéndices modificados en órganos de ingestión y su función es la conducción, trituración, almacenaje y filtración de partículas. En el proctodeo se realiza la egestión. El mesodeo se encuentra en la zona media del tubo digestivo y deriva del endodermo. Es en esta zona donde se secretan enzimas digestivas y donde se realiza la mayor parte de la absorción.

Sistema excretor

En algunos artrópodos hay pares de glándulas excretoras llamadas glándulas coxales, antenales o maxilares. Otros presentan órganos excretores llamados túbulos de Malpighi que consisten en una serie de tubos ciegos, generalmente pares, largos y angostos, que se desarrollan por evaginación de la parte anterior del proctodeo. Cada tubo presenta una sola capa de células con un extremo ciego y otro extremo que desemboca en el aparato digestivo. Los tubos se encuentran bañados por hemolinfa y son eficientes en desechar productos nitrogenados innecesarios con una mínima pérdida de agua que les permite a estos artrópodos colonizar ambientes áridos. Son típicos de los artrópodos terrestres.

Las glándulas antenales son órganos que se encuentran debajo de las antenas en los crustáceos. Están formadas por un saco que recoge los compuestos tóxicos, un largo tubo que termina en la vejiga, que es una zona ensanchada donde se acumulan las sustancias nitrogenadas, que luego se expulsan a través del nefridioporo. Las glándulas coxales de los arácnidos, son similares a las antenales de los crustáceos, pero se ubican cercanas a las coxas.

Sistema circulatorio

El sistema circulatorio es abierto, con un corazón contráctil dorsal con ostíolos y la hemolinfa se vuelca en espacios tisulares (hemocel).

Sistema respiratorio

El sistema respiratorio varía dependiendo del grupo, del estado de desarrollo y el hábitat. En los grupos acuáticos y de pequeño tamaño el intercambio gaseoso ocurre a través del tegumento. En otros, por ejemplo en cangrejos y langostinos, estructuras diferenciadas de los apéndices funcionan como branquias. En los Xiphosura la respiración se realiza a través de patas branquíferas que son delaminaciones de los apéndices del opistosoma. En los estadios inmaduros de algunos insectos aparecen las branquias traqueadas. En los organismos terrestres las estructuras respiratorias se internalizan, se pueden encontrar pulmones en libro (arañas, escorpiones) y tráqueas (insectos, miriápodos) que son invaginaciones tubulares que llegan directamente al tejido.

Sistema nervioso

El sistema nervioso se ubica ventral al tubo digestivo con dos cordones longitudinales que se extienden a lo largo del cuerpo, con un par de ganglios por segmento. Los dos ganglios de un par se encuentran unidos por una comisura transversal y los de pares consecutivos unidos por nervios conectivos. El cerebro se ubica dorsalmente y está formado por la fusión de los tres pares de ganglios de los tres primeros segmentos del cuerpo y está conectado por un anillo esofágico a la doble cadena ventral de cordón y ganglios.

Los órganos sensoriales están bien desarrollados, presentan patrones de comportamiento mucho más complejos que los de la mayoría de los invertebrados, con una mayor incidencia de organización social. Se distinguen las sensilas (sensoriales), mecanorreceptores (detectan cambios de presión), quimiorreceptores (captan la existencia o cambios de concentración de sustancias), fotorreceptores (detectan luz), ocelos u ojos simples y ojos compuestos.

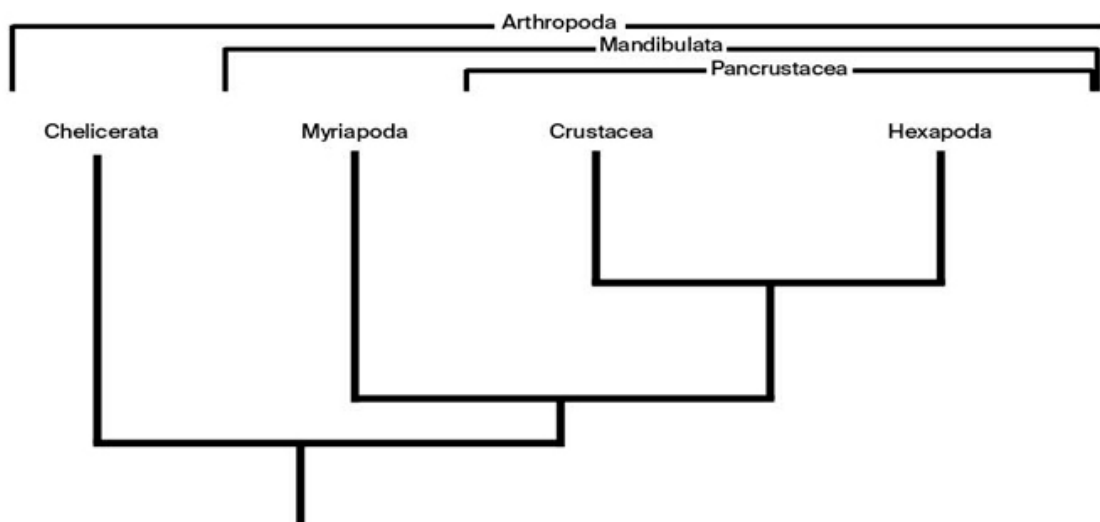
Sistema reproductor

Los sexos suelen estar separados, con órganos y conductos reproductivos; generalmente fertilización interna; ovíparos, ovovivíparos o vivíparos; a menudo con metamorfosis; algunos con partenogénesis.

Clasificación de los artrópodos

Si bien hay controversias entre los distintos autores, el mayor consenso considera que los artrópodos vivos se agrupan en cuatro subphyla: Chelicerata, Myriapoda, Crustacea y Hexapoda. Éstos a su vez se organizan en los clados Mandibulata y Pancrustacea, sin categoría taxonómica. El clado Mandibulata agrupa a los artrópodos con mandíbulas (crustáceos, miriápodos y hexápodos) y dentro de estos, el de los Pancrustacea incluye a aquellos que presentan los apéndices cefálicos, excepto el primer par de antenas, con función alimenticia (Figura 10.1).

Figura 10.1. Relaciones filogenéticas entre los artrópodos vivos



Subphylum Chelicerata

Este subphylum comprende a las arañas de mar, los cangrejos herradura, los ácaros, las garrapatas, las arañas y los escorpiones, entre otros. El cuerpo de los quelicerados se diferencia en dos tagmas: un cefalotórax o prosoma y un abdomen u opistosoma. Se caracterizan por seis pares de apéndices cefalotorácicos que incluyen un par de quelíceros (piezas bucales), un par de pedipalpos y cuatro pares de patas caminadoras. No tienen antenas. La mayoría de los quelicerados succionan el alimento líquido de sus presas.

El subphylum Chelicerata abarca tres clases de animales vivos: Xyphosura, Pycnogonida y Arachnidae.

Clase Xyphosura

Son animales acuáticos con pocos representantes vivos, como la cacerola de mar o cangrejo herradura. Se caracterizan por carecer de pedipalpos y presentar cinco pares de patas caminadoras, posteriores al quelícero que se ubica encima o delante de la boca. Todos estos apéndices están ubicados en el prosoma. El opistosoma presenta las branquias en libro debajo de los opérculos branquiales. Presentan también un telson angosto, puntiagudo y largo. Presentan dos ojos laterales rudimentarios y dos ojos simples en el prosoma.

El cangrejo herradura utiliza para nadar sus placas abdominales y puede caminar con sus patas. Por la noche se alimenta de gusanos y pequeños moluscos que captura con sus quelíceros.

Clase Pycnogonida

Los picnogónidos constituyen un grupo de animales marinos, tanto litorales como de aguas profundas y frías. Se los conoce también como arañas de mar por su aspecto similar a una araña. Son animales que miden desde pocos milímetros hasta 7,5 cm de longitud, son delgados y generalmente presentan cuatro pares de patas largas y delgadas caminadoras. En algunos grupos los segmentos están duplicados, de modo que poseen cinco o seis pares de patas en lugar de los cuatro pares normalmente característicos de los quelicerados. Los machos de muchas especies tienen un par subsidiario de patas (llamadas ovígeras) en las que llevan huevos en desarrollo y que suelen estar ausentes en las hembras. En el prosoma se encuentran dos ojos simples y anteriormente una probóscide en cuyo extremo se abre la boca que succiona los líquidos tisulares y las partes blandas de las presas. Presentan también un par de quelíceros y de pedipalpos. El opistosoma es muy reducido. No poseen sistema excretor ni respiratorio, el sistema circulatorio está reducido. El sistema digestivo y las gónadas presentan ramas que se extienden a las patas.

Actualmente se conocen más de 1000 especies que habitan en todos los océanos pero son más abundantes en aguas polares. Los picnogónidos son carnívoros, se alimentan principalmente de hidrozoos, esponjas y briozoos.

Clase Arachnida

Los arácnidos son los quelicerados con mayor éxito biológico ya que han colonizado y se han adaptado al medio terrestre. Hay formas de vida libre y otras adaptadas al parasitismo. Se conocen más de 102.000 especies, distribuidas preferentemente en ambientes cálidos y húmedos. El cuerpo de todos los arácnidos se diferencian en cefalotórax y abdomen, que puede estar o no segmentado. El abdomen alberga los órganos reproductivos y respiratorios, como la tráquea y los pulmones en libro. El cefalotórax suele tener un par de quelíceros, un par de pedipalpos y cuatro pares de patas caminadoras. Muchos arácnidos son depredadores y presentan glándulas venenosas o aguijones y quelíceros y palpos modificados. Los arácnidos normalmente se alimentan liberando enzimas digestivas sobre o dentro de sus presas y luego succionando el líquido predigerido.

La mayoría de los arácnidos son inofensivos para los humanos y algunos son beneficiosos dado que atacan a insectos dañinos. Algunas especies, como las arañas viuda negra, pueden provocar picaduras peligrosas. Las picaduras de escorpiones pueden ser bastante dolorosas y las de algunas especies pueden ser fatales. Algunas garrapatas y ácaros son vectores de patógenos que afectan a la salud humana y animal, además de ser causantes de molestias e irritaciones dolorosas. Ciertos ácaros dañan varias plantas alimenticias y ornamentales importantes al alimentarse de sus jugos. Los arácnidos incluyen a las arañas, escorpiones, opiliones, garrapatas y ácaros, entre otros, como se detallará a continuación.

Araneae (arañas)

Las arañas (Figura 10.2.a) constituyen un grupo abundante, que se encuentran en todos los ambientes terrestres. En la actualidad existen más de 51.700 especies conocidas. Tienen el cuerpo dividido en prosoma y opistosoma, separados por un pedúnculo o pedicelo. Los pedipalpos en los machos funcionan como un órgano copulador secundario, que permiten la transferencia espermática a la hembra. Esta característica permite diferenciar los sexos en la mayoría de los ejemplares adultos.

Las arañas son los únicos arácnidos capaces de producir seda, un compuesto proteico altamente resistente y a la vez elástico, que utilizan para tejer las telas con las cuales capturan a las presas, tapizan las madrigueras, envuelven los huevos, hilos de seguridad, etc. La seda la producen en glándulas especiales que desembocan en la parte posterior del cuerpo en apéndices modificados llamados hileras o hilanderas. Las arañas se alimentan principalmente de insectos y de otras arañas. Presentan alimentación extracorporal, es decir que además de inocular el veneno a sus presas, regurgitan enzimas digestivas que digieren los tejidos del cuerpo del insecto del que se van a alimentar y luego los aspiran, aprovechando que el estómago actúa como una bomba succionadora.

Solo unas pocas especies de arañas son venenosas para los humanos. Se destacan las especies de *Atrax* (Australia), *Sicarius* (África, Centro y Sudamérica), *Phoneutria* (Centro y Sudamérica), *Loxosceles* (cosmopolitas), *Latrodectus* (cosmopolitas) (todas con representantes en la Argentina a excepción de *Atrax*). Otras, como los Lycosidae (arañas lobo) y *Polybetes* (arañón de jardín), presentan venenos de acción local leve y las Mygalomorphae (tarántulas) con pelos urticantes.

Scorpiones (escorpiones o alacranes)

Los escorpiones y alacranes (Figura 10.2.b) son cosmopolitas de hábitos nocturnos. Existen alrededor de 2000 especies conocidas. Su tamaño oscila desde pocos milímetros hasta aproximadamente 25 cm. Sus orígenes se remontan al período Silúrico temprano, teniendo antecesores acuáticos. Su cuerpo presenta dos tagmas principales, prosoma y opistosoma. En el prosoma se encuentra un par de quelíceros, un par de pedipalpos (o pinzas), que le sirven para capturar y retener a las presas, y cuatro pares de patas marchadoras. El opistosoma está formado por el mesosoma, el metasoma y el telson. En este último se aloja un par de glándulas de veneno que les permite a los escorpiones y alacranes paralizar y matar a sus presas, constituidas principalmente por insectos y otros arácnidos. En algunas especies, el veneno de acción neurotóxica puede afectar a los humanos, constituyéndose así en especies de importancia sanitaria. En la Argentina dos familias están bien representadas: Bothriuridae y Buthidae. El único género con algunas especies consideradas de importancia médica es *Tityus* (Buthidae).

Los escorpiones y alacranes se caracterizan porque la respiración se realiza por pulmones en libro, presentan un par de peines sensoriales de posición ventral, dimorfismo sexual y cortejo. Pueden ser vivíparos u ovovivíparos, con cuidados parentales. Algunas especies pueden presentar partenogénesis.

Opiliones (opiliones, segadores, etc.)

Los opiliones abarcan más de 5000 especies que se distribuyen por todo el mundo. Se distinguen fácilmente de las arañas porque su abdomen y cefalotórax son redondeados y se encuentran ampliamente unidos, sin la presencia de un pedicelo, su abdomen muestra segmentación externa y tienen sólo dos ojos. Presentan cuatro pares de patas largas y delgadas que terminan en pequeñas garras. Los extremos de sus quelíceros tienen forma de pinzas y, aunque son carnívoros, a menudo también son carroñeros.

Los opiliones no son venenosos y son inofensivos para los humanos. Tienen glándulas odoríferas que se abren en el cefalotórax cuya función es disuadir a los depredadores. Con la excepción de algunos ácaros, los opiliones son los únicos arácnidos que poseen un pene para la transferencia directa de esperma. Son todos ovíparos.

Acari (ácaros y garrapatas)

Los ácaros y garrapatas (Figuras 10.2.c y 10.2.d) se incluyen en la subclase Acari, un grupo de artrópodos muy diverso en cuanto a morfología y biología. Son cosmopolitas y se conocen 53.500 especies, de las cuales unas 250 inciden en la salud humana o en la de los animales

domésticos. Muchas especies son parásitas y habitan sobre, o están inmersos, en el tegumento de los hospedadores y se alimentan de sus tejidos o fluidos produciendo dermatitis y reacciones alérgicas a los mismos. También, algunas especies son vectores de protozoos, bacterias y virus de importancia en salud pública.

En general miden menos de 1 mm, pero las garrapatas hembras luego de alimentarse pueden aumentar su tamaño. Presentan fusión total de cefalotórax y abdomen y este último no está segmentado externamente. La forma de los quelíceros varía mucho en diferentes familias. Los pedipalpos son segmentados y también varían mucho en forma y función en relación con la alimentación. Ventralmente, las bases de los pedipalpos se fusionan para formar un hipostoma, mientras que un tectum se extiende dorsalmente sobre la boca. Los adultos y ninfas de ácaros y garrapatas tienen cuatro pares de patas y las larvas solamente tres. En algunas especies el esperma se transfiere directamente al interior de la hembra, en otros hay espermatóforos. Son ovíparos si bien algunos estadios transcurren en el interior de la hembra.

Algunos ácaros que afectan a la salud humana son el ácaro de la sarna (*Sarcoptes scabiei*), ácaro del folículo piloso (*Demodex* spp.) y el ácaro del polvo doméstico (*Dermatophagoides farinae*). Algunos ácaros de las familias Trombiculidae y Macronyssidae (ej. *Ornithonyssus bacoti*, el ácaro rojo tropical de las ratas, Figura 10.2.c) y garrapatas del género *Amblyomma* (ej. *A. tigrinum*, Figura 10.2.d) son importantes vectores de patógenos.

Subphylum Myriapoda

El término miriápodo significa muchos pies. Todos los miriápodos son exclusivamente terrestres, habitan en lugares húmedos, debajo de piedras, hojarasca. Se caracterizan por presentar dos tagmas (cabeza y tronco) con apéndices pares en la mayoría o en todos los segmentos del tronco. Los apéndices de la cabeza son similares a los de un insecto, con un par de antenas, un par de mandíbulas y uno o dos pares de maxilares. Un par de ojos en el lado dorsal de la cabeza formados por grupos de ocelos. Con respiración traqueal y excreción por túbulos de Malpighi. Dioicos, algunos ovíparos y otros vivíparos. Desarrollo postembrionario sin metamorfosis. Este subphylum comprende a los milpiés, ciempiés, paurópodos y sínfilos.

Clase Chilopoda (ciempiés y escolopendras)

Los ciempiés (Figura 10.2.e) habitan en ambientes húmedos como debajo de troncos, cortezas y piedras. Son carnívoros muy ágiles y se alimentan de cucarachas y otros insectos, así como de lombrices de tierra. Matan a sus presas con sus garras venenosas y luego las mastican con sus mandíbulas. La mayoría de las especies son inofensivas para los humanos, aunque muchos ciempiés tropicales son peligrosos.

Con cuerpo deprimido, cada segmento, excepto el que está detrás de la cabeza y los dos últimos del cuerpo, tiene un par de patas articuladas. Los apéndices del primer segmento se modifican para formar las forcípulas en cuyo extremo abren glándulas de veneno. El último par de patas es más largo que los demás y cumple una función sensorial. Los apéndices de la cabeza son similares a los de un insecto, con un par de antenas, un par de mandíbulas y uno o dos pares de maxilares. Un par de ojos en el lado dorsal de la cabeza está formado por grupos de ocelos.

Clase Diplopoda (milpiés)

Los milpiés son menos activos que los ciempiés. Prefieren lugares oscuros y húmedos debajo de troncos o piedras. La mayoría de los milpiés son herbívoros y se alimentan de materia vegetal en descomposición, aunque a veces comen plantas vivas. Presentan un cuerpo cilíndrico formado por segmentos cuyo número varía entre 25 y 100. Tórax con cuatro segmentos, cada uno con un par de patas. Cada segmento abdominal tiene dos pares de patas, lo que da la impresión de tener mil pies. El exoesqueleto está reforzado con carbonato de calcio. La cabeza tiene dos grupos de ojos simples y un par de cada uno, antenas, mandíbulas y maxilares. En general las estructuras corporales son similares a las de los ciempiés.

Subphylum Crustacea

Los crustáceos (crusta, caparazón) (Figuras 10.2.f y 10.2.g) reciben su nombre del exoesqueleto duro por presentar depósitos de carbonato de calcio en la mayoría de las especies. El subphylum es parafilético e incluye más de 67.000 especies, entre ellas a los cangrejos (Figura 10.2.f), langostinos (Figura 10.2.g), centollas, camarones y percebes. Los crustáceos cumplen una amplia variedad de funciones ecológicas y muestran una enorme variación morfológica. Son principalmente acuáticos, abundan en océanos, lagos y ríos, pero hay también formas terrestres. Algunos caminan, otros excavan, algunos son sésiles, otros nadan y hay también especies microscópicas que forman parte del plancton de agua dulce y marina. Son dioicos (excepto los cirripedios), presentan cuidados parentales y algunos son partenogénéticos. Generalmente los crustáceos de agua dulce tienen desarrollo postembrionario directo y los marinos desarrollo indirecto.

Una característica propia del subphylum es la presencia de una larva nauplio con un ojo naupliano en alguna etapa de su vida, que puede reducirse o faltar con el desarrollo de ojos compuestos. Además, son los únicos artrópodos con dos pares de antenas y apéndices birrámeos (excepto el primer par de antenas en algunos grupos) que se diferencian para cumplir diferentes funciones (ej: patas marchadoras, piezas bucales, quelípedos y pleópodos) y que pueden faltar o ser unirrámeos secundariamente.

Presentan un número variable de segmentos y los principales tagmas son cabeza, tórax (estos generalmente fusionados en un cefalotórax) y abdomen, que no son homólogos dentro del subphylum. Anteriormente puede haber un rostro y posteriormente un telson. Los sistemas muscular y nervioso reflejan la metamería ancestral, con gran hemocel y gran desarrollo de musculatura estriada en grupos antagónicos. La respiración es branquial, la excreción por glándulas antenales o verdes con función principalmente osmorreguladora y los desechos nitrogenados se excretan a través de la cutícula o las branquias.

La clasificación dentro del subphylum ha sido compleja, no siempre con consenso. Actualmente se reconocen 10 clases, algunas de ellas con diferentes subclases.

Subphylum Hexapoda

Los hexápodos (del griego, seis patas) (Figuras 10.2.h y 10.2.i) abarcan el mayor número de especies de artrópodos, entre ellos a los insectos, los proturos, los dipluros y los colémbolos.

Los principales tagmas son la cabeza, el tórax y el abdomen. La cabeza, con un par de antenas, un par de mandíbulas, un par de maxilas y un labio (derivado de la fusión del segundo par de maxilas). El aparato bucal puede estar modificado y ser masticador, picador, succionador, lamador, etc. El tórax, con tres pares de apéndices unirrámeos adaptados para marchar, nadar, cavar, saltar, etc. Los segmentos segundo y tercero del tórax pueden tener alas (expansiones de la pared del cuerpo formadas por cutícula). La mayoría de las especies presentan los dos pares de alas, en algunos hay modificaciones o las perdieron secundariamente. El abdomen presenta, en algunos grupos, un par de apéndices terminales (cercos) y apéndices no articulados. En los últimos segmentos del macho se ubica el órgano copulador llamado aedeagus y en la hembra el ovipositor.

Generalmente son dioicos con reproducción sexual, algunos con partenogénesis. La fecundación es interna con órganos copuladores o por espermatóforos. Las hembras ponen gran cantidad de huevos y puede haber cuidados parentales. La oviposición ocurre sobre plantas o animales de los cuales se alimentan las larvas. Pueden tener desarrollo directo (ej. dipluros, tisanuros, colémbolos y proturos) o la mayoría con metamorfosis de los tipos heterometábolos, con hemimetábolos y paurometábolos, y holometábolos. Con larvas ápodas, oligópodas y polípodas, con pupas libres y protegidas. Algunos hexápodos tienen comportamientos sociales, con dos o más castas, cuidado parental cooperativo, superposición de generaciones y castas estériles.

La mayoría de los hexápodos son fitófagos o herbívoros, muchos adultos y larvas son parásitos hematófagos y vectores de patógenos. Muchos hexápodos benefician a los ecosistemas dado que polinizan plantas de cultivos alimentarios y forrajeros; controlan poblaciones de otros insectos dañinos considerados plaga por medio de la depredación o el parasitismo, son el alimento de otros animales; son descomponedores, eliminando la materia orgánica muerta; son dispersores de semillas; como alimento para otros animales incluidos los humanos. Otros hexá-

podos son considerados perjudiciales porque provocan daños económicos en la agricultura, frutas, verduras y flores; son hospedadores de parásitos o vectores de virus y bacterias que afectan a animales domésticos y silvestres y a humanos; provocan picaduras dolorosas y/o ponzoñosas.

Algunos hexápodos representativos

Diptera (moscas, mosquitos, jejenes)

Estos hexápodos se caracterizan porque el segundo par de alas está reducido formando los halterios. Son pequeños, con el aparato bucal modificado, suctorial en esponja o sucto picador. Las larvas son ápodas, eucéfalas, hemicéfalas o acéfalas, terrestres o acuáticas. Las pupas pueden ser libres, protegidas o concentradas. La mayoría de las especies se alimentan de néctar o de jugos provenientes de la materia orgánica en descomposición, algunos grupos son hematófagos y poseen importancia sanitaria por ser vectores de patógenos que producen enfermedades en humanos y otros animales, entre ellas el dengue, fiebre amarilla y chikungunya (Figura 10.2.h).

Coleoptera (escarabajos)

Los coleópteros constituyen un grupo muy diverso y abundante. De tamaño pequeño a grande, con aparato bucal masticador. El primer par de alas está modificado en élitros que cubren la mayor parte del abdomen y el segundo par membranoso, plegado debajo de los élitros, ocasionalmente reducidos o ausentes. Las larvas son variables: eucéfalas, con aparato bucal masticador; oligópodos (escarabeiformes y campodeiformes); ápodas. Las pupas son libres, raramente protegidas. La mayoría de las especies son terrestres y son fitófagas, depredadoras o carroñeras (Figura 10.2.i).

Lepidoptera (mariposas y polillas)

Las mariposas (Figura 10.2.j) y polillas (Figura 10.2.k) se encuentran en una amplia variedad de hábitats terrestres, casi siempre asociados con las plantas superiores. Son de tamaño pequeño a grande con el cuerpo cubierto por escamas al igual que los dos pares de alas membranosas. La cabeza posee antenas de formas variables, el aparato bucal de los adultos es de tipo masticador o modificado en una espiritrompa. Las larvas tienen la cabeza bien desarrollada y aparato bucal masticador. Las pupas son protegidas.

Hymenoptera (abejas, avispas, hormigas)

Los Hymenoptera son hexápodos pequeños a medianos, algunos sociales. Con aparato bucal masticador con modificaciones para la succión. Presentan dos pares de alas membranosas, abdomen generalmente con una constricción entre los dos primeros segmentos y las hembras en algunas especies con el ovipositor modificado como aguijón. Muchas especies se alimentan de

néctar o miel, otras son predadoras, o se alimentan de tejidos de plantas u hongos. Cumplen un rol muy importante en la polinización cruzada de las plantas con flor. Algunas especies de importancia sanitaria producen gran dolor por su picadura o mordedura y pueden ocasionar reacciones alérgicas en humanos (Figuras 10.2.l y 10.2.m).

Hemiptera (vinchucas, pulgones, cigarras, chinches de la cama, etc.)

Muchas especies de este grupo se caracterizan por presentar las alas anteriores (o hemiélitros) divididas en una sección basal dura y una sección distal membranosa, con un aparato bucal succionador de savia o fluidos de animales, como hemolinfa o sangre, según la especie. Algunas son importantes plagas agrícolas (ej. pulgones), dado que dañan los cultivos al succionar la savia. Otras especies son vectores de patógenos de importancia sanitaria (ej. vinchucas, transmisor del Mal de Chagas). La chinche de la cama por su picadura afecta a los humanos; otras especies son utilizadas en el control biológico de plagas de insectos o de plantas invasoras. (Figura 10.2.n).

Orthoptera (langosta, saltamontes, grillos, etc.)

Los ortópteros abarcan casi 25.000 especies, en su mayoría de distribución tropical, pero están presentes en todo el planeta. Presentan una cabeza grande y móvil, con ojos compuestos y generalmente tres ocelos, con aparato masticador típico y antenas filiformes. Las alas posteriores son membranosas, generalmente transparentes. El tercer par de patas está adaptado para el salto. Algunos con un órgano timpánico en la base de las tibias anteriores, único entre los Hexapoda. Muchos ortópteros son gregarios y a su paso, ya sea por el suelo o volando, destruyen los cultivos siendo perjudiciales para la economía humana (Figura 10.2.ñ).

Siphonaptera (pulgas)

Las pulgas presentan un patrón morfológico relativamente constante, con adultos sumamente adaptados a la vida parásita. Los adultos son hematófagos obligados de aves y mamíferos silvestres y domésticos, incluidos los humanos, no presentan alas y tienen el tercer par de patas adaptado para el salto. Los estadios juveniles transcurren en el medio ambiente, las larvas presentan un aparato bucal masticatorio y las pupas no se alimentan.

Las pulgas son importantes en salud pública como parásitos, hospedadores intermediarios de helmintos y vectores de virus y bacterias patógenas. Cabe destacar a la pulga de la rata, *Xenopsylla cheopis*, principal vector del agente causante de la peste bubónica (conocida también como peste negra o la plaga), es una de las enfermedades bacterianas más agresivas que afecta a humanos causando generalmente la muerte y que diezmó la población europea en la Edad Media (Figura 10.2.o).

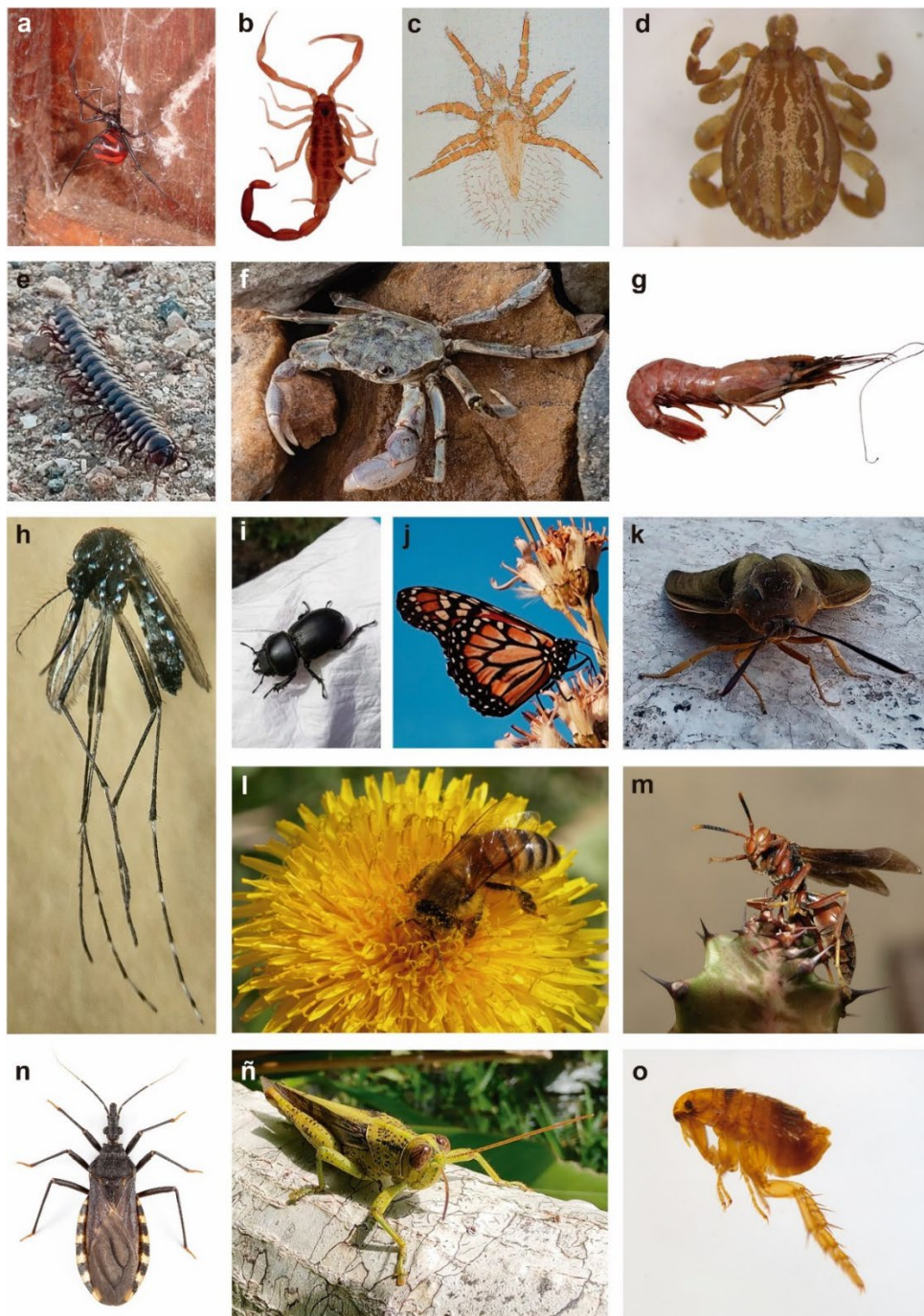
Psocodea, Anoplura (piojos)

Los piojos son parásitos hematófagos obligados de aves y mamíferos y todos sus estadios transcurren sobre sus hospedadores. Sus huevos (llamados liendres) son depositados por las hembras en el pelo o plumas de los hospedadores y fijados con una sustancia cementante para

que no se desprendan. El aparato bucal está modificado para la succión o la masticación, según los grupos. Presentan uñas fuertes en las patas para sujetarse a los hospedadores. A este grupo pertenecen especies que provocan infestaciones de importancia sanitaria en humanos y otros animales, como por ejemplo el piojo de los humanos, la ladilla, el piojo del ganado y varias especies de piojillos de las aves que afectan a las gallinas.

El piojo del cuerpo de los humanos (*Pediculus humanus humanus*) es el vector del agente causante de la fiebre de las trincheras que afectó a los militares en la Primera y Segunda guerra mundial.

Figura 10.2. Especies representativas de algunos de los grupos de artrópodos



Nota. a. Araña; b. Escorpión; c. Ácaro rojo tropical de las ratas; d. Garrapata; e. Ciempiés; f. Cangrejo; g. Langostino; h. Mosquito; i. Escarabajo; j. Mariposa; k. Polilla; l. Abeja; m. Avispa; n. Vinchuca; ñ. Langosta; o. Pulga

Referencias

- Ageitos de Castellanos, Z.J., Cazzaniga, N.J. y Lopretto, E.C (1996). *Los invertebrados. Tomo III. Segunda parte. Los celomados*. Estudio Sigma.
- Barnes R.D. (1989). *Zoología de los invertebrados*. 6a Ed. Interamericana.
- Barnes, R.S., Calow, P., Olive, P.J., Golding, D. y Spicer, J.I. (2001). *The Invertebrates: a new synthesis*. 3a Ed. Blackwell-Science Editors.
- Claps, L.E., Roig-Juñent S.A. y Morrone, J.J. (2023). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Volumen 5*. Editorial INSUE UNT. <https://csnat.unt.edu.ar/investigacion/institutos/insue/publicaciones/libros>.
- Gillot, C. (2005). *Entomology*. 3a Ed. Springer.
- Hickman, P.C. Jr., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. y l'Anson H. (2021). *Principios Integrales de Zoología*. 18a Ed. S.L. Servet Diseño y Comunicación.
- Kaestner, A. (1980). *Invertebrate Zoology Volume II. Arachnids and myriapods*. Interscience Publ.
- Krieger Kaestner, A. (1980). *Invertebrate Zoology Volume III. Crustacea*. Krieger.
- Mieli M.V, Maciá A. y Spinelli, G. (2023). *Entomología médica y veterinaria. Biología y sistemática de artrópodos de interés médico y veterinario en Argentina*. Colección Digital Libros de Cátedra 2022, EDULP. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/155007>
<https://doi.org/10.35537/10915/155007>

CAPÍTULO 11

Echinodermata y Hemichordata

Andrea V. Armendano y Marcela Lareschi

Introducción al Phylum Echinodermata

Los equinodermos (Phylum Echinodermata) agrupan a los animales comúnmente conocidos como estrellas de mar, lirios de mar y erizos de mar, entre otros. Se conocen alrededor de 20.000 especies de equinodermos, de las cuales 7.000 son vivientes. Los primeros equinodermos surgieron a principios del Cámbrico, siendo uno de los grupos animales mejor representados en el registro fósil. Las especies de equinodermos son exclusivamente marinas, habitan en todos los mares del mundo y a todas las profundidades. Normalmente son habitantes de los fondos marinos (formas bentónicas), pero existen algunas especies nadadoras (formas pelágicas) y algunas sésiles (ej. lirios de mar).

Los equinodermos son triblásticos, enterocelomados y deuterostomados, con ausencia secundaria de faringotremia. El celoma forma la cavidad perivisceral y un sistema vascular acuífero o también llamado ambulacral, exclusivo de los equinodermos. El líquido celómico presenta amebocitos. La simetría es bilateral en el estado larval y radial pentámera en los adultos, aunque en algunos casos la pierden, volviendo a aparecer la bilateralidad debido a adaptaciones especiales (ej. equinoideos irregulares y holoturoideos). Como consecuencia de la simetría radial, no presentan una cabeza diferenciada. La forma del animal puede ser redondeada, cilíndrica o de estrella, con una cara oral (donde se abre la boca) y una cara aboral (donde generalmente se abre el ano). Los equinodermos presentan un endoesqueleto de origen mesodérmico formado por osículos calcáreos que pueden estar fuertemente unidos entre sí formando un caparazón rígido (ej. en equinoideos) o ser pequeños y estar dispersos en la dermis, como en los pepinos de mar. En la dermis tienen espinas, lo que le da el nombre al Phylum (del griego: ekhino, púa y derma, piel). Pueden presentar además de las espinas (fijas o móviles), tubérculos y gránulos. En asteroideos y equinoideos se pueden observar también pedicelarios, que son estructuras con forma de pinzas que cumplen las funciones de eliminar a otros animales que pudieran fijarse sobre ellos, los defienden de los depredadores y pueden participar también en la captura de presas.

Características generales

Sistema vascular acuífero o aparato ambulacral

Este sistema es propio de los equinodermos y se origina a partir del celoma. Está constituido por conductos y reservorios llenos de líquido que participan en el transporte interno y que acciona en forma hidráulica los pies ambulacrales, cuyas partes externas (podios) desempeñan funciones primariamente relacionadas a la locomoción y recolección de alimento, pero también pueden participar en el intercambio gaseoso, la alimentación, la fijación al sustrato y la percepción sensorial.

El sistema vascular acuífero se abre al exterior a través del madreporito o placa madreporica (excepto en los crinoideos y holoturoideos). En los asteroideos el madreporito se continúa en el canal pétreo, el canal anular, los canales radiales y los pies ambulacrales. Junto al canal anular pueden encontrarse las Vesículas de Poli (cuya función es la regulación de la presión interna) y los Cuerpos de Tiedemann (que producen celomocitos o amebocitos). El líquido del sistema vascular es similar al agua de mar, excepto por la presencia de celomocitos, proteínas y más concentración de iones potasio.

Digestión

El sistema digestivo es completo a excepción de los ofiuroideos que no presentan ano. La boca se abre en la cara oral (ventral) y se continúa a través de un esófago corto, con el estómago (cuya primera porción puede evertirse como en los asteroideos). La porción superior pilórica es más pequeña, se comunica con el intestino que puede presentar ciegos. La digestión es principalmente extracelular. Los equinoideos regulares presentan un aparato masticador con linterna de Aristóteles.

Excreción

Los equinodermos no presentan sistema excretor. Las sustancias disueltas se eliminan a través del sistema vascular acuífero, tanto por los podios como por el madreporito. Cuentan con amebocitos en el líquido celómico.

Sistema hemal

El sistema hemal deriva de las cavidades celómicas. Es muy reducido y desempeña poco o ningún papel en la circulación. Está rodeado de extensiones del celoma, denominados senos perihemales y conectado al órgano axial, que se encarga de la filtración de líquidos internos. La circulación principal de los fluidos corporales se da por los cilios peritoneales. Si bien la función del sistema no está del todo clara, podría relacionarse con la distribución de productos digeridos.

Respiración

El sistema respiratorio varía en los distintos grupos. Puede presentar branquias (en equinoideos regulares), pápulas dérmicas (en asteroideos), árboles cloacales (en holoturoideos), bolsas respiratorias (en ofiuroideos) o a través de los pies ambulacrales (en equinoideos irregulares).

Sistema nervioso

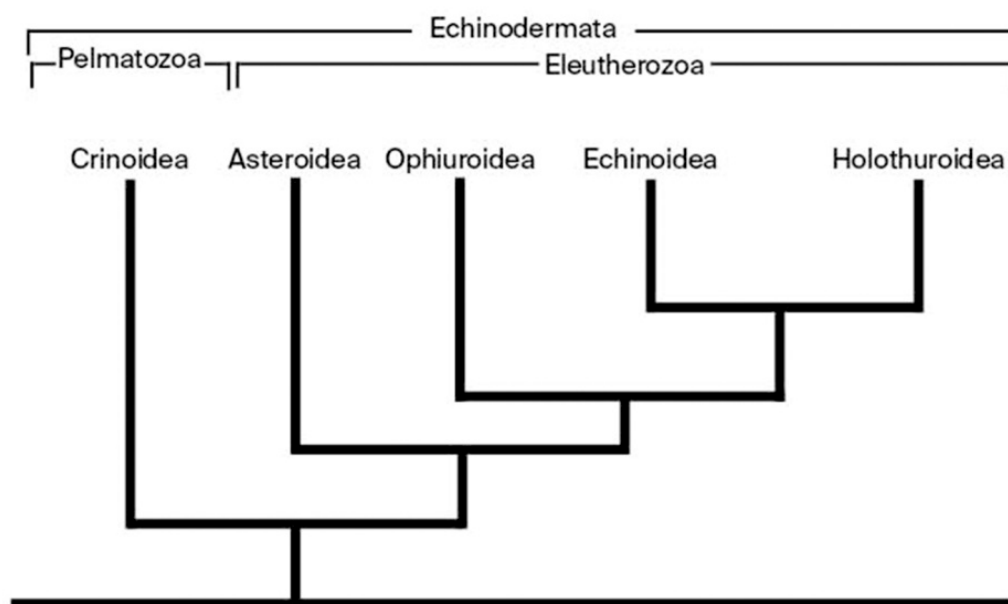
Los equinodermos presentan una red nerviosa con un anillo circumoral y nervios radiales. Generalmente, son dos o tres sistemas de redes ubicadas en diferentes niveles en el cuerpo. Sin cerebro, con pocos órganos sensoriales especializados; sistema sensorial de quimiorreceptores táctiles, podios, tentáculos terminales, fotorreceptores y estatocistos.

Reproducción

Los equinodermos son animales dioicos (con algunas excepciones), con reproducción sexual y fecundación externa. Algunos asteroideos se reproducen asexualmente por división del disco central regenerando las partes faltantes. El desarrollo postembrionario es indirecto, con distintas larvas según los grupos: braquiolaria y bipinnaria (asteroideos), ofioplúteus (ofiuroideos), equinoplúteus (equinoideos), auricularia (holoturias) y doliolaria (crinoideos).

Clasificación

Las relaciones filogenéticas entre los distintos grupos de equinodermos están representadas en la Figura 11.1. En la Figura 11.2 a-i, se presentan fotografías de especies representativas de algunos de los grupos de equinodermos.

Figura 11.1. Relaciones filogenéticas de los distintos grupos de equinodermos

Subphylum Pelmatozoa

Estos equinodermos son sésiles o presentan desplazamientos muy lentos. La boca y ano se abren en la superficie superior y la cara que mira al sustrato es la aboral.

Clase Crinoidea (lirios de mar)

A estos equinodermos se los llama comúnmente lirios de mar debido al aspecto ramificado de sus brazos. Fueron muy abundantes en el paleozoico y actualmente se encuentran alrededor de 600 especies. Habitan en todos los mares, desde el Ártico hasta la Antártida, excepto en el Mar Negro y el Mar Báltico. Son sésiles. El cuerpo tiene forma de disco, llamado cáliz, se encuentra cubierto por placas calcáreas fusionadas que forman el tegmen y en cuyo interior se encuentran las vísceras. Desde el cáliz se desprenden cinco brazos, con pínulas laterales. El cáliz junto con los brazos constituyen la corona. Las formas sésiles tienen un tallo o pedúnculo unido a la parte aboral del cáliz. No se encuentran presentes ni el madreporito, ni espinas, ni pedicelarios. En la superficie oral (superior) se abren la boca central y el ano está desplazado. Los surcos ambulacrales no están cubiertos y se extienden en las pínulas, generando corrientes de agua que llevan el alimento hacia la boca. En algunas especies, un tallo o pedúnculo sale de la base del cáliz y finaliza en cirros que se fijan al sustrato (Figura 11.2.a).

Subphylum Eleutherozoa

Son animales que se desplazan, con la boca y el ano en las superficies oral (inferior) y aboral (superior), respectivamente.

Clase Asteroidea (estrellas de mar)

Las estrellas de mar (Figuras 11.2. b-11.2.d), en general, se encuentran en las costas rocosas de las zonas intermareales, aunque también pueden hallarse a grandes profundidades. El cuerpo está formado por una parte central o disco, de la que salen cinco brazos o radios, y las zonas que quedan entre ellos constituyen los interradios. Los brazos son huecos, generalmente en número de cinco o hasta 50; no se distinguen claramente del disco central y se afinan hacia sus extremos. En la superficie oral se abre la boca centralmente, además se encuentran los surcos ambulacrales abiertos, con pies ambulacrales con ampollas. La superficie superior es la aboral, el ano es de ubicación central y el madreporito está desplazado. Presentan espinas, pedicelarios y pápulas dérmicas para la respiración.

Clase Ophiuroidea (serpientes de mar)

Las serpientes de mar son cosmopolitas, viven en todos los océanos y casi a cualquier profundidad. Los brazos se distinguen claramente del disco central y presentan internamente *vértebras* de carbonato de calcio. Los surcos ambulacrales están cubiertos por escudos y los pies ambulacrales no presentan ampollas. En la superficie oral presentan el madreporito sobre uno de los cinco escudos orales, que rodean a la boca. El sistema digestivo es incompleto. En la superficie oral se encuentran cinco pares de invaginaciones, denominadas bursas, las cuales se abren al exterior mediante hendiduras independientes ubicadas a los lados de los brazos. Las bursas intervienen en el intercambio gaseoso y las gónadas descargan sus gametas dentro de ellas, para luego ser liberadas al exterior a través de sus hendiduras.

Clase Echinoidea (erizos de mar, regulares e irregulares)

Los erizos de mar (Figuras 11.2.e-11.2.h) son animales bentónicos, de forma globosa, que viven en las grietas o charcas que deja la marea en las playas rocosas (equinoideos regulares), otros, son aplanados y viven enterrados en la arena (equinoideos irregulares). Presentan *osículos* dérmicos que se fusionan formando placas. Sin brazos, pero con surcos ambulacrales que

reflejan el plan pentámero. Estos últimos se expanden hacia la cara aboral y se encuentran cerca del ano. Presentan espinas móviles desarrolladas o reducidas.

Equinoideos regulares (erizos de mar)

En los erizos regulares (Figuras 11.2.e-11.2.g) el caparazón está formado por placas dispuestas en cinco hileras dobles que se denominan áreas ambulacrales, ambulacros o radios. Éstas alternan con otras cinco hileras dobles de placas denominadas áreas interambulacrales o interradios. Las placas de las áreas ambulacrales están perforadas por pares de poros para la salida de los pies ambulacrales. El caparazón está recubierto por espinas, excepto en la región bucal, que en general son largas y móviles y se unen a promontorios o mamelones mediante musculatura. Entre las espinas presentan pedicelarios. En la superficie oral se abre la boca en el centro, con cinco dientes que forman parte de un aparato masticador interno, llamado linterna de Aristóteles, que sirve como estructura masticadora. Rodeando a la boca se encuentra una membrana llamada peristoma, que cuenta con cinco pares de pies ambulacrales modificados o ambulacros bucales para la alimentación, y en la parte más distal con cinco pares de branquias, en las áreas ambulacrales. El ano se encuentra en la superficie aboral, en el centro de la membrana periproctal que está cubierta por cuatro placas (este número puede variar según las especies). Ambas estructuras (la membrana y las placas) constituyen el periprocto. Rodeando el periprocto se encuentra el madreporito y cuatro placas genitales, cada una con un único orificio, el gonoporo. Todas estas placas se ubican en las zonas interradales. En zonas radiales, aparecen otras cinco placas, más pequeñas, cada una con un ocelo, por lo que se las denominan ocelares o también radiales por su ubicación.

Equinoideos irregulares (dólares de arena, erizos corazón)

Los erizos irregulares (Figura 11.2.h) se caracterizan porque adquieren simetría bilateral secundaria, pueden presentar una forma más o menos acorazonada y ser aplanados en el sentido oral-aboral. En general viven enterrados en los fondos arenosos. El madreporito se hace difuso y se rodea de los gonoporos. El ano, la boca, o ambos, se desplazan pudiéndose encontrar ambos en la superficie oral (como en los dólares de arena). Las áreas ambulacrales están muy modificadas; las de la parte aboral se denominan ambulacros petaloideos, por semejanza con los pétalos florales. Los pies ambulacrales de los petaloideos intervienen en la captura de las partículas alimenticias y en la respiración. Algunas especies presentan lúnulas, que son escotaduras o aberturas ubicadas en los bordes del cuerpo, cuya función se relaciona con una mayor facilidad para enterrarse en la arena.

Clase Holothuroidea (pepinos de mar)

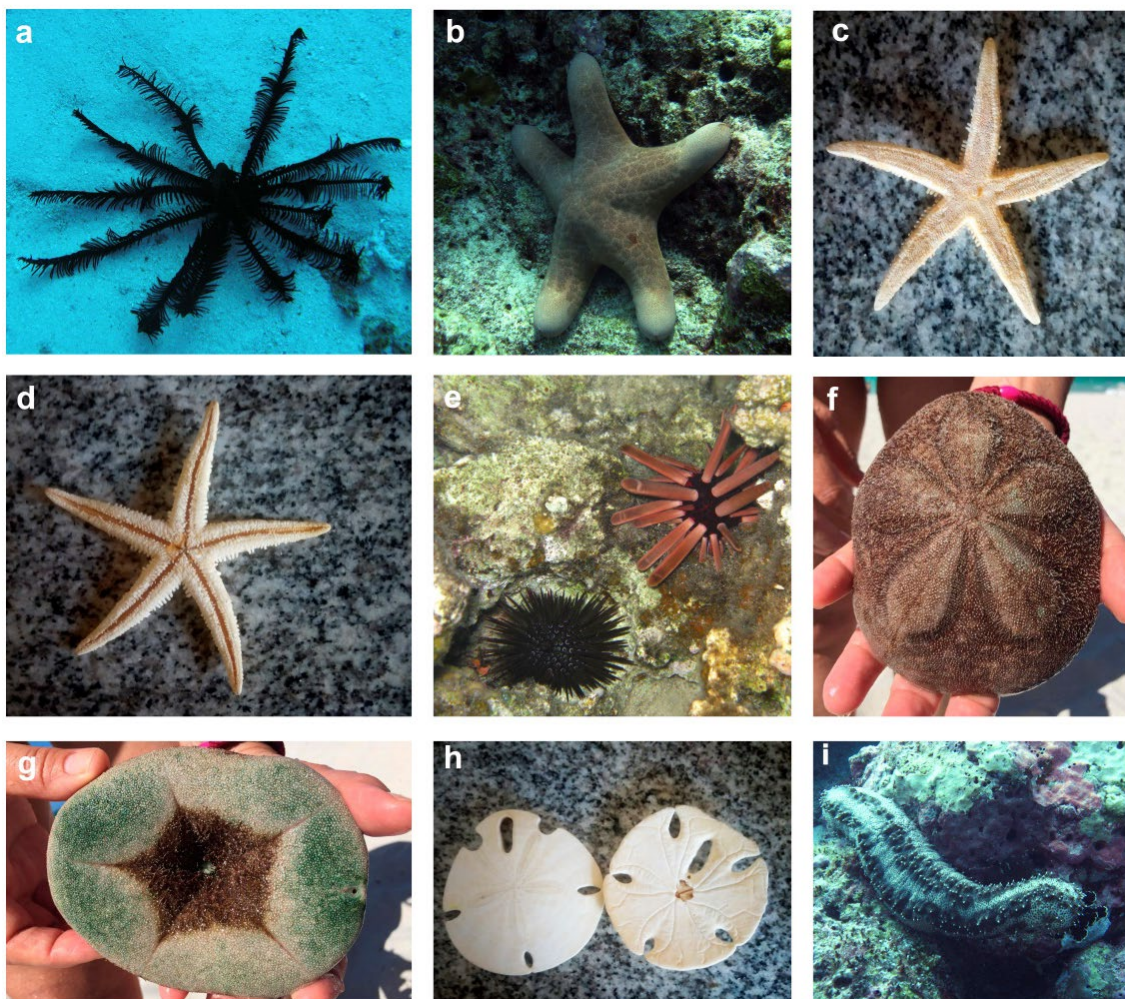
Los pepinos de mar (Figura 11.2.i) son en su mayoría animales bentónicos, de movimientos lentos, que viven en fondos marinos en las zonas intermareales, pero algunas especies pueden

nadar aprovechando las corrientes marinas. La mayoría de las especies miden alrededor de los 25 cm de longitud, pero hay algunas de menos de 1 cm y las de mayor tamaño alcanzan longitudes de 3 m. Habitan en casi todos los ambientes marinos, pero son más diversos en las aguas poco profundas de los arrecifes coralinos. Se alimentan de detritos y algas. Los pepinos de mar se consumen secos o frescos en recetas culinarias asiáticas. También se lo utiliza con fines medicinales.

El cuerpo de los pepinos de mar no presenta brazos, es alargado en el sentido de su eje oral-aboral y han adquirido secundariamente simetría bilateral. El cuerpo es blando, debido a la reducción de los *osículos dérmicos* (en la mayoría de las especies). La pared del cuerpo presenta musculatura circular y longitudinal. Algunas especies tienen surcos ambulacrales con pies o podios bien desarrollados, en otras aparecen pies ambulacrales a lo largo de toda su superficie. En la mayoría, se encuentran en el lado del cuerpo apoyado en el substrato (generalmente son tres surcos llamados *trívium*) y los que aparecen en las zonas que no apoyan son sensoriales (dos surcos o *bívium*). Existen algunas especies fosoriales con pies ambulacrales muy reducidos. La boca está rodeada por 10 a 30 tentáculos orales, que son pies ambulacrales muy desarrollados y modificados. El sistema digestivo termina en una cloaca donde se abren los árboles respiratorios (ausente en los demás equinodermos) con función respiratoria y excretora.

Clase Concentricycloidea (margaritas de mar)

El grupo fue hallado en el año 1986 en Nueva Zelanda a 1.000 m de profundidad. Su posición filogenética dentro de los Echinodermata no está definida dado que no hay acuerdo entre los especialistas respecto de si deben formar una clase independiente o considerarse como Asteroideos muy modificados. En el cladograma de la Figura 11.1 se sigue este último criterio. Las margaritas de mar se caracterizan por no presentar brazos, con pies ambulacrales en la periferia del disco y ausentes en las áreas ambulacrales. No tienen madreporito, presentan un tubo que termina en un hidroporo, similar al de los estadios embrionarios de todos los equinodermos. El cuerpo está cubierto por un velo membranoso para absorber nutrientes. El sistema digestivo es incompleto o está ausente.

Figura 11.2. *Especies representativas de algunos grupos de equinodermos*

Nota. a. Lirio de mar; b. y c. Estrella de mar (vista dorsal); d. Estrella de mar (vista ventral); e. Erizo de mar regular (vista general); f. Erizo de mar regular (vista dorsal); g. Erizo de mar regular (vista ventral); h. Erizo de mar irregular (vista dorsal y ventral); i. Pepino de mar.

Introducción al Phylum Hemichordata

Los hemicordados son animales marinos anteriormente considerados un subphylum de los cordados, debido a que presentan una faringe tremada y se creía que era una notocorda rudimentaria. Esta estructura resultó ser un divertículo bucal llamado estomocordo que no es homólogo a la notocorda de los cordados. Por este motivo los hemicordados actualmente se ubican en un phylum independiente de los cordados.

En la actualidad se conocen solo unas 100 especies de hemicordados. Su distribución es casi cosmopolita, pero sus hábitos reservados y sus cuerpos frágiles dificultan su recolección. Son animales de aspecto vermiforme, marinos, bentónicos y de aguas poco profundas, con registro fósil desde el Cámbrico. Son sedentarios, viven en tubos que secretan ellos mismos y algunas especies son coloniales. El cuerpo se divide en tres partes: proboscis, collar y tronco. El sistema

digestivo es completo, recto o en forma de *U*. Cuentan con la faringe tremada para filtrar el alimento. Con un sistema nervioso formado por los plexos dorsal y ventral subepidérmico. Algunas especies tienen el cordón nervioso de ubicación dorsal y hueco (no homólogo al de cordados). La excreción se lleva a cabo mediante un glomérulo único conectado a los vasos sanguíneos. La respiración se realiza mediante hendiduras branquiales que comunican la faringe con el exterior. El sistema circulatorio está formado por un vaso dorsal y otro ventral y el corazón que es dorsal. La reproducción es sexual y asexual.

Los hemicordados vivientes se diferencian en dos clases. Los miembros de la clase Enteropneusta, llamados gusanos belloteros, miden entre 20 mm y 2,5 m de longitud y los miembros de la clase Pterobranchia son más pequeños, generalmente de 1 a 12 mm. Se reconocen alrededor de 75 especies de enteropneustos y tres pequeños géneros de pterobranquios.

Referencias

- Hickman, P.C. Jr., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. y I'Anson H. (2021). *Principios Integrales de Zoología*. 18a Ed. Edra.
- Brusca, R. C. y Brusca, G.J. (2005). *Invertebrados*. 2ª Ed. McGraw-Hill. Interamericana.
- Ruppert E.E. y Barnes, R.D. (1996). *Zoología de los invertebrados*. 6a Ed. McGraw-Hill Interamericana.

CAPÍTULO 12

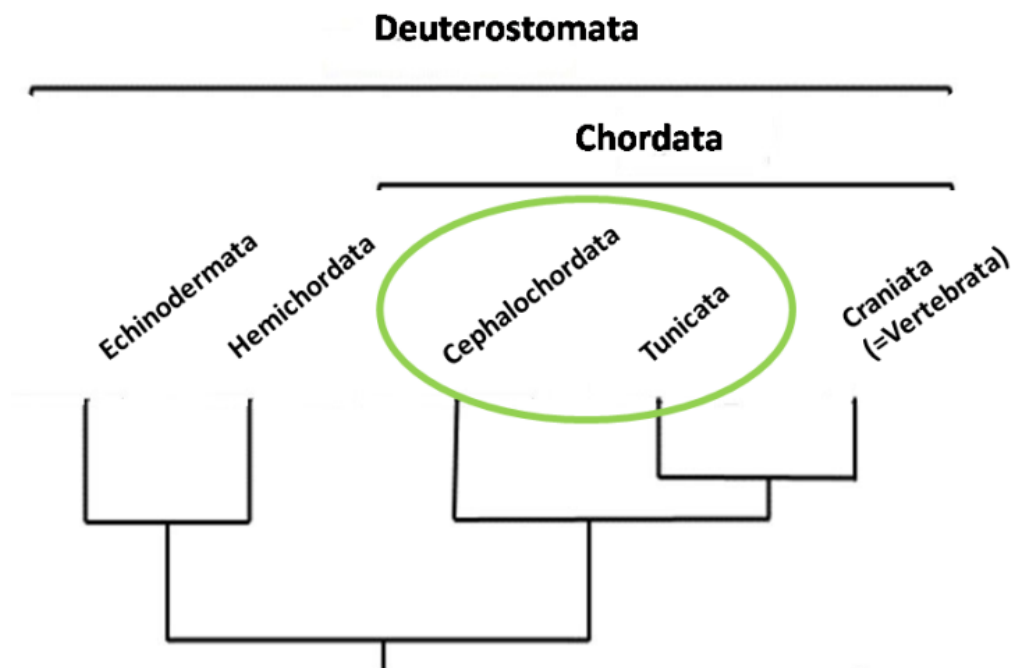
Chordata: Cephalochordata, Tunicata

Analía Paola

Cephalocordata

Los cefalocordados son pequeños organismos marinos con un cuerpo delgado, comprimido lateralmente que miden entre 3 y 7 cm de longitud. Su nombre indica que la notocorda se extiende desde la cabeza hasta el extremo posterior del cuerpo (céfalo=cabeza y cordado=notocorda). Los cefalocordados constituyen un grupo reducido de 33 especies incluidas en tres géneros. La especie más estudiada es *Branchiostoma lanceolatum* conocida también como pez lanceta o bien como anfioxo, derivado del nombre genérico *Amphioxus*, término que se ha hecho extensivo como nombre vulgar para hacer referencia a todos los cefalocordados.

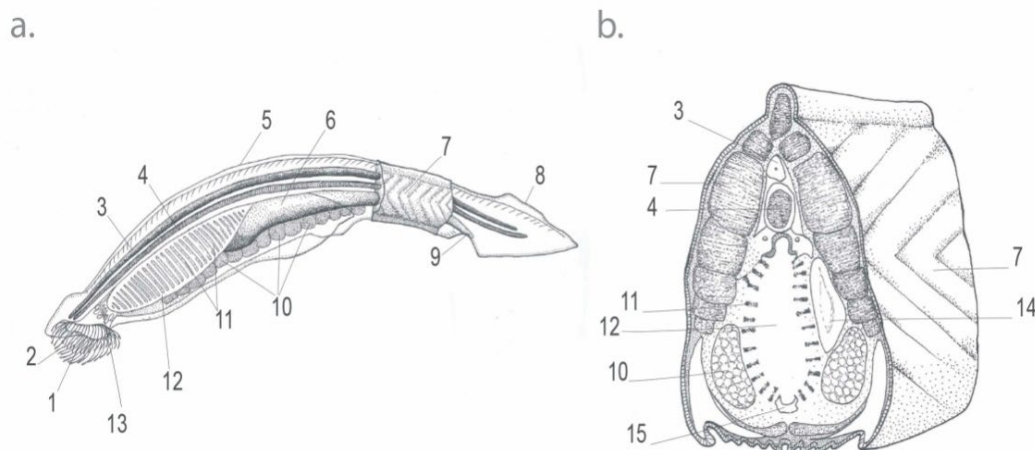
De acuerdo con la hipótesis filogenética que considera caracteres moleculares y morfológicos en especies actuales y fósiles, los cefalocordados forman parte del clado monofilético de los Deuterostomados. Asimismo, dentro del phylum Cordados, los Cefalocordados comparten un ancestro común con el grupo conformado por Tunicados y Craneados (= Vertebrados) (Figura 12.1). El anfioxo es un animal que exhibe en su estado adulto, las sinapomorfías características del phylum Cordados: una notocorda con función de sostén localizada desde la región anterior hasta el extremo de la cola presente desde la etapa larvaria hasta el estado adulto; un cordón nervioso dorsal hueco; la faringe con numerosas hendiduras que cumple funciones de respiración; un endostilo que contribuye en la alimentación y una cola postanal muscular para propulsión. El cuerpo es translúcido y no presenta una clara diferenciación entre cabeza y tronco. La epidermis es uniestratificada, ciliada en las formas juveniles y cubierta de cutícula en los adultos, sin glándulas ni cromatóforos. Una de las características distintivas de este grupo es la presencia de paquetes musculares denominados miómeros, dispuestos metaméricamente (*miomería*) a lo largo del cuerpo en forma de V y unidos a la notocorda que pueden observarse por transparencia (Figura 12.2). Los miómeros están separados por tabiques conjuntivos llamados mioseptos y ocupan el celoma dorsal.

Figura 12.1. Esquema del árbol filogenético de los grupos que conforman el Clado Deuterostomata

Otra particularidad de los Cefalocordados es la ausencia de aletas pares y el desarrollo de tres aletas impares conocidas como pliegues metapleurales. Entre ellas se distingue una aleta dorsal que corre desde la región anterior hasta la región posterior del cuerpo, una aleta caudal, situada en el extremo posterior y una aleta ventral que se extiende desde el atrioporo hasta el ano. Tanto los miómeros como los pliegues metapleurales cumplen una importante función para la natación.

Los Cefalocordados son suspensívoros. En la región anterior presentan un capuchón oral formado por cirros peribucales de naturaleza sensorial que limitan el vestíbulo oral. El agua ingresa al vestíbulo y atraviesa unas bandas ciliadas conocidas como órgano rotatorio de Müller que la conducen hasta la boca, luego es transportada hasta la faringe ubicada en el interior de una cavidad denominada atrio y que comunica al exterior mediante el atrioporo. La faringe presenta una superficie cubierta de cilios y numerosas hendiduras. Además posee un surco llamada endostilo, encargado de secretar un cordón mucoso que aglutina las partículas alimenticias. En este trayecto las partículas de menor tamaño se separan del cordón mucoso y pasan al ciego hepático donde son fagocitadas y digeridas intracelularmente. Las partículas mayores son transportadas a lo largo del intestino para salir al exterior a través del atrioporo.

El intercambio gaseoso se produce a través de la pared del cuerpo. El atrio es un espacio que contiene agua con desechos del sistema respiratorio (luego de atravesar las hendiduras faríngeas) y del sistema excretor. El agua posteriormente es eliminada al exterior a través del atrioporo mediante contracción muscular.

Figura 12.2. Cefalocordado: a. Esquema corporal; b. Corte transversal a la altura de la faringe

Nota: 1. Cirros peribucales. 2. Boca. 3. Cordón nervioso dorsal. 4. Notocorda. 5. Aleta dorsal. 6. Intestino. 7. Miómeros. 8. Aleta caudal. 9. Ano. 10. Gónadas. 11. Hendiduras branquiales. 12. Faringe tremada. 13. Órgano rotatorio de Müller. 14. Ciego hepático. 15. Endostilo.

El sistema excretor está formado por protonefridios situados de a pares dorsalmente a la faringe que se relacionan con el celoma, tienen disposición metamérica (*nefomería*). Cada protonefridio posee un flagelo en su interior que tiene como función la filtración y un efecto de bombeo. A este tipo de protonefridio se lo llama *protonefridio con solenocito*. Cada protonefridio filtra e impulsa los desechos hacia el conducto nefridial que desemboca en el atrio.

Los cefalocordados presentan tres aberturas a lo largo del cuerpo: la boca, por donde ingresa el agua con oxígeno y alimento, el atrioporo cuya función es la salida del agua y las células sexuales y el ano para la eliminación de productos de desecho del tubo digestivo.

El sistema nervioso está formado por un cordón hueco, situado dorsalmente a la notocorda. Este cordón se dilata anteriormente para formar una vesícula cerebral y posteriormente emite nervios en forma alterna a cada miómero. Existen órganos sensoriales asociados a la vesícula cerebral, como una fosa olfatoria, una pequeña mancha ocular u ojo cerebral medio en posición frontal, el surco de Hatschek y células sensoriales en los cirros bucales y la piel. Por otra parte, no presentan órgano auditivo.

Los cefalocordados son dioicos, poseen alrededor de 25 pares de gónadas dispuestas lateralmente ocupando gran parte del atrio en forma metamérica (*gonomería*) a nivel de la faringe. Los óvulos o espermatozoides maduros son liberados a la cavidad atrial y salen por el atrioporo. La fecundación es externa y generalmente crepuscular. A las pocas horas de la fecundación en el agua, nace una larva ciliada que permanece con una vida planctónica durante tres meses. A partir de ese momento se inicia la metamorfosis con la formación del atrio, los pliegues meta-pleurales y un incremento en el número de las hendiduras branquiales. La boca se reduce y se desarrollan en torno a ella todas las estructuras del capuchón oral. La larva se hunde y llega al sustrato donde permanecerá como adulto.

Los cefalocordados presentan una gran distribución, en todos los espacios acuáticos marinos tanto en áreas templadas como cálidas. Si bien tienen preferencias por aguas costeras y tranquilas, algunas especies pasan la mayor parte de su vida formando parte del plancton y otras viven a grandes profundidades. Estos organismos pueden nadar libremente, aunque la mayor parte del tiempo permanecen con el cuerpo semienterrado en el sedimento, con el extremo anterior expuesto para el intercambio con el medio acuático. La importancia de este grupo radica en que su anatomía simple y su posición dentro del linaje de los cordados brindan información valiosa sobre la historia evolutiva de los vertebrados.

Tunicata

Los tunicados conforman un grupo de organismos marinos, solitarios o coloniales, en su mayoría sésiles con pocas especies de vida libre. Fue conocido durante mucho tiempo con el nombre de Urocordados, debido a la posición de la notocorda que se encuentra ubicada en la cola en el estado larval. El nombre Tunicados hace alusión a la presencia de una túnica que rodea al animal, compuesta por un polisacárido denominado tunicina, sustancia muy afín a la celulosa. El tamaño puede oscilar entre varios milímetros y algunos centímetros y presentan coloración variable. Actualmente se conocen alrededor de 3000 especies. La larva de los tunicados posee todas las características distintivas de los Cordados.

Los Tunicados son Deuterostomados, Cordados y comparten un ancestro común con los Cra-neados (=Vertebrados) (Figura 12.1). Se componen de tres clases: la clase Appendicularia, formada por organismos conocidos como Larvaceos, con formas pelágicas (de aguas libres), solitarias, nadadoras y que conservan en la edad adulta la simetría y polaridad típicas de los cordados, incluida la notocorda; la clase Thaliacea formada por especies planctónicas conocidas como salpas, pueden ser formas solitarias o bien coloniales con numerosos individuos creciendo alineados sobre un eje común; por último, la clase Ascidiacea con formas conocidas como ascidias, de vida bentónica (asociados al fondo) en su etapa adulta, solitarias o coloniales.

Los miembros de Ascidiacea son los más comunes, diversos y por lo tanto más conocidos entre los Tunicados. Las ascidias o papas de mar son organismos marinos sésiles en estado adulto, fijos a sustratos duros. El estado larval en cambio, nada libremente y presenta las sinapomorfías características del phylum Cordados, como la presencia de notocorda, el tubo neural dorsal y la faringe tremada. Luego de una etapa libre nadadora, la larva inicia la metamorfosis y busca un sustrato duro adecuado para adherirse en el que desarrollará la fase adulta, allí permanecerá adherida durante toda la vida. En el proceso metamórfico pierde la notocorda.

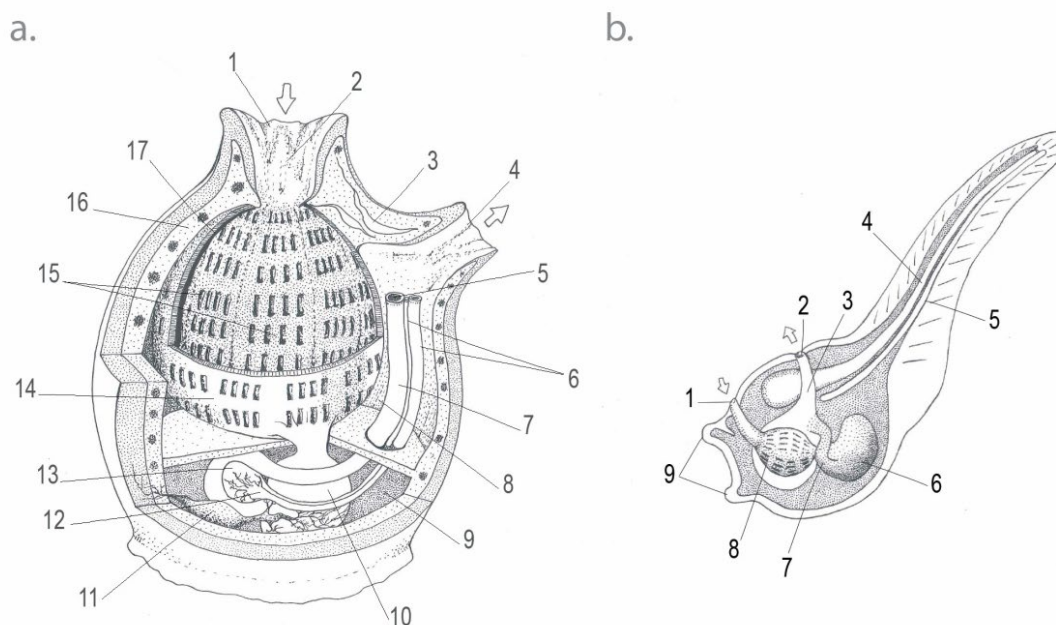
Morfología

La morfología general de una ascidia está basada en las formas solitarias. El cuerpo tiene forma de saco, esférico o cilíndrico, con un sifón oral o inhalante ubicado en el extremo anterior del cuerpo y un sifón atrial o exhalante que indica la cara dorsal en posición lateral (Figura 12.3).

Las formas solitarias pueden vivir separadas o bien agregadas, pero en este último caso poseen una túnica independiente.

Los dos sífonos comunican con el atrio o cavidad atrial que es una gran cavidad interna donde el agua circula libremente. A través del sífon inhalante el agua ingresa a la boca que comunica con la faringe situada en el atrio. La faringe presenta una superficie ciliada y perforada con numerosas hendiduras faríngeas, branquiales o estigmas. El agua circula por estas superficies donde se produce el intercambio gaseoso. Por otra parte, en la faringe se distingue un surco glandular ubicado a lo largo del lado ventral llamado endostilo que puede fijar iodo, igual que la tiroides de los vertebrados. Las ascidias son filtradoras, el endostilo secreta un cordón mucoso que retiene los pequeños organismos que ingresaron con la corriente de agua y que constituyen su alimento. De esta manera las partículas alimenticias son transportadas a través del esófago para llegar al estómago. Los nutrientes luego son absorbidos al llegar al intestino medio. Los desechos son transportados hacia el recto y eliminados a través del ano que desemboca en el atrio. Luego de bañar la faringe, la corriente de agua es dirigida hacia el atrio para ser eliminada al exterior a través del sífon exhalante.

Figura 12.3. *Ascidia*: a. Esquema corporal de un ejemplar solitario;
b. Esquema corporal de una larva



Nota. a. 1. Sífon inhalante. 2. Boca. 3. Ganglio cefálico. 4. Sífon exhalante. 5. Ano. 6. Gonoductos. 7. Intestino. 8. Cavidad atrial. 9. Cavidad visceral. 10. Estómago. 11. Corazón. 12. Ovario. 13. Testículo. 14. Faringe tremada. 15. Hendiduras branquiales. 16. Pared del cuerpo. 17. Endostilo. b. 1. Sífon inhalante. 2. Sífon exhalante. 3. Cavidad atrial. 4. Cordón nervioso. 5. Notocorda. 6. Estómago. 7. Intestino. 8. Faringe tremada. 9. Papilas adhesivas.

En la región basal del cuerpo se encuentra la cavidad visceral donde se alojan los órganos. El sistema circulatorio está formado por un corazón ventral y dos grandes vasos que salen a

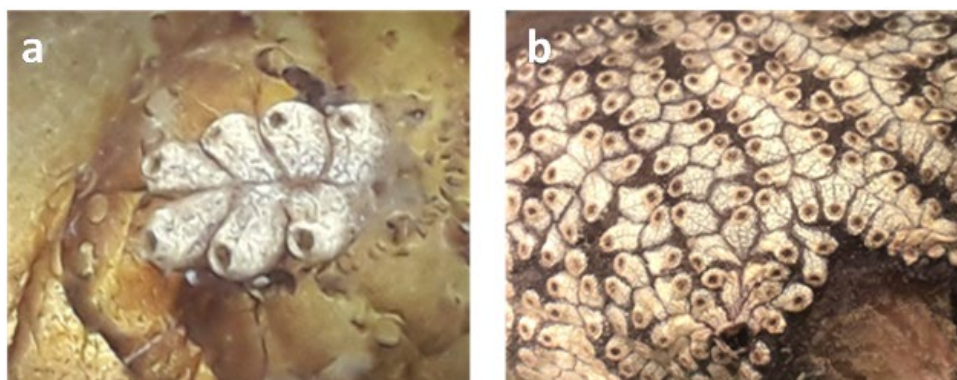
ambos lados del corazón, formando un sistema que desemboca en lagunas sin paredes. Es habitual que la dirección de la circulación sanguínea cambie de sentido, es decir, el corazón envía durante un cierto tiempo la sangre hacia adelante y luego hacia atrás. Como carácter distintivo para el grupo, la sangre contiene alta concentración de elementos muy raros en la naturaleza como vanadio y niobio.

Las ascidias carecen de órganos excretores especiales, algunas especies desarrollan riñones de almacenamiento por acumulación de sustancias de excreción sólidas en células del tejido conjuntivo. El sistema nervioso está formado por un ganglio cefálico pequeño y compacto ubicado en la pared del cuerpo entre los dos sifones.

En las ascidias coloniales los individuos o zooides (clones resultantes por división asexual) presentan un plan corporal similar al de las formas solitarias pero se encuentran unidos entre sí, con distintos grados de complejidad. Pueden estar unidos por estolones o placas basales (colonias simples o ascidias sociales) donde los zooides son independientes; o bien, dentro de una masa común (ascidias compuestas) donde los zooides pueden ser independientes o pueden formar sistemas (estrellados, poligonales, ovalados etc.) alrededor de una cloaca común.

Las ascidias coloniales presentan diversas formas: incrustantes, aplanadas, esféricas, cónicas, piriformes, etc. (Figura 12.4). De igual modo, la coloración es muy variada, desde completamente transparentes hasta intensos colores (rojo, amarillo, anaranjado). No obstante, la forma y la coloración tienen un escaso valor taxonómico ya que existe un acusado polimorfismo en estos caracteres dentro de la misma especie.

Figura 12.4. *Vista general de ascidias coloniales compuestas, Mar del Plata, Argentina*



Nota. a. Inicio de la reproducción asexual con el crecimiento de los primeros zooides; b. Colonia desarrollada.

Reproducción

En forma general, las ascidias presentan una reproducción asexual mediante gemación o estrobilación en formas coloniales. Este tipo de reproducción constituye una estrategia de crecimiento y adaptación. Estos organismos, pueden presentar mecanismos de regeneración, que se producen bajo condiciones ambientales desfavorables, en particular para especies que viven en aguas someras, donde se observa una variación temporal en la temperatura, salinidad,

etc. Estas estrategias de reproducción asexual son muy importantes para las formas coloniales dado que, mientras los zooides pueden conservar el tamaño óptimo para el mecanismo de filtración, la colonia puede incrementar su volumen. Por otra parte, la colonia presenta una forma de crecimiento flexible que permite una adaptación a las condiciones locales tales como topografía, dirección de las corrientes, presencia de otros organismos, etc. Asimismo, los zooides que escapan a la depredación pueden mantener a la colonia hasta que sean regenerados o reemplazados.

La reproducción sexual se produce bajo condiciones ambientales óptimas. Todas las ascidias son hermafroditas, presentan ovario y testículos simples que envían las gametas a través de dos conductos (gonoductos) que desembocan en el atrio. De esta manera las gametas son transportadas con la corriente de agua exhalante hacia el exterior donde se produce la fecundación externa, aunque en las colonias ocurre con frecuencia la fecundación interna. Lo más común es la fertilización cruzada, es decir, la liberación de gametos femeninos y masculinos ocurre en diferentes momentos para evitar la autofecundación. En algunas especies puede ocurrir una incubación dentro del sifón exhalante. El cigoto se desarrolla en una larva similar a un renacuajo microscópico, que mide entre 1-5 mm y nada activamente. Esta larva es transparente, está cubierta por la túnica y en la parte anterior consta de papilas adhesivas. Durante un tiempo la larva posee fototactismo positivo (se acerca a los estímulos de luz), pero al pasar el tiempo desarrolla un fototactismo negativo, que estimula el descenso para fijarse al sustrato utilizando las papilas adhesivas. De esta manera se inicia la metamorfosis con la reabsorción de la cola, desaparición de la notocorda y con una clara simplificación del sistema nervioso. El cuerpo sufre una rotación de manera que la boca y el ano se desplazan hacia el extremo opuesto de la fijación, con la formación y crecimiento de los sifones. Estos cambios graduales conducen al desarrollo de la fase adulta.

En las formas coloniales, los zooides en general son hermafroditas. A diferencia de la mayoría de las ascidias solitarias, la fecundación suele ser interna y con desarrollo vivíparo, encontrándose el óvulo fecundado a lo largo del oviducto en distintas fases de desarrollo incluso hasta la larva completamente formada. Las larvas se pueden localizar en distintas partes del cuerpo o bien dentro de la túnica común, en todos los casos son liberadas al medio con una etapa libre nadadora de menor duración (minutos a horas) que en las ascidias solitarias.

Distribución y hábitat

Las ascidias son importantes colonizadores de ambientes marinos, desde aguas poco profundas y costeras, hasta el mar abierto y grandes profundidades. Si bien la mayor parte de las ascidias adultas viven sujetas a un sustrato duro, es decir, rocas, pilotes, muelles, casco de barcos, plataformas flotantes, etc., algunas especies se desarrollan en fondos blandos de tipo arenoso o lodoso, característicos de zonas profundas. Existen especies que pueden tolerar altos niveles de contaminación orgánica, pudiendo adaptarse y hasta dominar las comunidades que habitan áreas de actividad humana como son los puertos, plataformas flotantes y estructuras sumergidas por el hombre. Algunas especies altamente resistentes, son transportadas por todo

el mundo en el casco de las embarcaciones, desarrollándose en distintas latitudes como especies invasoras y afectando severamente a la fauna marina local.

Un detalle interesante sobre sus adaptaciones al hábitat, son las estrategias de defensa contra la depredación y/o competencia. Por un lado, pueden utilizar una estrategia mecánica, mediante una túnica reforzada con espículas propias o inclusiones de arena, también pueden poseer defensas químicas desarrollando características desagradables para el depredador (pH muy ácido, presencia de vanadio) o bien evitando la epibiosis, es decir, impidiendo la fijación de otros organismos sobre su superficie. Asimismo, pueden evitar la competencia por el substrato mediante la producción de metabolitos secundarios, de este modo repelen el asentamiento de otros organismos.

Fauna argentina de Cephalochordata y Tunicata

Dentro de los cefalocordados se registró *Branchiostoma platae* sobre la costa de la provincia de Buenos Aires. En cuanto a la fauna de tunicados las especies más conspicuas de ascidias solitarias son *Ciona intestinalis*, *Ciona robusta*, *Asciidiella aspersa*, *Styela plicata*, *Styela clava* y *Molgula manhattensis*; entre las formas coloniales se encuentran *Diplosoma listerianum*, *Botryllus schlosseri* y *Lissoclinum fragile*, todas ellas son consideradas especies invasoras para la costa argentina.

Referencias

- Grassé, P. P. (1961). *Précis de Zoologie I- Invertébrés*. Masson y Cie. 461.
- Varela Díaz de la Cuesta, M. (2007). Contribución al conocimiento de las ascidias coloniales (Chordata: Tunicata) de la Antártida Occidental y Región Magallánica. *Tesis Doctoral Nro. 9*. Universitat D' Àlacant, España.

CAPÍTULO 13

Cyclostomata

Nora B. Camino y Sandra E. González

Introducción a los Craniata (=Vertebrata)

Los Craniata (=Vertebrata) son un grupo de animales que incluyen más de 60.000 especies actuales y un abundante registro fósil. Presentan morfologías muy diversas y gran radiación adaptativa lo que ha favorecido la colonización de distintos hábitats. Entre las sinapomorfías del grupo se pueden señalar la presencia de un endoesqueleto de naturaleza ósea o cartilaginosa; una caja craneana (cráneo) que protege al cerebro, a los órganos de los sentidos (vista, olfato y oído) e incorpora el extremo anterior de la notocorda; canales semicirculares en el oído interno; vértebras o esbozos de ellas (=arcualia); crestas neurales y sus derivados; el endostilo que dará origen a la glándula tiroidea y una epidermis pluriestratificada con anexos epiteliales como escamas en reptiles, plumas en aves y pelos en mamíferos.

Al cráneo, abierto ventralmente, se agregan una serie de arcos viscerales diferenciados: el primero es el premandibular, el segundo es el arco mandibular, el tercero es el arco hioideo y luego una serie de siete a cuatro pares de arcos branquiales. La presencia del cráneo va acompañada de una mayor cefalización, la vesícula anterior del tubo nervioso se divide en encéfalo o prosencéfalo que constituye el cerebro, el mesencéfalo se diferencia en tálamo, hipotálamo y lóbulos ópticos, y el rombencéfalo que forma el cerebelo y bulbo raquídeo. Los Craniata poseen 10 a 12 pares de nervios craneales y adquirieron un sistema nervioso autónomo. Como se menciona más arriba el endoesqueleto puede ser cartilaginoso u óseo y presenta adaptaciones y particularidades según los grupos. El cráneo, la columna vertebral, las costillas y el esternón constituyen en conjunto el esqueleto axial. La cintura pectoral, la cintura pélvica, los miembros anteriores y los miembros posteriores conforman el esqueleto apendicular.

En este grupo aparecen también modificaciones en los distintos sistemas. El sistema circulatorio consta de un corazón de posición ventral, que puede poseer de dos a cuatro cámaras, arterias, venas y capilares; con seis pares de arcos aórticos que comunican las aortas dorsal y ventral. El primer y segundo de los arcos aórticos desaparecen, del tercero al sexto son funcionales en peces, convirtiéndose el tercer arco en la arteria carótida, el cuarto arco en la aorta, el quinto arco desaparece y el sexto forma las arterias pulmonares. El líquido sanguíneo está compuesto por glóbulos rojos por la presencia de hemoglobina y por glóbulos blancos. El sistema excretor está conformado por riñones pares de tipo arquinéfrico (en alguna etapa del desarrollo),

pronéfrico (en mixines, embriones de peces y anfibios), mesonéfrico u opistonéfrico (en lampreas, peces y anfibios) y metanéfrico (en amniotas).

Los primeros vertebrados fueron los Ostracodermos (*piel con armadura*), término que agrupa a un conjunto de peces extintos, sin mandíbulas y fuertemente acorazados, con una boca circular sin dientes, filtradores o depredadores de presas blandas. Los vertebrados pisciformes actuales comprenden los ciclóstomos (mixines y lampreas), condriktios, actinoptergios y sarcoptergios.

Antiguamente lampreas y mixines formaban el grupo de los *Agnatha*, pero se trata de un grupo parafilético pues incluye además formas fósiles de peces. El único carácter en común es la ausencia de mandíbulas que es claramente un carácter ancestral (simplesiomorfía) y no una sinapomorfía. Recientemente las filogenias basadas en estudios moleculares confirman que mixines y lampreas conforman un grupo natural (monofilético) al que se denomina Cyclostomata.

Clado Cyclostomata

Las sinapomorfías de los Cyclostomata son: la presencia de un velo, pistón lingual, un conducto esofágico cutáneo, numerosas glándulas mucosas y arcualia (esbozos vertebrales) al menos en alguna etapa del desarrollo. Otras características que comparten los ciclóstomos son la piel desnuda sin escamas y la ausencia de aletas pares. El esqueleto es cartilaginoso con la notocorda persistente y no poseen mandíbulas. Son dioicos y se reproducen con fecundación externa; el cerebro es pequeño, con 10 pares de nervios craneales.

Myxiniformes

Las sinapomorfías de los mixines (Figura 13.1) son la presencia de dos pares de tentáculos rodeando la boca, dos pares de tentáculos rodeando la narina y el conducto esofágico-cutáneo que relaciona el esófago con el exterior. La piel es desnuda, con numerosas glándulas mucosas que desembocan en poros ubicados a lo largo del cuerpo por lo cual se las denomina vulgarmente *anguilas viscosas*.

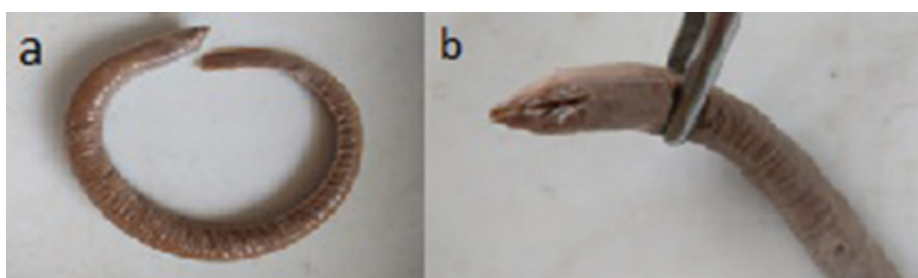
El cráneo de los mixines está formado por tejido fibroso, los ojos están atrofiados y son de posición subcutánea en el adulto, tienen muy desarrollados los sentidos del olfato y tacto y el oído interno posee un canal semicircular; el cerebro no presenta cerebelo.

El sistema digestivo se inicia con una boca que contiene dos placas córneas dentadas a modo de pinzas con las que raspa el tejido de animales muertos o moribundos y una lengua; no presenta estómago, ni pliegues espirales ni cilios. Al alimentarse, y para ejercer una mayor fuerza, pueden realizar un nudo en su propio cuerpo lo que los deja anclados en la presa, permitiéndole arrancar pedazos de ella. En peces moribundos penetran por los orificios naturales, depredando los órganos internos.

No tienen aletas pares, la aleta dorsal se extiende hacia delante por el dorso. Los arcos viscerales forman un canasto branquial que sostiene a las branquias. Poseen de cinco a 16 pares de branquias con un par de aberturas branquiales o una sola abertura donde confluyen ambos conductos colectores. El sistema circulatorio presenta un corazón con dos cámaras: una aurícula y un ventrículo. El sistema excretor con riñones pronéfricos y mesonéfricos. Son dioicos, la fecundación es externa con huevos grandes y el desarrollo es directo.

Los mixines son animales marinos, carroñeros y predadores, de vida libre. En Argentina los podemos encontrar en las costas patagónicas, habitando la plataforma continental. Su piel se utiliza en la industria, por lo que en algunas regiones del mundo sufren la pesca activa.

Figura 13.1. *Myxine*: a. Vista general; b. Detalle de la región anterior



Petromyzontiformes

Las sinapomorfías de los Petromyzontiformes (Figura 13.2), vulgarmente llamados *lampreas*, son: la boca con una ventosa rodeada de *dientes*, la presencia de un velo y de un pistón lingual. De un modo similar a los mixines la piel es desnuda, sin escamas, no poseen aletas pares pero pueden presentar una o dos aletas impares y, a diferencia de ellos, no presentan conducto esofágico-cutáneo. El sistema digestivo no presenta un estómago diferenciado aunque posee pliegues espirales y cilios; son parásitos externos de peces.

El esqueleto es cartilaginoso y la notocorda persistente con esbozos de vértebras; los arcos viscerales forman un canastillo branquial. El corazón es similar al de mixines, con una aurícula y un ventrículo y arcos aórticos en la región branquial. Las bolsas branquiales (siete) presentan aberturas independientes al exterior. Presentan cerebro y cerebelo, ojos bien desarrollados y dos canales semicirculares en el oído. Se caracterizan por la presencia de riñones mesonéfricos.

Las lampreas son dioicas, con fecundación externa y el desarrollo incluye una metamorfosis. El ciclo de vida comienza cuando los adultos remontan los ríos para desovar. En Argentina esta migración ocurre en el Río Negro (Patagonia); al final del ciclo regresan al mar donde alcanzan el estado adulto, es decir son anfibióticos dado que viven en aguas dulces y marinas.

Durante el desarrollo ontogénico de *Geotria australis*, la especie argentina, podemos reconocer cinco estadios distintos:

-Larva Ammocetes: el largo corporal oscila entre 44 y 85 mm y presenta ojos subcutáneos, poco visibles. Posee aletas indivisas, son filtradoras y pueden permanecer en ese estado de tres a

siete años, antes de metamorfosear y migrar al mar; viven semienterrados en la arena del fondo de los ríos.

-Plateia: El largo corporal oscila entre 77 y 86 mm; los ojos son visibles y grandes y las aletas dorsales están separadas. No poseen dientes.

-Macrophthalmia: Presentan dientes córneos bien desarrollados.

-Velascia: El cuerpo es grande y robusto; los bordes del embudo oral presentan papilas y cirros y las aberturas branquiales son conspicuas; se encuentran sexualmente maduros e inician su vida parásita.

-Geotria: El sistema digestivo está semiatrofiado. Desaparecen los dentículos córneos y presentan bolsa gular. Ya no son funcionales las gónadas.

Figura 13.2. Ejemplar adulto de lamprea



Nota. a. Vista general; b. Detalle de la región anterior de una lamprea (bolsa gular presente)

Referencias

- Hickman, C.P.J; Keen S.L.; Eisenhour, D. J; Larson, A. y l'Anson, H. (2020). *Integrated Principles of Zoology*, 18a Ed. New York Mcgraw-Hill.
- Montero, R. y Autino, A.G. (2018). *Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina*. 3ra edición. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Pough, F.H., Janis, C. M. y Heiser, J.B. (2013). *Vertebrate life*. 9a Ed. Prentice-Hall, New Jersey.
- Teóricos de Zoología Vertebrados III (2023). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).
- Ziswiler, V. (1988). *Zoología especial. Vertebrados. Tomo I, Anamniotas*. 2ª Ed. Omega. Print.

CAPÍTULO 14

Chondrichthyes, Actinopterygii y Sarcopterigii

Nora B. Camino, Sandra E. González y Yasmín Croci

Introducción a los Gnathostomata

La aparición de las mandíbulas podría ser el avance evolutivo más importante en la historia de los vertebrados por cuanto permitió acceder a diversas fuentes de alimento y favoreció el desarrollo de formas de mayor tamaño. Entre las sinapomorfías del grupo indudablemente la diferenciación de las mandíbulas es de las más relevantes; se encuentran accionadas por músculos y están provistas de dientes con dentina. Los dientes cortantes facilitan la reducción del alimento a porciones que puedan ser tragadas y los dientes con una morfología más aplanaada permiten moler alimentos duros. Las mandíbulas no se limitan a la captura y desmenuzamiento de presas sino que abren un abanico de funciones como cavar, mover guijarros para construir nidos, retener a la pareja durante el cortejo, sostener o movilizar las crías, etc. El cráneo (parte del esqueleto axial) de los Gnathostomata incluye el *neurocráneo* que protege al cerebro y a las cápsulas sensoriales y el *esplacnocráneo* que comprende los arcos viscerales. El primer arco de esta serie es el mandibular, el segundo arco es el hioideo y luego sigue un número de arcos branquiales.

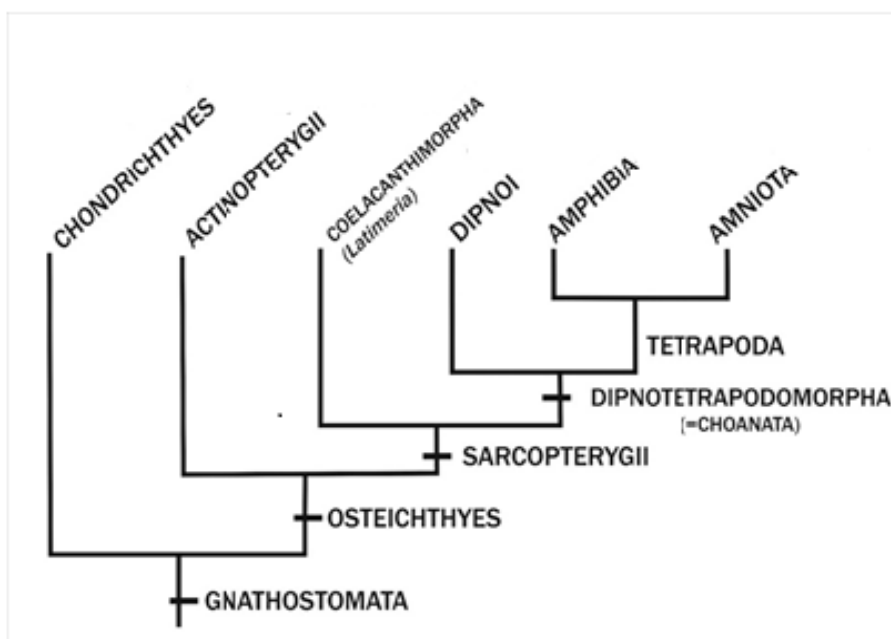
Otras sinapomorfías de los Gnathostomata son la diferenciación del arco hioideo y la división de los arcos branquiales en varios elementos. Por otra parte, se suma la adquisición de la musculatura hipobranquial que permite la inhalación y la alimentación por succión. En el esqueleto apendicular aparecen miembros pares con sus cinturas correspondientes (pectoral y pélvica). Los Gnathostomata son anfirrinios, es decir, los sacos nasales son pares e independientes del canal hipofisario. Respecto del sistema sensorial se encuentran tres canales semicirculares en el oído interno y otolitos.

Otras características de los gnatostomados son que la bóveda craneana envuelve totalmente al encéfalo y el segundo arco visceral constituye las mandíbulas. En peces cartilaginosos hay un neurocráneo cerrado ventralmente por el primer arco visceral o premandibular, le sigue el segundo arco que forma la mandíbula superior o palato cuadrado y la inferior o cartílago de Meckel, luego se encuentra el arco hioideo seguido de una serie de arcos branquiales que sostienen a las branquias. La primera hendidura branquial forma el espiráculo. Surge entonces, la suspensión de la mandíbula, que es la relación del arco mandibular (huesos que forman las quijadas superior e inferior) con el neurocráneo. Se encuentran tres tipos principales de suspensiones: la

anfistíllica: donde el arco mandibular mantiene principalmente sus propias conexiones con el cráneo y secundariamente se sostiene a través del hiomandibular, por ejemplo en peces cartilaginosos; la *hiostíllica*: en la que el arco mandibular se relaciona con el cráneo por el hiomandibular del arco hioideo, por ejemplo en peces óseos teleósteos, y la suspensión *autostíllica*, donde el arco mandibular se relaciona con el cráneo sin intervención alguna del hiomandibular, por ejemplo en tetrápodos.

Aparece un alto grado de cefalización, órganos de los sentidos con cápsulas olfatorias, ópticas y óticas. Se desarrolla la musculatura extrínseca del ojo y presentan uno o dos canales semicirculares en el oído. El cerebro está dividido en tres partes, tienen nervios sensitivos con ganglios, pueden tener canales sensoriales sobre la superficie de cabeza y tronco constituyendo el sistema de la línea lateral. Presentan un corazón muscular único, regulado por el sistema nervioso. El riñón presenta glomérulos; los adultos tienen un riñón de tipo mesonefros o metanefros. La epidermis es pluriestratificada. La digestión es extracelular, el alimento avanza en el sistema digestivo por la acción de la musculatura (no por medio de cilios) y presentan hígado y tejido pancreático. En la Figura 14.1 se presentan las relaciones filogenéticas entre los distintos Gnathostomata.

Figura 14.1. Relaciones filogenéticas entre los distintos Gnathostomata.



Chondrichthyes (peces cartilaginosos: tiburones, rayas y quimeras)

En la Figura 14.2.a se presenta una vista general de un condictio. Entre las sinapomorfías de este grupo se encuentra el esqueleto cartilaginoso con calcificaciones prismáticas; la presen-

cia de aletas (pares e impares). Los machos tienen una modificación de sus aletas pélvicas denominados claspers o mixopterigios, que intervienen en la transferencia de esperma. Las hembras presentan glándulas nidamentales cuya función es secretar la cáscara del huevo. El oído interno está abierto al exterior por medio del conducto endolinfático. El cuerpo está cubierto por escamas de tipo placode. Con numerosas generaciones dentarias (polifiodoncia), sólo en las mandíbulas, con reemplazo linguo-labial de las series dentarias. Presentan cartílagos labiales y electrorreceptores con ampollas de Lorenzini que les permiten detectar campos eléctricos.

Otras características es el cuerpo fusiforme con aletas; las aletas impares son: la caudal, que es heterocerca (asimétrica) cuyo eje axial está dirigido hacia el lóbulo superior de la aleta (epicerca), la aleta dorsal y la aleta anal. Las aletas pares están en relación con las cinturas: aletas pectorales y pélvicas. La boca es subterminal y de posición ventral. Está provista de dientes acrodontes (unidos por ligamento), homodontes (sin diferenciación dentaria) y polifiodontes. Las vértebras son anficélicas, con ambos lados del cuerpo vertebral cóncavo. El estómago es en forma de J, el intestino posee válvula espiral, cuya función es aumentar la superficie de absorción; como glándulas anexas presentan hígado con vesícula biliar y páncreas. El sistema circulatorio presenta un corazón con dos cámaras: una aurícula y un ventrículo, acompañados por un seno venoso y un cono arterial. La circulación es única, la sangre va del corazón a las branquias a oxigenarse para luego seguir a los tejidos y volver al corazón carboxigenada, poseen cuatro pares de arcos aórticos.

Los Condrictios respiran por branquias, pueden tener entre cinco a siete pares y presentan un par de espiráculos detrás de los ojos que no tienen función respiratoria. Las aberturas nasales son ventrales, una incurrente y otra excurrente separadas por un septo incompleto. No presentan vejiga natatoria y por ello el alto contenido de aceites en el hígado contribuye a aumentar la flotabilidad. El cerebro consta de dos hemisferios cerebrales, dos lóbulos ópticos, dos lóbulos olfativos, cerebelo, médula espinal y 10 pares de nervios craneales. Oído interno con tres pares de canales semicirculares.

Los sexos son separados con gónadas pares. En el desarrollo embrionario de los condrictios pueden presentar: 1. Viviparidad: los huevos son retenidos dentro de la hembra y nacen crías que nadan libremente; 2. Oviparidad: los embriones encapsulados en una cubierta coriácea que depositan en el sedimento; 3. Ovoviviparidad: retienen a las crías en el útero materno alimentándose de los nutrientes del saco vitelino hasta que nacen. El desarrollo es directo. Presentan bajas tasas metabólicas por lo que el crecimiento es lento y las especies son muy longevas.

El riñón es opistonéfrico. La mayoría de las especies de tiburones y rayas son marinas, y han resuelto el problema osmótico de la vida en el mar mediante la uremia fisiológica: mantienen concentraciones salinas en sus fluidos corporales iguales a ligeramente superiores a la del medio externo (isosmóticas a hiperosmóticas). El riñón de los tiburones reabsorbe activamente urea, el sodio difunde hacia el interior del organismo a través del epitelio branquial y con la ingesta de alimento. Estos peces no necesitan beber agua ya que la condición hiperosmótica provoca la entrada osmótica de agua a través de las branquias. A su vez, mediante la orina y secreciones de la glándula rectal se eliminan excesos de sales.

Osteichthyes (peces óseos)

Los osteíctios se caracterizan por las siguientes sinapomorfías: el esqueleto está formado por hueso endocondral, presentan grandes huesos dérmicos en el cráneo y la cintura pectoral, y el desarrollo de un opérculo dérmico; las aletas con radios. Presentan una vejiga natatoria derivada del intestino que los ayuda con la flotabilidad; los dientes están implantados en huesos dérmicos. Este grupo incluye a los Actinopterygii (Figura 14.2.b) y a los Sarcopterygii.

Los Actinopterygii

Las sinapomorfías de los Actinopterygii incluyen la presencia de escamas ganoides (con ganoína) de las que derivan las escamas elasmoides. Poseen aletas de tipo ictiopterigia con tendencia a la reducción de elementos basales; generalmente presentan hueso interopercular y no tienen espiráculo (Figura 14.2.b, c y d).

Otras características son el cuerpo fusiforme, con aletas impares y pares. Las aletas impares son la aleta caudal homocerca (simétrica, el eje axial termina en el comienzo de la aleta), la aleta dorsal y la aleta anal; las aletas pares son las pectorales y las pélvicas, relacionadas con sus respectivas cinturas. Las vértebras son anficélicas. La boca es terminal y poseen dientes de tipo acrodonte que se insertan en las mandíbulas, son homodontes ya que son todos iguales y polifodontes por tener muchas generaciones. El sistema digestivo continúa con una faringe, un estómago, hígado, vesícula biliar y páncreas, y termina en el ano. La piel está provista de escamas dérmicas de tipo ganoideas, cicloideas (de bordes lisos) o ctenoideas (con el borde posterior con denticulos). Poseen cuatro pares de branquias soportadas por cuatro arcos branquiales, se alojan en una cavidad branquial y se encuentran cubiertas por un conjunto de huesos que forman el opérculo. Los peces óseos están provistos de una vejiga gaseosa, también llamada natatoria, que los ayuda a flotar. En cuanto al sistema excretor tienen un riñón opistonéfrico. El cerebro presenta dos hemisferios cerebrales, dos lóbulos ópticos, dos lóbulos olfativos, cerebelo, médula espinal y 10 pares de nervios craneales. El oído interno posee tres pares de canales semicirculares. Son dioicos, con gónadas pares y poseen en su mayoría fecundación externa, pueden ser ovíparos u ovovivíparos.

Los Sarcopterygii (peces pulmonados, dipnoos y celacantos)

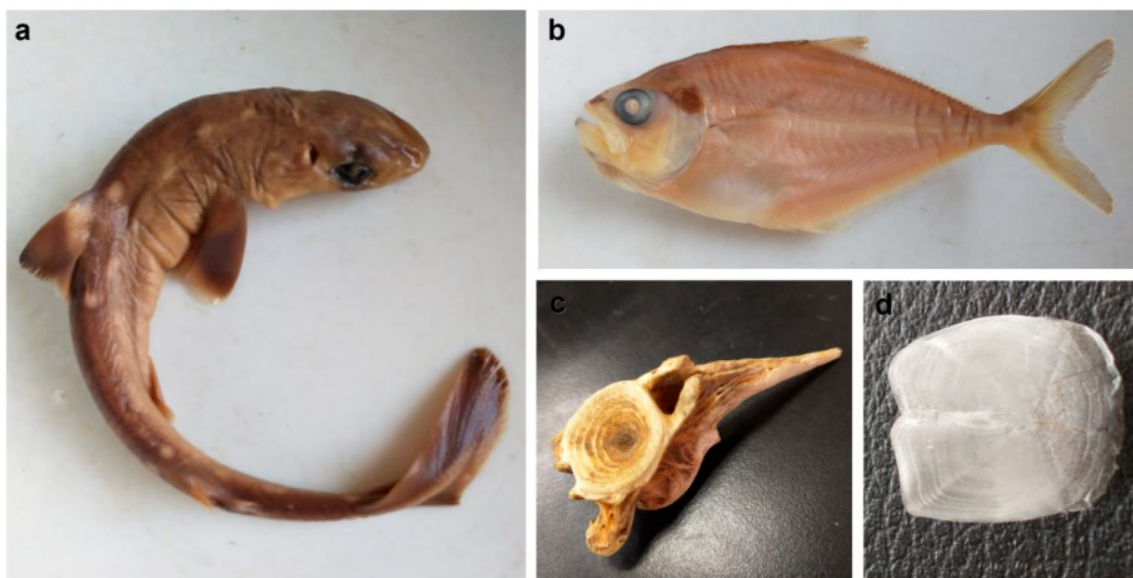
Entre las sinapomorfías de los Sarcopterygii se encuentran sus aletas pares lobuladas, con su base carnosa, de tipo arquipterigio, con una sola hilera de elementos basales, característica homologable con las extremidades de tipo quiridio de los primeros anfibios tetrápodos. El cuerpo

está cubierto por escamas cosmoides (cosmina, de composición similar a la dentina), y los dientes presentan esmalte.

Otras características son el esqueleto óseo, las especies actuales con la aleta caudal diferca, es decir, la columna vertebral llega hasta el extremo de ésta y la membrana se desarrolla simétricamente hacia arriba y abajo de la misma. Los radios dermales son cortos. Presentan cuatro arcos óseos que sostienen las branquias. El corazón presenta dos cámaras, una aurícula y un ventrículo parcialmente tabicado, tienen un seno venoso y un cono arterial y dos circuitos circulatorios. El sistema nervioso tiene cerebro, cerebelo y lóbulos ópticos diferenciados.

Los peces pulmonados o dipnoos conservan características primitivas dentro de los peces óseos, incluida la presencia de aletas lobuladas con un esqueleto interno bien desarrollado. Presentan las narinas en posición interna, placas dentarias y escamas cosmoides reducidas en las formas actuales. La notocorda es persistente. Tienen hábitos depredadores y, en cuanto a su reproducción, son ovíparos. La respiración es branquial y pulmonar, presentando reducción de branquias. Los pulmones pares se constituyen a partir de divertículos ventrales del esófago. En la actualidad, los peces pulmonados sólo viven en África (pez pulmonado africano del género *Protopterus*), Sudamérica (pez de barro, con la especie *Lepidosiren paradoxa*) y Australia (pez pulmonado de Queensland del género *Neoceratodus*). Aunque la vicarianza indicaría que esto representa una distribución antigua limitada al supercontinente mesozoico de Gondwana, el registro fósil sugiere que los peces pulmonados avanzados tenían una amplia distribución en agua dulce y la distribución actual de las especies modernas de peces pulmonados refleja la extinción de muchos linajes tras la ruptura de Pangea, Gondwana y Laurasia.

Figura 14.2. Vistas generales y detalles



Nota. a. Vista general de un condrictio; b. Vista general de un actinopterygio; c. Vértebra anficélica; d. Escama ctenoide

Recursos ictícolas argentinos

Debido a la gran costa y extensa plataforma continental en el Océano Atlántico, existe un gran número de peces de importancia comercial que constituyen más del 4% de las exportaciones del país. Algunos ejemplos son el abadejo (*Genypterus blacodes*), anchoa de banco (*Pomatomus saltatrix*), anchoítas (*Engraulis anchoita*), diversas especies de besugo (en especial el *Pagrus pagrus*) y bacalao austral (*Salilota australis*).

Los peces de agua dulce son aquellos que habitan ríos, lagos, lagunas, arroyos, los cuales presentan una gran diversidad y conforman un gran recurso económico en nuestro país. Los más comunes son: anguila de río, bogón (*Leporinus obtusidens*), carpa (*Cyprinus carpio*), chafalote o machete (*Rhapiodon vulpinus*), dorado o pirayú (*Salminus maxillosus*), pacú o mbiraí-piraí (*Piaractus mesopotamicus*) y surubí manchado (*Pseudoplatystoma corruscans*), entre otros.

Referencias

- Boschi, E. (1997). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Secretaría de Agricultura, Ganadería Pesca y Alimentación.
- Hickman, C.P.J.; Keen S.L.; Eisenhour, D. J; Larson, A. y l'Anson, H. (2020). *Integrated Principles of Zoology*, 18a Ed. New York McGraw-Hill.
- Nelson, J.S, Grande, T.C. y Wilson, M.V.H. (2016). *Peces del mundo*. 5a Ed. John Wiley and Sons, Hoboken.
- Montero, R.y Autino, A.G. (2018). *Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina*. 3ª Ed. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Pough, F.H.; Janis, C. M. y Heiser, J.B. (2013). *Vertebrate life*. 9a Ed. Prentice-Hall, New Jersey.
- Rico, M. R. (2000). *La salinidad y la distribución espacial de la ictiofauna en el estuario del Río de la Plata*. AquaDocs. Colección Tesis en Ciencias Marinas. <http://hdl.handle.net/1834/2603>
- Teóricos de Zoología Vertebrados III (2023). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP)
- Ziswiler, V. (1988). *Zoología especial. Vertebrados. Tomo I, Anamniotas*. 2ª Ed. Omega. Print.

CAPÍTULO 15

Lissamphibia

Miriam C. Pérez

Introducción

El paso de la vida acuática a la terrestre planteó grandes desafíos. El soporte del peso corporal y la locomoción en tierra están ahora condicionados por la fuerza de gravedad por lo que los primeros tetrápodos tuvieron que adaptarse a la nueva situación. Distintas modificaciones en las vértebras como por ejemplo la aparición de zigapófisis y el desarrollo de extremidades fuertes permitieron una adecuada estructura de apoyo. Los miembros reforzados permitieron sostener el peso del animal en aguas poco profundas o incluso abrirse paso en la vegetación. Los sistemas respiratorio, circulatorio, digestivo, excretor, reproductor y nervioso también se modificaron en función de la vida en el ambiente terrestre.

Las sinapomorfías de los tetrápodos son: la adquisición del miembro quiridio, es decir, las extremidades con tres segmentos principales adaptadas a la locomoción en medio terrestre; la aparición del oído medio con columela auris (derivada del hiomandibular); la presencia de cóndilos occipitales y vértebra atlas; zigapófisis en las vértebras; la cintura pectoral que se independiza del cráneo y la cintura pélvica vinculada a la columna vertebral en la región sacra, y la presencia de narinas internas (coanas).

Lissamphibia (= anfibios)

Los anfibios aparecen en el registro fósil durante el período Carbonífero y luego se diversificaron para dar lugar a los tres grupos que llegan hasta la actualidad: Anura (sapos, escuerzos y ranas), Caudata (salamandras y tritones) y Gymnophiona (cecilias) (Figura 15.1).

Las sinapomorfías de este grupo son:

-Presencia de dientes pedicelados: los dientes de los anfibios poseen un pedicelo y una corona con esmalte separados por un tejido fibroso, los pierden con facilidad y deben ser reemplazados periódicamente, son polifiodontes es decir tienen múltiples generaciones dentarias y la implantación puede ser acrodonta o pleurodonta.

-Complejo opérculo-plectro: El oído medio presenta una membrana timpánica externa que amplifica las vibraciones. En la cavidad del oído medio (equivale a la bolsa espiracular de muchos peces) se encuentra la columella auricular (derivada del hiomandibular). La base de la columela

se llama plectro y apoya sobre la ventana oval del oído interno. Junto al plectro aparece otro hueso independiente, llamado opérculo. Mientras que las vibraciones que viajan por el aire inciden sobre el tímpano, las que viajan por el sustrato se transmiten al oído interno a través del miembro anterior, un músculo y el opérculo.

-Bastones verdes en la retina: células particulares responsables de la visión periférica y nocturna y a su vez capaces de detectar movimientos.

-Papila anfibia: ubicada en la cápsula ótica, capta señales acústicas de baja frecuencia.

-Presencia de glándulas cutáneas, mucosas y granulares: los anfibios carecen de escamas (excepto los gimnofiones) y su piel es rica en glándulas y pigmentos. Algunas glándulas cutáneas secretan lípidos con los que ciertas ranas untan el cuerpo para evitar la desecación. Las glándulas mucosas tienen como función mantener la humedad y son fundamentales para la respiración cutánea; las glándulas granulares portan veneno en ciertas especies.

-Respiración cutánea, bucofaríngea y pulmonar: La mayoría de los anfibios adultos respiran por pulmones. Las salamandras son la excepción dado que carecen de pulmones y la respiración se produce a través de la piel o por medio de branquias externas que se ubican a los lados de la cabeza.

Características anatómicas

Esqueleto

El cráneo de los anfibios se caracteriza por la pérdida de osificaciones y por poseer las órbitas oculares abriendo en el techo de la boca; dos cóndilos occipitales articulan con la primera vértebra de la columna. La columna tiene sólo una vértebra sacra, las costillas están acortadas y se encuentran cuatro dígitos en los miembros anteriores.

Sistemas respiratorio y circulatorio

En los estadios larvales la respiración es branquial, en el caso de las larvas (renacuajos) inicialmente las branquias son externas y luego se hacen internas. Los anfibios utilizan tres tipos de mecanismos para el intercambio gaseoso: cutáneo, pulmonar y branquial. Los Anuros adultos utilizan mayoritariamente la respiración pulmonar; sin embargo, la respiración cutánea es la más empleada durante períodos de hibernación. De todas maneras, cuando la respiración pulmonar es la más empleada, el oxígeno ingresa por los pulmones pero la mayor parte del dióxido de carbono es eliminado por la piel.

El corazón de los anfibios consta de tres cámaras, dos aurículas y un ventrículo. Con los anfibios aparece la doble circulación de la sangre, es decir, un circuito menor (corazón-pulmón-corazón) y un circuito mayor o también llamado sistémico (corazón-cuerpo-corazón). La sangre carboxigenada que llega proveniente del cuerpo va a la aurícula derecha, de allí pasa a la parte derecha del ventrículo y es conducida hasta los pulmones para oxigenarse. Desde los pulmones la sangre oxigenada regresa a la aurícula izquierda, va a la parte izquierda del ventrículo y de

allí es distribuida a todo el cuerpo. Si bien el ventrículo no está dividido, hay mecanismos de contracción que hacen que los dos tipos de sangre tiendan a permanecer separados, es decir, que no se mezclen, optimizando de este modo la oxigenación.

Sistema digestivo

Los anfibios adultos son en su mayoría carnívoros, se alimentan de insectos, arañas, caracoles y lombrices. Atrapan a sus presas mediante movimientos rápidos de su lengua pegajosa que está implantada en la parte anterior de la boca. El intestino de los adultos es corto, característico de una dieta carnívora. En aquellos anfibios que tienen dientes, por ejemplo las ranas, éstos se encuentran implantados en los premaxilares, maxilares y vómers (techo de la boca) y se utilizan para agarrar presas, no para masticar. Son acrodontes, homodontes y polifidentes, otros anfibios carecen de dientes, por ejemplo los sapos. Las larvas de anfibios son generalmente herbívoras, se alimentan de algas y restos vegetales; poseen un intestino largo, enrollado en espiral, que resulta necesario para degradar la celulosa previamente a su absorción.

Sistema excretor

Los anfibios tienen riñones opistonefricos, filtran los desechos de la sangre y combinados con agua forman la orina. La orina llega a la vejiga a través de los uréteres y sale al exterior a través de la uretra. Dado que los anfibios se encuentran relacionados a cuerpos de agua dulce existe el riesgo de una gran incorporación de agua a través de la piel por ósmosis. Por esta razón liberan una gran cantidad de orina diluida que está compuesta fundamentalmente por urea, una molécula menos tóxica que el amoníaco. En la vejiga se reabsorben iones y sales de manera tal de mantener el equilibrio interno.

Sistema reproductor y reproducción

Los anfibios poseen sexos separados, con un par de testículos y un par de ovarios. Los períodos de reproducción ocurren durante la primavera ya que durante la estación fría los adultos se encuentran aletargados. En la mayoría de las especies de anuros, los machos producen patrones de sonido únicos para atraer a las hembras. Estos sonidos son generados por las cuerdas vocales que vibran cuando el aire pasa desde y hacia los pulmones. El proceso metamórfico de los anfibios está regulado por la glándula tiroidea y su hormona tiroxina. La fecundación es externa y ocurre en el agua (Figura 15.2); esto es, a medida que la hembra libera óvulos el macho los fecunda, son ovulíparos. El desarrollo postembrionario de los anuros comienza una vez fertilizados los huevos; dado que no poseen membranas extraembrionarias (son anamniotas) aparecen estrategias de protección contra la desecación y la predación, por ejemplo nidos de espuma en especies de ranas o cintas gelatinosas que flotan en el agua en especies de sapos. De allí eclosiona una larva que posee una cabeza diferenciada con una boca provista de mandíbulas queratinizadas (con las que puede raspar el alimento), un tronco y una cola. A los lados de la cabeza se encuentran las branquias externas. La metamorfosis continúa con la aparición de los miembros, primero los posteriores y luego los anteriores, las branquias se hacen internas y la

cola se reduce. El intestino se acorta por el cambio de una dieta herbívora a carnívora; se reabsorben las branquias y se desarrollan los pulmones. En los Gymnophiones los machos poseen un órgano copulador (faldeo); la fecundación es interna y el desarrollo puede ser interno o externo con larvas presentes, o con desarrollo directo. La mayoría de los Caudata (por ejemplo, salamandras, tritones y axolotes) ponen huevos en tierra, en microhábitats húmedos y tienen un desarrollo directo. La fecundación puede ser externa o interna pero sin órgano copulador.

En algunas poblaciones de axolotes (*Ambystoma* sp.) distribuidos en México y Estados Unidos, la insuficiencia de hormona tiroidea impide que se complete la metamorfosis y esto redundando en que mantienen caracteres juveniles durante toda la vida, como por ejemplo las branquias externas y la aleta dorsal. Las gónadas en cambio logran alcanzar la madurez y permite la reproducción por singamia. Este proceso evolutivo por el cual el desarrollo somático se retrasa conservando una morfología característica del estadio preadulto o larvario pero alcanzando la maduración sexual se denomina *neotenia*.

Sistemática

Orden Gymnophiona: cecilias

Los gimnophiona son anfibios sin miembros, con el cuerpo alargado, segmentado en anillos, sin extremidades ni cinturas. Poseen escamas dérmicas embebidas en la piel; tienen hábitos cavadores o acuáticos y se alimentan de presas pequeñas (termitas, gusanos, insectos). Las sinapomorfias del grupo son: presencia de faldeo (órgano copulador) y un tentáculo entre el ojo y la narina que utiliza en la captación de señales químicas.

Orden Anura: sapos, ranas, escuerzos

Los anuros son anfibios sin cola en el estado adulto (Figuras 15.3 a-d). Con las extremidades posteriores significativamente más largas que las anteriores; presentan fusión del radio y ulna en el miembro anterior y de la tibia con la fíbula en el miembro anterior, conformando un hueso único en cada miembro. Poseen un íleon alargado en la cintura pélvica y presentan la fusión de las vértebras caudales formando el urostilo.

Orden Caudata: salamandras y tritones

Los caudados se distinguen fácilmente de otros anfibios sobre la base de varios caracteres morfológicos incluida la presencia de una cola en todas las larvas, juveniles y adultos. Las extremidades traseras y delanteras son aproximadamente del mismo tamaño y se extienden en ángulo recto desde el cuerpo alargado y cilíndrico.

Fauna de anfibios de Argentina

Uno de los géneros más comunes en Argentina es *Rhinella* que incluye varias especies con una distribución muy amplia. *Rhinella dorbignyi* (sapito cavador) es una de las especies más comunes, se encuentra en jardines y parques habitando cuevas que construye con sus patas traseras, se alimenta de pequeños insectos y arácnidos y se reproduce en charcas que se forman después de las lluvias. *Rhinella arenarum* (sapo común) se distribuye por todo el país, habita pastizales abiertos y se alimenta de insectos, se caracteriza por tener la piel verrugosa. *Rhinella diptycha* (sapo cururú) es considerada la especie más grande de Argentina, el cuerpo es globoso, robusto y alcanza 21 cm de longitud, tiene hábitos nocturnos y habita los bosques ribereños, es insectívoro. Entre las ranas *Melanophrynischus klappenbachi* es una especie común distribuida en el norte de Argentina, Paraguay y Brasil, su hábitat natural son las zonas arbustivas tropicales y subtropicales (Figuras 15.3 c y 15.3.d). Otra especie común es *Cerato-phrys ornata* llamada vulgarmente *escuerzo*, mide entre 8 y 13 cm y se caracteriza por sus colores llamativos. Actualmente es una especie vulnerable a nivel nacional producto de la declinación de los pastizales nativos. Entre las especies de ranas, la más conocida es la ranita del zarzal *Boana pulchella* que, como carácter distintivo, presenta discos adhesivos en los extremos terminales de los dedos. Se alimentan de arácnidos e insectos.

Figura 15.1. Árbol filogenético de *Lissamphibia*

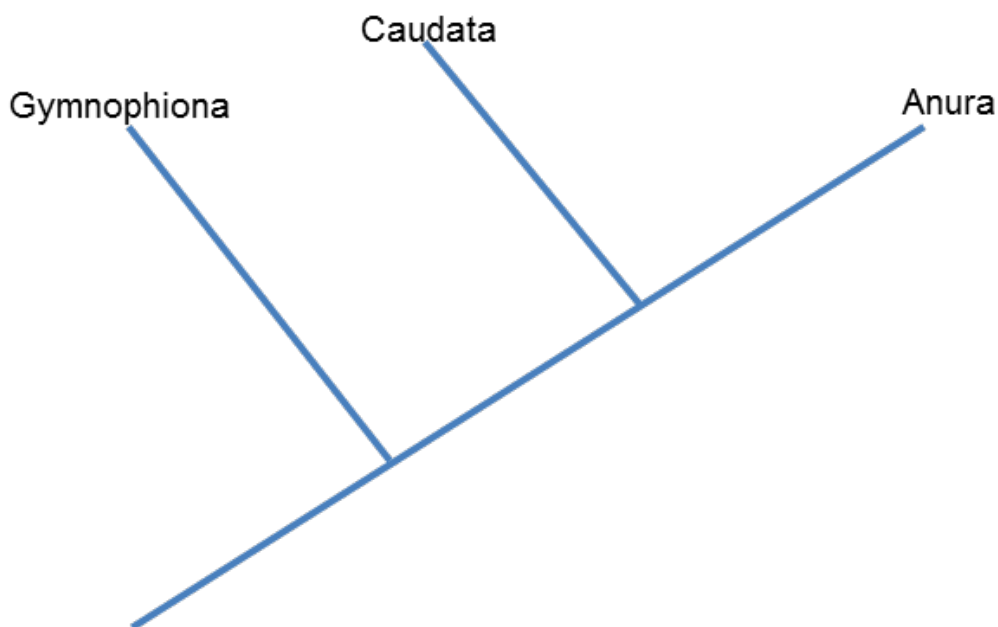
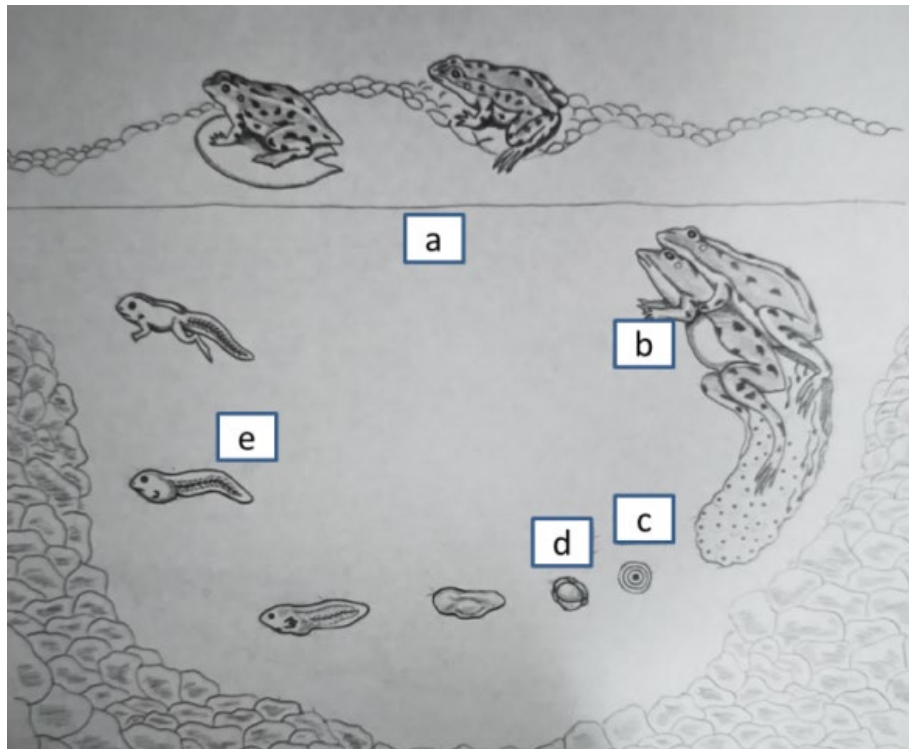
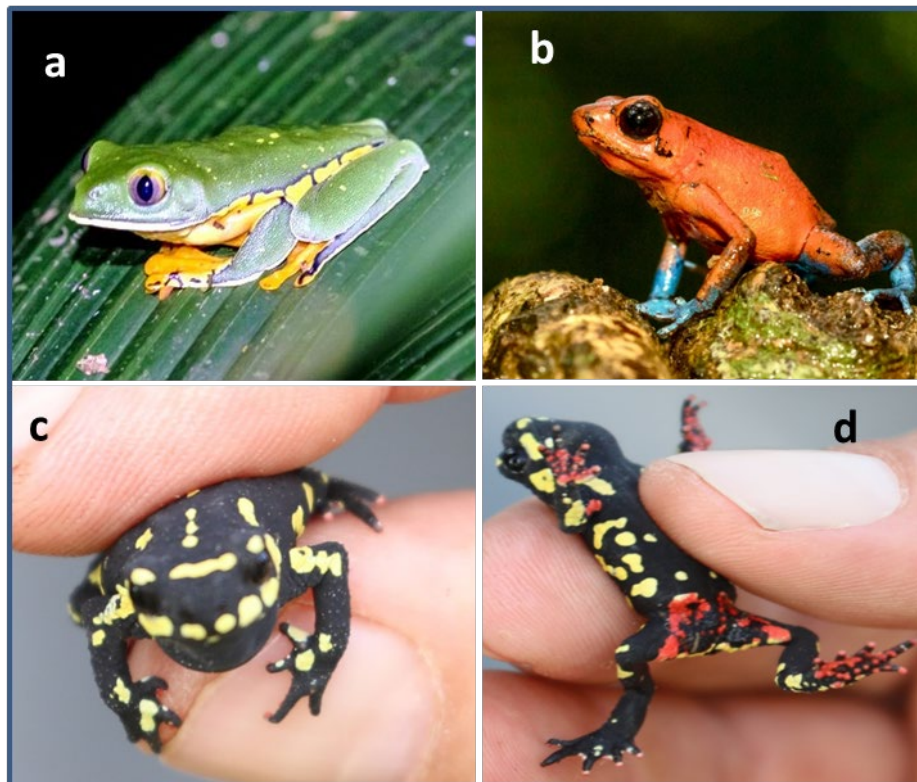


Figura 15.2. Ciclo de vida de un anfibio Anura



Nota. a. Reabsorción de la cola y madurez sexual; b. Amplexo y fecundación; c. Huevos rodeados de una cubierta gelatinosa; d. Segmentación; e. Etapas de desarrollo de los renacuajos.

Figura 15.3. Algunos ejemplares de Lissamphibia



Nota. a. *Pithecopus hypochondrialis*, Costa Rica; b. *Oophaga pumilio*, Costa Rica.; c y d. *Melanophryniscus klappenbachi*, Formosa, Argentina.

Referencias

- Tata, J. (2006). Amphibian metamorphosis as a model for the developmental actions of thyroid hormone. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 246, 10-20.
- Teóricos de Zoología Vertebrados III. (2023). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).

CAPÍTULO 16

Sauropsida: Lepidosauria, Chelonia y Archosauria (Crocodylia)

Miriam C. Pérez

Introducción

La adquisición del huevo amniota representó un paso clave para los vertebrados. Los Amniota en su conjunto conforman un grupo monofilético que incluye a tuataras, lagartos, serpientes, tortugas, cocodrilos, aves y mamíferos. (Figura 16.1).

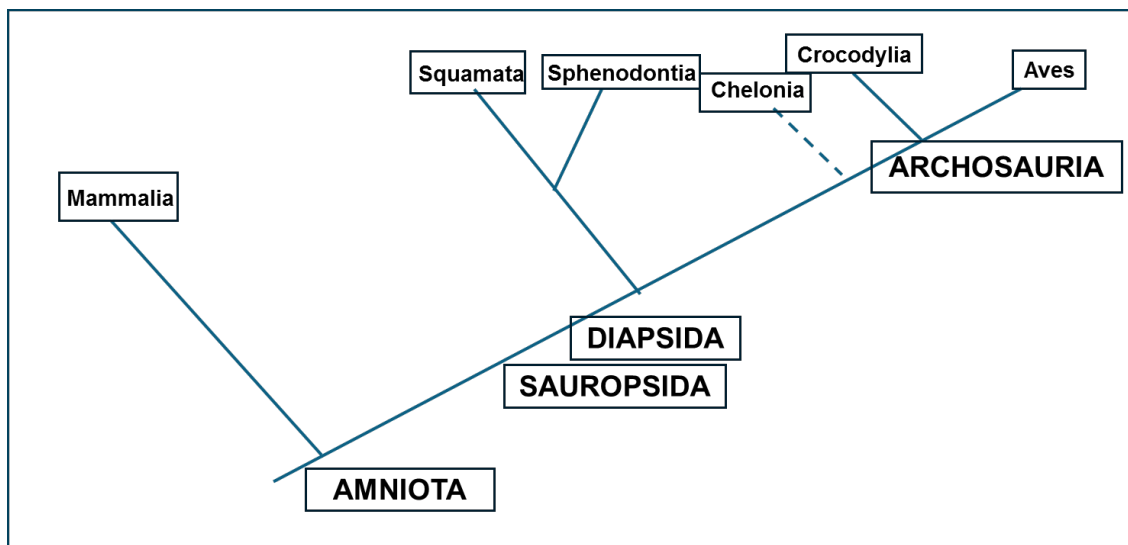
Las principales características que comparten los Amniota son: la presencia de una piel engrosada, queratinizada y menos permeable al agua; ventilación pulmonar mucho más efectiva que en anfibios; mandíbulas fuertes; un sistema circulatorio con mayor presión, con el corazón que tiende a compartimentarse separando circuitos de sangre oxigenada y carboxigenada; la excreción mediante productos nitrogenados menos tóxicos (urea, ácido úrico) y un avance importante en el desarrollo del cerebro y de los órganos de los sentidos.

Sauropsida

Los Sauropsida son tetrápodos amniotas, con extremidades provistas generalmente con cinco dedos que les permiten distintos tipos de locomoción, tales como correr, trepar y nadar. En muchos linajes de este grupo las extremidades son vestigiales y en algunos casos están ausentes. En las Aves, el miembro anterior puede transformarse en alas.

El tegumento se caracteriza por poseer pocas glándulas y diversas estructuras para evitar la desecación; se encuentran escamas epidérmicas queratinizadas, placas dérmicas óseas, plumas, etc. Respecto de los hábitos alimenticios, la mayoría de los saurópsidos son carnívoros y sólo entre los quelonios, saurios y aves existen formas herbívoras.

Los Sauropsida poseen un cráneo diápsido, es decir, con dos fenestras temporales. Este grupo incluye a los Lepidosauria (Squamata y Sphenodontia), Chelonia y Archosauria (Crocodylia y Aves).

Figura 16.1. Relaciones filogenéticas entre los grupos de Amniota

Por conveniencia llamamos *reptiles* a aquellos amniotas que incluyen lagartos, serpientes, tuataras, anfisbenas, cocodrilos y tortugas. Sin embargo, el taxón Reptiles no es considerado válido dado que no es un grupo monofilético, conforman un grupo parafilético porque excluyen a las Aves. Sauropsida forma un grupo monofilético, dado que presentan rasgos en común como características del cráneo, piel fundamentalmente sin glándulas y la presencia de un tipo especial de queratina.

Los Sauropsida presentan sistemas muy desarrollados. La respiración es, en todos los casos, pulmonar y el corazón es tricameral, con dos aurículas y un ventrículo parcialmente tabicado o bien tetracameral como en los cocodrilos y en las aves, en estos últimos el corazón posee cuatro cámaras (corazón tetracameral) con dos aurículas y dos ventrículos y con los circuitos pulmonar y sistémico completamente separados, es decir, sin mezcla de sangre oxigenada y carboxigenada; en estos animales los glóbulos rojos (células de la sangre) son nucleados. La excreción se lleva a cabo por medio de riñones metanéfricos y la orina final es abundante en ácido úrico.

El cerebro es complejo y poseen 12 pares de nervios craneales. La quimiorrecepción está muy especializada en las serpientes y en muchos lagartos para lo cual poseen epitelios olfativos ricamente innervados. Por su parte en las aves el sentido de la vista está muy desarrollado y el cerebelo, que coordina la posición de los músculos y el equilibrio, es de mayor tamaño que en los reptiles.

Lepidosauria

Lepidosauria es el grupo que incluye a tuataras, lagartos, iguanas, anfisbenas, culebras y víboras. Son saurios con el cuerpo cubierto por escamas de origen ectodérmico de variada morfología; la piel se encuentra queratinizada y eventualmente la pueden mudar.

El cráneo es diápsido, en la mayoría modificado y con diverso grado de movilidad (cinetismo). Poseen una cola larga, a veces prensil aunque en algunas especies se encuentra reducida. En muchos casos la cola presenta autotomía, es decir, que pueden desprenderse de ella cuando se ven amenazados y luego regenerarla.

La implantación dentaria es acrodonte o pleurodonte; la lengua puede presentar el extremo anterior bífido y la abertura cloacal se dispone transversalmente al eje axial del cuerpo.

Existe una gran diversidad de modos reproductivos, pueden ser ovíparos o vivíparos. Algunas familias de lagartijas y serpientes pueden reproducirse por partenogénesis, en cuyo caso toda la descendencia son hembras. Los machos pueden presentar hemipenes o carecer de órgano copulador, en éstos la cópula se lleva a cabo por aposición de cloacas.

Viven en todo tipo de ambientes terrestres, en agua dulce y algunos son marinos. Aunque algunos son herbívoros (por ejemplo: iguanas), la gran mayoría son animalívoros depredadores, algunos cazan al acecho y otros buscan activamente a sus presas que pueden ir desde larvas y pequeños insectos hasta búfalos, dependiendo del grupo.

Sphenodontia

Los Sphenodontia actuales (tatuas) están representados sólo por dos especies, *Sphenodon punctatus* y *S. guntheri*, con poblaciones esparcidas en islas al Norte de Nueva Zelanda donde suelen compartir las cuevas con colonias de aves marinas. *S. guntheri* es una especie amenazada y sólo existe una población de unos 300 individuos.

Son animales de aspecto semejante a iguanas, con espinas dorsales sobre el cuello y la cabeza (más marcadas en el macho que en la hembra) y cola gruesa. Alcanzan casi los 80 cm de longitud incluyendo la cola y pesan menos de un kilogramo. El cráneo es diápsido típico con dientes acrodontes que no se reemplazan. Son animales longevos y mantienen el crecimiento por más de 50 años. Alcanzan la madurez sexual alrededor de los 20 años, se reproducen sólo cada tres o cuatro años y la incubación dura de 12 a 15 meses. Emiten vocalizaciones, el macho carece de órganos sexuales externos y la cópula es por aposición de cloacas.

Son cavadores y de hábitos nocturnos, durante el día pueden asolearse y elevar su temperatura por lo que se cree que esta capacidad nocturna constituye una especialización. Se alimentan de invertebrados o pequeños vertebrados.

Squamata

Lagartijas y serpientes presentan el cráneo diápsido modificado y con mucha movilidad (estreptostilia) (Figura 16.2.a). Por otro lado, las anfisbenas son cavadoras y el cráneo es compacto, por lo que pueden cortar porciones de la presa con sus dientes.

Entre las lagartijas existe una gran variedad de tamaños, desde formas diminutas como por ejemplo algunos geckos que miden apenas unos 3 cm, hasta grandes lagartos como el monitor o dragón de Komodo que llega hasta 3 m y pesa unos 75 kg. De todas maneras la mayoría de las especies actuales pesan menos de 20 g en su etapa adulta y son insectívoras.

Son animales muy adaptables que ocupan una gran diversidad de ambientes. Existen formas arborícolas muy especializadas como los camaleones con sus patas con algunos dedos dirigidos

hacia delante y otros hacia atrás, una larga lengua pegajosa y ojos que se mueven independientemente. Las formas de mayor tamaño suelen ser herbívoras; una excepción es el lagarto monitor que puede cazar inclusive búfalos de agua.

Hay especies de lagartos que son carroñeros y otras especies son venenosas. *Heloderma suspectum* y *H. horridum* son dos especies de lagartos que se distribuyen en zonas áridas del sudoeste de Estados Unidos y México, poseen un veneno neurotóxico que se libera por surcos en los dientes inferiores.

Los monitores (fam. Varanidae) son lagartos diurnos y robustos, que incluyen desde formas pequeñas, de apenas 20 cm y 20 g, hasta el dragón de Komodo de 3 m y 50 kg. Se distribuyen en una gran variedad de ambientes, incluso hay especies marinas. Algunos se alimentan de carroña y los de mayor tamaño son depredadores de grandes mamíferos como ciervos y búfalos. Se distribuyen en islas de Indonesia, Malasia, Papúa Nueva Guinea, Australia y África.

Las anfisbenas, también llamadas vboritas ciegas, son formas fosoriales con un cráneo fuerte adaptado para cavar; con miembros reducidos o, en la mayoría, ausentes. En las anfisbenas y serpientes se reduce uno de los pulmones.

Las serpientes (Figura 16.2.b) incluyen unas 2500 especies que van desde formas pequeñas de apenas 10 cm, fosoriales y que se alimentan de termitas, hasta las grandes víboras constrictoras que alcanzan unos 10 metros y se alimentan de vertebrados grandes que matan por sofocación. Presentan cráneos mucho más flexibles que los lagartos y la gran movilidad craneana les permite avanzar en lugares estrechos y alimentarse de presas más grandes que su boca. En su gran mayoría carecen de miembros y cinturas.

Como se mencionara más arriba, la quimiorrepción es importante para detectar presas. La lengua bífida, movida por el aire, les permite percibir gradientes químicos; recoge moléculas, las dirige hacia un sector con epitelio olfatorio en el techo de la boca (órgano vomero-nasal o de Jacobson), éste transmite la información al cerebro donde se traduce en un impulso nervioso y de este modo se identifican los olores. El órgano de Jacobson es el que capta las señales químicas, detecta la presencia de posibles presas, predadores o actúa en el reconocimiento de feromonas involucradas en el apareamiento.

Las formas venenosas tienen un órgano termorreceptor llamado foseta loreal que les permite detectar la presencia de presas de acuerdo a la emisión de calor. Este órgano responde a la energía radiante infrarroja y son especialmente sensibles al calor emitido por aves y mamíferos de cuerpo caliente que son su alimento.

Otras especies no constrictoras utilizan la vista para orientarse, especialmente las serpientes arborícolas; se caracterizan por presentar el cuerpo muy alargado de modo tal de poder distribuir el peso entre las ramas y desde esa posición ubicar a sus presas.

Sólo un 20% de las serpientes son venenosas. El veneno proviene de glándulas salivares modificadas y la forma de inyectarlo puede ser a través de colmillos con un surco por donde discurre o directamente corriendo por un tubo dentro del diente a modo de aguja hipodérmica.

Las víboras de la familia Viperidae tienen colmillos tubulares móviles, muy desarrollados, ubicados en un maxilar móvil en la parte anterior de la boca. Cuando la boca está cerrada los colmillos se encuentran en una vaina membranosa, mientras que cuando la víbora ataca se activan músculos y huesos que abren la boca y otros que mueven los maxilares levantando los colmillos. Los colmillos se clavan en la presa y se inyecta veneno. Una víbora venenosa libera inmediatamente a su presa después de la picadura y la sigue hasta que queda paralizada o muerta.

Otras especies venenosas tienen los colmillos permanentemente erectos en la parte anterior de la boca como, por ejemplo, las cobras, mambas y corales.

Químicamente muchos componentes del veneno son combinaciones de proteínas, algunas enzimáticas y otras no enzimáticas. Los venenos pueden ser neurotóxicos y hemolíticos en diferentes proporciones. Los mayormente neurotóxicos impactan en el sistema nervioso bloqueando, principalmente, la innervación del diafragma y por ende provocando asfixia. Los predominantemente hemolíticos destruyen los glóbulos rojos y los vasos sanguíneos provocando hemorragias internas.

Las culebras, por el contrario, son en su mayoría carentes de veneno. Las culebras venenosas tienen colmillos fijos en la parte posterior de la boca y presentan otras estrategias para atrapar a sus presas, por ejemplo, las boas se dejan caer desde los árboles sobre sus presas, se enroscan en ellas y por constricción las sofocan.

Chelonia

Las tortugas modernas son los Chelonia (Figura 16.2.c); junto con formas fósiles, primitivas y con dientes, se agrupan en Testudines. En cuanto al origen del grupo existen controversias, dado que algunos investigadores consideran que el cráneo anápsido, es decir sin fenestras temporales, deriva de un cráneo diápsido en tanto que otras corrientes no comparten esta hipótesis.

El carácter distintivo es la presencia de un caparazón constituido por un espaldar y un plastrón o peto, formados por placas óseas de origen dérmico recubiertas por escamas córneas de origen epidérmico. Las suturas de los huesos y las de las escamas están intercaladas, dando más rigidez a la estructura. En el caparazón están incluidas las espinas neurales de las vértebras dorsales, las costillas y elementos de la cintura escapular.

Carecen de dientes y ambas quijadas están recubiertas por un estuche córneo.

Como otros saurópsidos, las tortugas son ectotermas pero pueden regular la temperatura de diferentes maneras. Por ejemplo, las tortugas acuáticas salen a tomar sol, mientras que las terrestres pueden termorregular moviéndose entre el sol y la sombra.

Son animales longevos y por lo tanto su comportamiento es difícil de estudiar sistemáticamente. Sin embargo, se pudo comprobar que utilizan señales táctiles, visuales y olfatorias; las tortugas acuáticas diferencian machos y hembras por patrones de coloración, en tanto que las tortugas terrestres emiten vocalizaciones y liberan feromonas.

En cuanto a la reproducción, las tortugas son ovíparas y de fecundación interna. Las hembras hacen nidos para incubar los huevos cavando con sus miembros anteriores. Factores abióticos

como temperatura, humedad y concentración de oxígeno y dióxido de carbono afectan el desarrollo de los embriones pudiendo ser letales las temperaturas muy bajas o muy altas.

En algunas tortugas, así como en lagartijas y cocodrilos, el sexo está determinado por la temperatura; las temperaturas altas suelen producir descendencia de igual sexo que el mayor de los progenitores que, en las tortugas, generalmente son las hembras. Cuando nacen las crías no hay cuidados parentales pero se ha podido comprobar comportamientos de interacción entre juveniles.

Dentro de los quelonios se encuentran dos grandes grupos: Cryptodira y Pleurodira. Las tortugas Cryptodira constituyen el grupo dominante y el único que se encuentra en el hemisferio Norte. En América del Sur hay criptodiras acuáticas y terrestres, en África sólo especies terrestres y no hay tortugas en Australia.

Las tortugas Cryptodira se caracterizan porque la cabeza se retrae plegando el cuello en el plano sagital. Las tortugas Pleurodira se distribuyen exclusivamente en el Hemisferio Sur, son acuáticas y el cuello tiene vértebras especializadas que le permiten retraerse lateralmente en tres pliegues.

Figura 16.2. Algunos *Sauropsida* representativos



*Nota. a. Lagarto overo, Isla Nazar Anchorena (Delta del Río de la Plata);
b. Serpiente, Pantanal (Brasil); c. Galápagos, Islas Galápagos, Ecuador.*

Sauropsida. Archosauria: Crocodylia

Los cocodrilos y las aves son los únicos sobrevivientes de Archosauria, un grupo preponderante entre los amniotas mesozoicos, con una diversidad que abarca a dinosaurios, pterosaurios y otras formas. Este capítulo se incluirá solamente a los Crocodylia y el capítulo 17 se referirá a Aves.

Las sinapomorfías de los Archosauria incluyen la presencia de una fenestra preorbitaria y una fenestra mandibular; los miembros ubicados por debajo del cuerpo (favorece la respiración durante la locomoción), un cuarto trocánter en el fémur y reducción o ausencia del quinto dedo. Los dientes, cuando están presentes, están comprimidos lateralmente y presentan bordes aserrados; el sistema digestivo posee una porción musculosa (molleja) para triturar los alimentos y el corazón es tetracamerado, lo que impide la mezcla de sangre oxigenada de la carboxigenada. Presentan cuidados parentales antes y después del nacimiento.

Crocodylia

Los cocodrilos son animales semiacuáticos; algunos pueden pasar mucho tiempo en grandes cuerpos de agua dulce o marina, pero todos ponen sus huevos en tierra firme. El tamaño va desde 1,5 m a 7 m y los machos son mayores que las hembras. La piel presenta escamas córneas y escudos óseos constituyendo una especie de armadura; las escamas no se superponen y se reemplazan individualmente. Los ojos se ubican en la parte dorsal del cráneo y están muy cerca entre sí lo que les permite una visión binocular. Las narinas se ubican dorsalmente, están elevadas en el extremo del hocico y se encuentran separadas de la cavidad oral por un tabique formado por distintos huesos que forman el paladar secundario. Esta condición les permite respirar aún con la mayor parte del cuerpo bajo el agua y mientras tienen alimento en la boca.

Los cocodrilos son carnívoros y se alimentan de peces y otros vertebrados, presentan dientes con implantación tecodonte y que pueden reemplazarse indefinidamente. La poderosa musculatura mandibular no tiene como función primordial la masticación sino que es utilizada para atrapar a las presas a las que tragan enteras. Pueden ingerir piedras que se alojan en la molleja y ayudan a triturar la comida.

La fecundación es interna, los machos tienen un pene que se origina en la cloaca, son ovíparos y, como se mencionara anteriormente, el sexo no está determinado por los cromosomas sexuales (x, y) sino por la temperatura ambiental en determinado momento del desarrollo. Los cocodrilos ponen sus huevos en nidos que realizan con materia vegetal o bien con barro y los protegen activamente. Una característica peculiar es que los juveniles empiezan a vocalizar aún antes de emerger completamente del huevo, lo que estimula a los padres a excavar el nido en el que están enterrados removiendo tierra y plantas. La hembra del aligador americano levanta las crías de a uno o dos con su boca y los libera en el agua. En otras especies los padres rompen

los cascarones suavemente, los juveniles quedan cerca de la madre por un tiempo considerable y pueden alimentarse de trozos de comida que caen de su boca. La vocalización puede servir en las hembras para anunciar su estatus territorial y para el cortejo, en tanto que en los juveniles pueden servir para requerir protección.

La gruesa piel de los cocodrilos no provee buen aislamiento térmico. Las especies de ambientes templados se asolean para elevar su temperatura y regresan al agua para hacerla descender; las actividades de caza ocurren mayormente durante la noche.

Los caimanes y aligatores se caracterizan por tener un hocico de base ancha con el cuarto diente inferior que encaja en una fosa de la quijada superior, este diente no es visible exteriormente cuando la boca está cerrada. Dos especies de Argentina, *Caiman yacare* y *Caiman latirostris*, son ejemplos de este grupo (Figura 16.3).

Por el contrario, en la familia Crocodylidae el cuarto diente mandibular es largo y visible cuando el animal está con la boca cerrada. En esta familia se incluyen el cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*) en África y el cocodrilo narigudo (*Crocodylus acutus*) en América, entre otros.

En Asia se encuentran los gaviales, cocodrilos caracterizados por un largo hocico con muchos dientes y que suelen alcanzar 6 metros de longitud. Se alimentan de peces, aves y mamíferos.

Sauropsida de Argentina

Hay una gran diversidad de Squamata distribuidos en Argentina. Entre los saurios más comunes se encuentran *Teius teyou* (lagartija verde) y *Tupinambis teguixin* (lagarto overo), ambos de hábitos carnívoros. También hay muchas especies de víboras venenosas, como por ejemplo *Micrurus corallinus* (víbora de coral), *Crotalus durissus* (víbora de cascabel) y *Bothrops atrox* (yará). Otras víboras, como *Epictia australis* (culebra ciega austral) de distribución en la provincia de Río Negro, y la boa *Constrictor constrictor* (lampalagua) de la región chaqueña, no poseen veneno.

Entre los Chelonia del Mar Argentino se registran la tortuga boba o carey, *Caretta caretta*, y la tortuga verde, *Chelonia mydas*. Por otra parte, la tortuga cuello de víbora, *Hydromedusa tectifera* y la tortuga de arroyo, *Phrynops hilarii* son comunes en ríos y arroyos, en tanto que *Chelonoidis chilensis* es la tortuga más común en ambientes terrestres.

Los Crocodylia están representados por el yacaré overo o yacaré de hocico ancho, *Caiman latirostris*, que puede superar los tres metros de longitud y el yacaré negro, *Caiman yacare*, que alcanza el metro y medio; ambos son de hábitos carnívoros. Son típicos de zonas pantanosas y lacustres de la Mesopotamia (Figura 16.3).

Figura 16.3. *Yacaré, Esteros del Iberá (Corrientes, Argentina)*



Referencias

Goodisman, D. (2002). *Animal Diversity Web*.

<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Crocodylia.html>

Teóricos de Zoología Vertebrados III. (2023). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP)

CAPÍTULO 17

Sauropsida, Archosauria (Aves)

Diego Ignacio Archuby y Luciano Noel Segura

Introducción

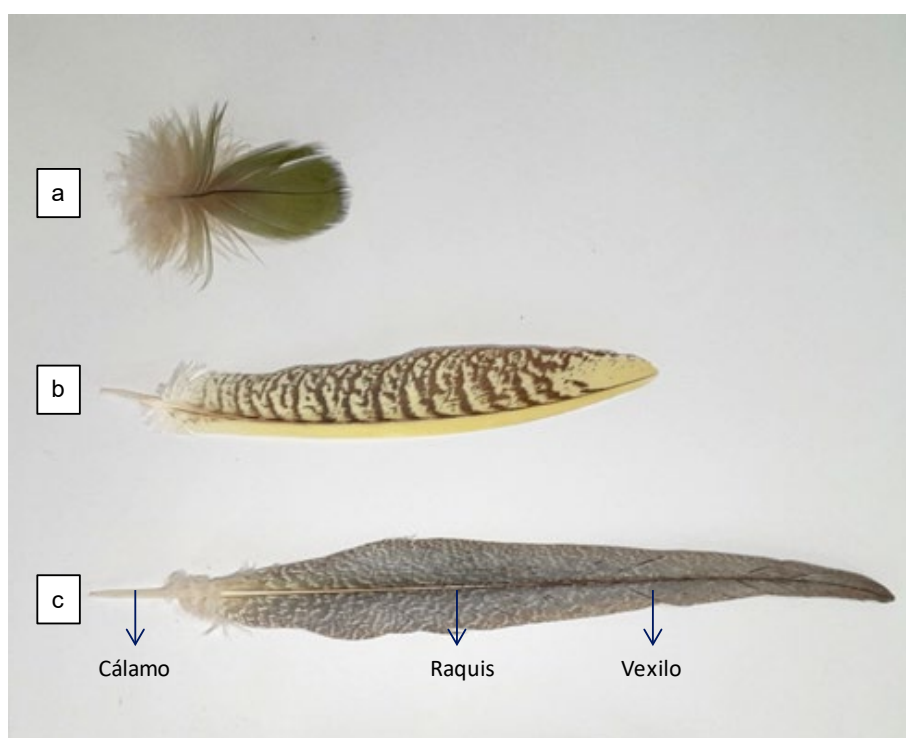
Las aves son un grupo de vertebrados, cuyo origen evolutivo se remonta al período Jurásico (147 millones de años atrás) representado por el fósil más antiguo descubierto a la fecha en Alemania, cuya especie fue denominada *Archaeopteryx lithographica*. Este grupo se encuentra filogenéticamente muy emparentado a un grupo de dinosaurios bípedos llamados Coelurosauria (Sauropsida) del que se diferenciaron en el pasado. Cabe mencionar que en la actualidad existen aproximadamente 10.600 especies de aves habitando tanto el medio terrestre como el acuático dulce (lóticos y lénticos), marino, salobre y estuarial como consecuencia de una historia evolutiva que las dotó de una gran variedad de tamaños, formas y estructuras corporales adaptadas a cumplir distintas funciones. Las aves son animales homeotermos que mantienen la temperatura corporal estable, independientemente de la del medio que las rodea. Presentan un amplio rango de tamaños, siendo por ejemplo el Picaflor abeja (*Mellisuga helenae*) la especie de ave de menor tamaño del planeta con un peso corporal de 1,8 g y una longitud total (de pico a cola) de entre 5,5 y 6 cm. En el otro extremo se encuentra el Avestruz (*Struthio camelus*), una especie corredora e incapaz de volar cuyo peso aproximado es de 165 kg y su altura alcanza los 3 metros. Dentro de las especies voladoras de mayor tamaño podemos mencionar al Cóndor andino (*Vultur gryphus*) y al Albatros errante (*Diomedea exulans*) con envergaduras alares que se aproximan a los 3 y 3,20 metros respectivamente.

Tegumento

La piel de las aves es fina y con escasas glándulas, vasos sanguíneos y terminaciones nerviosas. La epidermis, aunque es fina en las zonas con presencia de plumas, toma una consistencia más densa que se cornifica en ciertas regiones del cuerpo, dando origen a estructuras como la ranfoteca del pico, las uñas, las garras, las escamas de las patas y el recubrimiento externo de los espolones que presentan ciertas aves en los miembros. A nivel del tarsometatarso, la epidermis también se modifica, constituyendo escamas similares a las que recubren el cuerpo de los reptiles. Pero, sin lugar a dudas, el hecho más característico de la piel de las aves es la presencia de

plumas. Éstas, se definen como formaciones epidérmicas con ausencia de células vivas, fuertemente queratinizadas y mineralizadas. Entre las funciones principales de las plumas, se destaca que las mismas participan en la regulación de la temperatura corporal y que sirven de soporte durante el vuelo. Alternativamente, la forma y coloración del plumaje permite el camuflaje o la comunicación entre los distintos individuos. En un ave adulta se presentan tres tipos principales de plumas: a) *de revestimiento*: subdivididas en coberteras o tectrices, remeras o rémiges (primarias y secundarias) y timoneras o rectrices (Figura 17.1); b) *plumones*: plumas pequeñas y esponjosas ubicadas por debajo de las de revestimiento y c) *filoplumas*: con funciones sensoriales u ornamentales.

Figura 17.1. Plumas de revestimiento



Nota. a. Pluma cobertera o tectriz; b. Pluma remera o remige (vuelo); c. Pluma timonera o rectriz

Las plumas se disponen sobre el cuerpo en áreas determinadas denominadas pterilios, en contraste con los apterios o zonas desprovistas de plumas. Una pluma típica consta de un eje longitudinal dividido en *cálamo* (porción proximal hundida en el tegumento) y *raquis* (zona distal restante). Este último, a ambos lados presenta una serie de barbas paralelas que constituyen los *vexilos*, los cuales forman en conjunto la *lámina* de la pluma. En el punto de unión entre cálamo y raquis se encuentra una pequeña cicatriz llamada ombligo, sitio por donde se irrigaba la pluma (vasos sanguíneos y terminaciones nerviosas) durante la etapa de crecimiento. El movimiento de las plumas es llevado a cabo por pequeños músculos localizados debajo del tegumento, asociados a la porción proximal del cálamo. El plumaje se renueva periódicamente mediante un proceso conocido como muda, el cual consiste en la caída de la pluma, por lo general una vez al año, y su sustitución por otra nueva. Las plumas perdidas accidentalmente en un ave se reponen

en un breve período de tiempo si el folículo no fue dañado. Si las plumas han sido cortadas (sin daño en el folículo), no se cambian hasta el siguiente proceso de muda.

También asociadas al tegumento se pueden encontrar especializaciones dérmicas en forma de protuberancias carnosas u ornamentales como las *crestas*, *barbillas*, o *lóbulos auriculares*. En estas estructuras la dermis es gruesa y muy vascularizada, mientras que la epidermis es muy fina y propensa a sufrir desgarros, laceraciones o cualquier otra acción mecánica que pueda dañarla.

La piel de las aves carece de glándulas sebáceas y sudoríparas, exceptuando las del conducto auditivo externo (sebáceas) y la *glándula uropígea*. Esta última presenta un variado grado de desarrollo en las aves acuáticas y consta de un cuerpo con dos lóbulos, situados debajo de la piel en la región del pigostilo. Secreta sustancias “oleosas” formadas por diversos lípidos, los cuales son distribuidos con el pico por el plumaje para impermeabilizar el mismo. La glándula uropígea se encuentra ausente en algunas aves, como el avestruz, casuario, emú, pájaros carpinteros, loros y ciertas razas de palomas.

Esqueleto

El sistema de soporte y sostén de las aves adquirió durante la evolución una serie de particularidades adaptativas en relación al modo de vida de este grupo: el vuelo. La presencia de *huesos neumáticos* (es decir, con cavidades internas ocupadas por aire) en ciertas regiones del esqueleto conlleva a la formación de una estructura de bajo peso específico, pero con una gran resistencia mecánica (Figura 17.2). En este sentido, cabe mencionar que el peso del esqueleto de un ave en relación a la totalidad de su masa corporal no es menor que el de un mamífero de igual tamaño, sino que la densidad del esqueleto no es homogénea en todas sus regiones. Por lo general, los huesos de la región superior del esqueleto presentan una mayor grado de neumatización (menor densidad), mientras que en los huesos largos de las patas presentan una mayor densidad. Esto conlleva a que el centro de gravedad se encuentre situado en la región inferior del cuerpo del ave.

El esqueleto axial se encuentra formado por el cráneo, la columna vertebral, las costillas y el esternón. El cráneo se caracteriza en las aves adultas por la ausencia de suturas entre los huesos que lo forman, siendo además de tipo diápsido modificado debido a que ambas fenestras temporales (superior e inferior) confluyen con la fosa orbitaria. Presenta además zonas que permiten el movimiento entre ciertos huesos (cráneo cinético). La región occipital del cráneo se articula mediante un solo cóndilo occipital con la columna vertebral, la cual presenta una región cervical móvil formada por entre 12 y 25 vértebras livianas dependiendo de la especie. Estas vértebras se caracterizan por presentar las superficies de articulación del cuerpo de las mismas con forma de silla de montar. Este tipo de vértebras características de las aves se denomina *heterocélica*. Las restantes regiones de la columna vertebral presentan una cierta rigidez, la cual resulta de importancia en el modo de vida de este grupo.

Las vértebras de la región torácica presentan una limitada movilidad y se contactan directamente con las costillas. Estas costillas desarrollan en el segmento proximal unas proyecciones óseas que contactan con la costilla inmediata posterior denominadas *procesos uncinados* cuya función es la de brindar rigidez a la mencionada región. El extremo distal de las mencionadas costillas, contacta ventralmente con un elemento óseo denominado esternón, el cual desarrolla de modo variado una proyección media ósea denominada *quilla* sobre la cual se inserta la musculatura del vuelo. Cabe mencionar que el grado de desarrollo de la quilla se encuentra positivamente relacionado a la capacidad de vuelo (aves con gran capacidad de vuelo) o natación (aves buceadoras como los pingüinos), mientras que la misma se encuentra poco desarrollada o incluso ausente en aves no voladoras como el ñandú, avestruz, casuario, etc.

Las últimas vértebras torácicas, las lumbares, las sacras y las primeras vértebras caudales se fusionan para formar un único elemento óseo denominado *sinsacro*, al que además se fusiona la cintura pélvica (*íleon*, *isquion* y *pubis*). Esta estructura sólida, pero a la vez liviana, resulta de importancia al momento del aterrizaje y despegue del ave, proporcionándole un sistema de amortiguación que distribuye las fuerzas de impacto sobre una superficie ósea mayor. Las últimas vértebras caudales se fusionan formando un elemento óseo denominado *pigostilo* sobre el cual se ubican las plumas timoneras o rectrices. Entre el sinsacro y el pigostilo se encuentran algunas vértebras caudales libres, las cuales proveen de movilidad a la cola (equilibrio y/o maniobrabilidad).

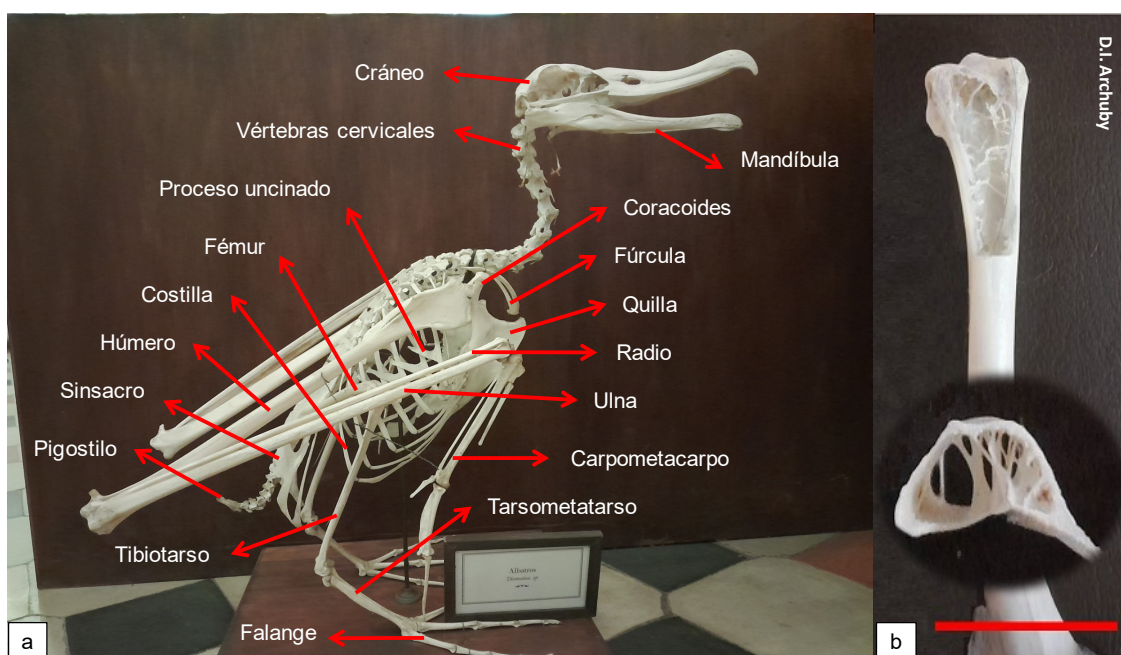
El esqueleto apendicular, formado por las cinturas y los miembros, también presenta fusión de elementos óseos. La *cintura escapular* (o pectoral) se encuentra formada por un par de *escápulas* con *forma de sable*, las cuales se ubican dorsalmente y paralelas a la columna vertebral, un par de *coracoides* que contactan con la región anterior del esternón y un tercer elemento óseo impar con forma aproximada de *Y* o de *U* denominado *fúrcula*. Este último elemento resulta de la fusión de las *clavículas*.

En los miembros anteriores se observa una importante reducción del número de piezas óseas. Articulando con la cintura escapular se encuentra el *húmero* como primer elemento óseo proximal, el cual se articula en su segmento distal con el *radio* y *ulna* (este último elemento se denomina cúbito en mamíferos). Distalmente se encuentra el *carpometacarpo*, elemento formado como resultado de la fusión de los elementos distales del carpo y los metacarpos. Sobre este último se articulan los dedos. Solamente se encuentran presentes el dedo I (dos falanges), el dedo II (dos falanges) y el dedo III (una sola falange).

Los elementos de la *cintura pélvica* denominados *íleon*, *isquion* y *pubis* se encuentran fusionados al sinsacro, tal como se mencionara anteriormente al tratar la columna vertebral. Los miembros posteriores de las aves presentan, además de una fusión general de elementos óseos, formas variadas para cumplir diversas funciones. El elemento que contacta con la cintura pélvica es el *fémur*, el cual articula con el siguiente elemento óseo denominado *tibiotarso* (conformado por la fusión de la tibia y los elementos proximales del tarso). El peroné se encuentra reducido a un elemento óseo con forma ahusada creciente desde su extremo proximal al distal y de posición

externa denominado *fibula* (se ubica paralela al tibiotarso). Más distalmente se encuentra el *tarsometatarso* (también resultado de la fusión de los elementos distales del tarso y los elementos del metatarso). Seguido a este último elemento, se ubican los dedos en número variable de dos (en el Avestruz) a cuatro (por ejemplo un cardenal, una lechuza o un cormorán). El dedo I también denominado hallux (generalmente dirigido hacia atrás) presenta una falange, el dedo II presenta dos falanges, el dedo III presenta tres falanges y el dedo IV cuatro falanges. El dedo V (quinto) presente en otros vertebrados, se encuentra ausente en las aves. Cabe mencionar que el desarrollo y ubicación de los dedos varía entre los distintos grupos taxonómicos, poniendo de manifiesto adaptaciones para cumplir funciones muy diversas.

Figura 17.2. Esqueleto de ave y detalle interno de hueso neumático



Nota. a. Esqueleto de ave marina (albatros) de la colección ornitológica del Museo de La Plata; b. Corte longitudinal de extremo distal de húmero (arriba) y corte transversal (línea roja) de región proximal del mismo hueso con detalle de las trabéculas (abajo).

Sistema digestivo

Se inicia en el pico cuya estructura ósea la integran, por un lado, los huesos nasal, maxilar y premaxilar, y por otro, la mandíbula. Todos estos huesos se encuentran revestidos por un estuche córneo epidérmico muy duro denominado ranfoteca y compuesto por la proteína queratina. El pico, cuya forma depende del tipo de alimentación, lleva a cabo funciones similares a las que en los mamíferos cumplen los labios y dientes. Cabe mencionar que las aves actuales carecen de dientes, los cuales sí se hallaban presentes en grupos de aves fósiles como *Archaeopteryx lithographica*, *Hesperornis*, etc. Las cavidades oral y faríngea forman una única cavidad orofa-

ríngea, caracterizada por la existencia de un extenso paladar duro y presencia de papilas cornificadas dispuestas en hileras. Las coanas y los conductos auditivos se conectan con la cavidad orofaríngea mediante orificios o hendiduras que perforan el paladar.

Por lo general, la forma de la lengua se relaciona con la forma del pico. La lengua puede estar acompañada de papilas filiformes y laminillas córneas del pico que actúan como barrera para el filtrado del alimento. Salvo algunas excepciones (por ejemplo, cotorras y loros), la lengua es poco robusta y con escasa movilidad. Al no masticar, las glándulas salivales de las aves se reducen considerablemente.

La faringe se continúa con el esófago. En la porción distal del esófago, algunas aves presentan una dilatación denominada *buche*, que actúa como reservorio de alimentos (en él no hay digestión). En las palomas (Columbiformes), la mucosa del buche segrega una sustancia rica en proteínas (caseína) llamada leche del buche. Los adultos producen esta secreción para nutrir a los pichones. El esófago se comunica en su parte inferior con el estómago, órgano en el que se diferencian dos regiones (estructuras) muy evidentes: el *proventrículo* y la *molleja*. El proventrículo o estómago glandular, presenta una pared rica en glándulas que segregan mucus, enzimas digestivas como la pepsina y ácido clorhídrico, sustancias asociadas a la digestión química de los alimentos. La molleja o estómago muscular, se ubica a continuación del proventrículo y suele contener granos de arena y/o piedras (gastrolitos) para favorecer la fragmentación y molienda del alimento. Estas estructuras reemplazan funcionalmente a los dientes, estructuras que se encuentran ausentes en las aves actuales. La pared muscular de la molleja es más robusta y por ende más fuerte en las aves que se alimentan de granos. Esta región del estómago, en ciertas aves (como las rapaces) puede retener restos de alimento no digerido (pelos, plumas, huesos), los cuales son regurgitados en forma de bolos o *egagrópilas*. El estudio de las mismas permite, entre otros métodos, conocer las preferencias de alimentación de distintas especies.

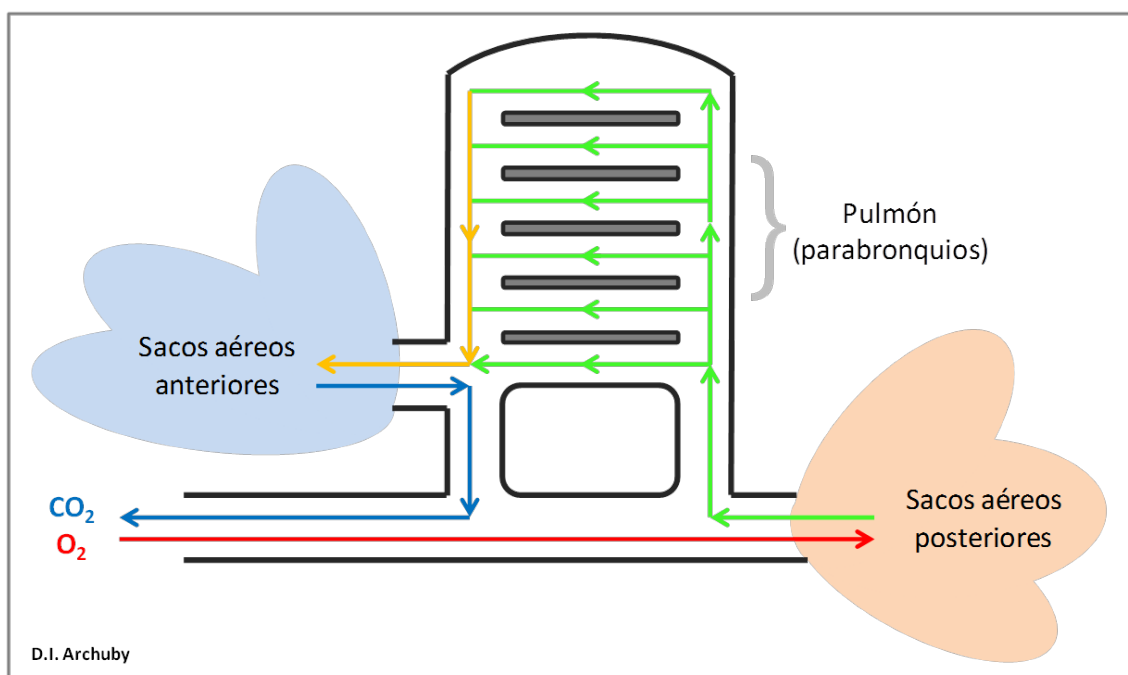
El intestino delgado ocupa la región posterior de la cavidad corporal y consta de tres regiones anatómica y fisiológicamente diferentes: duodeno, yeyuno e íleon. Su longitud y desarrollo dependen del tipo de alimentación, siendo muy largo en las aves herbívoras y granívoras, y más corto en las carnívoras y frugívoras. En la zona de unión del intestino delgado con el intestino grueso se ubican dos ciegos intestinales que llevan a cabo principalmente, la digestión de la celulosa. Estos ciegos (ausentes en algunas aves) se encuentran más desarrollados en las aves herbívoras. El intestino grueso desemboca en la cloaca, órgano en el cual también desembocan los conductos genitales y urinarios. Anatómica y fisiológicamente, la cloaca se divide en tres compartimentos: uno proximal donde desemboca el intestino grueso y se acumulan las heces, uno medio donde desembocan los conductos urogenitales, y uno distal, el cual comunica al exterior mediante una abertura regulada por musculatura esfíntérica.

Cabe destacar que las aves ingieren diariamente una gran cantidad de alimento debido a su alto metabolismo, pudiendo representar hasta el 25-30% de su peso corporal. Las aves requieren grandes y constantes aportes energéticos, razón por la cual pueden morir fácilmente si permanecen varias horas sin alimentarse, especialmente aquellas de pequeño tamaño corporal.

Sistema respiratorio

El vuelo (o el buceo en ciertos grupos de aves) exige un gran esfuerzo muscular del que deriva un elevado consumo de oxígeno y aumento de la temperatura corporal interna, por lo que resulta necesaria una ventilación rápida y eficiente. Las cavidades nasales se abren en la ranfoteca dorsal del pico. El aire ingresado pasa de la laringe directamente a la tráquea (no existe epiglotis). Tampoco existen en las aves pliegues vocales, siendo los músculos laríngeos muy rudimentarios debido a que la laringe, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos, no interviene en la fonación (emisión de sonidos). En la región donde la tráquea se bifurca y conecta con los dos bronquios se ubica el órgano fonador de las aves: la *siringe*, que puede faltar en ciertas especies (buitres, avestruz y algunas cigüeñas). Los dos bronquios principales ingresan a los pulmones, los cuales son muy rudimentarios desde el punto de vista morfológico. Los pulmones representan aproximadamente el 10 % del volumen de todo el aparato respiratorio, pero presentan una gran capacidad funcional. Ambos bronquios principales se subdividen dentro del pulmón hasta conectar con una serie de conductos membranosos llamados *parabronquios*, los cuales contienen a las unidades funcionales del intercambio gaseoso de las aves, los *capilares aéreos* (Figura 17.3).

Una particularidad respecto a los reptiles, es que el interior del pulmón de las aves es completamente ramificado, los parabronquios son numerosos y ocupan de forma completa la masa pulmonar. Una máxima ramificación interna de los conductos capaces de realizar el intercambio gaseoso permite una mayor obtención de oxígeno (difusión). La molécula de oxígeno es indispensable en la respiración celular, proceso que ocurre en el interior de cada célula (específicamente, en el interior de las mitocondrias), lo que da como resultado energía disponible para ser utilizada en distintas funciones metabólicas. Otra particularidad en el sistema respiratorio de las aves es la presencia de *sacos aéreos*. Éstos son estructuras similares a *bolsas* extrapulmonares pares e impares de paredes muy finas que se conectan a los pulmones y que se ubican entre las vísceras de la cavidad corporal y en menor medida en el interior de ciertos huesos neumáticos. El ciclo respiratorio consta de cuatro etapas (dos inspiraciones y dos espiraciones). Durante la primera inspiración el aire ingresa directamente a los sacos aéreos posteriores, para luego desde ellos, ingresar a los pulmones (primera espiración). En una segunda inspiración, el aire sale de los pulmones e ingresa a los sacos aéreos anteriores, para finalmente ser conducido a la tráquea para ser liberado al exterior (segunda espiración). La función principal de los sacos aéreos es disminuir la masa corporal para favorecer el vuelo y la natación, además de evitar el recalentamiento (hipertermia) del cuerpo durante la locomoción. Estos sacos, aunque no intervienen directamente en el intercambio gaseoso (de O_2 y CO_2), actúan como fuelles facilitando el flujo continuo del aire sobre la superficie funcional del pulmón. Finalmente, cabe mencionar que tanto en las inspiraciones como en las espiraciones del ciclo respiratorio de las aves, ocurre el ingreso desde el exterior de nuevos volúmenes de aire al sistema respiratorio.

Figura 17.3. Sistema respiratorio de las aves

Nota. Las flechas indican dirección y sentido de circulación del aire durante el proceso respiratorio. Primera inspiración (flecha roja), Primera espiración (flechas verdes), Segunda inspiración (flechas naranjas) y Segunda espiración (flechas azules)

Sistema circulatorio

El sistema circulatorio de las aves es cerrado y con doble circulación (mayor o sistémica y menor o pulmonar). El corazón consta de cuatro cavidades (dos aurículas y dos ventrículos): un tabique vertical separa las secciones derecha e izquierda (no hay comunicación entre éstas) y un tabique horizontal separa las aurículas, arriba, de los ventrículos, abajo. En la región de comunicación de las aurículas con los ventrículos existen válvulas que permiten el pasaje (flujo) de la sangre. El sistema circulatorio de las aves resulta similar al de los mamíferos, presentando, entre otras diferencias con estos, glóbulos rojos elípticos y nucleados.

Sistema excretor

Los riñones se ubican en dos depresiones de la superficie ventral del sinsacro. Por lo general tienen tres lóbulos y no se distinguen claramente la médula y la corteza. La orina es modificada durante su transporte por los uréteres hasta desembocar en la cloaca, ya que en la parte distal de éstos se produce una gran absorción de agua. Las aves carecen de vejiga urinaria y excretan una orina semisólida rica en cristales de ácido úrico.

Por otra parte, cabe mencionar en diversos grupos de aves la presencia de la *glándula de la sal*. Este órgano par, que se encuentra bien desarrollado en aves marinas, se ubica en depresiones de la región anterior del cráneo y por encima de las cavidades orbitarias. Cumple la función de eliminar el excesivo contenido de sal (principalmente NaCl) que ingresa a estas aves con la ingesta de agua o alimento contribuyendo de este modo, a mantener, junto a otros órganos, el equilibrio osmótico (homeostasis). Cabe destacar que la concentración de la solución salina secretada por la glándula de la sal es muy superior a la de la orina que forman los riñones.

Sistema reproductor

Las gónadas masculinas (testículos) son intrabdominales y se ubican cerca de la superficie anterior de los riñones. De cada testículo sale un conducto deferente que desemboca directamente en la cloaca. No existen glándulas genitales accesorias y el órgano copulador suele ser bastante rudimentario (papila peneana), aunque en determinadas especies como los patos o ñandúes puede alcanzar gran desarrollo y longitud. Las gónadas femeninas se caracterizan por el desarrollo exclusivo del ovario y oviducto izquierdo. Sin embargo, en algunas rapaces, el ovario y oviducto derechos son los funcionales. En temporada reproductiva, el ovario se hiperdesarrolla formando numerosos y notorios folículos sobre su superficie semejantes a *racimos*. El oviducto cumple dos funciones: la de conducir el óvulo hacia la cloaca y, por otra parte, la de segregar las sustancias que lo van a proteger en el ambiente externo. El oviducto presenta varias secciones: en la primera ocurre la fecundación y se adiciona vitelo (yema del huevo) y albúmina (clara del huevo) al folículo que contiene el óvulo; en la parte media comienza a formarse la membrana de la cáscara, proceso que termina dentro del útero; por último, se adiciona una cutícula de protección y los pigmentos que darán coloración al huevo. El oviducto desemboca en la región izquierda de la cloaca, muy cerca de donde desembocan los uréteres.

Las aves son ovíparas, debido a que la fecundación ocurre en el interior del aparato reproductor de la hembra, pero el desarrollo del embrión dentro del huevo es externo, a través de un proceso denominado *incubación*. Durante la incubación, la piel de la zona ventral-abdominal del ave (generalmente de las hembras, pero también los machos) se hipercapilariza (parche incubatriz) y entra en contacto con la superficie de los huevos, los cuales son puestos en un nido. El número de huevos puestos y el tipo de nido construido es muy variado entre los distintos grupos de aves. Finalizado el proceso de incubación, nacen los pichones y comienza una etapa sensible de cuidados de los mismos. Nuevamente, las estrategias de las aves para cuidar a sus pichones son muy diversas, desde pichones *nidícolas* (es decir, pichones que permanecen en los nidos durante algún tiempo dependiendo exclusivamente de la atención de sus padres: pájaros carpinteros, colibríes, golondrinas), hasta pichones *nidífugos* (que son capaces de desplazarse prontamente fuera del nido y seguir a sus padres para aprender a buscar su alimento como por ejemplo los patos, inambúes y ñandúes) (Figura 17.4).

Figura 17.4. Tipos de pichón

Nota. a. Pichones nidícolas en nido de Calandria común (Mimus saturninus) parasitado por Tordo renegrido (Molothrus bonariensis); b. Pichones nidífugos de Coscoroba (Coscoroba coscoroba)

Sistema nervioso

Al igual que otros tetrápodos, el sistema nervioso de las aves concentra los elementos que lo forman principalmente en el cerebro y la médula espinal. Presentan un escaso desarrollo de los órganos relacionados con el olfato y el gusto, salvo algunas excepciones. Sin embargo, el tacto, oído y vista adquieren en las aves un desarrollo e importancia relevantes. El tacto y la vista representan los sentidos más importantes en la búsqueda del alimento. Los corpúsculos táctiles por lo general se localizan en los bordes y punta del pico, así como en la cavidad bucal. Las aves no presentan pabellón auricular, sino un pequeño ribete cutáneo (frecuentemente tapado por el plumaje) que recubre la salida del conducto auditivo. La sensibilidad auditiva está en general muy desarrollada en las aves, ya que esto les permite evitar la depredación, o incluso, como en las rapaces nocturnas (lechuzas y búhos), localizar el alimento. En comparación con otros tetrápodos, las aves presentan un avanzado desarrollo de la vista y el comportamiento de la mayoría de ellas se basa en la información visual. Los globos oculares se caracterizan por ser de gran tamaño, ubicados en la mayoría de las aves lateralmente. Por ello, el campo visual abarca entre 280° y 360°, lo que les permite visualizar casi todo su entorno. Además, la mayoría de las aves presentan una alta densidad de conos (células fotorreceptoras) en la retina, lo que les permite percibir una amplia gama de colores, incluido el ultravioleta, invisible para otras especies como la humana.

Adaptaciones al ambiente y diversidad general

En cuanto a la diversidad de grupos taxonómicos, las aproximadamente 10.600 especies de aves actuales manifiestan al igual que otros grupos animales, una variada modificación y adaptación de sus estructuras corporales y fisiología a distintos modos de vida (Figura 17.5).

La forma y tamaño del pico se relaciona directamente con el mecanismo de obtención del alimento. En este sentido, las aves pueden ser granívoras, insectívoras, nectarívoras (colibríes), carroñeras (chimango, cóndor, jotes, etc.), carnívoras terrestres, piscívoras (cormoranes, gaviotines, etc.), filtradoras (patos, flamencos), entre otras formas de alimentación.

El diseño evolutivo del tamaño y forma de las alas permite a los diversos tipos de aves llevar a cabo desplazamientos muy variados tales como *el buceo* (con aletas en pingüinos) o con patas con membrana interdigital de variado desarrollo en otros, el *vuelo batido* (patos, palomas, etc.), el *vuelo con planeo* tal como lo hacen los cóndores, jotes, albatros, etc., el *vuelo veloz* como se observa en muchas especies de aves rapaces y el *vuelo sostenido* de los colibríes.

Al momento de desplazarse con las patas en tierra o agua, el diseño de las mismas pone nuevamente de manifiesto la gran variación adaptativa de este grupo a diversos hábitats y modos de vida. El tamaño y forma de los diversos elementos óseos, la cantidad y disposición espacial de los dedos, la presencia (en ciertos grupos) de membranas interdigitales con variado grado de desarrollo y la presencia de garras, permiten a las aves posarse, caminar, correr, trepar, vadear, nadar y capturar presas.

Como ejemplos y reflejo de la gran variabilidad morfológico-fisiológica alcanzada durante la evolución por estos vertebrados, podemos mencionar algunos grupos representados en Argentina: Orden Rheiformes (ñandúes); Orden Tinamiformes (inambúes); Orden Sphenisciformes (pingüinos, Figura 17.5.a); Orden Procellariiformes (petreles, albatros, pardelas, etc.); Orden Charadriiformes (teros, gaviotas, gaviotines, chorlos, etc.); Orden Anseriformes (patos, cauques, etc.); Orden Passeriformes (hornero, jilgueros, benteveos, calandrias, cardenales, zorzales, tordos, etc., Figura 17.5.b); Orden Strigiformes (lechuzas, búhos, etc., Figura 17.5.c); Orden Pelecaniformes (garzas, bandurrias, espátulas, Figura 17.5.d); Orden Falconiformes (águilas, halcones, chimango, carancho, etc.); Orden Apodiformes (colibríes); Orden Piciformes (pájaros carpinteros, Figura 17.5.e), entre otros grupos.

Figura 17.5. Aves adaptadas a diversos ambientes y modos de vida



Nota. a. Pingüino de barbijo (*Pigосcelis antarctica*); b. Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*); c. Lechucita vizcachera (*Athene cinularia*); d. Espátula rosada (*Platalea ajaja*); e. Carpintero real (*Colaptes melanochloros*).

Referencias

- Hickman, C.P.J., Keen S.L., Eisenhour D.J., Larson A y l'Ason H. (2016). *Integrated Principles of Zoology*, 7a. Ed. New York McGraw-Hill.
- Kardong, K.V. 7a Ed. (2015). *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. McGraw-Hill Education.
- Lovette, I.J. y Fitzpatrick, J.W. (2016). *Handbook of Bird Biology*. The Cornell Lab of Ornithology. 3a Ed. Wiley.
- Pough, F.H. y Heiser, C.M. (2018). *Vertebrate Life*. 10a Ed. Prentice-Hall, Inc.

CAPÍTULO 18

Synapsida. Mammalia

Facundo Iacona

Introducción

Los sinápsidos son uno de los grandes grupos que se reconocen entre los amniotas y están caracterizados por presentar un cráneo con una abertura temporal inferior, por detrás de la órbita, la cual está limitada por diferentes huesos: ventralmente por el escamoso y el yugal, y dorsalmente por el postorbital y el escamoso. Hace unos 210 millones de años, durante el Jurásico se registran los fósiles de lo que muchos paleontólogos reconocen como mamíferos basales con algunas características de los mamíferos actuales. Este capítulo se enfocará en los mamíferos actuales, ya que al incluir fósiles las características y diagnosis del grupo se complejizan demasiado. Los mamíferos actuales de la Clase Mammalia son deuterostomados, tetrápodos, amniotas y se pueden clasificar en dos grupos, por un lado, los Prototheria, que incluye los actuales Monotremata, y por el otro a los Theria que incluye a los Metatheria y Eutheria.

Los mamíferos conforman un grupo monofilético ya que comparten las siguientes sinapomorfías (Figura 18.1):

- Mandíbula formada únicamente por el hueso dentario, a diferencia de lo que ocurre en otros vertebrados en donde la componen varios huesos (dentario, articular, angular, entre otros).
- Articulación cráneo-mandíbula a través del dentario y el escamoso, en los vertebrados no mamíferos la articulación entre el cráneo y la mandíbula es a través de los huesos cuadrado y el articular respectivamente. En los mamíferos el cuadrado y el articular se han desplazado al oído medio para formar el estribo y el martillo. Es por esto que la articulación entre el cráneo y la mandíbula se da a través del hueso dentario y el hueso escamoso.
- Tres huesecillos en el oído medio (yunque, estribo y martillo), el oído medio forma parte de un complejo órgano sensorial (el oído) que en mamíferos se pueden reconocer tres zonas, oído externo, medio e interno. Es una característica exclusiva del grupo que el oído medio esté formado por tres huesecillos, el estribo que deriva de la columnella (y éste del hiomandibular), el yunque que deriva del cuadrado y el martillo que deriva del articular.
- Paladar secundario duro completo, la presencia de un paladar óseo completo permite separar el flujo de aire que se dirige a la tráquea (sistema respiratorio) del agua y alimentos que se dirigen al sistema digestivo, permitiendo así que el organismo pueda respirar mientras se alimenta.
- Siete vértebras cervicales, la mayoría de los mamíferos presentan siete vértebras en la zona cervical, a excepción de algunos xenartros y sirénidos.

- Presencia de pelo, en mayor o menor medida cubren el cuerpo y ayudan al equilibrio de la temperatura interna.

- Glándulas mamarias, esta sinapomorfía le da nombre al grupo, estas glándulas van a generar la leche que alimentará las crías por un tiempo variable según la especie luego de su nacimiento.

- Pabellón auricular u oreja, se ubica en la zona del oído externo que sirve para captar los sonidos y dirigirlos hacia el oído medio.

Además de estas sinapomorfías, los mamíferos comparten muchas características que no conforman sinapomorfías, como por ejemplo:

- Cráneo sinápsido modificado, el cráneo sinápsido se caracteriza por tener sólo una fenestra temporal, pero en los mamíferos existe una modificación ya que el arco zigomático está formado por el yugal y el escamoso.

- Presencia de turbinas, huesos que forman parte del sistema respiratorio de algunos mamíferos y juegan un papel importante en la regulación de la temperatura y humedad del aire inhalado, así como en el filtrado de partículas y sustancias extrañas.

- Dos cóndilos occipitales, son dos protuberancias en la parte inferior del hueso occipital del cráneo. Estas estructuras se articulan con las vértebras del atlas (primera vértebra cervical) y permiten el movimiento de la cabeza en diferentes direcciones.

- Los dientes de los mamíferos son esenciales para el agarre y procesamiento del alimento en la boca donde se produce la masticación, es decir, la acción de disgregar el alimento en tamaños pequeños para facilitar los procesos de digestión. La cara lingual es la más próxima a la lengua, la cara labial del diente es la más próxima a los labios y la cara oclusal es la superficie que contacta con unos o más dientes opuestos durante la masticación.

En los mamíferos es característica la heterodoncia, es decir la presencia de dientes con morfologías y funciones diferentes. Hay incisivos para atrapar y cortar, caninos y premolares y molares para masticar (tritución y molienda). También hay grupos homodontes (armadillos y delfines). La mayoría de los mamíferos son difodontes y desarrollan una generación de dientes deciduos o *de leche* que erupcionan poco después del nacimiento y se reemplazan durante la infancia por piezas definitivas; en unos pocos erupcionan y son reemplazados por los dientes del adulto dentro del útero (cetáceos, algunos roedores) y en otros parecen faltar por completo. El reemplazo de los dientes de leche y los molares ocurre en una secuencia relativamente fija y específica para cada especie. Esto significa que frecuentemente es posible estimar la edad de un animal juvenil a través de la presencia de determinados dientes de una u otra generación.

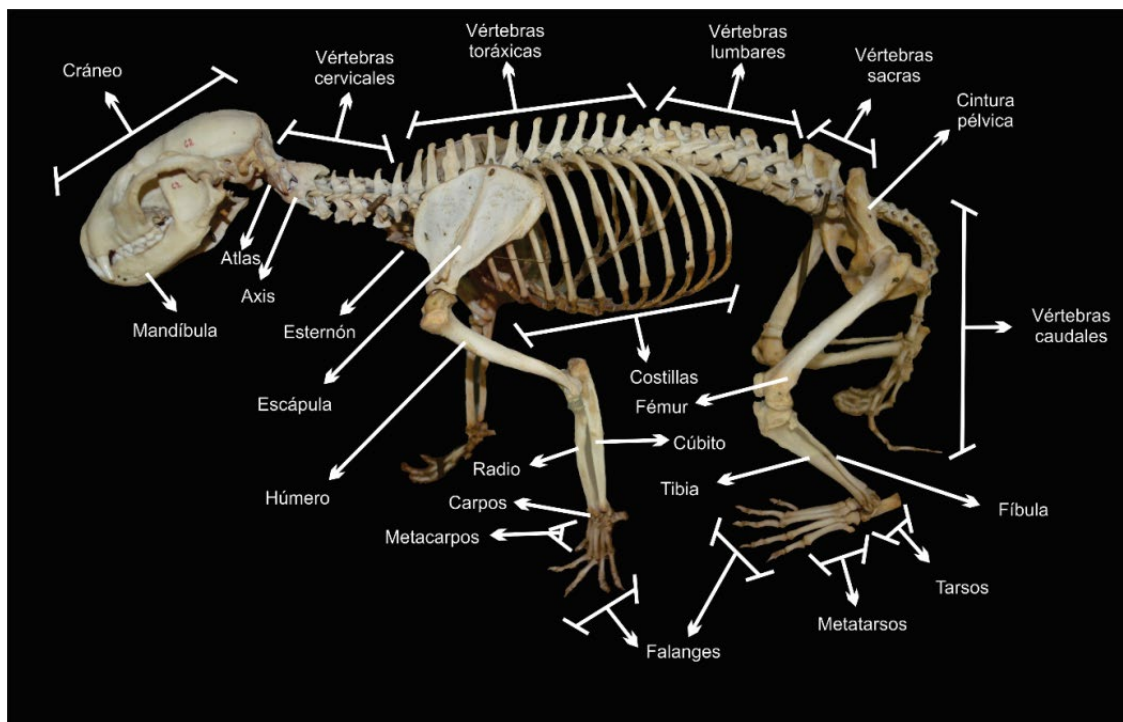
A medida que el diente madura, el canal radicular se cierra y la cavidad pulpar queda sellada, a estos dientes con raíz bien desarrollada y crecimiento limitado se los llama braquiodontes. En muchos mamíferos el diente continúa creciendo por un tiempo prolongado o aún indefinido, el canal radicular permanece abierto y la corona se repone al desgaste continuamente, a estos dientes se los conoce como hipsodontes. Los incisivos de los roedores y los yugales de muchos roedores y ungulados suelen tener este tipo de crecimiento.

Aunque los dientes de los diversos grupos y especies pueden estar especializados en diferentes formas dentro de una misma especie varían muy poco, por esto son muy importantes a la

hora de clasificar. Muchas especies extintas de mamíferos se conocen por sus dientes, ya que estas piezas al tener un alto grado de dureza son muy frecuentes en el registro fósil. Es posible establecer fórmulas dentarias para caracterizar a cada especie de mamífero describiendo la cantidad de incisivos, caninos, premolares y molares en relación a la sección superior e inferior.

- Columna vertebral con región lumbar, es una de las secciones principales de la columna vertebral y se encuentra entre la región torácica y la región sacra. Se caracteriza por no presentar costillas.
- Vértebras anfiplanas, son un tipo de vértebra característica del grupo donde el cuerpo vertebral es plano de ambas caras, si bien los mamíferos tienen diferentes tipos de vértebras (procélicas u opistocélicas) según la región de la columna vertebral.
- Presencia de derivados tegumentarios, el grupo puede presentar gran variedad como uñas, pezuñas, escamas y placas.
- Corazón tetracamerado, con dos aurículas y dos ventrículos, conservan sólo el arco aórtico izquierdo. Los glóbulos rojos son subcirculares y anucleados.
- Laringe con cuerdas vocales, es un órgano presente en los mamíferos, que se encuentra en la parte superior de la tráquea y contiene dos membranas elásticas que vibran cuando el aire pasa a través de ellas. Estas vibraciones producen el sonido que utilizamos para hablar y vocalizar. Los diferentes mamíferos tienen variaciones en la anatomía y capacidad de producción de sonido de sus cuerdas vocales, lo que resulta en una amplia diversidad de vocalizaciones.
- Diafragma muscular completo, un músculo importante presente en mamíferos que separa la cavidad torácica de la cavidad abdominal. Se encuentra debajo de los pulmones y está involucrado en el proceso de la respiración.
- Presencia de baculum en machos de algunos grupos, también conocido como hueso peneano o hueso del pene, es un hueso presente en el órgano reproductor de los machos de algunos mamíferos carnívoros, murciélagos, roedores y algunos primates, entre otros.
- Viviparismo (excepto los monotremas), tienen crías vivas después de un período de gestación. Este método de reproducción permite una mayor protección y cuidado de las crías durante su desarrollo inicial, contribuyendo al éxito reproductivo de los mamíferos. Generalmente las hembras poseen períodos específicos a lo largo del año para la reproducción, las hembras tienen períodos estrales o menstruales.
- Hembras con mamas con pezones (excepto monotremas) para amamantar crías.
- Riñones metanéfricos, excretan urea. El sistema urogenital y el sistema digestivo desembocan por orificios separados (excepto monotremas que presentan cloaca). Los uréteres terminan en la vejiga urinaria que es evacuada por la uretra.
- Presencia de diferentes glándulas: las sudoríparas, que intervienen en la regulación de la temperatura corporal y en la liberación de olores que juegan un rol importante en el emparejamiento; las sebáceas que se sitúan en la dermis y se caracterizan por sintetizar el sebo, sustancia lipídica cuya función es la de lubricar y proteger la superficie de la piel y las odoríferas que pueden encontrarse en zonas genitales y otras partes del cuerpo, producen un líquido que contienen feromonas que están asociadas a diferentes comportamientos animales.

Figura 18.1. *Esqueleto completo de Procyon sp. y los nombres de los principales huesos del esqueleto*



Diversidad de los mamíferos

Los mamíferos están representados en casi todo el mundo, se han registrado unas 5644 especies de mamíferos actuales que han conquistado diversos ambientes continentales, marinos y aéreos. La diversidad de mamíferos que están presentes en la actualidad en nuestro país es consecuencia de un proceso biológico que tuvo lugar en el pasado. Un poco antes de la extinción de los dinosaurios (hace más de 65 millones de años) América del Sur permaneció como un continente isla por mucho tiempo, donde se desarrollaron faunas propias y distintas a las que evolucionaron en otros continentes como gliptodontes, armadillos, perezosos, toxodontes, macrauchenias y roedores entre otros mamíferos. Hace aproximadamente unos 3,5 millones de años América del Sur se empieza a conectar con América del Norte a través del surgimiento del Istmo de Panamá y ocurre un intercambio faunístico entre los dos continentes, de América del Norte llegan los roedores cricétidos, la mayoría de los carnívoros, los osos, los ungulados, mastodontes y el ser humano. Desde el sur llegan a América del Norte mamíferos como los gliptodontes, armadillos, perezosos y monos. Todo este proceso llamado Gran Intercambio Biótico Americano que continúa en la actualidad es el responsable de la configuración de la diversidad de mamíferos que tenemos en nuestro territorio.

Subclase Protheria

Los Prototheria (Monotremas) (Figura 18.2a) son un grupo bastante primitivo y se caracterizan por tener algunas características reptilianas, como poner huevos en lugar de dar a luz a crías vivas. Los monotremas incluyen a cinco especies de mamíferos: el ornitorrinco y las cuatro especies de equidnas. Estos animales son nativos de Australia, Nueva Guinea y otras islas próximas a las costas. La diagnosis de los Monotremata incluye, capa de piel elástica cubriendo el rostro; cráneo liso, rostro alargado formando una especie de *pico*; presencia del músculo *de-trahens mandibulae* (depresor y retractor de la mandíbula); ausencia de hueso yugal; con almohadillas usadas como muelas para aplastar y moler la comida (hay dientes rudimentarios presentes en los juveniles de ornitorrinco); espolón en las patas traseras que, en los machos, libera veneno producido por las glándulas crurales (situadas en la pierna); lacrimal ausente.

Subclase Theria

Los Theria se diferencian de los Prototheria ya que éstos no ponen huevos, sino que el embrión se desarrolla en el interior del útero materno. Los Metatheria (marsupiales) (Figura 18.2b) dan a luz a crías subdesarrolladas, que luego completan su desarrollo en una estructura llamada bolsa marsupial. Los Eutheria (placentarios) (Figura 18.2c), que incluyen a la mayoría de los mamíferos, tienen una placenta que les permite un desarrollo completo en el útero materno antes de nacer. En Argentina los Metatheria están representados en el registro fósil desde mucho tiempo atrás (comienzos de la era Cenozoica), sin embargo, en la actualidad no son tan conocidos ni diversos, en nuestro país los didélfidos son el grupo más numerosos de marsupiales y se los conoce vulgarmente como comadrejas; también existen en Argentina marsupiales como el monito de monte, un endemismo en peligro de extinción. Los mamíferos placentarios actuales son los Eutheria, más diversos en nuestro país, aquí podemos encontrar grupos como los xenartros: los armadillos, osos hormigueros y meleros, y perezosos; primates; roedores: carpinchos, maras, cobayos, vizcachas, agutíes y chinchillas entre muchos otros; murciélagos; los carnívoros: canidae, félidos, úrsidos, prociónidos, mustélidos, mefitidos, focas y lobos marinos, entre otros; los perisodáctilos: tapires y caballos (introducidos por los conquistadores en América del Sur); los cetartiodáctilos (grupo formado por cetáceos y artiodáctilos): delfines, ballenas, llamas, guanacos y pecaríes entre otros; los rumiantes: corzuelas, ciervos, venados y bóvidos (introducidos en Argentina).

Adaptaciones estructurales y funcionales: ejemplos de mamíferos de la Argentina

Grupos adaptados a la vida acuática

En este grupo se incluyen mamíferos que durante su evolución adquirieron adaptaciones estructurales y funcionales al medio acuático; estas adaptaciones pueden incluir del miembro quiridio a formas de aletas para la locomoción como ocurre en cetáceos (solo miembros anteriores), pinnípedos y sirénidos (solo miembros posteriores). También tienen una gran reducción de pelos, a excepción de los mamíferos marinos del orden Carnívora. Han desarrollado grandes capas de grasa que son beneficiosas al estar en un medio de baja temperatura. En Argentina, se distribuyen en las costas marinas y en el mar varios de estos mamíferos, algunos ejemplos son las ballenas francas austral (*Eubalaena australis*), orcas (*Orcinus orca*), elefantes marinos (*Mirounga leonina*) lobos marinos de uno y dos pelos (*Otaria flavescens* y *Arctophoca australis*, respectivamente).

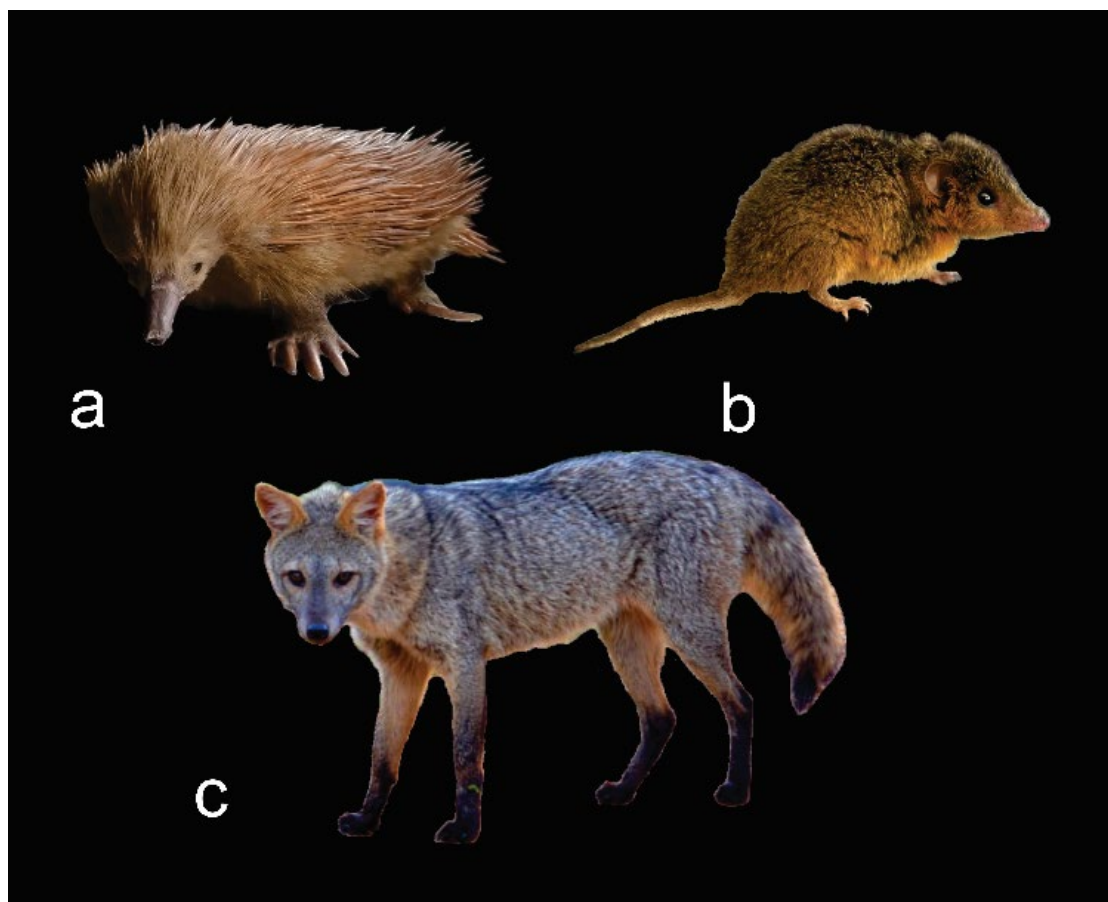
Grupos adaptados a la vida subterránea

Algunos mamíferos han adquirido adaptaciones morfológicas y funcionales para poder realizar muchas de sus actividades cotidianas por debajo de la superficie, en cuevas o galerías. Muchos de los animales que involucran la cabeza a la hora de excavar poseen un alto grado de reducción de la visión, poseen bien desarrolladas las garras para el mismo fin. En Argentina se distribuyen algunos roedores y xenarthros con estos tipos de hábitos excavadores, como son los tuco-tuco que incluye a tres especies (*Ctenomys bergi* de Córdoba, *Ctenomys famosus* de Famatina y *Ctenomys knight* de Catamarca) y el pichi ciego (*Chlamyphorus truncatus*), un armadillo muy pequeño con muy poca información existente que se distribuye desde el sur de Catamarca hasta el norte de Río Negro y Neuquén.

Grupos adaptados a la vida aérea

Aquí podemos encontrar mamíferos que tienen la capacidad de volar activamente y se ubican en el orden Chiroptera, mejor conocidos como murciélagos. Estos animales tienen adaptaciones al vuelo, han adquirido el desarrollo de alas a partir de los miembros anteriores, donde existe un alargamiento del radio, de los dedos, salvo el dedo uno (pulgar) y una membrana de piel o patagio entre ellos. Son animales nocturnos y en Argentina se distribuyen muchas especies por todo el territorio y cumplen un rol ecológico muy importante como dispersores de semillas.

Figura 18.2. Ejemplares representativos de los distintos grupos: a. *Prototheria*; b., *Metaheria*; c. *Eutheria*



Referencias

- Barquez, R.M., Díaz, M. y Ojeda, R.A. (2006). *Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución*, Mastozoología Neotropical, 599 (82)
- Barquez, R.M., Díaz, M.M., Montani, M.E. y Pérez, M. J. (2020). Nueva guía de los murciélagos de Argentina. *Publicación Especial del PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina)*, 3, 1-181.
- Bonaparte, J. F. (2014). *El origen de los mamíferos*. Buenos Aires: Universidad Maimónides.
- Canevari, M.y Vaccaro, O. (2007). *Guía de mamíferos del sur de América del Sur*. Editorial L.O.L.A.
- Ciancio, M.R., Soibelzon, E. y Francia, A. (2015). *Caminando entre gliptodontes y tigres diente de sable*. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/45658>
- Gasparini, G.M., Soibelzon, L.H. y Soibelzon, E. (2021). El Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA): un fenómeno biológico sin precedentes. En J.L. Cómbita y C.E. Maldonado (Eds.), *Biología teórica, explicaciones y complejidad. Colección Complejidad y Salud* (pp. 507–564). Editorial Universidad El Bosque, Colombia.

- Goin, F.J. (1995). Los marsupiales. Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. *Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid*, 165-179.
- Montero, R.y Autino, A.G. (2018). *Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina*. 3a. Ed. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Parera, A. (2002). *Los mamíferos de la Argentina: Y la región austral de Sudamérica*. Ed. El Ateneo.

Autores

Coordinadoras

Lareschi, Marcela

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Profesora Titular en la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Profesor Libre de la Cátedra de Parasitología General (FCNyM). Investigador Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Investigador a cargo del Laboratorio de Ectoparásitos de Animales Domésticos, Silvestres y Humanos del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP). Su área de investigación se enmarca en la sistemática, ecología e importancia zoonótica de los ectoparásitos de mamíferos y aves, con énfasis en los ácaros (Mesostigmata) y las pulgas (Siphonaptera).

Pérez, Miriam C.

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Profesora Adjunta en la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Profesional Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Especialista en Docencia Universitaria, Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Integrante del Laboratorio de Incrustaciones Biológicas en el Centro de Investigación y Desarrollo en Tecnología de Pinturas (CIDEPINT- CIC-CONICET-UNLP). Su área de investigación se enmarca en las incrustaciones biológicas con énfasis en medio marino y su control por medio de la aplicación de pinturas antiincrustantes.

Autores

Archuby, Diego Ignacio

Licenciado en Biología (Orientación Zoología) egresado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP), con una Especialización de posgrado en Ingeniería Ambiental de la Universidad Tecnológica Nacional (UTN). Realizó trabajos de biología reproductiva en aves de Antártida. Es personal profesional de la Dirección de

Biodiversidad del Ministerio de Ambiente de la Provincia de Buenos Aires (ex Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible de la Provincia de Buenos Aires) donde realiza estudios bioecológicos vinculados a la conservación mediante la gestión y manejo de fauna. Es docente de grado en carácter de Ayudante Diplomado de la cátedra de Zoología General (FCNyM – UNLP) y Jefe de Trabajos Prácticos (JTP) de la cátedra de Biología General de la Universidad Nacional Arturo Jauretche (UNAJ).

Armendano, Andrea V.

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). JTP en la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Ayudante de primera Cátedra de Introducción a la Taxonomía, FCNyM. Tutora Graduada en el marco del Proyecto de Apoyo para el Mejoramiento de la Enseñanza, para la Licenciatura en Biología orientación Botánica, Ecología, Paleontología y Zoología. Docente Investigador Cat. III FCNyM, UNLP. Investigador del Laboratorio de Aracnología del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP). Su área de investigación se enmarca en la biodiversidad de arañas de agroecosistemas y ambientes naturales.

Armendáriz, Laura

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Especialista en Docencia Universitaria, Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Jefe de Trabajos Prácticos de la Cátedra Zoología General, FCNyM- UNLP. Docente Investigador de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP)- CIC (Provincia de Buenos Aires). Investigador del Laboratorio Bentos del Instituto de Limnología (ILPLA, CONICET-UNLP-CIC). Su área de investigación son los macroinvertebrados acuáticos de ambientes lóticos como indicadores de perturbaciones ambientales, con especial énfasis en la sistemática y ecología de los oligoquetos acuáticos.

Camino, Nora B.

Doctora en Ciencias Naturales (orientación Zoología) Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Profesora Asociado Cátedra de Zoología General. Investigadora Principal de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires (CIC-PBA). Investigadora del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores, CEPAVE CONICET UNLP asociada CIC. Área de investigación: Estudio de nematodos parásitos, patógenos y parasitoideos, como biocontroladores de insectos de interés agrícola.

Cédola, Claudia

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Profesora Adjunta en la Cátedra Biología Animal I, Universidad Nacional de Luján. Jefe de Trabajos Prácticos en Zoología General de FCNyM. Docente-Investigador (semidedicación) en el Laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP). Su área de investigación se enmarca en el estudio de los ácaros Mesostigmata, en particular Phytoseiidae, como agentes de control biológico de plagas agrícolas.

Croci, Yasmín

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Diplomada en la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Estudiante de la Carrera de Doctorado del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP). Su área de investigación se enmarca en la sistemática y ecología parasitaria de peces pampeanos con énfasis en su posible uso como bioindicadores ambientales.

Díaz, Julia Inés

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Profesora Adjunta en la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Investigadora Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Investigadora a cargo del Grupo Parasitología Acuática, del Laboratorio de Biodiversidad y Epidemiología Parasitaria en Animales Silvestres y Humanos, del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP). Su área de investigación se enmarca en el estudio de la biodiversidad y ecología de parásitos y patógenos de aves y reptiles, con énfasis en aquellos que frecuentan ambientes marinos y humedales continentales.

Draghi, Regina

Licenciada en Biología (orientación Zoología) y Doctora en Ciencias Naturales por la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP) donde se desempeña como Auxiliar Docente de Primera de la cátedra Zoología General. Actualmente es encargada de colecciones en la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata y miembro de la Unidad Funcional de Digitalización de dicha entidad. Sus estudios de posgrado se relacionaron con el estudio de la diversidad de helmintos parásitos de anfibios y participa, además, como integrante de proyectos de investigación en relación al estudio de los parásitos de animales silvestres.

González, Sandra E.

Licenciada en Biología, con orientación en Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Jefe de Trabajos Prácticos de la Cátedra de Zoología General. Profesional Principal de la Comisión de Investigaciones Científicas de La Provincia de Buenos Aires (CICPBA), con lugar de trabajo en el Laboratorio de Aracnología del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE- CONICET-UNLP). Coordinadora de la Comisión de Extensión y Comunicación Pública de las Ciencias del CEPAVE. Su área de investigación abarca temas de biodiversidad aracnológica (arañas y escorpiones) y entomone-matodos.

Iacona, Facundo

Licenciado en Biología (orientación paleontología), Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente ayudante diplomado en la Cátedra de Zoología General y en el Curso Introductorio de la FCNyM. Docente en la Escuela de Campo Inicial y en la Escuela de Campo Media para Biología de la FCNyM. Becario Doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Extensionista universitario en el equipo “Caminando sobre gliptodontes y tigres dientes de sable” y en el equipo “Articulando sa-beres en torno a la conservación” de la UNLP. Integrante del equipo de la Dirección de Promoción de la Cultura Científica de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNLP. Su área de investiga-ción está enfocada en el estudio de los mamíferos fósiles del centro este de la región pampeana con el objetivo de fortalecer el esquema bioestratigráfico regional y la valorización del patrimonio local.

Ocon, Carolina

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Jefe de trabajos Prácticos de la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Investigadora Adjunta del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en el Instituto de Limnología “Dr. Raúl Ringuelet” (ILPLA). Su área de estudio com-prende los invertebrados de agua dulce y su valor indicador de calidad ambiental y la aplicación de índices bióticos para el monitoreo de ríos y arroyos. Además estudia las respuestas funciona-les y relaciones tróficas del ensamble de macroinvertebrados ante perturbaciones ambientales.

Paola, Analía

Licenciada en Biología orientación Ecología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Master Internacional en Enfermedades Parasitarias Tropicales, Facultad de Farmacia, Universidad de Valencia, España. Ayudante Diplomado Ordi-

nario en la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Profesional de Apoyo a la Investigación Categoría Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Su área de investigación se desarrolla en el estudio de ecología y control del biofouling marino en el laboratorio de Incrustaciones Biológicas del Centro de Investigación y Desarrollo en Tecnología de Pinturas (CIDEPINT).

Segura, Luciano Noel

Doctor en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Investigador Adjunto del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Investigador a cargo del Laboratorio de Ecología de Aves del Instituto de Limnología Dr. Raúl Ringuelet (ILPLA, CONICET-UNLP). Docente en la Cátedra de Zoología General, FCNyM-UNLP. Su área de investigación se enmarca en la ecología reproductiva de las aves, evaluando los efectos de la modificación de los hábitats de cría sobre los principales parámetros reproductivos de las aves.

Simanauskas, Tristán

Licenciado en Biología (or. Zoología) y Doctor en Ciencias Naturales egresado de la FCNyM, UNLP. Actualmente integra la Secretaría Académica de la UNAHUR y es Profesor adjunto de Ecología Teórica y Biología de la misma universidad; Profesor de la Maestría en Gestión Ambiental del Desarrollo Urbano (FAUD, UNMDP) y de la Maestría y de la Especialización en Ambiente y Desarrollo Sustentable (UNQUI); Ayudante Diplomado de Zoología General, (FCNyM, UNLP). Fue Ayudante Diplomado y Jefe de Trabajos Prácticos en Paleontología Invertebrados (FCNyM, UNLP) e Investigador del CONICET, participando en proyectos sobre paleoecología, paleontología y paleobiogeografía de Sudamérica y Australia, financiados por la SeCyT y el Australian Research Council. Fue Coordinador Operativo del Museo de La Plata (FCNyM, UNLP) e integró el Área Educativa y de Difusión de esa misma institución.

Vallina, Consuelo

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente (Ayudante diplomada) en la Cátedra de Zoología General, FCNyM. Becaria posdoctoral CONICET en el laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET- UNLP). Su área de investigación se enmarca en el control biológico de la polilla del tomate, *Tuta absoluta*, mediante el uso de su enemigo natural *Pseudapanteles dignus*, en el cinturón hortícola platense. Además, se encuentra realizando estudios de biodiversidad de microhimenópteros parasitoides de la superfamilia Chalcidoidea en la División de Entomología del Museo de Ciencias Naturales de La Plata.

Varela, Graciela L.

Licenciada en Biología (Orientación Ecología), Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Diplomado en la Cátedra de Zoología General y en la Cátedra de Zoología Invertebrados II (Artrópodos), FCNyM. Docente investigador en la Unidad de Entomología Forense, División Entomología de la FCNyM. Línea de investigación: análisis de la artropodofauna, principalmente insectos, asociada a material arqueológico, histórico y de valor patrimonial.

Lareschi, Marcela

Los animales actuales : introducción a su conocimiento para estudiantes de las Ciencias Naturales / Marcela Lareschi ; Miriam C. Pérez ; Coordinación general de Marcela Lareschi ; Miriam C. Pérez. - 1a ed. - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; La Plata : EDULP, 2026.
Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-950-34-2679-1

1. Zoología. I. Pérez, Miriam C. II. Lareschi, Marcela, coord. III. Pérez, Miriam C., coord. IV. Título.
CDD 560

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 978-950-34-2679-1
© 2026 - Edulp

n
naturales


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA