

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
Departamento de Microbiología



TESIS DOCTORAL

**Morfología cortical y morfogénesis en tres géneros de  
Escuticociliados Filasterinos (Uronema, Cinetochilum y  
Sathrophilus)**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR

**Carmen, Téllez Nogués**

Madrid, 2015

María del Carmen Téllez Nogués

TP  
1981  
-----  
160



\* 5 3 0 9 8 5 6 4 9 9 \*

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

x - 33 - 017654 - 7

MORFOLOGIA CORTICAL Y MORFOGENESIS EN TRES GENEROS  
DE ESCUTICOCILIADOS FILASTERINOS - (URONEMA, CINETOCHILUM  
Y SATHROPHILUS)

Departamento de Microbiología  
Facultad de Ciencias Biológicas  
Universidad Complutense de Madrid  
1981



BIBLIOTECA

© María del Carmen Téllez Nogués  
Edita e imprime la Editorial de la Universidad  
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía  
Noviciado, 3 Madrid-8  
Madrid, 1981  
Xerox 9200 XB 480  
Depósito Legal: M-23088-1981

MARIA DEL CARMEN TELLEZ NOGUES

MORFOLOGIA CORTICAL Y MORFOGENESIS EN TRES  
GENEROS DE ESCUTICOCILIADOS FILASTERINOS  
(URONEMA, CINETOCHILUM Y SATHROPHILUS)

TOMO I: TEXTO

Director: Dimas Fernández-Galiano  
Catedrático de Microbiología

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
Facultad de Biología  
Departamento de Microbiología  
1980



- II -

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento al Prof. Dr. Dimas Fernández-Galiano, director de este trabajo, a quien debo mi formación en la rama de la protozoología, por su ayuda inestimable en el desarrollo de esta investigación.

También quiero agradecer a todos mis compañeros y amigos, cuya enumeración sería muy larga, por su apoyo y colaboración, que han hecho posible la realización de esta Memoria.

I N D I C E

	<u>Págs</u>
1. INTRODUCCION .....	1
2. MATERIAL Y METODOS	
2.1. Material biológico .....	19
2.2. Método de cultivo .....	21
2.3. Medios de cultivo .....	23
2.4. Método de impregnación argéntica .....	26
2.5. Microscopia y microfotografía .....	28
3. RESULTADOS	
3.1. Morfología y morfogénesis en <u>Uronema marinum</u>	
3.1.1. Morfología general .....	29
3.1.2. Infraciliación somática .....	31
3.1.3. Infraciliación bucal .....	33
3.1.4. Morfogénesis .....	36
3.2. Morfología y morfogénesis en <u>Uronema muscicola</u> n. sp.	
3.2.1. Morfología general .....	51
3.2.2. Infraciliación somática .....	52
3.2.3. Infraciliación bucal .....	55
3.2.4. Morfogénesis .....	57
3.2.5. Quistes .....	61
3.3. Morfología y morfogénesis en <u>Cinetochilum margaritaceum</u>	
3.3.1. Morfología general .....	62
3.3.2. Infraciliación somática .....	62
3.3.3. Infraciliación bucal .....	65
3.3.4. Morfogénesis .....	69

3.4. Morfología y morfogénesis en <u>Sathrophilus edaphicus</u> n.sp.	
3.4.1. Morfología general .....	75
3.4.2. Infraciliación somática .....	76
3.4.3. Infraciliación bucal .....	78
3.4.4. Morfogénesis .....	81
4. DISCUSION	
4.1. Morfología e identificación de <u>Uronema marinum</u> Dujardin .....	89
4.2. Morfogénesis en <u>U. marinum</u> .....	113
4.3. Morfología y descripción de <u>U. muscicola</u> n.sp. ....	127
4.4. Morfogénesis en <u>U. muscicola</u> .....	136
4.5. Quistes de <u>U. muscicola</u> .....	138
4.6. Características morfológicas del genero <u>Uronema</u> .....	139
4.7. Morfogénesis en el género <u>Uronema</u> .....	142
4.8. Morfología de <u>Cinetochilum margaritaceum</u> .....	148
4.9. Estomatogénesis en <u>C. margaritaceum</u> .....	157
4.10. Morfología y descripción de <u>Sathrophilus edaphicus</u> n.sp. ....	163
4.11. Morfogénesis en el género <u>Sathrophilus</u> .....	172
4.12. Morfología y morfogénesis en la familia <u>Cinetochilidae</u>	179
4.13. Comparación de la estomatogénesis en las familias <u>Cinetochilidae</u> y <u>Loxocephalidae</u> .....	188
4.14. Morfología de la haplocinetia y morfogénesis en el suborden <u>Philasterina</u> .....	192
4.15. Consideraciones acerca de la nomenclatura en los <u>Scuticociliatida</u> .....	203
5. CONCLUSIONES .....	222
6. BIBLIOGRAFIA .....	226



## 1. INTRODUCCION

Los intentos de elaboración de sistemas "naturales" de clasificación sistemática que reflejen las relaciones filogenéticas de los distintos grupos de protozoos ciliados tropiezan con numerosas dificultades : por una parte en este grupo hay una carencia generalizada de restos fósiles que nos priva de la posibilidad de una comparación morfológica de las formas actuales con sus ancestros paleontológicos; además , su pequeño tamaño, que en general varía entre las 10 y las 100  $\mu$ , hace que se dependa totalmente de las técnicas de microscopia para su estudio; la condición unicelular de estos animales circunscribe los estudios de morfología comparada a orgánulos subcelulares; la ausencia de sexualidad reconocible en la gran mayoría de las especies impide también tener en cuenta las características genéticas que son tan útiles en otros grupos biológicos y por último, aunque no menos importante, la ubicuidad de estos organismos invalida la utilización de los factores de distribución geográfica como un dato importante en la evolución (Collins, 1960 y 1963).

Aunque se han hecho algunos estudios sobre los antígenos superficiales en Paramecium aurelia (Finger, 1974) es muy difícil todavía sacar conclusiones basándose en este método sobre las afinidades de los ciliados y sólo ha sido utilizado en pocos géneros.

Quedan, pues, muy pocos argumentos de los que hoy día se consideran "objetivos" para situarlos debidamente en su probable lugar dentro de la filogenia general de los seres vivos.

Para soslayar en parte estas dificultades y dar así un punto de partida a las hipótesis y suposiciones sobre la probable filogenia de

los ciliados, se ha recurrido a un postulado básico que considera que los grupos actuales de ciliados se han mantenido estables durante milenios y que por lo tanto son semejantes a los grupos ancestrales que supuestamente surgieron en diferentes momentos de la historia pasada de todo el phylum. De esta manera, el estudio comparativo de las formas actuales puede superar en parte el importante obstáculo que representa la ausencia de restos fósiles (Corliss, 1961).

Se admite que la evolución de los ciliados arranca de uno o más ancestros flagelados de los que surgieron organismos más complejos caracterizados por la posesión de cilios en toda la superficie del cuerpo. Inicialmente los cilios eran estructuras locomotoras, pero más adelante en el curso de la evolución, estos protozoos desarrollaron estructuras ciliares complejas asociadas a la alimentación, las llamadas estructuras bucales.

Los ciliados presentan tal variedad de estructuras ciliares, somáticas y bucales, que estas son las estructuras más importantes desde el punto de vista de la caracterización taxonómica.

Las primeras clasificaciones de los ciliados se basan, desde luego, fundamentalmente en las características morfológicas. La primera de ellas se debe a Bütschli (1887) y reconoce a los ciliados como una subclase de los Infusorics, y dentro de ellos, distingue dos órdenes: los holotricos y los espirotricos, y considera a los suctores como una subclase aparte de la de los ciliados.

Clase Infusoria

Subclase Ciliata

Orden Holotricha

Suborden Gymnostomata

Suborden Trichostomata

Suborden Astomata

Orden Spirotricha

Suborden Heterotricha

Suborden Oligotricha

Suborden Hypotricha

Suborden Peritricha

Subclase Suctoria

Esta es la clasificación que más o menos impera hasta 1930, año en que aparece la clasificación de Kahl, que es una clasificación mucho más extensa, que eleva a los ciliados a la categoría de subphylum, considerando dos clases, la de los ciliados propiamente dichos y la de los Suctores y separa, dentro de la de los ciliados, a las Opalinas (Protociliata) de los verdaderos ciliados (Euciliata), basándose en las anteriores observaciones de Metcalf (1923).

Subphylum Ciliophora

Clase 1 Ciliata

Subclase 1 Protociliata

Orden 1 Opalinata

Subclase 2 Euciliata

Orden 1 Holotricha

Suborden 1 Gymnostomina

Suborden 2 Trichostomina

Suborden 3 Astomina

Orden 2 Spirotrichida

Suborden 1 Heterotrichina

Suborden 2 Oligotrichina

Suborden 3 Tintinoina

Suborden 4 Entodiniomorphina

Suborden 5 Hypotrichina

Orden 3 Peritrichida

Orden 4 Chonotrichida

Clase 2 Suctoria

La principal característica que distingue la clasificación de Kahl del esquema anterior es el número de taxa implicados a todos los niveles. En 1887 había solamente unas 500 especies que clasificar y en 1930 el número se eleva a unas tres mil. Las familias se han duplicado y los géneros se han triplicado. En conjunto el número de especies conocidas indica ya una gran diversidad morfológica dentro del grupo.

El primer sistema de clasificación que realmente refleja las relaciones filogenéticas de los ciliados se debe a Fauré-Fremiet (1950) que, apoyado en las teorías de Chatton y Lwoff (1935) de la autonomía y continuidad genética de la infraciliación, en especial de los cinetosomas, consigue dar con un carácter que le permite visualizar la evolución de estos animales y propone un esquema filogenético que revoluciona la sistemática de los ciliados.

En este descubrimiento juegan un papel muy importante las técnicas de impregnación argéntica desarrolladas por Chatton y Lwoff que ponen de manifiesto la infraciliación, característica que, según estos autores, es el atributo más importante de los ciliados. Fauré-Fremiet adoptó esta idea y se dedicó a estudiar la infraciliación desde un punto de

vista descriptivo y morfogenético, dándose cuenta del valor de este carácter y de sus posibilidades para averiguar las relaciones evolutivas de los ciliados.

Una de las hipótesis en que basa Fauré-Fremiet la nueva clasificación sistemática es que los ciliados holotricos "simples" como Tetrahy-mena presentan una zona adoral de membranelas "primitiva" en la cavidad bucal y que estas membranelas deben considerarse homólogas a la zona adoral de membranelas bien desarrollada de los espiotricos. Basándose en observaciones de ejemplares impregnados con las nuevas técnicas de plata, llegó a la conclusión de que muchas especies de holotricos tienen una zona adoral de membranelas identificable y que las diferencias y semejanzas de estas estructuras indican distintos grados de relación filogenética entre los holotricos y los espiotricos. Propone a los himenostomados como el grupo del que parten dos líneas evolutivas : por un lado la línea himenostomados → tigmotricos → peritricos, y por otro la línea himenostomados → heterotricos.

La clasificación de Fauré-Fremiet, en la que se basan las clasificaciones filogenéticas actuales, es la siguiente :

#### Clase Euciliata

##### Subclase Holotricha

Orden Gymnostomes rhabdophores

Orden Gymnostomes cyrtophores

Orden Chonotriches

Orden Trichostomes

Orden Hymenostomes

Orden Thigmotriches

Orden Peritriches

Orden Apostomes  
Orden Astomes  
Orden Tentaculiperes  
Subclase Spirotricha  
Orden Heterotriches  
Orden Hypotriches  
Orden Ctenostomes  
Orden Oligotriches tintinnoïdiens  
Orden Oligotriches ophryoscolecides

Como vemos, en esta clasificación se incluye ya a los suctores y a los conotricos dentro del grupo de los holotricos, y en cambio se considera a las opalinas como un grupo aparte.

Corliss, que es discípulo de Fauré-Fremiet y está muy influenciado por él, sigue las líneas del esquema faureano y adopta este sistema de clasificación, corrigiendo algunos nombres, como el de los suctores, y también la posición de algunos grupos dentro de los holotricos (suctores y conotricos).

La clasificación de Corliss aparece en 1959 y es la siguiente :

Subphylum CILIOPHORA

Class CILIATA

Holotricha

GYMNOSTOMATIDA

Rhabdophorina

Cyrtophorina

SUCTORIDA

CHONOTRICHIDA

TRICHOSTOMATIDA

HYMENOSTOMATIDA

Tetrahymenina

Peniculina

Pleuronematina

ASTOMATIDA

APOSTOMATIDA

THIGNOTRICHIDA

Arhynchodina

Rhynchodina

PERITRICHIDA

Sessilina

Mobilina

Spirotricha

HETEROTRICHIDA

Heterotrichina

Licnophorina

OLIGOTRICHIDA

TINTINNIDA

ENTODINIOMORPHIDA

ODONTOSTOMATIDA

HYPOTRICHIDA

Stichotrichina

Sporadotrichina

Posteriormente la Sociedad de Protozoólogos propone un nuevo sistema de clasificación apoyado por varios autores cuya lista encabeza Honigberg (1964) :

**Subtronco Ciliophora**

**Clase Ciliatea**

**Subclase Holotrichia**

Orden Gymnostomatida

Orden Trichostomatida

Orden Chonotrichida

Orden Apostomatida

Orden Astomatida

Orden Hymenostomatida

Orden Thignotrichida

**Subclase Peritrichia**

Orden Peritrichida

**Subclase Suctoria**

Orden Suctorida

**Subclase Spirotrichia**

Orden Heterotrichida

Orden Oligotrichida

Orden Tintinnida

Orden Entodiniomorphida

Orden Odontostomatida

Orden Hypotrichida

Esta clasificación representa un paso atrás respecto al sistema de Fauré-Fremiet ya que separa de nuevo a los peritricos y a los suctores del grupo de los Holotricos.

En 1974 Corliss propone una nueva clasificación que, aunque sigue estando basada en el esquema filogenético de Fauré-Fremiet, aumenta mucho el número de taxa y eleva a los ciliados a la categoría de Phylum. Esta clasificación reconoce tres clases distintas de ciliados basándose

fundamentalmente, en diferencias morfológicas, ultra-estructurales, morfo-  
fogenéticas y evolutivas que demuestran unas diferencias entre estos --  
grupos que no se habían reconocido hasta entonces y que sustituye la dis-  
tinción anterior de los ciliados entre Holotricos y Espirotrícos.

Aparte del cambio mencionado, la diferencia más importante entre -  
esta nueva clasificación y la precedente del propio Corliss, es la in-  
clusión dentro de los Himenostomados del nuevo orden de los Scuticoci-  
liatida, que incluye a los ciliados Pleuronematinos, dentro de los cua-  
les considera a los representantes del anterior orden Thigmotrichida --  
que presentan estructuras bucales, y a los Filasterinos.

Phylum CILIOPHORA

Clase KINETOFRAGNOPHORA

Gymnostomata

PRIMOCILIATIDA

(4 subordenes)

HAPTORIDA

PLEUROSOMATIDA

Vestibulifera

TRICHOSOMATIDA

COLPODIDA

ENTODINIOMORPHIDA

(2 subordenes)

Hypostomata

CYRTOPHORIDA

NASSULIDA

(2 subordenes)

MICROTHORACIDA

RHYNCHODIDA

(2 subordenes)

CHONOTRICHIDA  
(2 subordenes)  
APOSTOMATIDA  
Suctorio  
SUCTORIDA  
(2 subordenes)  
Clase OLIGOHYMENOPHORA  
Hymenostomata :  
HYMENOSTOMATIDA  
(3 subordenes)  
SCUTICOCILIATIDA  
(2 subordenes)  
ASTOMATIDA  
Peritricha  
PERITRICHIDA  
(2 subordenes)  
Clase POLYHYMENOPHORA  
Spirotricha  
HETEROTRICHIDA  
(4 subordenes)  
ODONTOSTOMATIDA  
OLIGOTRICHIDA  
(2 subordenes)  
HYPOTRICHIDA

La creación del orden Scuticociliatida fue propuesta por Small en 1967 para incluir a cierto tipo de ciliados holotricos que presentaban un modelo de estomatogénesis común que los distinguía del resto de los ciliados. Observó que en ciertos holotricos himenostomados se formaba una estructura de gancho que denominó "escutico"(1) en el extremo terminal de la haplocinetia tanto del proterio como del opisto durante las -

Últimas fases de la estomatogénesis. Esta estructura, aunque es temporal, es constante en los escuticociliados y Small, al observar la estomatogénesis en muchas especies de ciliados himenostomados, se dió cuenta del valor filogenético de éste carácter.

Este es el único orden de ciliados que ha sido caracterizado y separado de los otros ordenes afines, basandose en un carácter dinámico, un rasgo morfológico temporal. Estudios posteriores han demostrado que hay otras muchas características comunes en los escuticociliados y, lo que es más importante, que el proceso de estomatogénesis en estos ciliados sigue un modelo muy semejante en todos ellos y distinto del de los otros himenostomados. La estomatogénesis en los Scuticociliatida implica la participación de la haplocinetia de la célula parental, que es la que va a formar todas las estructuras bucales del opisto.

La última y actual clasificación de los ciliados se debe también a Corliss (1979) y es, a grandes rasgos, semejante a la precedente del mismo autor. Las modificaciones consisten principalmente en el aumento de taxa sobre todo a nivel de órdenes y subórdenes, y en un ordenamiento de éstos dentro del grupo que refeje mejor las relaciones evolutivas de los organismos basandose en los nuevos datos, sobre todo ultraestructurales, de la morfología de los ciliados.

Estos datos en parte están recogidos en un trabajo anterior de de Puytorac y Grain (1976) que describe ciertos detalles ultraestructurales de la corteza y de las estructuras bucales de los ciliados.

En la nueva clasificación de Corliss el orden de los Scuticociliatida comprende tres subórdenes en lugar de los dos que comprendía en la anterior. El tercer suborden corresponde al de los Tigmotricos que presentan cavidad bucal, que en la clasificación anterior estaban conside-

rados como pertenecientes al suborden Pleuronematina.

Phylum CILIOPHORA

Clase I. Kinetofragminophora

Subclase (1) Gymnostomata

- Orden 1. Primociliatida  
2. Karyorelictida  
3. Prostomatida

- Suborden (1) Archistomatina  
(2) Prostomatina  
(3) Prorodontina  
4. Haptorida  
5. Pleurostomatida

Subclase (2) Vestibulifera

- Orden 1. Trichostomatida  
Suborden (1) Trichostomatina  
(2) Blepharocorythina  
2. Entodiniomorpha  
3. Colpodida

Subclase (3) Hypostomata

- Orden 1. Synhymeniida  
2. Nassulida  
Suborden (1) Nassulina  
(2) Microthoracina  
3. Cyrtophorida  
(1) Chlamydodontina  
(2) Dysteriina  
(3) Hypocomatina  
4. Chonotrichida  
(1) Exogemmina  
(2) Cryptogemmina

5. Rhynchodida

6. Apostomatida

(1) Apostomatina

(2) Astomatophorina

(3) Pilisuctorina

Subclase (4) Suctoria

Orden Suctorida

Suborden (1) Exogenina

(2) Endogenina

(3) Evaginogenina

Clase II. Oligohymenophora

Subclase (1) Hymenostomata

Orden 1. Hymenostomatida

Suborden (1) Tetrahymenina

(2) Ophryoglenina

(3) Peniculina

2. Scuticociliatida

(1) Philasterina

(2) Pleuronematina

(3) Thigmatrichina

3. Astomatida

Subclase (2) Peritricha

Orden Peritrichida

Suborden (1) Sessilina

(2) Mobilina

Clase III. Polyhymenophora

Subclase Spirotricha

Orden 1. Heterotrichida

Suborden (1) Heterotrichina

(2) Clevelandellina

(3) Armophorina

- (4) Coliphorina
- (5) Plagiotomina
- (6) Licnophorina
- 2. Odentostomatida
- 3. Oligotrichida
  - (1) Oligotrichina
  - (2) Tintinnina
- 4. Hypotrichida
  - (1) Stichotrichina
  - (2) Sporadotrichina

Small no está de acuerdo con la proposición de Corliss ya que considera que los Tigmotricos quedan más adecuadamente situados dentro del grupo de los Pleurcnematinos y llama la atención sobre este hecho en el V Congreso Internacional de Protozoología.

Por otro lado, los representantes de la escuela francesa, aunque reconocen las características que distinguen a los escuticociliados consideran que deben asignarseles la categoría de suborden dentro del orden Hymenostomatida como el suborden Scuticociliatina (Groslier, 1974) y que por sí mismos no tienen categoría de orden.

Sin embargo, los estudios ultraestructurales comparativos emprendidos por de Puytorac y sus colaboradores han tenido resultados sorprendentes; lejos de demostrar una afinidad a nivel ultraestructural de los escuticociliados con los himenostomátidos del tipo de Tetrahymena, han demostrado una diversidad enorme dentro de los escuticociliados y pocas afinidades con los himenostomados. Las características ultraestructurales de los géneros de escuticociliados estudiados (que son todavía muy pocos, no más de nueve, de los cuales solo se han publicado trabajos sobre cinco géneros, dato que hay que tener en cuenta antes de aventurar-

se a generalizar) son de una diversidad tal que indicarían más bien que es un grupo heterogéneo, con algunas características comunes en algunos géneros, pero con otras distintas y sin una unidad significativa desde el punto de vista ultraestructural.

Este hecho es insólito en los ciliados, donde generalmente a nivel de orden se encuentra una cierta homogeneidad ultraestructural. El que estos organismos presenten un modelo de estomatogénesis común, que es distinto al de otros ciliados y que es, además, muy especializado, es un argumento poderoso que obliga a considerarlos un grupo homogéneo por encima de las diferencias estructurales que presente y separado del resto de los ciliados cuya estomatogénesis sea diferente. Estos factores nos llevan a considerar que el tipo de estomatogénesis es un carácter que se fijó en una fase temprana de la evolución del grupo, mientras que la evolución de las estructuras bucales ocurrió en una etapa posterior.

Estos ciliados muestran, además, un cierto grado de simplicidad y plasticidad potencial tanto en las estructuras corticales, ya que carecen de toxicistos, tricocistos y fibras nematodésmicas, como porque presentan quistes, son de amplia distribución ecológica y muy numerosos y de estructura macronuclear poco compleja (Corliss, 1979).

Por todas estas razones, Corliss (1979) piensa que la principal línea filogenética de los Oligohymenophora pasa en primer lugar por los escuticociliados y que son éstos, y no los tetrahimenidos, el grupo ancestral que ha dado lugar a todo el conjunto de los espirotricos (Polyhymenophora). Así pues, serían los Scuticociliatida el grupo originario de todos los ciliados con membranelas y de ellos procederían los hime-nostomátidos, lo mismo que los astomátidos y los peritricos además de

los espirotricos, que se caracterizan por presentar una zona adoral de membranelas muy desarrollada. Por su parte es posible que los escutico-ciliados hayan evolucionado a partir de un ancestro del tipo de los nasulidos, como indica también Corliss (1979).

Como hemos visto, las clasificaciones filogenéticas de los ciliados se basan principalmente en las características de la infraciliación de las estructuras bucales y, de forma muy importante, en el modelo de desarrollo de estas estructuras durante la morfogénesis.

El valor de los estudios de la estomatogénesis en los ciliados se acentúa cuando se analizan desde un punto de vista comparativo, prestando especial atención a las posibles homologías del proceso mismo. Este tipo de estudio comparativo proporciona al taxónomo una herramienta muy útil para determinar la clasificación más adecuada de los organismos en cuestión y, desde un punto de vista más general, revela una importante información para establecer las relaciones filogenéticas y evolutivas entre los grandes grupos de ciliados.

La estomatogénesis es un proceso dinámico y, por lo que sabemos hasta ahora, es, afortunadamente, un proceso conservador y constante. Hay mucha más diversidad en los modelos morfológicos del aparato bucal de los ciliados, como indican la multitud de trabajos morfológicos sobre estos protozoos, que en los modelos de estomatogénesis (Corliss, 1967).

Este hecho sugiere que los tipos básicos de formación de la nueva boca pueden haber surgido en las primeras etapas de la evolución de los ciliados y que por lo tanto las relaciones de los grandes grupos de estos organismos se pueden revelar por medio del reconocimiento de su ti-

po estomatogénico. Un ejemplo de ello es precisamente la creación del orden de los Scuticociliatida.

Teniendo en cuenta todo lo anteriormente expuesto, y porque pensamos que solamente una observación minuciosa de la estomatogénesis y de la infraciliación bucal nos va a proporcionar la información necesaria para establecer las afinidades evolutivas de estos ciliados, hemos estudiado detalladamente la morfología y la estomatogénesis en tres géneros representativos de los escuticociliados filasterinos. Entre ellos hemos elegido el género Uronema, que caracteriza a la familia Uronematidae, y del que estudiamos dos especies, que es un género muy representativo del suborden Philasterina. Los otros dos géneros que hemos seleccionado, Cinetochilum y Sathrophilus, son ambos representantes de la familia Cinetochilidae, familia que escogimos porque presenta afinidades y características comunes con la familia Loxocephalidae, que a su vez representa el lazo de unión entre los escuticociliados y los himenostomátidos tetrahimeninos. Los Uronematidae y los Cinetochilidae son, dentro de los filasterinos, organismos que presentan características morfológicas y de las estructuras bucales distintas. El objeto de este estudio es la comparación de la morfología de las estructuras bucales y del proceso de estomatogénesis en estas dos familias de ciliados para establecer las probables relaciones evolutivas, entre sí y con otros grupos de ciliados, en especial los himenostomátidos.

Nuestro estudio está basado en la observación de la infraciliación de estos ciliados utilizando el método de impregnación argéntica de Fernández-Galiano (1976) que pone de manifiesto los cinetosomas y también las fibras cinetodésmicas asociadas a ellos. Este método, entre todos los demás métodos de impregnación argéntica, es el que permite una mejor observación, no sólo de la infraciliación, sino también de los pro-

cesos estomatogénicos, porque no impregna, como otros métodos, las líneas argentófilas que enmascaran la infraciliación, y además porque, al impregnar la fibra cinetodésmica, nos permite distinguir los cinetosomas somáticos de los que pertenecen a las estructuras bucales.

---

(1) La palabra "escutico" procede del nombre latino scūtīca, ae, que, a su vez, proviene del griego σχυτικός, que quiere decir "de cuero". La traducción castellana de esta palabra es "azote de correas".

## 2. MATERIAL Y METODOS

### 2.1. MATERIAL BIOLÓGICO

Los organismos objeto de estudio fueron colectados en diversas localidades, en muestras de aguas dulces, de musgos y suelos.

La estirpe de Uronema marinum que se estudia en este trabajo fue encontrada en una pequeña balsa de riego de un huerto de la localidad de Rubí (Barcelona). En el laboratorio se mantuvo en cultivo con facilidad, ya que es una especie de crecimiento muy abundante que tiende a mantener poblaciones muy numerosas. Se cultivó en diversos medios líquidos: en medio de extracto de levadura, de lechuga, heno, trigo y sémola. Los cultivos más abundantes resultaron ser los de extracto de levadura, sémola y trigo, donde se obtenían a los 6 u 8 días después de la inoculación poblaciones en fase exponencial de crecimiento que permitieron hacer estudios de las distintas etapas de la división.

Uronema muscícola n. sp., como el nombre de la especie indica, procede de unos musgos recolectados en la Sierra de Guadarrama (Madrid). Los musgos se mantuvieron en un cristalizador cubriéndolos apenas con agua reposada y ahí crecieron los ciliados. Durante unos pocos días aparecieron hasta tres tipos de ciliados, Uronema muscícola n. sp., y además una especie de Cyclidium y algún Colpoda, pero pronto se estableció la nueva especie como única pobladora. Esta especie de cultivo semi-natural se mantuvo durante muchísimo tiempo (unos 8 meses), sin necesidad de enriquecer o añadir ningún medio, añadiendo solamente agua reposada para mantener los musgos sumergidos, y no tuvimos necesidad de hacer cultivos separados, pues siempre se mantuvo con una población muy abundante de ciliados. En esta especie pudimos observar quistes que se encontraban al tomar muestras enterrando la pipeta en el fondo de los musgos. También

podimos observar conjugaciones.

Cinetochilum margaritaceum, procede de una muestra tomada en una piscina abandonada durante el invierno donde habfa hojas secas, tierra y ramas. La piscina en cuestión está localizada en Pozuelo de Alarcón, en la provincia de Madrid. La muestra fue enriquecida con medio de lechuga y medio de trigo, pero nunca obtuvimos un gran crecimiento y éste, sólo durante los primeros días. Los subcultivos se hicieron en los mismos medios y además en medio de heno, pero tampoco conseguimos poblaciones muy abundantes. El aislamiento de algunos ejemplares fue conseguido pero también los cultivos fueron muy escasos en número de ciliados y duraron muy poco tiempo, sólo uno de los cultivos en medio de lechuga duró tres semanas, pero sin un crecimiento abundante, la mayor parte de las duplicaciones de los cultivos resultaban en cultivos que no prosperaban.

Los ejemplares de Sathrophilus edaphicus n. sp., aparecieron en una infusión de tierra, hojas secas, líquenes y hierba que se colectó debajo de un seto en la Ciudad Universitaria (Madrid). Esta infusión no fue enriquecida con ningún nutriente porque mostró enseguida bastante crecimiento bacteriano, y al cabo de unos días (4 ó 5) apareció una población abundantisima, sobre todo superficial, del nuevo ciliado. En cambio, los cultivos que se hicieron de varios ejemplares aislados de la infusión original, fueron muy poco abundantes. Se cultivaron en distintos medios: extracto de suelo, extracto de levadura y en medio de lechuga y medio de heno a los que se añadieron unos granos de trigo. Sólo el cultivo en medio de lechuga tuvo un éxito relativo, y aunque en menor cantidad que en la infusión original, los ciliados se dividieron y el cultivo perduró unos 20 días, aunque al final con muy poca densidad de organismos.

## 2.2 METODO DE CULTIVO

Una vez las muestras en el laboratorio, se enriquecen añadiendo unos granos de trigo o un poco de sémola o añadiendo medio de extracto de lechuga, o medio de levadura. Normalmente se hacen divisiones de la muestra estableciendo varios cultivos con distinto medio de enriquecimiento y se observa el crecimiento del ciliado que nos interesa para resembrarlo posteriormente en el medio donde se obtuviese mayor rendimiento.

Así se establecen cultivos mixtos donde se intenta favorecer el crecimiento de la especie que se trate, y repitiendo el proceso, se suelen conseguir cultivos de una sola especie o donde por lo menos esa especie es dominante. En el caso de Uronema eso ocurre espontáneamente en casi todos los cultivos y con casi todos los medios de cultivo utilizados: estos organismos tienden a ser la población dominante en cuanto se consigue un crecimiento bacteriano abundante. Hemos encontrado muy frecuentemente que en muestras enriquecidas que llevan unos 15 días de cultivo, la población más abundante es la de estos ciliados. En Cinetochilum y Sathrophilus, en cambio, el crecimiento máximo corresponde a un contenido bacteriano escaso, pudiéndose perder el organismo si no se diluye el medio con frecuencia, siendo sucedidos por otros ciliados. En el caso de Sathrophilus, por ejemplo, aunque se consiguieron poblaciones abundantes en los cultivos mixtos, su máximo crecimiento se observó tres días después del enriquecimiento de la muestra, decayendo la población inmediatamente.

A partir de estos cultivos se intentó repetidamente establecer cultivos clonales, aislando los individuos en recipientes con una mínima cantidad de medio de cultivo. Aunque el aislamiento de los especímenes fue muy laborioso debido a su pequeño tamaño, se consigue al diluir una pequeña cantidad de cultivo y poniendo una gota de esta dilución en un portaobjetos, se pueden pescar pocos, o un solo individuo, con un tubo capilar. No-

otros poníamos cuatro gotas del mismo medio de cultivo en el portaobjetos al lado de la gota de cultivo con los cilicdos y así íbamos pasando el contenido del capilar de una gota a otra hasta que conseguimos aislar un solo ciliado en una de las gotas. Posteriormente se trasladaba el organismo así aislado a una placa de plástico con excavaciones o a un pequeño recipiente de vidrio con poca cantidad de cultivo. Los resultados fueron siempre infructuosos a pesar de que en el caso de Uronema marinum conseguimos aislar un solo individuo en 30 de las excavaciones, donde habíamos puesto un poco de medio de cultivo; la mayoría de los organismos aislados murió a las pocas horas y no se consiguió la división de ninguno de ellos en esas condiciones de cultivo. Posteriormente aumentamos un poco la cantidad de medio, estableciendo los cultivos esta vez en tubos de ensayo con 2, 3 y 4 c.c. de medio de cultivo, pero tampoco se obtuvo ningún crecimiento en ellos.

En ninguno de los casos fue posible obtener cultivos clonales, pero en cambio sí que se obtuvieron a partir de 5, 6 y en ocasiones 8 individuos. Ninguna de las pruebas con 2, 3 y 4 organismos como base de inóculo dieron como resultado una población de estos organismos.

Una vez aislados los ciliados, se mantenían 1 ó 2 días en un pequeño recipiente de vidrio con 1 c.c. del medio de cultivo que hubiera dado mejor resultado en la especie de que se tratara, y después se pasaba ya a un tubo de cultivo con 4 c.c. del mismo medio. Muchos de estos cultivos fracasaban pero en algunos se observaba después de 3 ó 4 días crecimiento de la población y se pudieron ir resemebrando en los tubos con mayor cantidad de medio obteniendo varios cultivos, si no clonales, sí relativamente homogéneos en cuanto a su población.

Los cultivos se mantuvieron a una temperatura de 22 a 24° y en muchos casos a temperatura ambiental, algo por debajo de los 22° C.

En algunos casos en lugar de mantener los cultivos en tubos de ensayo, se pasaron a cápsulas de vidrio que dan idéntico resultado y tienen la ventaja de que se puede observar su desarrollo con la lupa directamente. En cambio parece que los cultivos en tubo son más estables, al menos en el caso de Uronema marinum.

Para mantener los cultivos, en vez de resembrar pequeña cantidad, lo que hacemos es duplicarlos, dividiendo el volúmen después de homogeneizarlo un poco en dos tubos, o cápsulas, según el caso, en partes iguales y rellenando hasta el mismo volúmen original con medio nuevo. Este mantenimiento obliga a una resiembra más frecuente, pero asegura casi totalmente la estabilidad del cultivo y se obtiene en mucho menor tiempo, casi siempre al día siguiente, una población en rápido crecimiento donde se pueden observar muchas fases de división.

### 2.3 MEDIOS DE CULTIVO

La mayoría de los medios que se utilizan para el cultivo de protozoos ciliados proporcionan una serie de nutrientes que se encuentran comúnmente en los medios dulceacuícolas naturales y además permiten el crecimiento bacteriano que es la principal fuente alimenticia de estos animales.

Casi todos los medios consisten en infusiones de materiales vegetales que propician el crecimiento de ciertos tipos de ciliados.

La infusión de heno, por ejemplo, proporciona nutrientes y sustancias que son muy adecuadas para el desarrollo de los ciliados y se usa mucho como medio básico de cultivo. Además de heno se puede utilizar cualquier tipo de paja, o hierbas secas y también hemos utilizado de manera

semejante infusiones de lechuga y alfalfa. El medio de extracto de levadura se emplea también con frecuencia porque favorece el crecimiento bacteriano. Un medio de cultivo importante para cierto tipo de cilios edáficos es el medio de extracto de suelo que puede ser usado como base añadiéndole algún otro medio luego.

Medio de heno. La infusión de heno se prepara con heno muy seco algo desmenuzado. Se hierven 6 gramos de heno durante 5 minutos y se filtra. Se ajusta el pH a 7,2 y se reparte en tubos o en matraces. Se esteriliza en autoclave durante 20 minutos a 1,1 atmósferas de presión.

Medio de lechuga. Las hojas de lechuga se tuestan en un horno hasta que se secan completamente, pero sin que se quemem. Una vez secas se machacan las hojas en un mortero hasta conseguir pulverizarlas. El polvo se puede almacenar por tiempo indefinido.

La infusión se prepara hirviendo 1,5 gramos de polvo de lechuga en un litro de agua destilada durante 5 minutos. La infusión se filtra entonces y se reparte en tubos o matraces y se esteriliza en el autoclave. Se puede conservar estéril mucho tiempo. Para utilizarla se diluye en agua a partes iguales o dos partes de infusión por una parte de agua.

Medio de alfalfa. El medio de alfalfa se prepara igual que el de lechuga. Se tuesta la alfalfa en un horno hasta que esté crujiente pero sin quemarse y se muele en un mortero hasta obtener polvo. Después se hace la infusión hirviendo un gramo y medio de polvo de alfalfa en un litro de agua destilado durante 5 minutos. Se filtra la infusión y se ajusta el pH a 7,2. Se reparte en tubos de ensayo o en matraces y se esteriliza en autoclave.

Medio de extracto de levadura. Se disuelven 0,2 gramos en un litro

de agua destilada. Se ajusta el Ph a 7,2. Se reparte en tubos y se esteriliza en autoclave.

Medio de trigo. El medio de trigo se puede también hacer como una infusión hirviendo 4 gramos de trigo (sólo el grano) en un litro de agua destilada durante 5 minutos. Se ajusta el pH a 7,2 y se reparte en tubos o matraces y se esteriliza.

Otro método es hervir los granos y luego repartirlos en los tubos antes de esterilizar en el autoclave. En un tubo con 10 ml. de infusión se ponen de 2 a 5 granos de trigo, y entonces se esteriliza después de haber ajustado el pH a 7,2.

Medio de sémola. Este medio se hace igual que el del trigo, hirviendo 3 gramos de sémola en un litro de agua destilado durante 5 minutos. Se filtra y se ajusta el pH a 7,2 y se reparte en los tubos para esterilizar en el autoclave.

Cuando se usa este medio, normalmente añadimos al cultivo además una pizca de sémola.

#### Medio de extracto de suelo

##### Solución madre

Se ponen en un matraz 200 gramos de tierra (que no esté abonada con sustancias minerales) y un litro de agua destilada y se mezcla. Después se mete en el autoclave durante 2 horas a 120° C. Se deja enfriar y se filtra. Esta solución se puede almacenar.

#### Composición del medio.

Solución madre .....	50 cc
Agua destilada .....	1.000 cc
Solución al 0,4 % de $\text{NO}_3\text{Na}$ .....	1 cc
Solución al 0,08 % de $\text{PO}_4\text{HNa}$ .....	1 cc

Esterilizar en autoclave durante 30 minutos a 120° C.

#### 2.4 METODO DE IMPREGNACION ARGENTICA

La observación de la infraciliación para el estudio de la morfología y estomatogénesis de estos ciliados se hizo sobre ejemplares impregnados por el método de plata de Fernández-Galiano (1966, 1976), que consiste en una modificación del método de impregnación con carbonato de plata piridinado de Rfo-Hortega. Este método tiene la ventaja sobre los otros métodos de impregnación argéntica comúnmente empleados, de que pone de manifiesto con absoluta nitidez la infraciliación de los ciliados pudiéndose observar, además de los cinetosomas, las fibras cinetodésmicas, que no aparecen con ningún otro método de impregnación, los sacos parasómicos, estructuras corticales tales como tricocistos, mucocistos y también los núcleos.

Para estudiar la estomatogénesis es importante utilizar cultivos que se encuentran en fase exponencial de crecimiento, es decir, en el momento donde las divisiones son más frecuentes, así a veces encontramos un porcentaje muy alto (más del 60%) de individuos en una fase u otra de la división y nos permite seguir el proceso de la estomatogénesis en todas sus fases.

Los pasos que se siguen para conseguir la impregnación de los cinetosomas con este método son los siguientes:

- 1.- En un pocillo de vidrio pequeño (de 40 cc. aproximadamente) se ponen tres gotas de formol comercial puro y se añaden 5 cc de un cultivo abundante de ciliados. Para asegurar una buena fijación se deben mantener 2 minutos con el formol.
- 2.- Después se añaden las siguientes sustancias sucesivamente:
  - 10 gotas de piridina pura
  - 2 cc. de carbonato de plata amoniacal de Rfo-Hortega
  - 10-15 gotas de proteosa peptona bacteriológica al 4% a la que se han añadido unas gotas de formol para evitar crecimiento microbiológico
  - 20 cc. de agua destilada
- 3.- Calentar la mezcla en el mismo pocillo en un baño María que se ajusta a 62°C hasta que el líquido vire a un color coñac (aproximadamente suele tardar 2 minutos, pero puede variar de un cultivo a otro).
- 4.- En cuanto vira al color deseado hay que parar la reacción inmediatamente para que no se ennegrezca todo el ciliado, para lo cual se vierte inmediatamente en una cápsula o recipiente que contenga 15 cc de una solución de hiposulfito sódico al 5%.
- 5.- Posteriormente, y con cuidado para no perder los especímenes, se lava varias veces decantando. El proceso de lavado es muy importante porque las buenas impregnaciones, si están bien lavadas, sin restos de carbonato ni de hiposulfito, se pueden conservar durante mucho tiempo (hasta meses) sin que los ciliados pierdan la coloración, lo cual nos proporciona una impregnación, sino permanente, por lo menos bastante durable.
- 6.- Para observar los ejemplares al microscopio, se pescan debajo de la

lupa con una micropipeta de la misma cápsula, y se colocan sobre un portaobjetos limpio y desengrasado y se cubren con una lámina cubreobjetos. En ocasiones es conveniente aplastar un poco la preparación para observar bien algunas estructuras, para lo cual se ejerce una ligera presión con un papel secante sobre la preparación.

#### Preparación del carbonato de plata amoniacal de Río-Hortega.

A un volúmen de 50 cc. de  $\text{NO}_3\text{Ag}$  al 10% se añaden 150 cc de  $\text{CO}_3\text{Na}$  al 5% y se mezcla. Después se va añadiendo amoníaco gota a gota agitando continuamente hasta que se disuelva el precipitado y quede un líquido transparente pero cuidando que quede siempre un poco de sedimento para asegurarnos de que el amoníaco no se encuentra en exceso. Se añade agua destilada hasta completar un volúmen de 750 cc.

#### 2.5 MICROSCOPIA Y MICROFOTOGRAFIA

Las observaciones de los cultivos y ciertas observaciones de los movimientos de estos ciliados que son muy reveladores en ocasiones para su identificación, y además la pesca de los organismos después de la impregnación es necesario hacerla con un microscopio de pocos aumentos. Nosotros hemos utilizado un microscopio estereoscópico binocular con zoom Nikon SMZ-2, con aumentos de 40x a 120x.

Las observaciones morfológicas, en vivo y en ejemplares impregnados y las mediciones se han realizado con un microscopio Nikon Apophot, con objetivos planacromáticos, con cámara fotográfica incorporada, dos fuentes de luz y aumentos hasta de 1.500x.

Las microfotografías se han realizado en el mismo microscopio, todas ellas con el objetivo de inmersión y a unos aumentos de 500 hasta 1200 x utilizando un filtro verde y película de baja sensibilidad.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 MORFOLOGIA Y MORFOGENESIS EN URONEMA MARINUM

##### 3.1.1 Morfología general

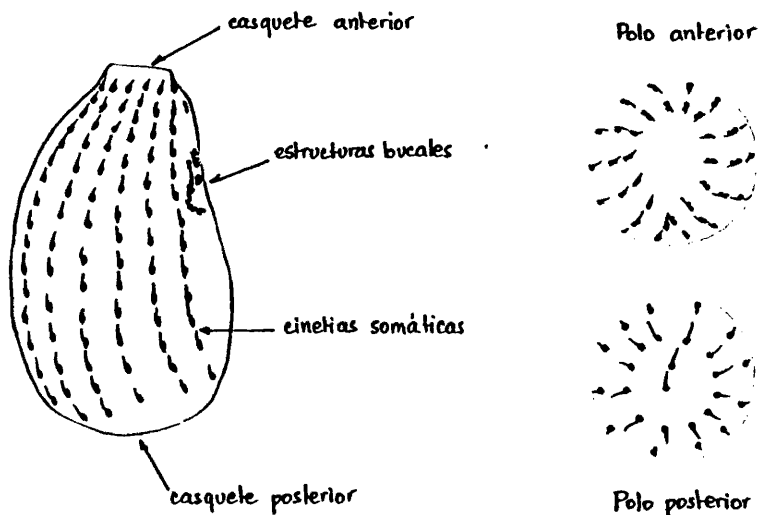
Uronema marinum es un pequeño ciliado de cuerpo oval que tiene el extremo anterior algo aplastado anteriormente y truncado en el polo y el extremo posterior redondeado. Siendo siempre de pequeña talla, esta especie muestra una gran variación de tamaño, midiendo los ejemplares fijados y teñidos, entre 28 y 45  $\mu$  de largo y de 13 a 22  $\mu$  de ancho.

Los movimientos de este protozoo, como es muy típico en muchos representantes del mismo orden, son rápidos y espasmódicos; nadan muy velozmente y de cuando en cuando se paran en seco para volver a ponerse en movimiento repentinamente. Es frecuente verlos inmóviles, ya que se alimentan estando en reposo y es entonces cuando pueden observarse en vivo algunas estructuras.

Las estructuras bucales se encuentran en una zona deprimida que se encuentra en el tercio anterior del cuerpo en la región ventral, de la que sobresalen los cilios de la membrana ondulante.

En las preparaciones de ejemplares teñidos se observa un casquete frontal de forma ovoide, inclinado oblicuamente hacia la zona dorsal, desnudo de cilios y un casquete posterior, que está inclinado hacia la parte ventral, donde se inserta el cilio caudal únicamente (esquema 1).

La ciliación somática está dispuesta en 12 cinetias meridianas; los cilios son muy largos en proporción al tamaño del cuerpo, lo cual es también una característica común en algunos Scuticociliatida.



Esquema 1

La ciliación bucal comprende una membrana ondulante o haplocinetia y tres membranelas o policinetias. (1)

#### Aparato nuclear

El macronúcleo, que es de forma redondeada o más bien subsférica, generalmente se encuentra localizado en la parte anterior del cuerpo. Mide de 7 a 10  $\mu$  de diámetro. En ocasiones se encuentra fragmentado y encontramos ejemplos con 2, 3 ó 4 macronúcleos más pequeños, pero no es frecuente y pudiera tratarse de individuos exconjugantes. El micronúcleo (1) Más tarde se discutirá la nomenclatura precisa de estas formaciones.

de 1,5 a 2  $\mu$  es generalmente único y se encuentra casi siempre en una de presión del macronúcleo o bien adosado a él (Figs. 1 y 2).

#### Condrioma

En algunas de nuestras preparaciones se pueden observar las mitocondrias gigantes impregnadas que en este organismo tienen la forma de enormes sacos alargados que recorren toda la longitud del cuerpo, ocupando los espacios intermeridionales (Figs. 3 y 4).

#### Citopigio

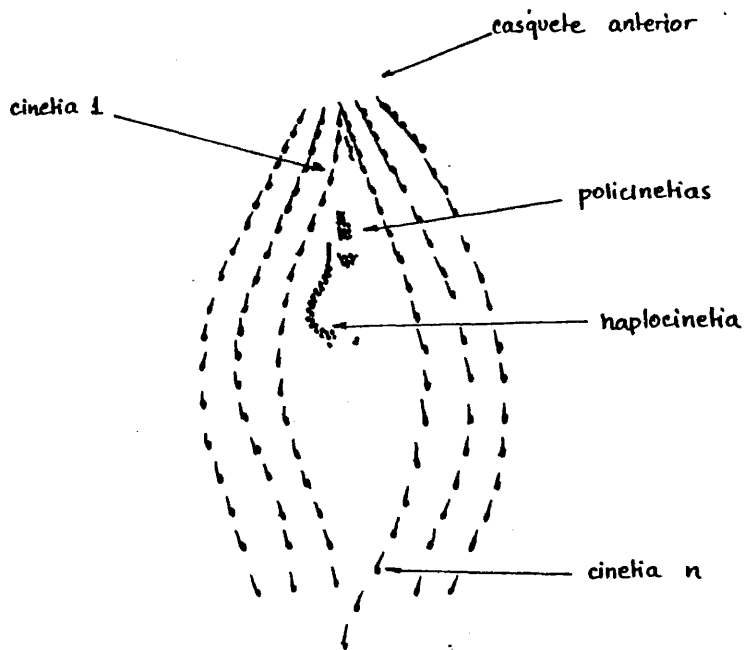
El citopigio está muy desarrollado en Uronema marinum. En algunas preparaciones aparece bien impregnado como una línea argentófila irregular que se encuentra situada posteriormente a las estructuras bucales entre los meridianos primero y último. Es de longitud variable en los distintos ejemplares y presenta cortas ramificaciones o bifurcaciones laterales (Fig. 5).

#### 3.1.2 Infraciliación Somática

La ciliación somática se encuentra dispuesta en 12 meridianos que son equidistantes, exceptuando el primero y el último, los cuales se abren a la altura de la boca dejando un espacio donde se localizan las estructuras bucales (Fig. 6).

Las cinetias meridianas dejan en el polo anterior un casquete desnudo de cilios de forma oval, algo aplastado y dispuesto oblicuamente hacia atrás; este casquete se forma porque las cinetias dorsales son más cortas por la parte anterior que las ventrales. La primera cinetia es

más corta que las demás por la parte anterior y forma ángulo con la última que también es algo más corta por delante que las contiguas, sobrepasando apenas su primer cinetosoma la cinetia 1 (Figs. 6, 7, 8 y esquema 2).



Esquema 2

En el extremo posterior las cinetias terminan a una altura desigual, siendo mas cortas las cinetias ventrales que las dorsales, formándose un casquete posterior oval y oblicuo hacia arriba y hacia adelante que está surcado por los cinetosomas de la última cinetia que termina en un largo cilio caudal (Fig. 7).

Cada cinetia está constituida por 12 a 15 pares de cinetosomas, que están mas juntos entre sí en la mitad anterior de la célula y mas separados por la región posterior (Fig. 7). Donde mejor se distinguen los pares de cinetosomas es en la parte anterior de las cinetias ventrales, ya que se encuentran un poco más separados entre sí los dos cinetosomas de la pareja (Fig. 9). Conforme avanzamos hacia el extremo posterior los cinetosomas dobles forman una unidad más compacta e incluso es frecuente que los cinetosomas terminales sean sencillos. De cada par de cinetosomas normalmente salen dos cilios en la parte anterior del cuerpo y generalmente los cinetosomas posteriores de las cinetias sólo presentan uno, (Figs. 10, 11 y 12).

La última cinetia está constituida por un número mayor de cinetosomas, de 16 a 20, y es la más larga de todas pues, aunque no alcanza a las demás -excepto a la cinetia 1- en el extremo anterior, en cambio llega hasta el polo posterior donde termina en un único cinetosoma muy grueso, que es el que da lugar al cilio caudal, que es muy largo (Figs. 6 y 7).

Los cinetosomas están provistos de fibras cinetodésmicas muy robustas y conspicuas. Estas fibras salen del cinetosoma posterior de cada par por la derecha del cinetosoma y se dirigen hacia adelante. En la parte anterior del cuerpo, las fibras cinetodésmicas se superponen a las inmediatamente anteriores debido a que en esta región los cinetosomas están más juntos entre sí (Figs. 6 y 12).

También se pueden observar en esta especie los sacos parasómicos, que a veces aparecen claramente impregnados en nuestras preparaciones. Se localizan a la izquierda y entre los dos cinetosomas de cada pareja, formando un triángulo con ellos (Fig. 10).

### 3.1.3 Infraciliación bucal

La boca, que es mas bien pequeña, se encuentra localizada en la mitad anterior del cuerpo en una hendidura o depresión. Las estructuras bucales están situadas entre los meridianos primero y último, que a esa altura se abren dejando un espacio (Fig. 10).

El citostoma es una abertura de forma oval que se encuentra por encima de la línea del ecuador de la célula, con el eje mayor paralelo al eje del cuerpo.(Fig. 6).

A la derecha de la boca se observa la haplocinetia que en esta especie tiene una forma muy característica de signo de interrogación. La parte anterior de la haplocinetia es recta y se localiza por encima del citostoma, mientras que la parte posterior se curva alrededor del citostoma bordeándolo por su lado derecho (Figs. 13 y 14). La haplocinetia se localiza entre el quinto y onceavo cinetosoma de la cinetia 1 (esquema 3)

La haplocinetia está constituida por una veintena de cinetosomas -- dobles dispuestos al tresbolillo donde los cinetosomas exteriores, los de la fila de la derecha, están provistos de cilios coalescentes (Figs. 14 y 15).

En la haplocinetia se distinguen los segmentos A, B y C claramente diferenciados. El segmento A corresponde a la parte recta y anterior de la haplocinetia y está formado por nueve cinetosomas, de los cuales los dos o tres primeros son generalmente únicos y desprovistos de cilios, y los seis o siete restantes son cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo (Figs. 13, 14, 16 y 17).

El segmento B, que corresponde a la parte curva de la haplocinetia que bordea al citostoma, está formado por unos once pares de cinetosomas dispuestos en una doble hilera al tresbolillo (Figs. 13, 14, 16 y 17).

El segmento C, o vestigio del escutico, está constituido por los cinetosomas que proceden del escutico de la haplocinetia que se forma durante la división-proceso que describiremos mas adelante en el capítulo de la morfogénesis- y, en Uronema marinum, generalmente está representado por tres cinetosomas o pares de cinetosomas que se disponen en triángulo debajo del citostoma y a continuación de la haplocinetia de la siguiente manera: un cinetosoma o par de cinetosomas, que es el que forma el vértice derecho del triángulo, que se localiza debajo del segmento B de la haplocinetia; un par de cinetosomas a la izquierda y a la misma altura, que forma el vértice izquierdo y un cinetosoma por debajo y entre los dos anteriores que constituye el vértice inferior del triángulo (Figs. 10 y 17). Los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia son ciliosados únicamente durante la estomatogénesis.

Las policinetias en número de tres, se disponen en línea por arriba de la boca y a la izquierda de la haplocinetia (Figs. 13, 14, 16, 17 y 18).

La primera policinetia o policinetia 1, que está localizada casi en el polo anterior del animal, se encuentra situada a la altura del segundo y tercer cinetosoma de la última cinetia somática o cinetia 12. Esta estructura se distingue difícilmente debido a su localización y a que está formado solamente por una corta cinetia de 6 cinetosomas.

En esta especie es muy característica la disposición de estos cinetosomas ya que no están todos en línea, sino que uno de ellos, el cuarto cinetosoma empezando por arriba, está ligeramente desplazado hacia la izquierda, formando un triángulo con los dos cinetosomas contiguos, lo cual le confiere a esta policinetia una forma muy característica (Figs. 19 y 20).

La policinetia 2 es mas grande y está situada muy distante de la policinetia 1, pero alineada con ella. Esta segunda policinetia está adosa da al borde izquierdo de la parte anterior de la haplocinetia cuyo extremo queda a la altura del centro de la policinetia. Esta policinetia está formada por tres cortas cinetias que se disponen en el sentido del eje mayor del cuerpo; las dos cinetias situadas más a la derecha están formadas por 6 cinetosomas cada una, y la tercera, que es límite izquierdo, presenta solamente 3 ó 4 cinetosomas (Figs. 16, 17 y 18).

La policinetia 3, es mas pequeña y se localiza bastante cercana a la policinetia 2 y en línea con ella. Está formada por tres cortas cinetias de 4, 3 y 2 cinetosomas respectivamente, que se disponen en curva hacia la haplocinetia y hacia arriba, disposición probablemente debida a su localización justo en el borde del citostoma (Figs. 16, 17 y 18).

#### 3.1.4 Morfogénesis

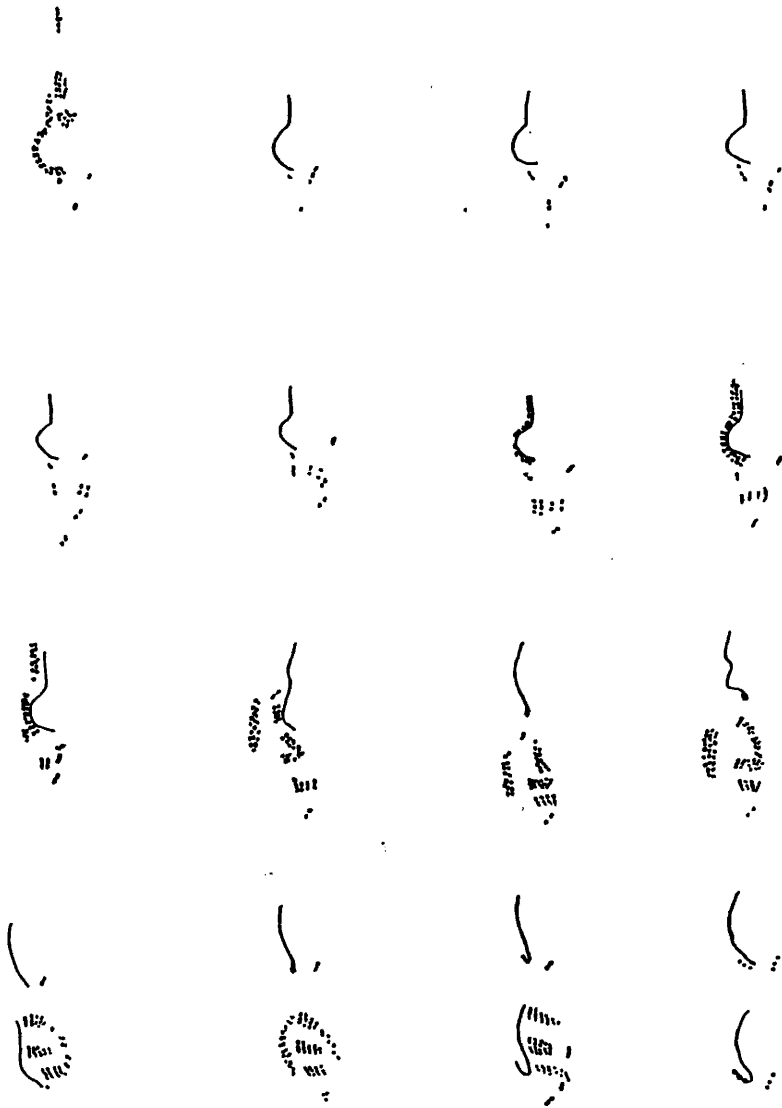
En Uronema mcrinum, como ocurre en los demás escuticociliados, la

haplocinetia participa activamente en la formación de la nueva boca, --- siendo a sus expensas que se forman los cinetosomas que darán origen a -- las estructuras bucales del opisto. En el esquema 4 representamos las -- distintas fases del proceso de la estomatogénesis en esta especie.

El primer indicio de la división es la duplicación de los cinetosomas del escutico ( o segmento C de la haplocinetia). Los cinetosomas -- del lado izquierdo sufren una división y el par de cinetosomas resultante emigra en sentido posterior. Los cinetosomas del lado derecho también se dividen y el nuevo par se desplaza hacia la izquierda quedando debajo de los cinetosomas anteriores del lado izquierdo y vuelve a dividirse. Es-- tos cinetosomas siguen proliferando y, desplazándose en sentido posterior se disponen más o menos paralelos entre sí formando un grupo de pares de cinetosomas que va a constituir el esbozo de la policinetia 3 (Figs. 21- a la 32)

El par de cinetosomas anterior del lado izquierdo ya no se duplica y queda en esa misma posición sin participar durante el resto de la -- estomatogénesis quedándose definitivamente en el protero ( Figs. 30, 31 y 32). El par de cinetosomas posterior de todo el grupo es un par homólogo al anterior que no participa tampoco en la formación de la nueva boca y quedará al final en la misma posición en el opisto ( Figs. 31 y 32)

Al mismo tiempo que ocurre este proceso de proliferación en los -- cinetosomas del segmento de la haplocinetia, empieza la división de los cinetosomas de los segmentos A y B de la haplocinetia, que se duplica en toda su longitud, formando otra haplocinetia al lado derecho de la original. Esta duplicación no es simultánea a lo largo de toda la haplocinetia sino que se observa una diferenciación de los segmentos A y B de la haplocinetia, lo cual corrobora su diferenciación morfológica. Los cinetosomas que primero se duplican son los del extremo posterior del segmento B de la haplocinetia; lo mismo ocurre, prácticamente al mismo tiempo, con los cinetosomas del extremo posterior del segmento A de la haplocine



Esquema 4 - Estomatogénesis en Uronema marinum

ta. Así pues, la duplicación de la haplocinetia se efectúa separadamente en los segmentos A y B empezando en ambos por el extremo posterior y avanzando hacia la parte anterior (Figs. 26, 31, 33, 34 y 35).

La duplicación y posterior separación longitudinal de la haplocinetia coincide con su diferenciación morfológica en segmentos y además también hay una diferenciación en la haplocinetia "hija" cuyos segmentos son diferentes según su destino. Es decir, que además de que la duplicación de los cinetosomas de la haplocinetia no es simultánea (sino que hay un gradiente postero --anterior en los segmentos A y B), también la separación de los segmentos procedentes de la duplicación de la haplocinetia y su ulterior emigración hacia el polo posterior, se hace en tiempos distintos. La separación y emigración de los cinetosomas procedentes de la duplicación de los cinetosomas del segmento A de la haplocinetia empieza antes y es mas rápida que la del segmento B; estos cinetosomas constituyen el primordio de la haplocinetia del opisto y proceden de la división de los 8 cinetosomas anteriores de la haplocinetia (Figs. 36 a la 40).

A su vez, los cinetosomas que proceden de la duplicación de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia, que como hemos dicho comienza por los cinetosomas posteriores, empiezan a separarse longitudinalmente de la haplocinetia y vuelven a duplicarse, formándose una fila de 11 cinetosomas dobles que se desliza hacia abajo acercándose a los grupos de cinetosomas que están debajo de la boca, uniéndose los cinetosomas posteriores al desplazarse también hacia la derecha al par de cinetosomas derecho del segmento C de la haplocinetia, formando una estructura en forma de J (Figs. 43, 44 y 45).

Los cinetosomas del esbozo de la haplocinetia del opisto se vuelven a duplicar y forman una estructura mas o menos rectangular que tiene tres

cinetosomas de ancho y unos ocho de largo. Estos cinetosomas emigran hacia abajo mas rápidamente que los que proceden del segmento B de la haplocinetia sobrepasándolos por la derecha (Figs. 43, 44 y 45).

En algunas preparaciones es fácil observar que el par de cinetosomas que procede justamente de la duplicación de los cinetosomas del noveno par de la haplocinetia, que sería el par posterior del segmento A, o mas bien el par anterior del segmento B de la haplocinetia, se retrasan un poco y en vez de emigrar con el esbozo de la haplocinetia del opisto, van a unirse a los cinetosomas procedentes del segmento B y emigran hacia abajo con ellos pero un poco retrasados y separados por delante (Figs. 44 y 45). El destino final de este par de cinetosomas es formar parte de la policinetia 1 como veremos mas adelante.

En esta fase de la estomatogénesis es todavía fácil determinar la procedencia de los distintos grupos de cinetosomas que van a constituir las estructuras de la nueva boca. Empezando de abajo hacia arriba tenemos primeramente un grupo formado por cuatro pares de cinetosomas que se ordenan paralelos entre sí que proceden de la proliferación del par de cinetosomas del segmento C de la haplocinetia y que se disponen perpendiculares al eje mayor del animal. Estos cinetosomas son los que van a dar lugar a la policinetia 3 del opisto (Figs. 41 y 42).

En segundo lugar tenemos los cinetosomas que proceden de la división de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia que, como hemos visto, se une al par de cinetosomas del lado derecho del segmento C por su extremo posterior. Además, a este conjunto va a sumarse el par de cinetosomas procedente de la división del noveno par de la haplocinetia parental por el extremo anterior. Este conjunto emigra deslizándose sobre la haplocinetia, doblándose hacia la derecha la mitad posterior en la forma característica de J, hasta quedar encima y paralelos al primordio de la

policinetia 3 los 5 pares posteriores de cinetosomas y los anteriores -  
por encima de estos oblicuamente formando un ángulo. Estos cinetosomas -  
constituyen los primordios de las policinetias 2 y 1 respectivamente -  
(Figs. 44 y 45).

Tenemos además el grupo de cinetosomas que va a constituir el pri -  
mordio de la haplocinetia del opisto que, procedente de la proliferación  
de los 8 primeros cinetosomas de la haplocinetia parental, emigra hacia  
la parte posterior rebasando los otros grupos de cinetosomas por la dere -  
cha hasta quedar a la altura de los tres primordios de las policinetias  
y a su derecha en su posición mas o menos definitiva (Figs. 43, 44, 45 y  
46).

Estos procesos suelen ser rápidos y difíciles de captar porque ade -  
más ocurren simultáneamente y, al mismo tiempo que hay una proliferación  
de los cinetosomas, ocurren procesos de emigración y de redistribución -  
de las estructuras.

Mientras están sucediendo los procesos de estomatogénesis que acaba -  
mos de describir, tienen lugar otros fenómenos morfogenéticos importantes  
como por ejemplo la división de los núcleos. El micronúcleo se separa del  
macronúcleo, se alarga y se divide emigrando los micronúcleos resultantes  
hacia los polos y situándose cerca de los extremos del macronúcleo. El -  
macronúcleo adquiere una posición central haciéndose mas laxo y alargado  
y posteriormente se estira ocupando casi toda la longitud del protozoo.-  
(Figs. 43, 44 y 46). Finalmente el macronúcleo se estrangula por la mi -  
tad y, justamente antes de que la célula se escinda, se divide en dos, -  
quedando cada célula con un macronúcleo y un micronúcleo adyacente al ma -  
cronúcleo (Figs. 47 a 53).

En muchas ocasiones el micronúcleo se divide mas de una vez, pero en

cualquier caso sólo dos de los micronúcleos resultantes tienen un comportamiento característico durante la división, mientras que el resto a veces se reabsorben y otras se reparten al azar entre las células hijas (Figs. 48, 52 y 53). En esta especie, no es raro encontrarse ejemplares con más de un micronúcleo.

Durante las últimas fases de la estomatogénesis hay un cambio en el área bucal y, en las imágenes obtenidas, parece observarse que la boca se cierra y que desaparece la hendidura bucal, quedando todas las estructuras bucales localizadas superficialmente, tanto las del protero como las del opisto. A raíz de este fenómeno la infraciliación bucal del protero, sufre una regresión morfológica y adquiere un aspecto semejante a la del opisto en formación; la haplocinetia se estira adquiriendo una forma semicircular simple y emigra a una posición más anterior, arrastrando consigo también las policinetias. La boca del protero sufre una desdiferenciación, las policinetias 2 y 3, que son claramente ciliadas en este momento, aparecen durante estas fases con forma rectangular muy regular (Fig. 54). La haplocinetia parental, una vez se lleva a cabo la división longitudinal, queda constituida por una sola hilera de cinetosomas y se estira perdiendo su forma característica, adquiriendo una forma sinuosa y posteriormente forma de C, como la del opisto (Fig. 55).

A continuación comienza la formación del escutico en el protero, proceso que se inicia por la proliferación de los dos últimos cinetosomas de la haplocinetia. El proceso de formación del escutico es más temprano en el protero (Figs. 54, 55, 56 y 57).

Por otra parte, en la boca del opisto se observa una reorganización de los primordios de las policinetias; esta reorganización no implica ya proliferación cinetosómica ninguna, sino que consiste únicamente en emigraciones y reagrupamientos de los cinetosomas existentes, ocurriendo en

todo caso la reabsorción de algunos cinetosomas. Esta reorganización provoca la formación de los primordios de las policinetias, ya perfectamente definidos, que quedan constituidos por 2 6 3 filas de cinetosomas dispuestas en sentido perpendicular al eje mayor del animal, con la haplocinetia a su derecha. En este momento los cinetosomas anteriores de la haplocinetia son dobles y están dispuestos al tresbolillo (Fig. 58).

Los primordios de las policinetias pierden algunos de los cinetosomas del extremo izquierdo que se desplazan en sentido posterior, reabsorbiéndose mas tarde. El primordio de la policinetia 1, que está formado en un momento dado por 6 6 7 pares de cinetosomas, pierde los cinetosomas de la parte terminal izquierda y queda formado por 4 pares de cinetosomas únicamente. Estos cinetosomas terminales se desplazan en sentido posterior, sobrepasando por la izquierda los otros dos esbozos de las policinetias 2 y 3, reabsorbiéndose mas tarde. Los primordios de las policinetias 2 y 3, en cambio, están formados por tres filas de cinetosomas, dispuestas en sentido perpendicular a la haplocinetia y a su izquierda; el de la policinetia 2 tiene 3 filas de 7 cinetosomas y el de la policinetia 3 es mas corto porque tiene 3 filas de 4 cinetosomas. El primordio de la policinetia 2 también pierde los tres pares de cinetosomas del lado izquierdo, que emigran por la izquierda en sentido posterior y se reabsorven posteriormente. Así pues, los tres primordios de las policinetias en un momento dado están constituidos por 4 pares o tríos -como en el caso de las policinetias 2 y 3- de cinetosomas (Figs. 58, 59 y 60).

La haplocinetia todavía manifiesta una proliferación cinetosómica, posteriormente los cinetosomas se desdoblan y la haplocinetia se alarga, quedando constituida por una hilera sencilla de cinetosomas de forma casi recta, sólo curvada en el extremo posterior (Figs. 58, 59 y 60).

Hasta ahora no hemos mencionado lo que ocurre en las cinetias somá-

ticas, pero simultáneamente a los procesos de estomatogénesis hay una duplicación de los cinetosomas somáticos en todas las cinetias y desaparece la fibra cinetodésmica, formando después cada cinetosoma una nueva fibra cinetodésmica (Figs. 40, 43, 45, 46, 55, 57 y 60). Los cinetosomas que se dividen primero son los anteriores y en un momento dado, los cinetosomas de la mitad anterior del cuerpo se encuentran en grupos de tres, mientras que los del extremo posterior casi no sufren cambios (Fig. 45). Los cinetosomas que se dividen más activamente son los de la zona ecuatorial. Cada cinetia llega a tener de 36 a 38 cinetosomas que pierden los cinetodesmos originales, formando cada cinetosoma posteriormente su propia fibra cinetodésmica. En este momento las cinetias se parten a la altura del ecuador (Figs. 61 y 62).

Observando con atención la infraciliación somática impregnada en individuos recientemente divididos, se pueden reconocer los que proceden de un protero o de un opisto, como ocurre en el ejemplar de la figura 63 ya que sus cinetosomas posteriores son más gruesos y conservan un claro cinetodesmo siendo, en cambio, los cinetosomas anteriores más débilmente impregnables y provistos de cortos y pálidos cinetodesmos. En este ejemplar se observa además el citopigio bien definido.

En la fase final de la estomatogénesis, se organizan definitivamente las bocas, tanto del protero como del opisto, y es cuando se observa claramente la formación del escutico, que es la estructura que da nombre al grupo.

El escutico es una estructura en forma de gancho que se forma en el extremo de la haplocinetia. Su origen se debe a la proliferación de los cinetosomas del extremo posterior a la haplocinetia, lo que da lugar a la formación de una corta cinetia, paralela a la haplocinetia y adosada a su extremidad (Fig. 64). Este grupo de cinetosomas se desplaza en sentido -

circular, separándose de la haplocinetia por la parte anterior, y girando en sentido antihorario, sin desprenderse de la parte terminal de la haplocinetia. Durante este giro, se van desprendiendo los cinetosomas del escutico; los dos primeros se sueltan y quedan a la derecha del extremo de la haplocinetia, deslizándose luego hacia abajo, y quedan debajo del extremo de la haplocinetia y por encima de los tres cinetosomas que se encuentran en fila por debajo y a la izquierda de la haplocinetia; el tercero, después de desprenderse de la haplocinetia, se repliega sobre ella y mediante un giro queda como cinetosoma terminal de la haplocinetia (Figs. 64 a la 69).

La formación del escutico es mas tardía y conspicua en el opisto; en el protero, aunque el proceso es semejante, es mas rápido y la formación del gancho no es muy aparente observándose únicamente la proliferación de tres cinetosomas (Figs. 61 y 62), y posteriormente el desplazamiento hacia la región inferior de dos de ellos (Figs. 65 y 68).

Al estudiar estas fases con atención se observa que en realidad el escutico es el origen únicamente de los cinetosomas derechos del segmento C de la haplocinetia, no pudiendo considerarse los tres cinetosomas del lado izquierdo como vestigio del escutico, ya que estaban formados desde las primeras fases de los procesos estomatogónicos y proceden, tanto los del protero como los del opisto, de los cinetosomas homólogos de la célula original en una fase muy temprana de la proliferación (Fig.45).

Posteriormente a la formación del escutico, ambas haplocinetias duplican sus cinetosomas quedando constituidas por una doble hilera de cinetosomas dispuestos al tresbolillo (Figs. 50, 51 y 68). En esta fase la haplocinetia es muy larga y tiene forma semicircular, abarcando las tres policinetias por el lado derecho. Las haplocinetias en este momento son ciliadas en toda su longitud (Figs. 65 y 68).

En lo que respecta a las policinetias, en el protero se disponen - muy juntas entre sí, alineadas en el sentido del eje mayor del animal. La primera de ellas, formada por una sola hilera de cinetosomas y con su forma característica de llave, queda localizada muy cerca del polo anterior del protozoo al principio, entre la haplocinetia y la última cinetia, pero después, debido a la emigración de la haplocinetia a su posición definitiva, a la altura de la policinetia 2, queda situada entre las cinetias somáticas primera y última (Figs. de la 64 a la 71) y con su cinetosoma anterior a la altura del segundo cinetosoma de la última cinetia somática (Fig. 72). Las policinetias 2 y 3 del protero quedan por debajo de la policinetia 1 y en línea con ella; los cinetosomas de la policinetia 2 se disponen en dos hileras en sentido longitudinal y los de la policinetia 3 en sentido oblicuo (Figs. 64, 66, 67, 68, 70, 73 y 74). Las policinetias 2 y 3 son ciliadas, pero en cambio, nunca hemos observado cilios en la policinetia 1 del protero.

En el caso del opisto las últimas fases de la estomatogénesis son - mas lentas y también mas fácilmente observables. Cuando se forma el escutico, la haplocinetia tiene una forma curva y abarca las tres policinetias por el lado derecho describiendo una curva semicircular. Los cinetosomas de la haplocinetia en estos momentos son dobles y están dispuestos en una doble hilera al tresbolillo (Figs. 64, 65, 66, 67, 68, 70 y 74).- La haplocinetia es ciliada en toda su longitud en este estadio de la estomatogénesis (Fig. 68).

Las tres policinetias, ya perfectamente definidas en este momento, - son de forma rectangular y están dispuestas con su eje mayor en sentido horizontal, perpendicularmente a la haplocinetia y paralelas entre sí.

La policinetia 1 está constituida por dos hileras de cinco cinetosomas. Conforme avanza el alargamiento y escisión de la célula, estos cine

tosomas sufren un giro en sentido horario y quedan dispuestos con su eje mayor en sentido oblicuo a la haplocinetia, se desplazan anteriormente y quedan situadas por encima de la haplocinetia que, a su vez, sufre un desplazamiento hacia abajo (Figs. 64 a la 68). Durante este giro y desplazamiento se pierden algunos de los cinetosomas, los cuales emigran posteriormente reabsorbiéndose después, y las dos cinetias cortas quedan dispuestas una por delante de la otra y ligeramente superpuesta la posterior sobre la anterior por el lado izquierdo. Esta peculiar disposición de las dos cinetias que van a construir la infraciliación de la policinetia 1, es la que le da su forma característica en nuestro Uronema marinum, ya que el cinetosoma anterior de la cinetia izquierda, que luego se alinea con la cinetia derecha formando una sola hilera de cinetosomas, queda desplazado hacia la izquierda respecto al resto de los cinetosomas de la policinetia 1, confiriéndole su forma característica, donde el cuarto cinetosoma queda desplazado hacia la izquierda formando un triángulo con los dos contiguos (Fig. 71). En estas fases previas a la escisión celular, la policinetia 1, es ciliada, pero pierde los cilios posteriormente. La policinetia 2, constituida por tres hileras de cinco cinetosomas al formarse el escutico, está situada a la izquierda, a la altura de la parte media de la haplocinetia y perpendicular a ella. Con el estiramiento de la célula y el desplazamiento de la haplocinetia, la policinetia 2 sufre un giro hacia la izquierda y queda primero en posición oblicua y posteriormente con las cinetias paralelas al eje mayor del cuerpo. Esta policinetia pierde algunos cinetosomas por su extremo izquierdo que se desplazan hacia abajo y queda al final formada por tres cinetias dispuestas en sentido longitudinal, de las cuales, las dos cinetias derechas tienen 5 cinetosomas cada una y la cinetia izquierda sólo tiene 3 ó 4 que no están perfectamente alineados, sino de tal manera que le confieren a esta policinetia forma de L (Figs. 50, 51, 64 y 68).

En cuanto a la policinetia 3, que es la más larga al principio, cuan

do se forma el escutico está compuesta por tres hileras de 6 cinetosomas cada una y se dispone perpendicularmente a la haplocinetia y a la altura de su tercio posterior (Fig. 64). Los cinetosomas del extremo izquierdo, se separan y se desplazan hacia abajo acabando de desaparecer como los de la policinetia 2 (Fig. 66). A causa del estiramiento de la célula y también probablemente debido a la formación del citostoma, sufre un giro y queda curvada hacia arriba por el lado derecho. Al final esta policinetia toma un aspecto peculiar, se redondea por su lado derecho y por el extremo posterior, y los cinetosomas se ponen en hileras oblicuas y desordenadas (Figs. 64, 68 y 70).

A punto de ocurrir la división de la célula, la haplocinetia muestra aún una forma curvada semicircular y queda en su posición definitiva respecto a las policinetias, por debajo de la policinetia 1 y a la altura de la mitad de la policinetia 2; los cinetosomas, ahora dobles, se disponen al tresbolillo (Figs. 70 y 74).

En estas últimas fases de la estomatogénesis aparece claro el destino de los cinetosomas procedentes del escutico, que corresponderían estrictamente a lo que se ha venido llamando "vestigio del escutico", tanto en el protero como en el opisto. Estos cinetosomas se desprenden de la haplocinetia que los formó y quedan, en número de 2, a la derecha y por debajo de la haplocinetia (Figs. 51, 68, 70, 71 y 74).

Por otro lado hemos podido observar que los tres cinetosomas que se encuentran al lado izquierdo y por debajo de la haplocinetia formando una V con el par del vestigio del escutico, no proceden del escutico. Los del protero tienen su origen en el par de cinetosomas que se encuentran en la misma posición en el trofante y que, al comienzo de la estomatogénesis, sufre una primera división, quedando el par anterior en la misma posición y sin participar en el resto de los procesos de formación de -

las nuevas estructuras bucales sino hasta el final, que es cuando uno de los cinetosomas se divide para constituir los tres cinetosomas dispuestos en fila que son típicos de las últimas etapas de la estomatogénesis. El cinetosoma terminal de este trío, en fases aún posteriores, emigra a una posición posterior, por lo que resulta poco visible en la célula en reposo y quizá en ocasiones desaparece totalmente. En el opisto estos cinetosomas también proceden en última instancia del último par de cinetosomas de este grupo, que después de dividirse emigran posteriormente sin contribuir a la formación de las estructuras bucales y se localizan en posición oblicua, debajo de los primordios de las policinetias, y en la fase final se divide uno de los cinetosomas constituyendo entonces el trío de cinetosomas en hilera, a la izquierda y por debajo de la haplocinetia del opisto (Figs. 45, 62, 64 y 63).

La escisión del macronúcleo es muy tardía, y precursora de la inmediata división de la célula (Figs. 66 y 71).

Las cinetias somáticas, después de dividir sus cinetosomas, quedan primero en grupos de dos o tres cinetosomas y más tarde se separan disponiéndose regularmente en toda la longitud de la cinetia (Figs. 61, 62, 64 y 66), se parten a la altura del ecuador en dos segmentos con el mismo número de cinetosomas cada uno. En esta etapa de la división, podemos apreciar bien que la última cinetia es más larga que las demás, ya que es la que abarca el polo posterior siendo el origen del cilio caudal (Figs. 66, 67 y 71). Cuando la célula se estrangula, los cinetosomas somáticos, al menos los anteriores, son dobles y cada cinetosoma muestra una fibra cinetodésmica recién formada. También se pueden apreciar los sacos parasómicos (Figs. 68 y 71).

Después del estrangulamiento de la célula a la altura del ecuador, a punto de separarse las dos células hijas, -protero y opisto-, la haplocinetia cambia ligeramente de forma y su mitad posterior queda rodeando al

citostoma, que se forma en estos momentos, y adquiere su forma característica, recto en la parte anterior y curvada en la mitad posterior (Fig. 52).

### 3.2 MORFOLOGIA Y MORFOGENESIS EN URONEMA MUSCICOLA n. sp.

#### 3.2.1 Morfología general

Esta especie de Uronema es muy pequeña; los tamaños de los ejemplares fijados van de 19 a 26 de largo, -siendo la medida mas frecuente de 22 - por 15 a 22 de ancho. El cuerpo es ovoide y manifiesta una torsión asimétrica en sentido antihorario en la parte anterior. El polo anterior es ligeramente achatado y el posterior redondeado.

Los ejemplares impregnados muestran que la ciliación está distribuida en 10 cinetias meridianas que dejan en el polo anterior un casquete desnudo muy pequeño de forma oval (Figs. 75 y 76). En el polo posterior el casquete es redondo y un poco mas grande, estando limitado por el último cinetosoma de cada cinetia, con la excepción de la última, cuyos dos últimos cinetosomas quedan dentro del casquete. El último cinetosoma de la décima cinetia queda situado en el polo posterior y es el que corresponde al cilio caudal (Figs. 77, 78, 79, 80 y 82).

Las estructuras bucales se encuentran entre las cinetias primera y última que se abren a la altura del ecuador dejando un espacio. El citostoma se abre en la mitad posterior del cuerpo y está bordeado en su lado derecho por la parte posterior de la haplocinetia. Por encima del citostoma se encuentran las policinetias bucales.

#### Aparato nuclear

El macronúcleo es redondeado y no muy grande, ya que mide de 5 a 7 por su diámetro mayor. Se encuentra localizado en la mitad anterior del cuerpo (Figs. 75 y 80).

El micronúcleo en esta especie es pequeñísimo, de forma circular y compacto, siendo incluso muy poco mas grande que los cinetosomas y casi

no se observa nunca por estar alojado en el macronúcleo. Sólomente puede verse durante las fases de división porque se separa del macronúcleo y se divide emigrando a los polos (Figs. 93 y 94).

#### Ciclo de vida

En esta especie, que se ha encontrado viviendo en los musgos, se han observado procesos de conjugación y formación de quistes.

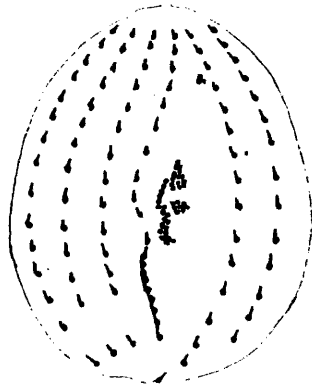
#### 3.2.2 Infraciliación somática

Los cilios de este protozoo son mas bien largos y se disponen alrededor de todo el cuerpo en 10 cinetias meridianas que recorren la superficie del animal de polo a polo. La infraciliación de las cinetias somáticas está representada por cinetosomas dobles que presentan en general dos cilios (Figs. 81, 82 y 83).

Las cinetias ventrales se disponen en el polo anterior ligeramente mas altas que las dorsales que en cambio son mas largas por el polo posterior de tal manera que los casquetes presentan una orientación oblicua; el casquete apical se dirige hacia atrás, hacia la región dorsal y el casquete del extremo posterior queda inclinado hacia la región ventral del organismo (esquema 5).



Esquema 5



Esquema 5

La primera cinetia somática, que es la que se sitúa a la derecha de las estructuras bucales, está constituida por unos 20 a 24 cinetosomas y tiene una estructura muy peculiar y característica de nuestra especie. Esta peculiaridad consiste en la disposición de los últimos 8 ó 10 cinetosomas que se sitúan muy juntos entre sí formando una estructura arrosariada a la altura del tercio inferior del cuerpo del protozoo, que resulta impregnada muy intensamente en nuestras preparaciones. Esta cinetia recorre el cuerpo del animal desde muy arriba por el extremo anterior, limitando el casquete desnudo anterior por su parte ventral, para terminar cerca del polo posterior limitando también el casquete interior por la parte ventral, y describe una curva a la altura de la haplocinetia y las estructuras bucales (Fig. 84).

La cinetia 2 comprende de 14 a 16 cinetosomas, 15 generalmente, dispuestos a distancias regulares en toda su longitud excepto los dos últimos que están muy separados del resto quedando a la altura de los últimos cinetosomas de la primera cinetia. Esta estructura fragmentada de algunas de las cinetias somáticas también parece ser característica típica

de la especie estudiada (Figs. 80, 81, 83 y 84).

La tercera cinetia tiene de 13 a 14 cinetosomas, el último de los cuales está separado del resto como ocurre con los dos últimos cinetosomas de la segunda cinetia y queda a la misma altura por el polo posterior que los últimos cinetosomas de las cinetias anteriores. La cuarta cinetia también está constituida por 13 ó 14 cinetosomas y, como en la anterior, el último cinetosoma está ligeramente separado de los demás (Figs. 80, 81, 83 y 84).

La quinta cinetia y siguientes, con excepción de la última, tienen unos 15 ó 16 cinetosomas dispuestos regularmente en toda la longitud de la cinetia (Fig. 85).

La última cinetia, es decir, la décima, es un poco mas larga que las anteriores cinetias somáticas ya que invariablemente presenta 17 cinetosomas. Como ya hemos señalado anteriormente, se prolonga hacia el polo posterior y los dos cinetosomas terminales invaden el casquete posterior en cuyo ápice se localiza el cinetosoma extremo de la última cinetia somática, dando lugar al cilio caudal que es más largo que el resto de los cilios del cuerpo (Figs. 85, 86, 87 y 88). Por el extremo anterior, en cambio, esta cinetia es más corta que las otras alcanzando solamente la altura del segundo cinetosoma de las cinetias somáticas contiguas (Fig. 1).

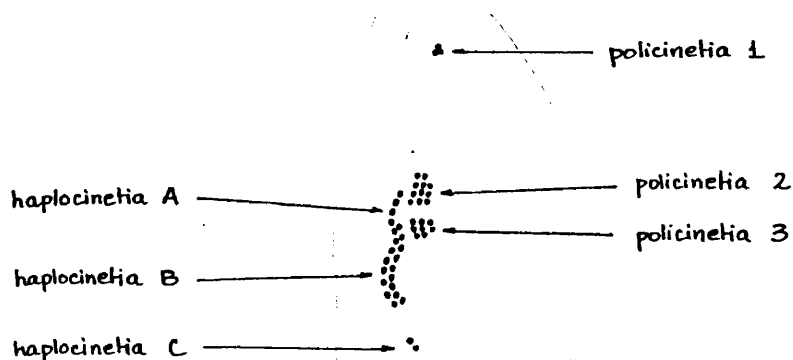
Todos los cinetosomas somáticos están provistos de una fibra cinotodémica bastante gruesa y puntiaguda que sale del cinetosoma posterior del par y que generalmente alcanza justo al cinetosoma anterior con la excepción de los cinetodesmos de los cinetosomas posteriores de la cinetia 1, que al estar mas juntos entre sí, sobrepasan a los cinetosomas anteriores formando los cinetodesmos a esa altura una línea continua (Figs.

80, 81, 83 y 84).

Además de las fibras cinetodésmicas, en algunos ejemplares se aprecian los sacos parasómicos como una estructura granular impregnada que se localiza a la izquierda y entre los dos cinetosomas de cada par formando un triángulo (Figs. 82 y 84).

### 3.2.3 Infraciliación bucal

La infraciliación bucal comprende: una haplocinetia a la derecha del citostoma y tres policinetias dispuestas en línea con el eje mayor - del cuerpo a la derecha de la haplocinetia y por encima del citostoma - (esquema 6).



Esquema 6

La haplocinetia está localizada por debajo de la línea del ecuador de la célula y en ella se diferencian muy bien los segmentos A, B y C. Está constituido por una fila de cinetosomas de los cuales los cuatro primeros son sencillos y están dispuestos en línea recta y corresponden a la definición del segmento A de la haplocinetia; los restantes, en número de 8 ó 9, son dobles y se disponen en dos hileras juntas al tresbóli-llo que describen una curva hacia el lado izquierdo primero, y curvándose hacia la derecha alrededor del citostoma en la parte terminal, y constituirían el segmento B de la haplocinetia. Por debajo de la parte continua de la haplocinetia se observa invariablemente un par de cinetosomas dispuestos oblicuamente al eje mayor del cuerpo que corresponde a los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia o vestigio del escutico (Figs. 84, 90 y 91).

La forma de la haplocinetia viene dada por la forma del citostoma que es una abertura circular hundida. El segmento A de la haplocinetia - queda situado a la altura de la superficie del cuerpo, mientras que el - segmento B queda ya en parte hundido en la cavidad citofaríngea; los cinetosomas de la fila externa de la parte anterior del segmento B de la haplocinetia quedan también a la altura de la superficie del cuerpo y están un poco separados de los de la fila interna (más o la izquierda) - (Figs. 84, 90 y 91). Además, debido a la disposición oblicua de la hendidura de la boca, la haplocinetia se dispone también oblicuamente al eje mayor del animal, acercándose a la primera cinetia por la parte posterior. En conjunto, la haplocinetia tiene forma de bastón invertido (Figs. 81, 82 y 84).

Las policinetias, en número de tres, se encuentran situadas en línea con el eje mayor del cuerpo en medio de las cinetias primera y décima, a la izquierda de la haplocinetia.

La policinetia 1 está situada, como es frecuente en este género, casi en el extremo anterior, aproximadamente a la altura del tercer cinetosoma de la primera cinetia somática y del segundo cinetosoma de la última cinetia y mas cerca de esta última. Es muy difícil observarla porque está constituida únicamente por tres cinetosomas, que además se impregnan débilmente. Como en todos los representantes del género, estos cinetosomas carecen de cilios (Figs. 84 y 90).

La segunda policinetia se encuentra a la altura del ecuador, muy por debajo de la primera y está adosada por el extremo posterior al extremo anterior de la haplocinetia y está constituida por tres cortas cinetias dispuestas en sentido longitudinal. La cinetia localizada más a la derecha, contigua a los cinetosomas de la haplocinetia tiene 4 cinetosomas, lo mismo que la de al lado, mientras que la tercera, la del lado izquierdo, tiene solamente 2 cinetosomas (Fig. 84).

La tercera policinetia se encuentra justo encima del borde anterior del citostoma y un poco hundida en parte; está constituida por tres cortas cinetias de disposición ligeramente oblicua respecto al eje mayor del cuerpo. Las dos cinetias de la derecha poseen 3 cinetosomas cada una y la cinetia del lado izquierdo solamente 2 (Fig. 84).

Los cinetosomas de las estructuras bucales generalmente son ciliosos, menos en el caso de la policinetia 1, por ejemplo, donde los cilios se presentan sólo temporalmente durante la formación de esta policinetia en la estomatogénesis.

Los cinetosomas de las estructuras bucales no presentan nunca fibra cinetodésmica.

#### 3.2.4 Morfogénesis

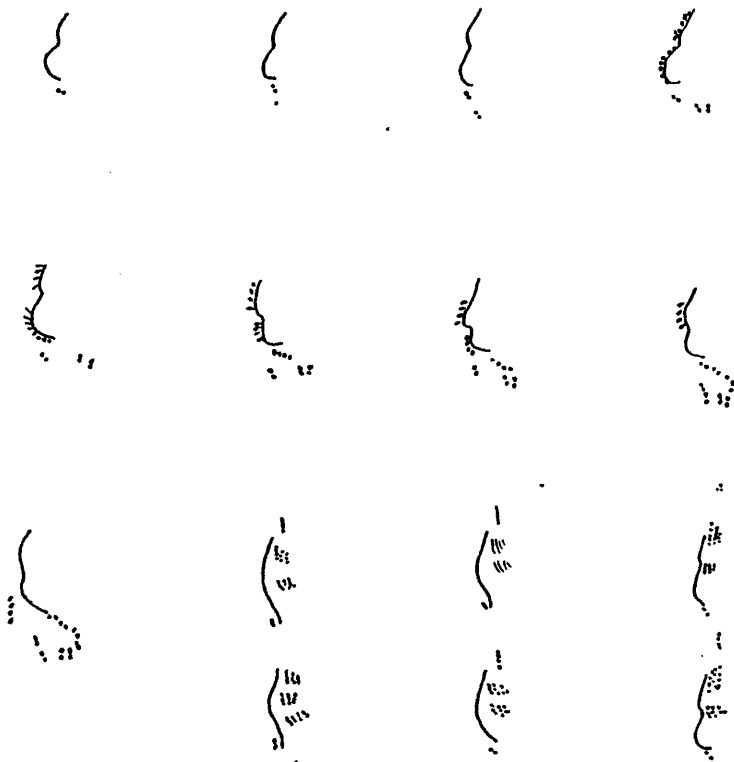
La formación de la nueva boca durante el proceso de división de la célula implica una proliferación de los cinetosomas de la haplocinetia, como ocurre en todos los escuticociliados. El esquema 7 refleja las distintas fases del proceso.

El primer síntoma del comienzo de la estomatogénesis es la división de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia. Este par de cinetosomas se duplica dando lugar a dos pares de cinetosomas que se sitúan uno debajo del otro en sentido oblicuo (Fig. 92). El par que queda más abajo y a la izquierda vuelve a duplicarse dando dos pares de cinetosomas que se sitúan más a la izquierda y un poco separados del par de cinetosomas de la derecha.

Al mismo tiempo se observa la proliferación de los cinetosomas de los segmentos A y B de la haplocinetia. Esta proliferación de los cinetosomas de la haplocinetia es más temprana en el segmento B que en el segmento A, de tal manera que la división longitudinal de la haplocinetia se observa primero en el segmento B (Figs. 93 y 94).

Los cinetosomas producto de la división del segmento B, más que separarse en sentido lateral, lo que hacen es que se corren hacia abajo deslizándose sobre la haplocinetia. Esta emigración se lleva a cabo en 2 etapas: primero se dividen los cuatro cinetosomas terminales, que van a unirse a los cinetosomas que resultaron de las divisiones del segmento C, los que se encuentran más a la derecha que también emigran a una posición más posterior; y a continuación los 4 ó 5 cinetosomas producto de la división de la parte anterior del segmento B de la haplocinetia que emigran hacia abajo sobrepasando por la izquierda los cinetosomas del lado derecho del segmento C, los cuales parecen dividirse otra vez (Fig. 95).

Después, los cinetosomas del segmento A de la haplocinetia se separan de la haplocinetia original y se abren hacia la derecha bajando rápi-



Esquema 7 : Estomatogénesis en Uronema muscicola

damente y sobrepasando por la derecha los grupos de cinetosomas que forman los primordios de las policinetias al mismo tiempo que siguen proliferando para dar lugar a una hilera de cinetosomas sencillos dispuestos en línea que pasa a situarse a la derecha de los primordios de las policinetias y va a ser la haplocinetia del opisto.

En este estado se observa ya el alargamiento del macronúcleo que se estira para estrangularse posteriormente a la altura del ecuador.

Simultáneamente, los cinetosomas de las cinetias somáticas se duplican, formándose primero grupos de dos, tres ó cuatro cinetosomas a lo largo de la cinetia para después disponerse regularmente y formar cada uno de ellos un nuevo cinetodesmo ya que desaparecen los cinetodesmos originales (Figs. 96 y 97).

La formación del escutico a partir del extremo de la haplocinetia tanto en el protero como en el opisto es muy rápida y poco aparente ya que sólo va a dar lugar a un par de cinetosomas que se sitúan por debajo de la haplocinetia.

En el opisto los esbozos de las policinetias 2 y 3 quedan organizados como dos grupos rectangulares de cortas cinetias dispuestas en el sentido horizontal a la izquierda de la haplocinetia que es de forma semicircular en este momento. La policinetia 1 está formada por una corta fila de 4 cinetosomas situados por arriba de la haplocinetia en disposición ligeramente oblicua (Fig. 97).

A punto de ocurrir ya la escisión de la célula, los cinetosomas de la haplocinetia se duplican disponiéndose por parejas y al tresbolillo, excepto en el extremo anterior de la haplocinetia donde los cinetosomas son sencillos. Posteriormente, al formarse el citostoma de nuevo, la ha-

plocinetia tanto del protero como del opisto se curva por su parte posterior bordeando el citostoma y baja un poco de posición respecto a las policinetias, al mismo tiempo que la policinetia 1 emigra hasta una posición muy cercana al extremo anterior, perdiendo algunos cinetosomas (Fig. 98).

### 3.2.5 Quistes

En nuestros cultivos hemos tenido ocasión de observar la formación de quistes de Uronema muscícola que se mantuvieron durante varios meses - viviendo en los musgos donde se colectó. Al coger muestras del fondo del musgo se observaron muchos quistes, que después de impregnados por la plata, mostraron una estructura característica.

Estos quistes tienen forma de urna, de perfil ovalado, con una - abertura interior en forma de botella de boca ancha y con el polo posterior ligeramente achatado (Figs. 108, 109 y 110). Son de muy pequeño tamaño, miden como máximo unas  $8\mu$  de largo por  $6$  ó  $7\mu$  de ancho. El quiste consta de una cubierta exterior bastante gruesa formada por 3 y hasta 4 capas, aparentemente de origen mucilaginoso, que forman la envoltura - del quiste (Figs. 110 y 111) y, en su interior, el quiste propiamente dicho que en algunas preparaciones apareció impregnado mostrando una masa reducida de citoplasma con un pequeño núcleo redondeado, también impregnado, en el centro (Fig. 108).

En nuestras preparaciones con el método de impregnación argéntica la superficie de estos quistes muestra hileras de gruesos gránulos fuertemente impregnados que parecen corresponder a los mucocistos. Estos mucocistos se encuentran dispuestos en 8 hileras meridianas de 9 ó 10 mucocistos por hilera (Figs. 112, 113 y 114). En algunos ejemplares la superficie del quiste se va haciendo rugosa como si fuera contrayéndose quedando los mucocistos sobresaliendo (Figs. 115 y 116).

### 3.3 MORFOLOGIA Y MORFOGENESIS EN CINETOCHILUM MARGARITACEUM

#### 3.3.1 Morfología general

Cinetochilum margaritaceum. Es un pequeño ciliado de cuerpo ovoide y aplanado, casi cóncavo. Mide de 22 a 35  $\mu$  de largo por 20 a 25  $\mu$  de ancho. Tiene el cuerpo cubierto de cilios que son mas largos y abundantes en la región ventral y presenta un mechón de largos cilios caudales. El área bucal es muy grande y ocupa gran parte de la región ventral de la célula. La peculiar organización de los cilios del cuerpo hacen que los movimientos de este animal sean muy característicos y parecidos a los de una cometa remontándose en el aire.

La ciliación somática se dispone en 19 cinetias meridianas que no alcanzan el polo anterior dejando un casquete apical desnudo de forma oblonga. Hacia el extremo posterior, las cinetias somáticas son cortas y también dejan un casquete posterior oval donde se insertan unos cuantos cilios largos que forman el mechón caudal.

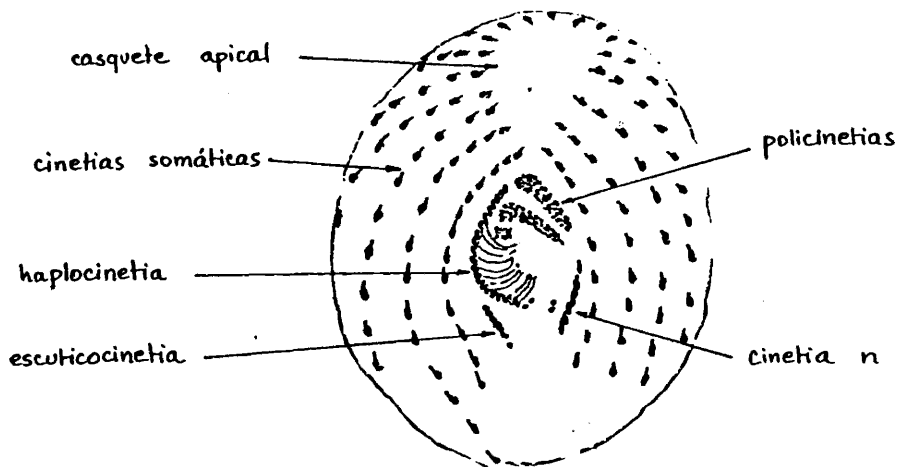
Las estructuras bucales están representadas por un citostoma grande y redondeado que se encuentra situado en el centro del cuerpo y por una haplocinetia que lo bordea por el lado derecho, además de tres policinetias, a la izquierda de la haplocinetia, localizadas en el borde anterior del citostoma.

El macronúcleo es grande y de forma irregular; mide hasta 12  $\mu$  de largo en su diámetro mayor y se encuentra casi siempre localizado en la mitad posterior del cuerpo. El micronúcleo, único, es de forma redondeada, mide unas 2  $\mu$  de diámetro y se encuentra enclavado en el macronúcleo (Figs. 108 y 109).

#### 3.3.2 Infraciliación somática

Los cilios somáticos están dispuestos en 19 cinetias longitudina -

les, 18 de los cuales son meridianas, siendo la cinetia número 19 una -  
corta cinetia postoral cuyo extremo anterior no alcanza la línea ecuato-  
rial de la célula (Figs. 108, 109 y esquema 8).



Esquema 8

Las cinetias somáticas recorren el cuerpo meridionalmente curvándo-  
se por sus extremos anteriores hacia la región ventral y sin alcanzar el  
polo del animal. Las cinetias primera y penúltima, que se abren dejando  
un gran espacio donde se localizan las estructuras bucales, confluyen en  
sus extremos anteriores formando ángulo por debajo del polo anterior del  
animal y limitando el casquete anterior desnudo por su parte ventral -  
(Figs. 108 y 109). El resto de las cinetias sube hacia el extremo ante-  
rior de forma simétrica a ambos lados de la boca quedando sus cinetoso-  
mas anteriores por encima de los de las cinetias primera y penúltima -ó  
decimoctava- y emparejados los de la segunda cinetia con los de la cine-  
tia 17; los de la cinetia tercera y los de la 16 y así sucesivamente. De-  
bido a esta disposición, el casquete anterior desprovisto de ciliación,-  
tiene una forma lanceolada y algo desviada hacia el lado izquierdo por -  
la parte posterior, ya que la cinetia número 12 es consistentemente más

corta por el extremo anterior, quedando el primer cinetosoma desplazado respecto a los de las cinetias contiguas (Figs. 108 y 109).

En el extremo posterior las cinetias tampoco alcanzan el polo, sino que dejan un gran casquete circular donde se alojan los cinetosomas terminales de las cinetias primero y segunda que son los que dan lugar al mechón de cilios caudales. Con esta excepción, las cinetias ventrales que describen una curva mas pronunciada alrededor de la boca, son más cortas por el extremo posterior que las mas dorsales. De esta manera en el polo posterior queda un gran casquete circular desnudo que es invadido por los dos cinetosomas terminales de la primera cinetia y los cuatro últimos cinetosomas de la segunda cinetia que llega hasta el polo posterior (Fig. 111).

Cada cinetio está constituida por un número de cinetosomas que varía de 10 a 14, siendo las mas largas las dos primeras que presentan 13 ó 14 cinetosomas, mientras que el resto de las cinetias tiene como regla general 10 cinetosomas (Figs. 108, 111 y 112).

La última cinetia, que corresponde a la cinetia 13, es la mas corta; está formada únicamente por 7 cinetosomas. Esta es una cinetia subecuatorial que se dispone oblicuamente por debajo y a la izquierda de la boca y queda paralela a la cinetia 18. Por el extremo posterior es también mas corta que las otras debido a que sus cinetosomas posteriores se disponen muy juntos entre sí (Figs. 108, 109, 111 y 112). Esta cinetia, constituye una estructura muy característica en estos cilios.

Como es característico de los Scuticiciliatida, los cinetosomas anteriores de las cinetias somáticas son dobles, observándose un gradiente en el número de cinetosomas dobles desde la primera cinetia a la última. En la primera cinetia el número de cinetosomas dobles es de cinco; en -

la cinetia 2, son 4 los cinetosomas dobles; en la tercera cinetia hay 3 cinetosomas dobles y en las siguientes cinetias, sólo son dobles los dos primeros cinetosomas teniendo por fin las últimas cinetias un sólo cinetosoma doble en el extremo anterior. En la última cinetia no hay cinetosomas dobles (Figs. 108, 111 y 112).

Los cinetosomas de las cinetias somáticas están mas juntos entre sí en la región anterior del cuerpo separándose cada vez más conforme avanzan hacia el polo posterior.(Fig. 112).

Todos los cinetosomas somáticos están provistos de un fino cinetodesmo que se impregna débilmente en nuestras preparaciones. Los cinetodesmos de este organismo son muy afilados teniendo el aspecto de un alfiler que sale por la derecha del cinetosoma dirigiéndose hacia adelante.- En los cinetosomas anteriores, las fibras cinetodésmicas se encuentran formando un ángulo mas pronunciado con la línea de la cinetia que los de los cinetosomas posteriores debido probablemente a la curvatura que describen las cinetias en el extremo anterior del animal (Figs. 108 y 111).

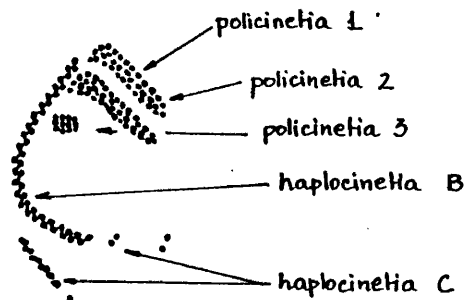
Los cinetosomas de la última cinetia también presentan fibra cinetodésmica (Figs. 111 y 112).

### 3.3.3 Infraciliación bucal

Las estructuras bucales de Cinetochilum margaritaceum son, como hemos dicho, muy grandes y conspicuas, ocupando gran parte de la zona ventral del animal. El citostoma es grande y redondeado y se encuentra en el fondo de una depresión de la superficie en la parte media del cuerpo, entre las cinetias primera y últimas.

La infraciliación bucal consiste en una haplocinetia de forma semi

circular que rodea la boca bordeándola por el lado derecho y la parte posterior y tres policinetias que se situán por encima del citostoma y a la izquierda de la haplocinetia (esquema 9).



Esquema 9

La haplocinetia es larga, mide de 15 a 18  $\mu$  de longitud y está constituida por un número de cinetosomas dobles, que varía de 21 a 32, dispuestos al tresbolillo. Tiene forma de una gruesa línea curvada con su parte anterior mas o menos paralela a la primera cinetia somática y la parte posterior rodeando el citostoma por la parte inferior. El extremo anterior queda a la altura del tercer par de cinetosomas de la primera cinetia (Figs. 108, 110, 112 y 113). En el extremo de la haplocinetia a la izquierda y un poco separados, se encuentran un par de cinetosomas que representan el "vestigio del escutico" 6 parte del segmento C de la haplocinetia. Estos cinetosomas están en ocasiones muy cercanos al extremo de la haplocinetia y pasan desapercibidos pues aparecen como un par de cinetosomas pertenecientes a la misma haplocinetia (Figs. 109, 111 y 113).

Por debajo de la haplocinetia, a derecha e izquierda, encontramos

dos cortas cinetias subecuatoriales que son caracterfsticas en este orga nismo. Estas cinetias, relacionadas con las estructuras bucales, se dis ponen oblicuamente debajo de la boca en forma de V.

La cinetia de la derecha, que por su origen puede considerarse una escuticocinetia, se sitúa oblicuamente empezando a la altura del tercio posterior del segmento B de la haplocinetia. Esta cinetia está constituf da por 7 cinetosomas dobles, los seis primeros se disponen muy juntos en tre sí, formando una estructura continua y el séptimo y último queda mas separado del resto (Figs. 108, 112 y 114).

La cinetia del lado izquierdo es muy reducida ya que sólomente está constituída por un par de cinetosomas dobles que se disponen paralelame nte a la última cinetia somática, quedando el cinetosoma anterior a la al tura del extremo posterior de la haplocinetia (Figs. 109, 111 y 115). En algunas de nuestras preparaciones se observan bien las costillas orales, ("oral ribs"), que son características de algunos representantes de este orden. Son unas fibras que se impregnan con la plata bastante bien en ge neral, que parten de la fila de cinetosomas interiores de la haplocine tia y se dirigen hacia el citostoma bordeando la cavidad citofaríngea por el lado derecho y convergiendo en el borde de la boca en forma de abani co. Estas filas se encuentran en número de 10 a 11 y la primera de ellas parte a la altura del séptimo u octavo par de cinetosomas quedando la úl tima a la altura de la parte terminal de la haplocinetia (Figs. 112, 114 y 115).

La haplocinetia de Cinetochilum margaritaceum está pues constituída según la definición de Small por dos segmentos distinguibles morfológic amente, los segmentos B y C, y carece del primer segmento, el segmento A. Los cinetosomas que forman esta estructura no presentan fibra cinetodés mica.

Las policinetias, que son de forma muy característica, se localizan por encima del citostoma y a la izquierda de la haplocinetia. Convergen hacia el citostoma por sus extremos posteriores, quedando por la parte anterior abiertas en abanico. Las dos policinetias anteriores son bastante grandes respecto a la tercera que es corta y cuadrangular y son un poco más anchas en el extremo anterior que en el posterior (Figs. 108, 110 y 112).

La primera policinetia, que es la anterior, es la más grande. Mide de 6,3 a 7,5  $\mu$  de largo y está formada por tres filas de 13 cinetosomas generalmente cada una. Tiene una disposición oblicua respecto al eje longitudinal de la célula y se sitúa paralelamente a la cinetia meridiana que está a la izquierda de la boca (Figs. 112 y 116). Esta policinetia está ensanchada por el extremo derecho debido a un corrimiento de las cinetias que no quedan situadas a la misma altura, sino que se deslizan unas sobre otras, curvándose en su extremo la de más arriba sobre las otras dos. El extremo anterior de la policinetia 1, que en realidad corresponde a su lado derecho, está colocado a continuación de la haplocinetia por su extremo anterior situándose el resto hacia dentro de la cavidad bucal, en posición oblicua al eje de la célula (Figs. 108, 110 y 112).

La segunda policinetia es un poco más corta que la primera, mide de 5,2 a 6,7  $\mu$  y está situada por debajo y casi paralela a ella. Esta policinetia está formada por tres cinetias de 9-10 cinetosomas cada una, y está también más ensanchada por su extremo derecho, siendo más regulares las cinetias en el extremo izquierdo (Figs. 110 y 112).

La policinetia número 3 está situada debajo de la policinetia 2 y es mucho más pequeña que las otras dos policinetias. Está formada por tres hileras de 3 cinetosomas cada una. Tiene forma cuadrangular y mide

de 1,7 a 2,4  $\mu$  (Figs. 110 y 112).

#### 3.3.4 Morfogénesis

En este ciliado, como en otros escuticociliados, la estomatogénesis comienza con la proliferación de los cinetosomas de la escuticocinetia derecha del segmento C de la haplocinetia (esquema 10). El primer síntoma visible de este proceso es la duplicación de los cinetosomas proximales de la escuticocinetia; estos cinetosomas que son dobles, se separan perdiendo la unidad. La proliferación se propaga a los cinetosomas posteriores, con excepción del séptimo que parece no dividirse. Así se forma una gruesa cinetia que después queda como una hilera de pares de cinetosomas. Inmediatamente después se observa la duplicación del cinetosoma anterior de la cinetia postoral izquierda y, simultáneamente, la proliferación de los cinetosomas del vestigio del escutico, que se encuentran a continuación de la haplocinetia (Figs. 110 y 115).

Los cinetosomas procedentes de los pares segundo, tercero y cuarto, de la cinetia postoral derecha, emigran hacia la izquierda quedando como un grupo disperso debajo de los cinetosomas de la cinetia postoral izquierda y del vestigio del escutico. El primer par de cinetosomas queda en la misma posición dividiéndose el cinetosoma posterior nuevamente, de tal manera que se forma un grupo de 3 cinetosomas que queda separado del grupo de cinetosomas en proliferación y que no sufre ya división alguna. El sexto par de cinetosomas queda también en su posición original como elemento terminal del grupo de cinetosomas desplazado (Fig. 117).

Inmediatamente después de la proliferación de estos cinetosomas, se dividen los cinetosomas a todo lo largo de la haplocinetia en esticodiada, formándose dos segmentos de comportamiento diferente que corresponden aproximadamente a las dos mitades de la esticodiada. El segmento pos



Esquema 10 : Estomatogénesis en *Cinetochilum margaritaceum*

terior de la esticodiada "hija" se separa de la esticodiada parental y sus cinetosomas se dividen activamente formando una especie de banda de unos 13 pares o tríos de cinetosomas que se separa de la mitad anterior y se dispone por encima del grupo de cinetosomas que proceden de la proliferación de las escuticocinetias y que constituye el esbozo de la policinetia 1 (Fig. 118).

Simultáneamente al desdoblamiento de la esticodiada, los cinetosomas de la escuticocinetia se organizan en un esbozo de forma algo irregular de unos 11 ó 12 pares de cinetosomas que se disponen en sentido mas o menos transversal al eje mayor del animal y que constituyen el primordio de la policinetia 2. Los cinetosomas posteriores procedentes de la proliferación de la escuticocinetia derecha también se organizan en un grupo de cinetosomas mas irregular que se dispone debajo del esbozo de la policinetia 2 y un poco mas a la derecha y corresponden al esbozo de la policinetia 3 (Fig. 119).

En este momento desaparece la boca y las estructuras bucales del protero, sufren una regresión y se observa la esticodiada de forma sinuosa y las policinetias de forma rectangular y paralelas entre sí (Fig. 120).

El segmento anterior de la esticodiada hija, formado por unos 12 a 14 pares de cinetosomas, ya que los cinetosomas vuelven a dividirse en cuanto se separan longitudinalmente de la esticodiada parental, se separa del segmento posterior y emigra rápidamente hacia abajo rebasando por la derecha los esbozos de las policinetias y empujándolos hacia la izquierda (Figs. 119 y 120).

Quedan así ya practicamente estructuradas, la boca del opisto, el esbozo de la haplocinetia paralelo a la primera cinetia somática, de forma ligeramente curva y a su izquierda, mas o menos perpendiculares, los

esbozos de las tres policinetias que pierden algunos de los cinetosomas del extremo izquierdo que se separan emigrando hacia abajo y reabsorbiéndose mas tarde. Los esbozos de las policinetias quedan constituidos por 3 filas de 14, 11 y 6 cinetosomas respectivamente (Fig. 120).

El esbozo de la haplocinetia del opisto es mas ancha en el extremo posterior; se observa un grupo de cinetosomas que forman una estructura cuadrada de unos 9 cinetosomas en la parte terminal. Es posible que estos cinetosomas se desdoblén posteriormente y constituyan la parte final de la haplocinetia, sin embargo, observando con cuidado nuestras preparaciones, este segmento terminal de la haplocinetia del opisto da la sensación de ser un trozo de la mitad posterior de la haplocinetia hija y parecería por su forma y aspecto, que estaba destinada a formar parte de una policinetia (Figs. 119, 120 y 121).

Mientras tanto, las cinetias somáticas dividen sus cinetosomas y se parten a la altura del ecuador de la célula. Los cinetosomas pierden la fibra cinetodésmica y forman otra nueva posteriormente (Figs. 120 y 121).

Es en este momento también cuando la última cinetia somática que se encuentra al lado de las estructuras bucales en formación, divide sus cinetosomas separándose después en dos trozos que se sitúan a la izquierda de las estructuras bucales del protero y del opisto respectivamente, emigrando junto con ellas (Figs. 120 y 121).

Cuando ya se pueden reconocer las bocas del protero y del opisto, se divide el micronúcleo y se alarga el macronúcleo que también se dividirá posteriormente (Figs. 121 y 122).

En estos estados se puede apreciar claramente que las cinetias 1 y 2 son mas largas que las demás cinetias somáticas y que son las que van a proporcionar la ciliación del mechón caudal en el polo posterior (Figs.

121 y 122).

La formación del escutico ocurre en cuanto las haplocinetias tanto del protero como del opisto se estiran, los cinetosomas se separan y la haplocinetia se alarga. En la haplocinetia del protero se dividen los cinetosomas y los 9 ó 10 cinetosomas posteriores se separan de la haplocinetia girando ligeramente en sentido contrario a las manecillas del re-loj; así se forma el escutico del protero que queda como un largo gancho unido al extremo de la esticodiada (Fig. 122). Los cinetosomas anteriores también se duplican, pero no se separan, quedando entonces la haplocinetia mas gruesa por la parte anterior. Enseguida los cinetosomas posteriores se dividen también y queda ya la típica haplocinetia en esticodiada - con los cinetosomas dispuestos al tresbolillo.

En el opisto, la formación del escutico es mas temprana, casi simultáneamente con la emigración de la esticodiada y consiste en la división de unos 10 cinetosomas de la parte posterior de la haplocinetia. De estos cinetosomas, los mas anteriores se separan de la haplocinetia y emigran, deslizándose hacia abajo, sobrepasando en su camino a los cinetosomas posteriores del escutico, los cuales forman el gancho del escutico y sufren un movimiento de rotación sobre el extremo en sentido contrario a las manechillas del reloj y quedan a continuación de la haplocinetia alargándola y rematándola con el par de cinetosomas terminal (Figs. 122 a la 125).

La emigración de los cinetosomas procedentes de las partes mas anteriores de la haplocinetia es mas acelerada, de tal manera que hay ocasiones en que se encuentran adosadas a la haplocinetia dos filas de cinetosomas.

Los dos cinetosomas que se encuentran a la izquierda de la haplocinetia no participan en la formación de ninguna de las estructuras buca-

les, sólomente se dividen quedando un par de cinetosomas en su posición original en el protoro y emigrando el otro hacia abajo y pegado a los extremos de las policinetias por su lado izquierdo para quedar en la misma posición en el opisto (Figs. 123 y 124).

Es decir, que el escutico va a formar la escuticocinetia derecha y los cinetosomas del vestigio del escutico únicamente.

En la última etapa aparece la boca y se forma la cavidad bucal. El macronúcleo se divide y se estrangula la célula a la altura del ecuador. Los cinetosomas forman de nuevo los cinetodesmos. Las policinetias que hasta este momento tenían forma rectangular y muy regular, al formarse la boca cambian de posición y son empujados hacia arriba y hacia la derecha, aplastándose contra la haplocinetia, lo que provoca un deslizamiento de los cinetosomas anteriores que se curvan hacia atrás y dan su forma característica a las dos policinetias anteriores, que son las más grandes (Figs. 123 a la 125).

Posteriormente la célula se estrangula, quedando dos organismos completos con un macronúcleo y la mayor parte de las veces dos micronúcleos, uno de los cuales parece reabsorberse. En alguna de las imágenes de la división del núcleo parece que el micronúcleo se divide dos veces resultando dos micronúcleos que emigran a los polos, y que parecen reabsorberse después y dos micronúcleos que quedan cercanos al macronúcleo durante todo el proceso emigrando uno con cada macronúcleo hijo (Figs. 125).

### 3.4 MORFOLOGIA Y MORFOGENESIS EN SATHROPHILUS EDAPHICUS N. SP.

#### 3.4.1 Morfología general

Este pequeño ciliado tiene el cuerpo ovoide aplanado ventralmente en la parte anterior, en la región bucal. Mide de 22 a 30  $\mu$  de largo y de 21 a 25  $\mu$  de ancho, siendo la longitud mas frecuente en la población estudiada, la de 28  $\mu$  .

En la observación en vivo se aprecia una formación puntiaguda en forma de rostro en el extremo anterior cuando el animal está alimentándose, pudiéndose observar entonces los cilios de las estructuras bucales que se mueven rápidamente batiendo con violencia en el agua. Los cilios se mueven coordinadamente dentro de cada policinetia como una especie de brocha, pero las policinetias no se mueven sincrónicamente, sino de forma independiente o alternada. Este movimiento se puede apreciar cuando el animal está relativamente quieto alimentándose cerca de alguna partícula; se mueve hacia atrás y hacia adelante y al mismo tiempo se forma el rostro y se ven moverse los cilios de las policinetias anteriores buscando entre las partículas. El movimiento de estos cilios se puede observar bien en este organismo debido a la formación del rostro y a la posición tan apical de las policinetias, sobre todo de la primera que sobresale mucho por el extremo anterior; también se pueden observar los cilios de la haplocinetia cuando el ciliado está de perfil, estos cilios son mas largos que los de las policinetias.

La ciliación somática está representada por cilios que se disponen alrededor de todo el cuerpo ordenados en 12 cinetias meridianas. En el polo posterior se localiza un cilio caudal mas largo.

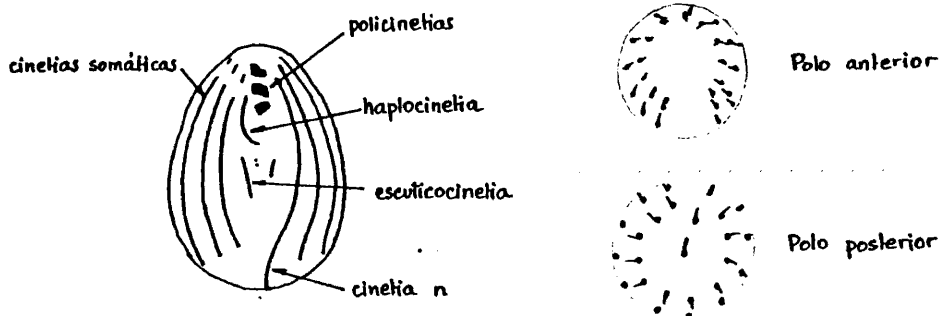
Las estructuras bucales se localizan en la mitad anterior del cuerpo y constan de una haplocinetia en esticodiada que bordea el lado dere-

cho de una depresión, en el fondo de la cual se encuentra el citostoma y tres policinetias, la primera de ellas casi apical, dispuestas a la izquierda de la haplocinetia y por encima de la boca.

El aparato nuclear está representado por un macronúcleo globoso, y en ocasiones de forma irregular, de 8 a 10  $\mu$  de diámetro que se encuentra en la mitad posterior de la célula y por un pequeño micronúcleo esférico mas o menos enclavado en el macronúcleo (Figs. 126 y 127).

### 3.4.2 Infraciliación somática

Los cilios están distribuidos en 12 cinetias meridianas que por la parte anterior no alcanzan el polo del animal dejando en el ápice un casquete circular muy pequeño desprovisto de cilios (Figs. 127, 128 y 129). En el extremo posterior las cinetias terminan muy cerca del polo y queda también un casquete circular reducido donde se encuentra el cilio caudal mas largo que los cilios del cuerpo y que se corresponde con la cinetia duodécima (Figs. 130, 131 y esquema 11).

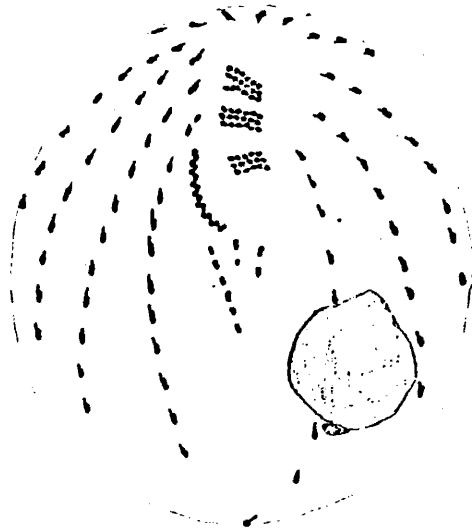


Esquema 11

Las cinetias somáticas meridianas están constituidas por cinetosomas dobles que se distinguen mas fácilmente en la parte anterior del cuerpo (Figs. 128 y 132). Cada cinetia está formada por un número de cinetosomas que varía de 9 a 12. La primera cinetia, que es la que está a la derecha de las estructuras bucales, tiene 12 cinetosomas, encontrándose se los dos primeros muy juntos entre sí y un poco separados del resto, quedando en línea con los cinetosomas de la haplocinetia y por encima de ellos; probablemente corresponden a un cinetosoma doble. La cinetia 1 es muy corta por el extremo anterior, alcanzando por delante sólo a la altura de la policinetia 2 (Figs. 126 y 127). También en los meridianos 2 y 3 el primer par de cinetosomas está un poco separado del resto de los cinetosomas y quedan en línea con la haplocinetia y por encima de ella (Figs. 127, 129 y 133). La segunda cinetia comprende 11 cinetosomas pero la tercera tiene generalmente 9 (Figs. 134 y 135). El resto de las cinetias también consta de 9 cinetosomas cada una, excepto la última cinetia que corresponde a la duodécima, que presenta 10 cinetosomas o raramente 11, el último de los cuales se localiza en el polo posterior dando lugar al cilio caudal. Esta última cinetia es muy corta por la parte anterior del animal, quedando su extremo anterior a la misma altura que el extremo anterior de la haplocinetia, siendo en cambio mas larga que las demás por el extremo posterior ya que termina en el centro del casquete polar, (Fig. 126 y esquema 12).

Los cinetosomas de las cinetias meridianas se disponen mas juntos entre sí en la región anterior del animal, estando en cambio mas separados conforme avanzan hacia el polo posterior (Figs. 128 y 132).

Todos los cinetosomas somáticos presentan un cinetodesmo de forma aguzada que aparece claramente impregnado en nuestras preparaciones; los cinetosomas dobles presentan un único cinetodesmo que sale del cinetosoma posterior del par. Las fibras cinetodésmicas parten del cinetosoma -



Esquema 12

por su derecha y se dirigen hacia el cinetosoma anterior de la mismo cinetia (Fig. 137).

### 3.4.3 Infraciliación bucal

En este ciliado las estructuras bucales ocupan casi la mitad anterior del cuerpo y se encuentran situadas entre los cinetias primera y última que se abren dejando un espacio en la zona ventral. Están constituidas por una haplocinetia que bordea el lado derecho del citostoma y tres policinetias localizadas a la izquierda de la haplocinetia y por encima de la boca (Figs. 128 y 133).

La haplocinetia consta de 9 cinetosomas dobles cuya disposición es característica y constante; los 7 cinetosomas anteriores se disponen en línea recta y los dos últimos se dirigen a la izquierda rodeando el citostoma de tal manera que la haplocinetia tiene una forma curva en la parte posterior, envolviendo la citofaringe. Por la parte anterior la ha

plocinetia llega a la altura del tercer cinetosoma de la primera cinetia somática y su extremo posterior queda a la altura del sexto cinetosoma de la misma cinetia. La haplocinetia de Sathrophilus adaphicus es ciliada en toda su longitud. (Figs. 118, 134 y 137).

Los cinetosomas dobles de la haplocinetia se disponen al trespelillo en forma de esticodiada como en los otros representantes del orden. Entre los cinetosomas se observan unas fibras que unen los cinetosomas entre sí (Figs. 134, 135 y 138).

En algunas de nuestras tinciones se observan también siete costillas orales que salen de los siete cinetosomas posteriores de la haplocinetia en esticodiada y convergen hacia el interior de la citofaringe en forma de embudo (Fig. 139).

Por debajo de la haplocinetia y debajo del citostoma se encuentran tres cinetias postorales; dos de ellas corresponden al segmento C de la haplocinetia. La cinetia postoral derecha que corresponde a una escuticocinetia es la mas larga y se dispone por debajo y casi a continuación del segmento recto de la haplocinetia, paralelo a la primera cinetia somática. Esta cinetia está formada generalmente por 6 y mas raramente por 7 cinetosomas dobles, el último de los cuales parece presentar fibra cinetodésmica (Figs. 131 y 132).

La cinetia postoral media es una cinetia corta que está generalmente formada por un par de cinetosomas dobles, aunque hemos visto algún ejemplar con un solo cinetosoma que se dispone en sentido longitudinal y en línea recta con el último cinetosoma del segmento anterior de la haplocinetia (Figs. 132, 134 y 137). Esta cinetia también corresponde, por su origen, a una escuticocinetia, y por lo tanto forma parte del segmento C de la haplocinetia.

La cinetia postoral izquierda es también corta, ya que está constituida por dos cinetosomas dobles que se disponen paralelamente a la última cinetia somática, formando un ángulo con la cinetia postoral derecha. Los cinetosomas de esta cinetia parecen estar provistos de cinetodesmos (Figs. 131, 134, 137 y 139).

La ciliación adoral en esta especie se encuentra representada, como en todos los ciliados de este grupo, por tres policinetias que se sitúan por encima de la boca y a la izquierda de la haplocinetia.

La primera policinetia tiene una posición casi apical y queda a la misma altura que el primer cinetosoma de la tercera cinetia somática, que se encuentra algo separado del resto de los cinetosomas. Está formada por tres hileras que a su vez tienen 6 cinetosomas cada una, dispuestas perpendicularmente a eje mayor del ciliado y paralelas entre sí formando una estructura aproximadamente cuadrangular. Esta policinetia tiene una forma peculiar, ya que no es perfectamente rectangular como el resto de las policinetias, sino que tiene las dos cinetias superiores curvadas hacia arriba por la parte de la derecha, siendo recta la cinetia inferior (Figs. 127, 128, 132 y 133).

La segunda policinetia también está compuesta por tres hileras de cinetosomas apretadamente empaquetados. Las cinetias anteriores constan de 6 cinetosomas cada una, mientras que la tercera, la posterior, está constituida por 5 cinetosomas solamente. Esta policinetia se sitúa a la altura del primer cinetosoma de la primera cinetia somática y por arriba del extremo anterior de la haplocinetia (Figs. 133 y 142).

La policinetia 3 un poco mas corta, está formada por tres hileras de 5 cinetosomas muy regularmente dispuestos lo que le confiere una forma rectangular. Se encuentra localizada a la izquierda y un poco mas -

abajo del extremo anterior de la haplocinetia (Figs. 143 y 144).

Las tres policinetias no se disponen paralelamente entre sí, sino formando una especie de abanico porque están mas separadas entre sí por el lado derecho.

Las tres policinetias son ciliadas y presentan largos cilios coalescentes (Figs. 133, 142, 143 y 144).

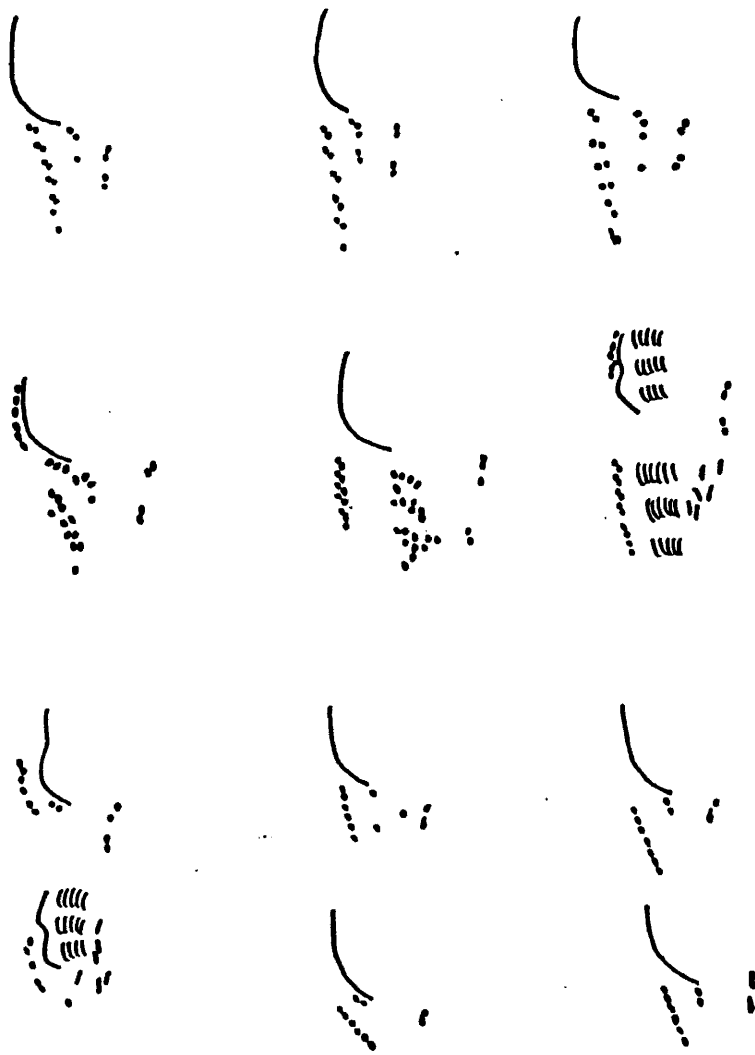
#### 3.4.4 Morfoagénesis

El proceso de formación de la nueva boca, que es previo a la división del ciliado, comienza en Sathrophilus edaphicus con la proliferación de los cinetosomas de las cinetias postorales. En el esquema 13 se representa el desarrollo de este proceso. El primer síntoma de la estomatogénesis es la división de los cinetosomas anteriores de la escuticocinetia derecha. Inmediatamente después se observa la división del cinetosoma anterior de la escuticocinetia izquierda o cinetia postoral medio (Fig.145).

La división de los cinetosomas de la escuticocinetia derecha va progresando en sentido posterior hasta que se duplican todos con excepción del cinetosoma posterior que no sufre división alguna. Mas tarde se divide también el cinetosoma posterior de la cinetia postoral medio (Fig. 146 y 147).

La duplicación de los cinetosomas de la cinetia postoral izquierda es mas tardía y no ocurre hasta que los cinetosomas de las cinetias postorales derecha y media han sufrido algunas divisiones (Fig. 148).

También en este momento se empieza a apreciar la división de los cinetosomas de las cinetias somáticas que empieza con la proliferación



Esquema 13 : Estomatogénesis de Sathrophilus edaphicus

de los cinetosomas ecuatoriales de la cinetia 1. Se observa que, al divi  
dirse estos cinetosomas, pierden la fibra cinetodésmica para formarla -  
después de nuevo cada uno de los cinetosomas resultantes (Fig. 148).

Por lo que respecta al segmento B de la haplocinetia también dupli  
ca sus cinetosomas; esta duplicación implica en una primera fase sólamen  
te a los 6 primeros cinetosomas y empieza precisamente por el sexto, avan  
zando luego a los cinetosomas anteriores (Fig. 149).

De la proliferación de los cinetosomas de la cinetia postoral de-  
recha, resultan 5 pares de cinetosomas además del último cinetosoma de -  
dicha cinetia que no se divide, conservando aparentemente la fibra cine-  
todésmica (Fig. 150).

Como consecuencia de la división de los cinetosomas anteriores de  
la cinetia postoral media o segunda escuticocinetia, nos encontramos con  
un grupo de 4 cinetosomas a la izquierda de los cinco pares de cinetoso-  
mas que proceden de la cinetia postoral derecha. El cinetosoma posterior  
de este grupo corresponde a l cinetosoma posterior de la cinetia posto -  
ral media que no se divide.

Los dos cinetosomas de la cinetia postoral izquierda después de di  
vidirse dan lugar a una fila de 4 cinetosomas que se sitúan longitudinal  
mente y paralelos a la última cinetia somática mas o menos en la misma -  
posición que ocupaban en el trofante. En estos cinetosomas se puede ob -  
servar la fibra cinetodésmica (Fig. 150).

Todos los cinetosomas sufren un desplazamiento hacia la zona poste  
rior mientras se organizan en lo que van a ser los primordios de las po-  
licinetias del opisto (Fig. 151).

Los cinetosomas que proceden de la división de los pares segundo al quinto de la escuticocinetia se disponen en un grupo que emigra posteriormente y que se organiza como el primordio de la policinetia 3.

Los cinetosomas del vestigio del escutico o cinetia postoral media después de dividirse se unen al par de cinetosomas anterior de la escuticocinetia y formarán el primordio de la segunda policinetia.

Al mismo tiempo los cinetosomas de las cinetias somáticas continúan dividiéndose, en particular los cinetosomas de la cinetia 1, que se encuentran a la altura del primordio de las policinetias (Figs. 151 y 152).

La división de la haplocinetia, que es muy característica en estos organismos, consiste en la duplicación de sus cinetosomas que, formándose luego una línea de cinetosomas a la derecha de la haplocinetia original y paralela a ella. Posteriormente esta línea de cinetosomas se separa y emigra hacia la parte posterior del cuerpo. Se podría describir como una división longitudinal de la parte esticodiadica de la haplocinetia que daría lugar a una "haplocinetia hija". En esta especie la división de la haplocinetia ocurre en dos etapas, primero se dividen los 6 primeros cinetosomas y se separan quedando como una fila de cinetosomas paralela a la haplocinetia parental. Cuando ya están separándose estos cinetosomas, se dividen los tres cinetosomas posteriores de la haplocinetia, que también se separan, quedando por debajo de ella y muy cercanos a los cuatro cinetosomas procedentes de los cinetosomas del segmento derecho del escutico (Fig. 152).

El segmento anterior de la haplocinetia hija emigra rápidamente hacia abajo -sobrepasando por la derecha los cinetosomas que constituyen el esbozo de las policinetias, quedando a la derecha de dichos cinetosomas. El segmento posterior de la haplocinetia hija, representado sólamente

te por 3 cinetosomas, emigra hacia abajo y hacia la izquierda y va a unirse a los cinetosomas del primordio de las policinetias originados a partir de los cinetosomas de las cinetias postorales derecha e izquierda - (Fig. 152).

Todos los cinetosomas que ahora forman un campo triangular de 17 - cinetosomas -además del cinetosoma posterior de la cinetia postoral derecha, que presenta cinetodesmo y no se divide durante todo el proceso de morfogénesis-, se dividen nuevamente y se ordenan muy regularmente en tres paquetes rectangulares dispuestos en sentido horizontal y paralelos entre sí que son los primordios de las tres policinetias. A su derecha y en sentido paralelo al eje mayor del animal, se disponen los cinetosomas de la haplocinetia hija, formando una fila de cinetosomas que va a dar lugar a la haplocinetia del opisto (Fig. 153).

Los cinetosomas de la cinetia postoral izquierda, que después de dividirse están en número de cuatro, se separan por pares quedando los dos cinetosomas anteriores en el protero a la derecha de la última cinetia somática mientras que el par posterior emigra hacia la región bucal del opisto sobrepasando en su camino los primordios de las policinetias por su izquierda. Este par de cinetosomas se vuelve a dividir y quedan dos pares de cinetosomas en su posición definitiva a la izquierda y debajo de las policinetias lo mismo que en el protero (Figs. 154 y 155).

En este momento el núcleo se desplaza a una posición central previa a la división (Figs. 153, 154 y 155).

Los cinetosomas de las cinetias somáticas se dividen empezando los cinetosomas que están a la altura del ecuador y prosiguiendo por los de la parte anterior de forma que los últimos en dividirse son los cinetosomas de la parte posterior. Después de la proliferación se forman en las

cinetias somáticas grupos de dos o tres cinetosomas, donde el cinetosoma original pierde la fibra cinetodésmica, volviéndola a formar poco después todos los cinetosomas. Las cinetias somáticas se fragmentan posteriormente a la altura del ecuador de la célula (Figs. 154 y 155).

En este momento se aprecia la desdiferenciación de la boca del protero. Esta desdiferenciación consiste principalmente en que la haplocinetia pierde su forma característica semicircular volviéndose sinuosa y - que ahora está formada por una sola hilera de unos 10 cinetosomas (Figs. 154 y 155).

Los cinetosomas de las haplocinetias del protero y del opisto vuelven a sufrir una división en cuanto los primordios de las policinetias - se ordenan en tres bandas paralelas de forma rectangular y así se forman los cinetosomas del gancho del escutico. Primero se dividen los 7 primeros cinetosomas según muestran nuestras imágenes, y se separan longitudinalmente emigrando en sentido posterior deslizándose a la derecha de la haplocinetia y son los que van a constituir la cinetia postoral derecha que acaba localizándose debajo y a la derecha del segmento anterior de la haplocinetia (Figs. 155 y 156).

En el momento en que esta fila de cinetosomas alcanza en su recorrido la parte posterior de la haplocinetia es cuando se aprecia la imagen tradicional del gancho del escutico y es también en este momento - cuando observamos la aparición del segundo segmento del escutico. Los dos cinetosomas posteriores del segmento anterior de la haplocinetia se dividen, separándose posteriormente del extremo de la haplocinetia y emigran do en sentido posterior, quedan en su posición definitiva por debajo del extremo de la haplocinetia constituyendo la cinetia postoral media que - corresponde a una escuticocinetia, como vemos, por su origen (Fig.155).

Simultáneamente a estos procesos ocurre la división del micronúcleo, desplazándose los micronúcleos resultantes a los polos del macronúcleo que adquiere una posición central antes de su división. (Figs. 153 y 155). Después el macronúcleo se alarga estirándose por los polos y, finalmente, se estrangula quedando un macronúcleo en cada extremo de la célula con uno o dos micronúcleos cercanos a él (Figs. 157, 158 y 159).

Las cinetias somáticas que en este momento han alcanzado ya el número de cinetosomas definitivo por la proliferación de los cinetosomas originales, se separan en dos segmentos iguales, al tiempo que la célula se estrangula por el ecuador. Estos cinetosomas presentan todos un nuevo cinetodesmo poco desarrollado que se impregna débilmente (Figs. 157, 158 y 159). En estas fases se puede observar muy claramente que la última cinetia o duodécima es la más larga por el extremo posterior y que es la que se curva alrededor del polo posterior de la célula, dando lugar al cilio caudal (Figs. 158 y 159).

A punto de completarse la división celular, la boca del protero adquiere ya el aspecto que tiene en el trofonte pero en cambio en el opisto las estructuras bucales no adquieren su forma y posición características aún después de dividirse la célula. Las policinetias se disponen paralelas entre sí y su infraciliación muestra una forma rectangular regular (Figs. 158 y 159). La haplocinetia del opisto divide sus cinetosomas después de la separación de las células hijas y se disponen en esticodia, como es típico en los escuticociliados, con los pares de cinetosomas al tresbolillo, pero conserva una forma semicircular todavía; en este momento podemos apreciar en nuestras imágenes los cilios de la haplocinetia que, presumiblemente, se deben formar ahora, ya que los cilios salen del cinetosoma más externo del par. (Fig. 150).

La cinetia postoral derecha del opisto se desliza a la derecha de

la haplocinetia en sentido posterior hasta su posición definitiva; los dos cinetosomas de la cinetia postoral derecha del opisto también emigran en sentido posterior y se colocan paralelos a la primera cinetia somótica y a la altura del extremo inferior de la parte esticodiadica de la haplocinetia. Al mismo tiempo los dos cinetosomas de la cinetia postoral media, ya formados a partir de los dos últimos cinetosomas de la haplocinetia, se desplazan en sentido posterior, quedando dispuestos en fila en el sentido del eje mayor del ciliado, de tal manera que el cinetosoma anterior de los dos cinetosomas queda a continuación del último cinetosoma de la haplocinetia en esticodiada pareciendo una prolongación de la misma.

En una etapa posterior aparece la boca, formándose la hendidura citofaríngea al invaginarse el citostoma. Las policinetias quedan recubriendo la parte anterior de la hendidura citofaríngea. El citostoma se abre justamente por debajo de la tercera policinetia y queda situado entre esta y la haplocinetia. La policinetia 1 queda en parte por encima de la hendidura citofaríngea a lo que probablemente debe su forma característica. La formación del citostoma provoca una invaginación de la película cortical que tira de las policinetias hacia abajo y hacia la derecha y por eso quedan dispuestas en forma de abanico.

La haplocinetia por último, baja un poco más todavía, quedando su extremo anterior por debajo de la policinetia 2 y rodea el citostoma por el lado derecho.

#### 4. DISCUSION

##### 4.1 MORFOLOGIA E IDENTIFICACION DE URONENA MARINUM DUJARDIN

Uronema marinum se encuentra entre los ciliados himenostómidos más frecuentes de las aguas marinas, siendo también muy común en las aguas -- dulces. Este especie fue descrita por primera vez en el Mediterráneo por Dujardin (1841) y después encontrada por Smith (1904) y Noland (1937) en el Golfo de México. Posteriormente se comprobó que también puede vivir en aguas dulces. Actualmente se sabe que es muy corriente encontrarla en -- aguas intersticiales, en la arena y en el detritus marino y que aparece -- en grandes cantidades en los laboratorios en cultivos de agua dulce donde las bacterias crecen en abundancia. Finley (1930) en su trabajo sobre la tolerancia de la salinidad en protozoos de agua dulce, afirma que esta es -- pecie puede trasladarse de un medio de agua dulce a un medio 100% salino sin que los ciliados sufran aparentemente ningún cambio. Sin embargo, Borr -- rror (1963), aunque corrobora la adaptación de esta especie a los cambios de salinidad, encuentra que estos cambios resultan en una variación en la forma del cuerpo y que los cambios de un medio de agua salina a un medio de agua destilada resultan en una lisis inmediata del organismo. Aunque -- Borrro no lo especifica, puede que se deba a que el cambio se hace violen -- tamente, ya que, hemos podido constatar que en algunas especies de Urone -- ma, cuyo medio natural es de aguas salobres, el traspaso de los cultivos a un medio de agua destilada se puede conseguir con facilidad si se hace paulatinamente, y los ciliados no parecen sufrir modificación alguna.

En los estudios sobre la biología de las aguas residuales se ha com -- probado que Uronema marinum es muy frecuente en aguas contaminados. Tam -- bién se encuentra comúnmente en las estaciones depuradoras de aguas en -- los lodos activados y en los lechos bacterianos y se cuenta entre los or -- ganismos que juegan un papel importante en el proceso de depuración bioló --

gica del agua. Liebmann (1951) la considera como una de las especies índice de la zona  $\alpha$  mesosapróbica. Jankowsky (1964 b y 1974) dice de Uronema marinum que es el saprobionte más común del lago Možajskoe (Lenin--grado) y que este pequeño ciliado es muy frecuente en el sapropel de aguas dulces y en biotopos marinos polisapróbicos. En el trabajo de Bick (1972) sobre los ciliados como indicadores biológicos de las aguas incluye a Uronema marinum como una especie indicadora de zonas  $\alpha$  mesosapróbicas.

Lee y colaboradores (1971) han conseguido aislar y cultivar axénicamente en un medio sintético químicamente definido una cepa marina de Uronema marinum de North Sea Harbor (Southampton), después de haberla mantenido muchos años en cultivo monoaxénico con Pseudomonas sp. tratándola con varios antibióticos hasta conseguir los ciliados axénicos y cultivándolos después en caldo nutritivo con extracto de hígado y Pseudomonas sp. esterilizado en autoclave.

Nosotros hemos encontrado esta especie en multitud de muestras de aguas dulces que abarcan gran diversidad de habitats, desde muestras de suelos, musgos y charcas hasta balsas de riego, ríos y riachuelos.

Uronema marinum Dujardin, 1841

Auct: Párducz, 1939

Thompon, 1964

Jankowsky, 1964

Jankowsky y Agamaliev, 1974

Syn: Cyclidium nigricans (O.F. Muller, 1786)

Enchelis triquetra (Dujardin, 1841)

Cryptochilum nigricans (Maupas, 1883)

Uronema marina (Borrer, 1963)

Uronema parduczi (Foissner, 1971)

Uronema nigricans (de Puyforac y col., 1974)

Debido a su frecuencia y a los diversos habitats en que puede encontrarse, esta especie ha sido motivo de estudio por parte de muchos autores. Fue descrita por primera vez por Dujardin (1841) en el Mediterráneo, pero esta descripción carece totalmente de los detalles morfológicos necesarios para su identificación taxonómica.

Posteriormente Maupas (1883) en un trabajo excelente sobre los infusorios ciliados hace una descripción muy completa de la especie Cryptochilum nigricans donde combina las descripciones de dos especies descritas anteriormente, Cyclidium nigricans de O.F. Muller (1786) y Enchelis triquetra de Dujardin (1841) y que en realidad corresponden al U. marinum de Dujardin, 1841. El cuerpo de este organismo "... incoloro y de forma oblonga, está ligeramente deprimido lateralmente. La cara dorsal es un poco abombada, la cara ventral rectilínea o acaso un poco cóncava. ... La extremidad anterior, muy característica de esta especie, es abombada en la cara ventral, convexa en la cara dorsal y truncada un poco oblicuamente hacia adelante, yendo la oblicuidad de la cara ventral hacia

la cara dorsal. La extremidad posterior está regularmente redondeada".- Esta descripción coincide muy exactamente con la forma del cuerpo de Uronema marinum. Según Maupas, el tamaño de esta especie varía de 11 a 50 $\mu$ , aunque, según el mismo dice, considera varias estirpes que quizá no correspondan a la misma especie. "La boca se sitúa casi exactamente en la mitad de la cara ventral. Está precedida de una especie de hendidura faríngea, más o menos bien marcada que, partiendo de la extremidad anterior termina en la fosa bucal. Esta faringe está bordeada por cilios vibrátiles en continuo movimiento". Respecto al aparato nuclear observa que "el núcleo se localiza en una de las caras laterales, un poco delante de la boca, su forma es regularmente redondeada..... siempre va acompañado de un pequeño nucleolo esférico, de substancia perfectamente homogénea". Se refiere, naturalmente, al micronúcleo, que observa asimismo en muchos otros ciliados descritos en el mismo trabajo. Maupas encuentra que este infusorio es muy común en el agua de mar y en las aguas dulces; también dice que ha encontrado a menudo individuos en conjugación. Aunque el estudio de Maupas carece de los detalles morfológicos de las estructuras bucales que son actualmente imprescindibles para la identificación específica de estos ciliados, la descripción y los esquemas del organismo descrito indican que, seguramente, se trata de Uronema marinum.

Schewiakoff (1889) describe también un ciliado que identifica como Uronema marinum pero su descripción carece de los detalles necesarios para su identificación taxonómica.

Florentin (1901) menciona que ha encontrado la especie de Uronema marinum entre la fauna de los lagos salinos: "... entre los protozoos se encuentran tres que viven también en los estanques salinos de Lorraine, Uronema marinum Duj.= U. nigricans O.F. Müller, (...) que viven en agua dulce, el mar y todos los medios salinos". Se refiere por prime

ra vez a la sinonimia de las especies U. marinum y U. nigricans, de forma accidental, sin incluir descripción alguna. Sorprende pues, que en un trabajo relativamente reciente de Puytorac y col. (1974) adjudiquen a Florentín (1901), la especie U. nigricans.

En 1920 Buddenbrock describe un pequeño ciliado marino que identifica con U. marinum, especie que dice ser "... idéntica a Cryptochilum nigricans Maupas". Esta especie de Uronema mide, según Buddenbrock, de 25 a 40  $\mu$  de largo. También menciona el hecho de que la boca se encuentra en el centro del cuerpo, pero no ofrece más detalles de las estructuras bucales haciendo imposible el reconocimiento de la especie. El Uronema marinum de Schewiakoff fue asignado por Buddenbrock a una nueva especie, U. schewiakoffi.

Hoare (1927) describió dos estirpes de ciliados, una de ellas procedente de una infusión de heno y la otra de una muestra de un acuario de agua de mar, que identifica como Uronema nigricans. En el trabajo de Hoare la descripción incluye datos del tamaño, forma y detalles de las estructuras ciliares pero en cambio no contiene una descripción suficientemente detallada de las estructuras bucales. Hoare llega a la conclusión de que en U. nigricans es sinónimo de la especie tipo U. marinum según la descripción de Dujardin en 1841, pero considera que U. nigricans debe ser la especie tipo del género. Hoare argumenta esta proposición basándose en el hecho de que la primera descripción de este organismo fue la que hizo O. F. Müller en 1786 de un organismo que denominó Cyclidium nigricans que luego fue considerado por Maupas (1883) sinónimo de un ciliado que describe como Cryptochilum nigricans. Posteriormente, y parece ser que por acuerdo general, se consideró que Cryptochilum quedaba englobado dentro del género Uronema haciendo de U. nigricans la especie tipo.

Kahl (1930-1935), después de revisar la literatura, no coincide con la opinión de Hoare, basándose en que el Cryptochilum nigricans de Muller es de adscripción dudosa. El inmenso trabajo de Kahl sobre los infusorios ciliados incluye la descripción de un hymenostomido marino de pequeña talla - de 30 a 40  $\mu$  - de forma ovoide, que identifica con la especie U. marinum. Aunque la descripción de Kahl es bastante detallada en lo que se refiere a la forma del animal, disposición de los cilios y situación de la boca y de las estructuras bucales, parece ser una descripción derivada de la recopilación de trabajos anteriores y de sus propias observaciones y también resulta insuficiente para la identificación específica de este ciliado por no haber sido utilizadas aún las técnicas de impregnación que demuestran la infraciliación.

No se conocen detalles del aparato bucal de U. marinum hasta que Parducz (1939) hace una descripción de una especie procedente del río Tisza ( Hungría) basándose en la observación de los animales vivos y de preparaciones tenidas que inclufan la utilización del método húmedo de impregnación argéntica. Pero aunque su observación de la membrana ondulante -haplocinetia- es totalmente correcta, ya que incluso interpreta adecuadamente la doble hilera de cinetosomas dispuestos al tresbolillo en los dos tercios inferiores de la membrana ondulante, no identifica más que dos membranelas -policinetias- que corresponderían a las membranelas 2 y 3 de los hymenostómidos aunque en alguna de las figuras puede apreciarse la membranela 1 constituida por una corta hilera de cinetosomas.

Parducz es el primero en observar los cinetosomas dobles de las cinetias somáticas en la parte anterior del cuerpo. Observa también que estos cinetosomas dobles son portadores de dos cilios cada uno y describe, además del sistema argentófilo que se pone de manifiesto en este tipo de preparaciones, la presencia de los sacos parasómicos.

Sin embargo, al estudiar las imágenes del trabajo de Parducz, se observa que son unas membranelas demasiado pequeñas como para adscribirlo a la especie que nos ocupa, siendo inclusive dudoso que pertenezca -- al género Uronema.

Gelei (1940), en un estudio de la familia Loxocephallidae, considera el U. marinum de Parducz dentro de este grupo, pero su descripción, -- que incluye el esquema del trabajo de Parducz, no aporta ningún detalle taxonómico de utilidad ni nuevas observaciones.

Muy posteriormente, en un estudio ecológico de los ciliados de -- Alligator Harbor, Florida, Borror (1963) describe brevemente un pequeño ciliado que, modificando el nombre de la especie, denomina U. marina . -- Aunque su descripción es muy concisa, refiriéndose fundamentalmente a medidas y distancias relativas de las estructuras ciliares y no da ningún detalle de las estructuras bucales - "... membrana ondulante de 7 a 8  $\mu$  de largo rodeando los bordes derecho y posterior de la cavidad bucal. En la cavidad bucal tres membranelas alargadas"- da un dato muy importante para el reconocimiento de las especies del género Uronema al decir " ... ..la membranela 1 formada por una sola hilera de cilios". Aunque es -- dudoso que Borror haya podido observar los cilios de la primera membranela porque en esta especie no es cilifera en el trofante y sólo son observables aquellos durante la estomatogénesis, es de suponer que se refiere a la infraciliación, ya que en su esquema lo que indica son las bases infraciliares de las membranelas de Uronema marinum. Por otra parte, Thompson (1964) en una redescrición posterior de la misma especie confirma -- que el organismo de las preparaciones de Borror impregnadas por el método de Chatton, es U. marinum.

Más tarde, Jankowsky (1964) se ocupa del género Uronema y redscribe también la especie tipo en un trabajo sobre la evolución de los cilia

dos de la familia Loxocephalidae. La descripción de Jankowsky se basa en preparaciones tratadas con el método Klein, que, aunque dan suficiente detalle para observar los cinetosomas dobles de las cinetias somáticas y los sacos parasómicos, no ponen de manifiesto la infraciliación bucal, la cual se considera imprescindible para la identificación de estos ciliados; en efecto, al hablar del aparato bucal de Uronema marinum dice que "... incluye una membrana ondulante externa (muy poco desarrollada) y tres membranas internas que pueden observarse en vivo" con lo cual queda incluso la duda de que el organismo descrito pertenezca al género Uronema.

En el mismo año aparece un trabajo de Czupic (1964) sobre la ontogénesis de U. marinum pero tampoco aquí se detalla la morfología de las estructuras bucales. El estudio está hecho sobre preparaciones con el método Klein y la descripción de infraciliación bucal dejó mucho que desear ya que dice que "... está compuesta por una membrana ondulante que rodea por el lado derecho la depresión alargada donde se localiza la citostoma y por 2 ó 3 membranelas situadas enfrente de ellas". Es interesante observar el hecho de que no se define siquiera el número de membranelas.

Como siempre, la historia de los avances en el estudio de los ciliados está relacionada con el avance de las técnicas de impregnación argéntica, y no es hasta que empiezan a utilizarse estas técnicas cuando se definen satisfactoriamente las estructuras bucales de U. marinum.

Thompson (1964) hace por fin una redescipción de Uronema marinum basándose en las observaciones de preparaciones impregnadas con el método de Chatton y Lwoff. En este trabajo propone la creación de la familia Uronematidae para incluir las especies del género Uronema. Aunque Thompson es el primero en reconocer la importancia de los detalles del

aparato bucal para el reconocimiento de los distintos especies de himenotómidos (Thompson, 1962, 1963) no describe tampoco con detalle la infraciliación de la boca, ni presenta un esquema mostrando la disposición de la infraciliación de este ciliado. En su trabajo se preocupa fundamentalmente de las medidas de las estructuras bucales y de las distancias relativas de estas estructuras entre sí y respecto de otros puntos de la topografía del ciliado. Sin embargo, a nosotros estas dimensiones no nos han sido de utilidad para identificar nuestra especie porque son, por un lado, difícilísimas de tomar (debido al volúmen del cuerpo del ciliado - que raramente nos permite ver las estructuras en un plano, cosa que ocurre especialmente en preparaciones permanentes que no se pueden aplastar como son las preparaciones utilizadas por Thompson) y, por otra parte, - debido a las dimensiones mismas que, como en el caso de la infraciliación de las membranelas, son del rango de 1,3 a 1,8  $\mu$  y donde los errores de conversión pueden representar un tercio del tamaño de la estructura.

También describe Thompson en su estudio el sistema argentófilo de U. marinum, sistema que aparece en las impregnaciones con el método de Chatton-Lwoff, dando especial relieve a las líneas argentófilas de los casquetes polares. En otro tipo de impregnaciones (método de Fdez. Galiano o Protargol) este sistema no se pone de manifiesto y tampoco resulta de gran utilidad para la identificación de estas especies de ciliados. Además, el hecho de que el sistema argentófilo no aparezca como estructura alguna con las técnicas de microscopía electrónica (Kaneshiro y Holz, 1876), induce a pensar que no se trata de una estructura propiamente dicha. Nosotros consideramos que en los Scuticociliatida, donde el sistema argentófilo está muy bien desarrollado en particular, las denominadas fibras argentófilas, corresponden a la serie de canales y pliegues que se forman en la película superficial entre los cinetosomas, que en muchos representantes de este orden están muy hundidos, puesto que en vivo se observan ondulaciones en las cinetias entre los cilios, como se aprecia ya en

los dibujos de Kahl (1930).

Por lo que se refiere a la ciliación somática, Thompson indica que en U. marinum está dispuesta en 13 a 16 cinetias meridianas -siendo el número más frecuente de 15- sin tener en cuenta por lo visto las anteriores descripciones de Parducz (1939) que encuentra que el número de cinetias es de 10 a 15; esto no es de extrañar, ya que no es segura la adjudicación del ciliado estudiado por Parducz a la especie que nos ocupa. - Más raro es que tampoco tenga en cuenta la descripción de Borrór (1963) en la que el número de meridianos ciliares para U. marinum es de 12 a 15 ya que el propio Thompson dice en su trabajo que "... ha estudiado una de las preparaciones de Borrór y está de acuerdo en que ese ciliado es el mismo organismo que se describe en este trabajo".

Tampoco tiene en cuenta el trabajo de Czopic, probablemente porque su publicación data del mismo año que la de Thompson y no tuvo acceso a él mientras realizaba su estudio. En ese trabajo Czopic describe un ciliado que posee de 12 a 16 cinetias meridianas, pero su descripción es poco detallada y sobre todo la observación de las figuras de la estomato-génesis nos llevan a pensar que no se trata de la misma especie.

Posteriormente Thompson y Evans (1968) vuelven a ocuparse del género Uronema en un trabajo donde hace la redescipción de U. nigricans, - que había sido considerada por Hoare (1927) como sinónimo de la especie descrita por Dujardin como U. marinum y también por Florentín (1901). Según estos autores, la confusión taxonómica que existe en el género Uronema data de la descripción original de la especie tipo, Uronema marinum, descrita por Dujardin en 1841 que es una descripción muy breve que aporta muy pocos datos taxonómicos y una sola figura, lo que hace imposible identificar el ciliado con certeza. Thompson y Evans (1968) no aceptan la tesis de Hoare de considerar su Uronema nigricans la especie tipo --

del género sobre todo a causa de que ninguno de los organismos utilizados para establecer las prioridades de nomenclatura ha sido descrito de forma adecuada, considera que el U. marinum descrito por Dujardin y posteriormente por Borrer, y por el mismo Thompson, sigue siendo la especie tipo - y que el organismo descrito por Hoare como Uronema nigricans corresponde aparentemente al mismo organismo por él descrito, según los datos estructurales de la descripción de Hoare. Asimismo adjudica a la especie U. nigricans el Cryptochilum nigricans de Naupos, además del U. marinum de Par -- duz y de las formas dulceacuícolas que se incluyen en la descripción de U. marinum de Kahl. En cambio, respecto a los organismos marinos descritos por Dujardin y Buddenbrock se pronuncia por su afiliación a la especie U. marinum de Borrer y Thompson. Además destaca que U. nigricans se encuentra en aguas dulces y salobres mientras que U. marinum vive exclusivamente en aguas marinas.

La separación de ambas especies de Uronema es justificada por Thompson en su trabajo, ya que, según dice, U. nigricans "... se distingue fácilmente del U. marinum descrito por Borrer y Thompson. U. nigricans es un ciliado más pequeño y tiene el extremo anterior truncado más puntiagudo con un casquete frontal más acentuado. También difieren los detalles -- del aparato bucal. Las membranelas 1 y 2 de U. nigricans son más cortas -- que en U. marinum. La membranela 1 está más alejada de la membranela 2, -- más cerca del extremo anterior y más cercana al último meridiano. Tam-- bién el número de meridianos ciliares es menor en U. nigricans".

Foissner (1971) describe un organismo marino que considera como especie nueva al que denomina U. parduzzi que, al estudiar las fotografías y las figuras que incluye en el trabajo, da completamente la impresión de -- ser el mismo organismo descrito por otros autores como U. marinum, si exceptuamos que el número de meridianos es menor, variando de 11 a 13 en la nueva especie y de 12 a 16 en U. marinum. Las observaciones de Foissner -

(1967), incluyen una detallada descripción del sistema de fibras argentófilas, de la forma y ramificaciones del citopigio y de la regeneración de los tricocistos que aparecen bien impregnados por su método. El texto y las figuras detallan la infraciliación de las estructuras bucales viéndose que están constituidas por una membrana ondulante de dos filas paralelas de cinetosomas dispuestos al tresbolillo y tres membranelas, la primera de ellas, según se observa en el esquema, está formada por dos o tres filas de 4 a 6 cinetosomas y la tercera, de forma triangular, tiene 9 cinetosomas en total. En conjunto, y aunque no exactamente, estas estructuras coinciden básicamente con las estructuras descritas en nuestro trabajo para Uronema marinum.

Estudiando las imágenes de un nuevo trabajo de Foissner (1972) donde hace un estudio muy completo de la función y regeneración del citopigio en U. parduczi nos parece observar incluso que la membrana 1 tiene la misma forma que el Uronema marinum estudiado por nosotros, forma muy peculiar que consiste en una fila de 5 a 6 cinetosomas donde el cinetosoma del centro se desplaza ligeramente a la izquierda formando un triángulo con los dos cinetosomas contiguos. Sin embargo, es difícil asegurarlo porque las impregnaciones de Foissner revelan intensamente el sistema argentófilo y otras estructuras como los tricocistos que enmascaran en gran medida la infraciliación. De todos modos es posible que las variaciones de esta especie respecto a U. marinum puedan caer dentro de la gran variabilidad observada en esta especie.

De Puytorac y col. (1974) en un trabajo posterior sobre un nuevo ciliado muy cercano a Uronema reconocen la especie redescrita por Thompson U. nigricans, adjudicándola a Florentin (1901), y la especie de Foissner U. parduczi, al incluirlos en el cuadro comparativo de la nueva especie descrita por ellos con 6 especies de Uronema. Este trabajo abarca una pequeña reseña a la morfología de U. nigricans, "... en conjunto reconocida

como diferente a U. marinum", y un estudio de la estomatogénesis de este ciliado, además de un esquema de las dos especies en cuestión, U. marinum y U. nigricans.

Estos autores, que estudian preparaciones impregnadas según el método de Chatton y Lwoff y el método de Hjine, coinciden en gran medida con las descripciones de Thompson aunque, acertadamente, modifican el número de cinetias meridianas de U. marinum ya que establecen un rango de 12 a 16 cinetias, en contraposición con la descripción de Thompson que considera que el número de cinetias en esta especie es de 13 a 16.- El cuadro comparativo de estos autores, donde se consideran los caracteres taxonómicos más relevantes en su opinión de seis especies de Uronema, es muy aclaratorio y de gran ayuda para el taxónomo. Las características que tienen en cuenta se refieren a la forma y tamaño del cuerpo, número de cinotias somáticas, número y localización de los poros excretorios, forma de los casquetes anterior y posterior, complejo basal cinetosómico refiriéndolo al sistema argentófilo y distancia de la membranela 1 al polo anterior. Los datos de estos autores patentizan de nuevo la superposición entre las especies U. marinum y U. nigricans, ya que por ejemplo el tamaño varía de 30 a 50  $\mu$  en la primera especie y de 20 a 30  $\mu$  en la segunda, siendo el número de cinetias de 12 a 16 y de 11 a 13 respectivamente y coinciden en el resto de las características, -- con la excepción de la distancia de la membranela 1 al polo anterior -- que resulta ser mucho mayor en U. marinum siendo también mayor el número de cinetosomas que lo forman. En nuestra opinión ésta es la característica que más apoya el criterio de separación de las especies ya que para nosotros el número de cinetosomas que forman la membranela 1 además de su localización respecto a la cinotia somática adyacente es un carácter constante en los ejemplares adultos de nuestra especie y diferente al de otras especies.

En nuestro caso no podemos discutir otro de las diferencias morfológicas que indican de Puytorac y col. entre ambas especies de Uronema y que se refiere a las fibras argentófilas del complejo basal cinetosómico, ya que con el método de impregnación argéntica de Fernández-Galig no utilizado por nosotros, no se observa este sistema de fibras, lo -- cual nos hace pensar que no se trata de estructuras propiamente dichas, como ya apuntábamos anteriormente, apoyados por las observaciones con -- microscopía electrónica.

Entre las características morfológicas que estos autores incluyen en el cuadro comparativo de las especies Uronema, no figura la disposición y número de cinetosomas que constituyen lo que ellos denominan vestigio del escutico, a pesar de que se considera un carácter importante desde que Small (1967) describió el orden Scuticociliátida aunque sí lo describen en el caso de U. nigricans y puede observarse en el esquema -- de U. marinum.

Según las figuras del trabajo de Puytorac y col., el vestigio del escutico consiste en ambos casos de tres cinetosomas o pares de cinetosomas dispuestos en triángulo por debajo del citostoma y de la haplocinetia; la única diferencia es que Uronema marinum es un par de cinetosomas, en vez de un cinetosoma único, el que forma el vértice inferior -- del triángulo. Es muy posible imaginar las razones de esta omisión por tratarse de una estructura que no fue reconocida hasta después de la aparición del trabajo de Small (1967) fundamentalmente porque comprende un número reducido de cinetosomas que no presenta cilios y cuya composición varía según el ciclo de vida del animal. Además, estos cinetosomas resultan enmascarados en las preparaciones con el método de Chatton Lwoff o el método de Klein por las fibras del sistema argentófilo. Estos cinetosomas son los primeros en dividirse al comienzo de la estomatogénesis participando activamente durante todo el proceso; debido a es

to, solamente pueden considerarse como carácter taxonómico de la especie tal y como se encuentran en el organismo adulto en estado de reposo o -- trofote, sin tener en cuenta los individuos que están a punto de divi-- dirse ni los resultantes de una división reciente.

Los esquemas de U. marinum y U. nigricans que aparecen en el traba-- jo de de Puytorac y col. presentan algunos detalles estructurales impor-- tantes como son la estructura de la haplocinetia y la infraciliación de las membranelas, además de que se representan por primera vez los cineto-- somas que constituyen el vestigio del escutico. Las diferencias entre am-- bas especies son mínimas y además del tamaño y número de meridianos, que-- dan reducidas al tamaño de la membranela 1 y su distancia del polo ante-- rior y la composición cinetosómica del vestigio del escutico.

Posteriormente Jankovsky y Agamaliyov (1974), en un trabajo sobre -- los ciliados del Mar Caspio, describen un organismo que mide de 50-60  $\mu$  que consideran ser el Uronema marinum redescrito por Thompson en 1964. -- Las observaciones de estos autores se basan en preparaciones con el méto-- do de Chatton que, aunque no se aprecia en las figuras, debieron resul-- tar muy buenas impregnaciones porque les permiten hacer una observación muy detallada que se refleja en el excelente esquema que se incluye en -- el trabajo donde ningún detalle es gratuito. En dicho esquema se apre-- cian claramente los cinetosomas que constituyen la infraciliación de las membranelas; la membranela 1 está formada por 7 cinetosomas donde 6 de -- ellos, se disponen en una sola fila quedando el séptimo al lado y a la -- izquierda del cinetosoma posterior; la membranela 2 está constituida por 3 hileras paralelas y longitudinales de 6 cinetosomas cada una y la mem-- branela 3 por 3 hileras de 3 cinetosomas cada una dispuestas paralelamen-- te entre sí y oblicuas respecto al eje mayor del animal. Esta composi -- ción de las membranelas coincide con nuestras observaciones con la excep-- ción de la infraciliación de la membranela 1 que en nuestro organismo es ligeramente diferente.

En un trabajo sobre la ultraestructura de algunas especies marinas de Uronema de Kaneshiro y Holz(1976), que incluye el estudio de U. marinum entre otras, se analizan con cuidado desde el punto de vista ultraestructural alguna de las estructuras que presentan estos ciliados. Una de las estructuras que más llama la atención del género Uronema es el condrioma que está representado por un sistema de mitocondrias gigantes -- que se localizan inmediatamente debajo del cortex de la célula y que la recorren de polo a polo, disponiéndose entre las cinéticas meridianas, y que se fusionan en el polo posterior y también a otros niveles, mitocondrias que ya habíamos tenido ocasión de observar en algunas de nuestras preparaciones de U. marinum donde en algunas ocasiones aparecían impregnadas por la plata. Estas mitocondrias "... ocupan la mayor parte del área subpeculiar. Las únicas interrupciones de esta continuidad en la superficie de la célula se presentan a la altura del aparato bucal, del poro de la vacuola contráctil, del citoprocto y en el sitio de los cinetosomas, sacos parasómicos y mucocistos... Los cortes transversales -- indicaron que las mitocondrias rellenaban los espacios intermeridionales... El área ocupada por las mitocondrias se estimó en un 80% del área total". Esta descripción coincide con nuestras propias observaciones con la microscopía óptica.

Con referencia al complejo polar basal descrito por otros autores como formado por 3 gránulos rodeados por una "fibra" en algunos Uronema impregnados por la plata los estudios de cortes ultrafinos, de Kaneshiro y Holz, revelan que "... está formado por un cinetosoma con un saco parasómico a cada lado... El examen de la base del cilio caudal reveló que la depresión circunciliar estaba bordeada por un anillo prominente. La plata que se deposita en o alrededor de este anillo circunciliar podía ser la responsable de la "fibra" circundante que se observa en las preparaciones de ciliados impregnados por la plata. En Uronema, sólo el cilio caudal tiene un anillo tan prominente. No se observó en los cortes ultrafinos ninguna otra estructura que pueda corresponder a la fi

bra argento-filica que rodea el complejo polar basal". Nosotros coincidimos con la interpretación de estos autores de que la fibra argentófila del complejo polar basal, a la que tanta importancia se da en los trabajos de Parducz (1939), Thompson (1964, 1968), Jankowsky (1964 b), Foissner (1971) y Puytorac y col. (1974) como carácter taxonómico de las especies de Uronema, corresponde al depósito de las sales de plata de los repliegues de la película y que es un artificio de la técnica de Chatton-Lwoff que es la que utilizan los autores mencionados. Además, en nuestras preparaciones en las que empleamos el método de impregnación -argéntica de Fdez-Galiano, no aparece el sistema de fibras argentófilas en ninguno de los cilios en que se ha descrito, lo cual nos hace pensar que no se trata de un sistema argentófilo propiamente dicho. Según nuestro criterio, tanto la fibra del complejo polar basal como el resto de las fibras del sistema argentófilo, que discurren paralelas a las cintas presentando uniones transversales entre cinta y cinta a la altura de los cintosomas corresponden a los depósitos de plata en los repliegues de la película que en estos organismos son muy pronunciados entre cinta y cinta y entre los cintosomas, observándose en vivo tanto las ondulaciones en el sentido de las cintas como una sección transversal de perfil lobulado.

Nosotros tenemos que referirnos además, basándonos en nuestras observaciones, a la diferenciación de la haplocintia de U. marinum en tres segmentos A, B y C de morfología y comportamiento diferentes, diferenciación tomada por Small como carácter taxonómico para distinguir los 3 subórdenes de los escuticociliados, y que es aceptada por Corliss (1976) al aprobar la separación del orden Scuticociliatida en los 3 subórdenes propuestos por Small en su revisión de la clasificación del Phylum Ciliophora.

En Uronema marinum encontramos que, efectivamente, la haplocine-

tía presenta tres segmentos que podemos distinguir morfológicamente y -- que además manifiestan un comportamiento diferente durante la estomatogénesis dando lugar a estructuras del aparato bucal también diferentes. El segmento A corresponde a la parte anterior de la haplocinetia que es recta; está formada por 9 cinetosomas de los cuales los 2 ó 3 primeros son únicos y están desprovistos de cilios, los 6 ó 7 cinetosomas restantes son dobles y están dispuestos al trebolillo. El segmento B es la -- parte curva de la haplocinetia que bordea al citostoma y está formado -- por unos 11 pares de cinetosomas dispuestos en una doble hilera al trebolillo. El segmento C comprende los cinetosomas del vestigio del escutico que proceden de los últimos cinetosomas de la haplocinetia tanto -- en el protero como en el opisto y que son los que primero se dividen al comienzo de la estomatogénesis para formar las estructuras bucales, y -- en esta especie está constituido por 2 ó 3 cinetosomas sencillos o dobles dispuestos en un triángulo debajo del citostoma y de la haplocinetia.

Durante la estomatogénesis los cinetosomas de los segmentos A, B y C de la haplocinetia se dividen y van a dar lugar a los primordios de las distintas estructuras bucales. El segmento A es el origen de la haplocinetia completa (segmentos A, B y C del opisto) mientras que la parte anterior del segmento B da lugar a la policinetia 1 y la parte -- posterior del mismo segmento a la policinetia 2. El segmento C formará el primordio de la policinetia 3 y también contribuye a la formación de la policinetia 2 con un par de cinetosomas.

En nuestra opinión, los argumentos que Thompson y Evans emplean -- para la separación de las dos especies de Uronema no son absolutamente satisfactorios. Es muy probable que Thompson pueda apreciar que U. nigricans tiene "... el extremo anterior truncado más puntiagudo con un casquete frontal más acentuado" cuando tiene la posibilidad de comparar --

ambas especies simultáneamente pero, observando sus figuras, no sabemos distinguir en U. nigricans ese "... extremo anterior truncado más puntiagudo" sino que más bien parecería que es U. marinum el que presenta el extremo anterior más afilado; ni sabemos a que puede referirse con lo de "... un casquete frontal más acentuado". La descripción es ciertamente muy subjetiva y no aporta ningún dato concreto que ayude al taxónomo a decidir de qué especie se trata, aunque efectivamente las diferencias de tamaño y número de meridianos entre ambos organismos nos incita a creer que se trata de especies distintas.

Por otro lado, hay que tener en cuenta que U. marinum es polimórfica, ya que según las observaciones de Jankowsky (1964 b) "... se notó un polimorfismo en clones de U. marinum; entre numerosos especímenes de -- pequeño tamaño (tamaño típico de  $20 \mu$ ) nadan dispersos algunos ejemplares gigantes (de  $50 \times 35 \mu$ ) que conservan esas dimensiones durante muchas generaciones cuando se establecen subclones a partir de ellos. Los Uronema gigantes no son formas macrostomas como en Tetrahymena ya que poseen la boca desarrollada en proporción. Después de varias semanas el gigantismo se pierde y los organismos en cultivo vuelven a su tamaño normal con la excepción de algunos ejemplares que, de nuevo, vuelven a dar lugar a cultivos de "gigantes".

En lo que se refiere a las estructuras bucales la única diferencia que nosotros distinguimos comparando las imágenes de ambos trabajos de Thompson, no retocadas, según él mismo especifica, se refiere a la membrana 1, que en U. nigricans es efectivamente muy pequeña y de forma algo triangular, pareciéndonos incluso que, aunque está formada por una sola hilera de cinetosomas en la base, siendo la membrana 1 de U. mari más larga y de una sola hilera de cinetosomas. El resto de las estructuras bucales, la haplocinetia o membrana paraoral y las membranas 2 y 3 son completamente semejantes según lo que se observa en las fotografías. En

resumén, aunque existe una diferencia en la estructura de la membranela 1, en ambos organismos, teniendo en cuenta que en ninguna descripción se menciona el número de cinetosomas que constituyen la infraciliación de dicha membranela, es un detalle estructural insuficiente por si solo para considerarlo como una diferencia específica. En general los ciliatólogos están de acuerdo actualmente en mantener una política más bien conservadora al respecto ya que a la luz de nuevas técnicas de investigación cada vez se observan más y más detalles estructurales y cada vez se observan más diferencias y el número de nuevas especies descritas aumenta, aumentando asimismo la confusión taxonómica que existe entre los ciliados. La especie de Uronema marinum que nosotros hemos estudiado, por ejemplo, también manifiesta una característica peculiar que la distingue de todas las estirpes de U. marinum estudiadas por otros autores; consiste también en una variación de la primera policinetia o membranela, que está constituida por una hilera de seis cinetosomas dispuestos, no en línea recta, sino en forma de llave, con el cuarto cinetosoma desplazado ligeramente hacia la izquierda. Nos parece muy probable que los distintos tipos ecológicos de la especie U. marinum pueden presentar pequeñas diferencias morfológicas de este tipo y probablemente esa peculiar disposición de la policinetia 1 sea una característica que indique una variedad de la especie.

Quizá el dato que nosotros encontramos más significativo en las diferencias entre U. marinum y U. nigricans aunque Thompson no lo menciona, es el número de cinetosomas que comprenden las cinetias somáticas que por ejemplo en la última cinetia somática es de 18 a 25 en U. marinum y en U. nigricans es de 15 a 18. Sin embargo, tampoco es una característica definitiva puesto que podemos encontrarnos con un organismo que presente 18 cinetosomas en la última cinetia y cubría dentro de ambas especies.

Tampoco el criterio ecológico de Thompson de separar las dos espe

cies por su habitat, considerando que U. marinum es un organismo que se encuentra exclusivamente en habitats marinos mientras que U. nigricans es dulceacuícola o de aguas salobres, es de ninguna manera significativo, ya que, otros autores encuentran Uronema marinum tanto en medios marinos como en aguas dulces. La descripción de Kahl (1930) de esta especie incluye representantes de ambos tipos de habitat y en la de Jankowsky (1964 b) se dice que este ciliado es común en el sapropel de aguas dulces y en biotopos marinos polisapróbicos.

Es importante hacer notar la excelencia del trabajo de Thompson - que por ser muy concienzudo y prolijo en detalles nos ha proporcionado mucha información y abundante material de discusión. Precisamente debido a que no se conforma con la observación de una cepa sino que hace un estudio completo de varias estirpes del mismo organismo estudiando él mismo las preparaciones de otros investigadores, logra una visión de conjunto muy valiosa en los estudios taxonómicos y nos proporciona una amplia información de los caracteres diferenciales de estas especies. Sin embargo y desafortunadamente, sus preparaciones impregnadas por el método de Chatton y Lwoff no ofrecen ninguna precisión en la observación de la infraciliación de las estructuras bucales no permitiéndole definir la composición de la membrana ondulante o haplocinetia ya que ni siquiera observa la doblehilera de cinetosomas que la forman ni el número de cinetosomas que componen la placa basal de las membranelas, datos que hubieran sido de gran valor para decidir la separación taxonómica en cuestión.

En resumen, el análisis de los trabajos de Thompson nos lleva a la conclusión de que la separación de las especies del género Uronema, U. marinum y U. nigricans no está satisfactoriamente justificada porque faltan caracteres concretos y definitivos que hagan fácil su distinción para el investigador que se enfrenta con el problema de identificar es-

tos organismos; los estudios de Thompson dan la impresión de que estamos hablando de una especie de ciliado de una gran variabilidad ecológica y adaptativa que manifiesta gran diversidad específica en los caracteres morfológicos, ya que nos encontramos organismos con características diferentes en los extremos de la gama de variaciones, pero también encontramos ejemplares que representan estadios intermedios lo cual impide trazar la línea de separación entre ambos extremos.

El ciliado objeto de estudio de este trabajo fué identificado taxonómicamente como Uronema marinum después de revisar e interpretar los trabajos precedentes sobre la morfología y taxonomía de las distintas especies de Uronema. El número, tamaño, disposición y forma de las estructuras bucales hacen que su inclusión en el género Uronema sea indudable. Por el número de cinetias meridianas se circunscribe a las especies U. marinum, U. nigricans y U. parduczi si tomamos en cuenta para U. marinum el número de cinetias que varía de 12 a 16 (Parducz 1939 y - - Borrór, 1963) y no de 13 a 16 como indica Thompson (1964). La adjudicación dentro de estas tres especies es difícilísima por que presenta características muy semejantes y cuanto más se detallan las diferencias morfológicas más confusa resulta la identificación. Aunque no nos parezcan demasiado fiables las medidas de las estructuras bucales que - - Thompson utiliza para caracterizar las especies de Uronema, las hemos cotejado con las nuestras con el objeto de comparar nuestro ciliado con el U. marinum y el U. nigricans de Thompson; nuestras medidas son algo variables, probablemente por los errores esperados al medir estructuras tan pequeñas al microscopio, pero en general se corresponden mejor con las medidas de U. nigricans (cuadro I).

A pesar de ello no identificamos el organismo en cuestión con U. nigricans basándonos en el tamaño del cuerpo, que es menor en esta especie, y también fundamentalmente por que la composición cinetosómica -

de la membranela l es diferente, ya que U. nigricans presenta la primera membranela formada por cuatro cinetosomas mientras que el organismo aislado por nosotros esta constituida por seis cinetosomas lo cual coincide con las descripciones de U. marinum . Consideramos que el detalle de observación que ha sido necesario para definirnos entre ambas especies a pesar del gran número de ejemplares que hemos tenido ocasión de observar en vivo y en preparaciones impregnadas por la plata demuestran que las diferencias entre ellos son demasiado sutiles para ser de utilidad desde el punto de vista taxonómico.

En lo que se refiere a la especie U. parduczi de Foissner, sus características son en todo comparables a las de U. marinum y , en nuestra opinión, no se justifica la separación de ambas especies, debiendo asimilarse esta especie a la especie tipo del género.

En resumen, consideramos que las descripciones de U. marinum abarcan tanto la especie de U. nigricans redescrita por Thompson como la especie de Foissner U. parduczi, además del organismo que aquí estudiamos, y probablemente representan variedades geográficas y ecológicas de la misma especie



CUADRO I

	Nº DE CINETOSOMAS POR CINETIA		MEMBRANA 1	MEMBRANA 2	MEMBRANA 3
	MERIDIANOS	CINETIAS SOMATICAS			
<i>U. marinum</i> Furducz, 1939 (Método de Klein)	36-40 $\mu$ x 10-17 $\mu$	16-17	19	4-5 cineto- somas en - una fila.	2 filas de 4 cinetoso- mas.
<i>U. marina</i> Egger, 1963 (Chatton-Lwoff)	29-43 $\mu$ x 12 $\mu$	--	--	7,8 $\mu$	--
<i>U. marinum</i> Thompson, 1964 (Chatton-Lwoff)	33, 1x17,4	18-20	24	2,8 $\mu$ 1 fila	2,5x1,2 $\mu$ 1,3x1,3 $\mu$
<i>U. marinum</i> Jankovskiy, 1964 (Método de Klein)	28x16 $\mu$	16-17	--	6+1 cineto- somas. 1 fila	3 filas de 3 cinetoso- mas.
<i>U. antarcticum</i> Jankovskiy y Agana- Liev, 1974 (Chatton-Lwoff)	50-60 $\mu$ x 25-30 $\mu$	--	24	--	--
<i>U. antarcticus</i> Thompson et al. 1968 (Chatton-Lwoff)	21-29 $\mu$ x 10-14 $\mu$	--	14-18	1,6 $\mu$ 1 fila	1,6x1,1 $\mu$ 0,9x1,3 $\mu$
<i>U. antarcticus</i> de Puytorac y col. 1974. (Chatton-Lwoff).	--	--	--	5 cinetoso- mas. 1 fila	3 filas 2 filas
<i>U. norduzii</i> Foissner, 1971 (Klein y Foissner) ?	30-45 $\mu$ x 15-25 $\mu$	17-20	--	5 cinetoso- mas. 1 fi- la.	2 o 3 fi- las 9 cinetomasas.
<i>U. marinum</i> Teller, 1980 (Faez, Galiano)	28-45 $\mu$ x 13-22 $\mu$	12-15	16-20	6 cinetoso- mas. 1,6 o 1,9 $\mu$ 1 fila	2 filas - de 6 y 1 de 4. 1,8 o 2,0 $\mu$ 1,1 o 1,3 $\mu$

#### 4.2 MORFOGENESIS EN URONEMA MARINUM

La estomatogénesis de Uronema marinum fue estudiada por primera vez por Czapic (1964), pero la descripción del organismo es muy breve y deja serias dudas respecto a su identificación. Los esquemas de la estomatogénesis son pocos y muy confusos y no coinciden ni con nuestras propias observaciones ni con las de otros estudios sobre representantes del suborden Philasterina. En conjunto, según Czapic, la estomatogénesis parece seguir un proceso intermedio entre la de los Tetrahymenidos y la de Cyclidium que pertenece al suborden Pleuronematina dentro de los escuticociliados. Czapic concluye, pues, que los Philasterina representan un estado evolutivo intermedio entre Tetrahymenidos y Pleuronemátidos. Es importante hacer notar que no llega a observar el desdoblamiento de la haplocinetia, que caracteriza la estomatogénesis de estos ciliados; según esta autora, la estomatogénesis comienza con la proliferación de los cinetosomas de la parte anterior del meridiano director, a semejanza con los Tetrahyménidos y, en sus fases finales, implica una desorganización de la boca del proterio y la formación de un gran campo de cinetosomas en proliferación que ocupa casi toda la longitud del cuerpo y que posteriormente se organiza en las dos bocas de las células hijas a semejanza de lo que ocurre en Cyclidium según un estudio de la misma autora (Czapic, 1963).

Esta descripción de la estomatogénesis de U. marinum no coincide en absoluto con la secuencia de procesos estomatogénicos que hemos observado en nuestro ciliado, pareciéndose mucho más, efectivamente, a la estomatogénesis de Cyclidium y otros Pleuronemátidos. Las imágenes que se incluyen en este trabajo tampoco son muy reveladoras ya que muestran impregnada la zona del citopigio, que también se divide durante la estomatogénesis (Foissner, 1972) y enmascara en gran parte las estructuras de la nueva boca.

Mugard (1947) en un estudio bastante amplio sobre los himenostómidos histófagos, donde analiza los procesos estomatogénéticos que se presentan en los ciliados Philasterinos, incluye un esquema representando cuatro fases de la estomatogénesis de U. marinum observadas en preparaciones impregnadas por el método de Chatton-Lwoff. En el pie de las figuras explica que se forma un campo triangular, después fusiforme, que evoluciona como el de los Philasterina. En lo que se refiere a U. marinum el trabajo de Mugard no aporta ningún dato significativo porque las etapas que considera son las de fases tardías de la estomatogénesis, pero en las descripciones de otras especies de este grupo indica la formación de un campo triangular por debajo de las estructuras bucales que luego se organizará en las tres membranelas (policinetias) y en la membrana paraoral (aplocinetia) características de los himenostómidos.

Posteriormente Evans (1965) hace un breve resumen de la estomatogénesis de un ciliado del suborden Philasterina no identificado donde indica por primera vez la participación en la formación de las nuevas estructuras bucales de "... unos gránulos argentófilos (¿cinetosomas?) que se localizan cerca de la curvatura posterior de la membrana ondulante". Sus observaciones en preparaciones impregnadas con el método de plata de Chatton-Lwoff muestran que dichos "... gránulos argentófilos aumentan en número y están destinados a convertirse en los organulos ciliares de la boca del opisto. Estos gránulos, que tienen un número inicial de 3 a 5, se identifican fácilmente en la interfase, estado en el cual parecen estar inactivos". La descripción de Evans es bastante acertada aunque este incompleta pues incluso menciona el hecho de que "... estos gránulos, que parecen jugar un papel muy importante en la estomatogénesis, pueden rastrearse hacia atrás hasta la división previa, cuando dan lugar a una formación de forma de gancho en el extremo posterior de la supuesta membrana ondulante", y lo indentifica con la estructura que Small denomina "scutico-field" o campo del scutico. Sin embargo, pone en

duda el hecho de que el escutico proceda del extremo posterior de la membrana ondulante al decir que "...es dudoso que el origen de estos gránulos se encuentre en última instancia en la membrana ondulante como se ha supuesto".

Tampoco Evans observa la bipartición de la haplocinetia y su participación en la formación de las nuevas estructuras bucales, y al describir, el resto de la estomatogénesis, sólo considera los campos cinetosómicos procedentes del escutico. Esto no es de extrañar ya que la división y emigración de los cinetosomas de la haplocinetia parental es muy rápida respecto a la duración de todo el proceso y es necesario estudiar muchos ejemplares de estos ciliados en división para percibir este fenómeno.

Según el mismo autor "... una vez comienza la proliferación, progresa rápidamente, hasta que aparecen varios grupos (20 ó más en las especies de mayor tamaño) adyacentes en sentido lineal a la estría bucoanal (meridiano director). Estos grupos se organizan en los orgánulos membranales tripartitos típicos y en la membrana ondulante. El citostoma parental se desdiferencia en la fase temprana y se rediferencia justo antes de la división celular. En pequeña medida, la infraciliación bucal del proterio sufre una desdiferenciación que implica principalmente una emigración hacia el polo anterior".

Las observaciones de Evans son, desafortunadamente, incompletas y se refieren solamente a las primeras fases de la estomatogénesis donde describe por primera vez la participación de los cinetosomas del escutico. El resto del proceso de formación de la nueva boca se describe muy generalmente pareciendo que todas las estructuras bucales proceden de un solo campo cinetosómico.

Posteriormente apareció el revolucionario trabajo de Small (1967) -

donde propone el nuevo Orden Scuticociliatida para incluir todos aquellos organismos que forman un "scutico-field" o campo del escutico durante la estomatogénesis; en este trabajo, Small hace una descripción detallada de la estomatogénesis de varias especies y distingue 3 modelos de estomatogénesis que corresponden a los tres subórdenes.

En el tercer modelo estomatogénético, que es el que siguen los representantes del suborden Philasterina y según la descripción de Small, "...el campo formativo o estomatogénético se origina debajo y ligeramente a la izquierda del citostoma. Un poco después emigra en sentido posterior el primer esbozo destinado a formar las policinetias y adquiere forma de J. Este esbozo se separa en grupos y, de estos grupos primeros de gránulos (con frecuencia en número mayor de tres), persisten tres grupos complejos de gránulos ciliados. Estos gránulos pueden seguir proliferando conforme emigran desde el margen izquierdo de la región bucal del futuro opisto hacia las regiones anterior, media y posterior del lado derecho. Esta particular configuración, y sólo ésta, es análoga al esbozo tripartito de la zona adoral de membranelas de los himenostómidos "sensu stricto". Se pueden diferenciar en estructuras ciliares amecrónicas (en Philaster) o pueden formar grupos de gránulos ciliados vestigiales (en Cohnilombus) ó en gránulos no ciliados (la primera membranela, en algunas, si es que no en todas, las especies de Uronema).

Las descripciones de Small, como vemos, son confusas y de difícil interpretación. Parece querer decir, en resumen, que se forma un campo de cinetosomas debajo de la haplotenetia, como consecuencia de la proliferación de un grupo de gránulos (que nunca llama cinetosomas porque no se observan los cilios); que este campo emigra en sentido posterior y forma una figura que parece una J y que de este esbozo se forman las tres policinetias. Aunque Small había observado muchas preparaciones de estos ciliados, no nos describe el origen y formación de la haplocine-

tio parental ni su posterior participación en la formación de la esticodiada del protero y de las policinetias. Describe en cambio la formación del gancho del escutico de las últimas fases de la estomatogénesis y la diferenciación de sus cinetosomas "...en unidades de cinetosomas no cilios simples o dobles", como en el caso de Uronema.

En los esquemas del trabajo de Small de la estomatogénesis de Uronema no se puede apreciar bien el curso de la estomatogénesis porque faltan muchas imágenes de las primeras etapas, y además los dibujos son pequeños y muy poco detallados. Estas figuras se basan en observaciones hechas por Small en preparaciones impregnadas con el método de Chatton y Lwoff que, como hemos venido indicando, enmascaran mucho la infraciliación, especialmente durante la estomatogénesis, al impregnarse multitud de "fibras" en la zona de proliferación cinetosómica.

Al describir la estomatogénesis de Pleuronema, que es el género que estudia más atentamente y el que le sugiere las afinidades ontogénicas de los Scuticociliados dice "...la forma de desarrollo de la estructura que otros denominan "membrana ondulante" es distintiva. Esta estructura tiene un doble origen. La porción anterior se desarrolla "de novo" e "in situ" tanto en el protero como en el opisto. La porción posterior se forma a partir de otros dos campos de gránulos separados, los "scutico-fields" del protero y del opisto. De estos dos campos posteriores se desarrolla la mayor curvatura de la región posterior de la membrana ondulante, debido al aspecto de punta de látigo durante la diferenciación, estos campos se han denominado campos escutiformes o "scutico-fields". Esta descripción de la estomatogénesis de Pleuronema es en general, según Small, y con las salvedades antes mencionadas para cada suborden, válida para todos los escuticociliados. Aunque Small utiliza algunas preparaciones con el método del protargol modificado por Tuffrau (1964), además de las de Chatton y Lwoff que suelen resultar en mejores

impregnaciones, no observa la participación de la parte anterior de la haplocinetia en la estomatogénesis, que es muy importante porque da lugar a la haplocinetia del opisto y además participa en la formación de las policinetias. En el caso de Uronema, sus observaciones se basan únicamente en preparaciones con el método de Chatton y Lwoff.

Después de la aparición del trabajo de Small sugen nuevas descripciones de la estomatogénesis de algunos Scuticociliados desde un nuevo punto de vista. Evans (1969 a) por ejemplo, describe en un breve resumen la estomatogénesis de los escuticociliados del suborden Philasterina basándose en preparaciones de plata y protargol de varios géneros afines entre los que se encuentra Uronema. La descripción de Evans, aunque es muy resumida, resulta bastante acertada y ofrece muchas aportaciones nuevas. Considera que el "primordial-field" o primordio cinetosómico es inactivo y carece de cilios en el trofote y se localiza posteriormente a la citofaringe y cerca del meridiano director. El término meridiano director, muy utilizado en las descripciones de algunos pequeños himenostómidos tratados con las técnicas de plata de Klein fundamentalmente o de Chatton y Lwoff, se refiere a una línea argentófila que se localiza debajo de la boca y corre paralela a las cinetias meridianas. Se le llamó meridiano director porque asociados a él aparecían los primeros cinetosomas que proliferaban para formar las estructuras bucales del opisto a semejanza de lo que ocurre en otros ciliados como los Tetrahymenidos. Esta línea argentófila se encuentra en los escuticociliados inmediatamente por debajo de los cinetosomas del vestigio del escutico uniéndolos a veces entre sí, pero no corresponde a una estructura del cortex de los ciliados.

Evans es el primer autor que se define y llama cinetosomas a los gránulos del primordio a pesar de que no presentan cilios, aunque Small y otros autores se resisten a considerarlos cinetosomas propiamente di-

chos. Según Evans, posteriormente se forman dos esbozos, el primero a partir de la proliferación de los cinetosomas del primordio y el segundo que se forma "...de, o cerca de, la membrana ondulante". Aunque no se atreve a asegurar que los cinetosomas del segundo esbozo que van a dar lugar a la membrana ondulante y a la membrana 1 del opisto proceden de los cinetosomas de la membrana ondulante, indica tal posibilidad. Y, continúa, "...ambos esbozos emigran en sentido posterior y se subdividen en dos campos cinetosómicos cada uno", describiendo muy simplificada la estructuración de estos grupos de cinetosomas en las futuras partes bucales del opisto; en realidad lo que ocurre es que no hay un primer esbozo propiamente dicho, sino que desde el principio los cinetosomas del escutico y de la membrana ondulante proliferan constituyéndose cuatro grupos de cinetosomas perfectamente separados procedentes dos de ellos de la membrana ondulante y otros dos de los cinetosomas del escutico.

Las fases finales de la estomatogénesis están caracterizadas por Evans por la formación del gancho del escutico "...a partir de unos cuantos cinetosomas residuales del (segundo) esbozo y posteriormente se convierte en el primordio cinetosómico en ambos trofontes". Aunque parece que se refiere tanto al escutico del protero como del opisto, no se puede considerar también como un esbozo la membrana ondulante del protero, y menos hablar de "...unos cuantos cinetosomas residuales", refiriéndose a ella, ya que la membrana ondulante del protero se conserva, y aunque se desorganiza, siempre está constituida por una hilera de cinetosomas, sencillos en algunas partes y dobles en otras, pero siempre dispuestos en hilera y no en un campo cinetosómico, por lo cual no puede considerarse de ninguna manera un esbozo cinetosómico.

La descripción de Evans, aunque es resumida, aporta muchos detalles nuevos de interés pero por desgracia es muy discontinua y pasa por

ditto muchas fases características de la estomatogénesis de estos ciliados. En un resumen de un trabajo posterior (Evans 1969 b) completa un poco esta información al hablar de la estomatogénesis de Uronema nigricans que nosotros consideramos sinónimo de U. marinum, tal y como la observa en ejemplares impregnados con la técnica de protargol, proceso que describe con mayor detalle. Evans observa "...que la estomatogénesis empieza de forma visible con la proliferación de los cinetosomas del primordio que se localiza cerca del extremo posterior de la membrana ondulante. - Conforme aumenta el número de cinetosomas (esbozo 1) aparece un segundo esbozo a la derecha y paralelo a la membrana ondulante dispuesto en forma de una hilera de gránulos. Ambos esbozos emigran en sentido posterior. Los cilios de la membrana ondulante parental se reabsorben, pero, aparentemente, no ocurre lo mismo con los de las membranelas. Los cinetosomas del esbozo 1 se dividen en dos grupos; cada grupo pronto presenta cilios. Estos dos grupos de cinetosomas representan la infraciliación de los dos membranelas posteriores ( $H_2$  y  $H_3$ ). El segundo esbozo también se divide en dos grupos, el grupo de la izquierda diferenciándose en la infraciliación de la membranela 1 y el grupo de la derecha en la infraciliación de la membrana ondulante. Ambos adquieren cilios".

La técnica de protargol presenta la ventaja, respecto a las técnicas utilizadas anteriormente de que no se impregna el sistema de líneas argentófilas y de que observan los cilios, lo cual permite a Evans bastante precisión en sus observaciones, dándose cuenta de que los cilios de la membrana ondulante desaparecen durante la estomatogénesis. Sin embargo es raro que no describa la peculiar estructura de la membrana ondulante en una fila de cinetosomas dobles dispuestos al trebolillo, donde solamente los cinetosomas exteriores son ciliados ya que es precisamente en observaciones de organismos impregnados con la técnica del protargol donde se ha observado este detalle.

Por otro lado, la descripción de la formación de lo que Evans llama segundo esbozo, no es correcta, ya que se forma realmente a partir de los cinetosomas de la membrana ondulante, que pierden los cilios (como - Evans observa) y proliferan formando dos primordios, uno anterior y - - otro posterior, que van a dar lugar, efectivamente, a la membrana ondu-- lante del opisto y a la membranela 1, respectivamente. Tampoco este esbozo está formado por una fila de gránulos, como se indica en el trabajo - sino que los cinetosomas se duplican inmediatamente después de separarse de la membrana ondulante parental formando dos segmentos, el anterior - con más de dos cinetosomas de ancho y el posterior en forma de una banda de dos cinetosomas. Probablemente Evans no llegó a ver suficientes - fases del principio de la estomatogénesis de U. nigricans ya que estos - pasos son muy cortos respecto a la duración de todo el proceso, y no pudo observar la formación del segundo esbozo hasta su posterior emigración al lugar donde se constituyen las estructuras bucales del opisto.

Las fases posteriores de la estomatogénesis, donde se constituyen los primordios definitivos de cada una de las estructuras bucales aunque estén descritas a grandes rasgos, sin detallar la composición ni posterior diferenciación de los esbozos no se apartan de nuestras propias observaciones.

En la última fase de la estomatogénesis, el escútico se forma, dice Evans, a partir de "...dos grupos residuales de dos o tres cinetosomas -- cada uno, que se conservan no ciliados; un grupo se localiza anteriormente al nuevo campo bucal y el otro, posterior a él, y constituyen el gancho del escutico del protero y del opisto respectivamente, por emigración hacia la derecha, alrededor del extremo posterior de la correspondiente - membrana ondulante." Este párrafo incluye varios errores de observación - y también de interpretación de las estructuras de los escuticociliados - descritas por Small. En primer lugar "... los grupos residuales de dos o

tres cinetosomas cada uno", no son tales; estos cinetosomas no existen previamente, surgen de los extremos de ambas membranas ondulantes, una vez constituidas estas, por división de los cinetosomas terminales. También es muy confuso lo que se refiere a su localización "... uno de localiza anteriormente al nuevo campo bucal y el otro posterior a él"; el "...nuevo campo bucal" a estas alturas está perfectamente diferenciado en una membrana ondulante y tres membranelas y tiene un aspecto definitivamente estructurado; se podría definir mucho mejor la localización del escutico respecto a las estructuras bucales tanto del protero como del opisto; de hecho, el escutico en ambos casos se sitúa a la derecha del extremo posterior de la membrana ondulante o haplocinetia y paralelo a ella. La parte final de la descripción de la formación del escutico, donde se lee "...y constituyen el gancho del escutico por emigración hacia la derecha alrededor del extremo posterior de la correspondiente membrana ondulante", está probablemente mal expresado, porque el gancho del escutico es precisamente, y lógicamente, el gancho que forman los cinetosomas del escutico, adosados al extremo de la membrana ondulante que luego sufren un movimiento de rotación sobre el extremo de la membrana ondulante, desprendiéndose y quedan formando el vestigio del escutico, que comprende unos pocos cinetosomas dispuestos debajo de la membrana ondulante pero que ya no son ni gancho ni escutico propiamente dicho.

Aunque efectivamente los textos de Small son difíciles de interpretar, por que son bastante complicados y confusos en su forma de expresión, resulta claro que, por definición, el escutico corresponde a lo que se ha dado en llamar gancho del escutico, que resulta una expresión muy acertada por que es muy gráfica y nos permite reconocerlo en cuanto lo vemos. El error ha sido que se ha utilizado la palabra escutico para denominar también lo que posteriormente se ha llamado vestigio del escutico, que corresponde a los cinetosomas que proceden de él y luego quedan en el trofante como unos cinetosomas inactivos, no ciliados, locali-

zados en forma característica y que, al comienzo de la división, van a constituir el primordio cinetosómico de las estructuras de la nueva boca. El término vestigio del escutico expresa perfectamente la naturaleza de estos cinetosomas que proceden del gancho del escutico y después se conservan como restos, al desperdigarse y reabsorberse algunos de los cinetosomas durante el movimiento del escutico sobre la membrana ondulante.

En esta comunicación Evans hace notar por primera vez que la membrana 1 del trofante de U. nigricans carece de cilios considerando que puede representar una condición vestigial, ya que durante un corto lapso de tiempo cuando ya está formado el esbozo de la membrana, aparece ciliada, perdiendo pronto los cilios, que se reabsorben al dividirse la célula. Esta observación es muy interesante, y representa una característica común a todas las especies de Uronema que después se ha generalizado para la familia Uronematidae (Corliss, 1979).

La peculiar disposición y la estructura de la membrana 1 en estos ciliados realmente parece corresponder a una estructura vestigial - porque es muy reducida y se encuentra muy lejos del citostoma, lo que hace suponer que no es funcional en lo que se refiere a la captación del alimento, que sería su función teórica.

De Puytorac y colaboradores (1974) en un trabajo sobre un nuevo ciliado Philasterina, incluyen a efectos comparativos una descripción de los procesos estomatogénéticos que ocurren en U. nigricans que como hemos indicado más arriba, consideramos sinónimo de U. marinum. Para estos autores "...el primer indicio de la puesta en marcha de los procesos morfológicos de la estomatogénesis es el desdoblamiento de los dos cinetosomas izquierdos del escutico, seguido por el del cinetosoma derecho. La duplicación de estos últimos y la del cinetosoma posterior es correlati-

va con el desdoblamiento de la haplocinetia. Los cinetosomas derechos e izquierdos de la figura triangular denominada escutico, después de la multiplicación, se ordenan en dos grupos superpuestos (campo 1 y campo 2) donde el primero será el origen de la membrana 3 y el segundo de la membrana 2".

Como podemos ver, la descripción de de Puytorac y col. es bastante detallada e intenta seguir el destino de los cinetosomas del escutico que dan lugar a las estructuras bucales. Nuestras observaciones, sin embargo, difieren de las de estos autores de forma significativa en estas primeras fases de la estomatogénesis. En nuestro organismo y para utilizar la misma terminología, el campo 1, que es el primordio de la membrana 3, está formado por 4 pares de cinetosomas que proceden de la división del par cinetosómico derecho del vestigio del escutico. Además, no se forman "...dos grupos superpuestos" de cinetosomas, sino solamente el campo 1 que es el primordio de la membrana 3 y tres pares de cinetosomas localizados a la derecha, a la izquierda y debajo de este grupo de cinetosomas y que surgen de la división de los cinetosomas respectivos del vestigio del escutico. En nuestras preparaciones se observa que en U. marinum el cinetosoma del lado izquierdo del vestigio del escutico, aunque se divide y da lugar a dos pares de cinetosomas, no forma parte del primordio de la boca. Estos cinetosomas dan lugar a la misma estructura en el opisto, quedando como un par de cinetosomas a la izquierda de la haplocinetia cuando ésta ya está en su posición definitiva y antes de que se forme el gancho del escutico. Por lo tanto no se pueden considerar como parte del vestigio del escutico ya que su origen es como el de cualquier cinetia somática.

Y, continúa la descripción, "...simultáneamente se constituyen otros dos campos ciliares (campo 3 y campo 4) a partir de la haplocinetia. El extremo del campo 3 se yuxtaponen al campo 2 y es posible que los cineto-

somas del campo 3 participen en la formación de la membranela 3. Conforme se acentúa el deslizamiento hacia la región ecuatorial de los campos 3 y 4 resulta evidente que el campo 3 es el origen de la membranela 1 y el campo 4 el origen de la haplocinetia del opisto. El "gancho del escutic" se diferencia claramente en los extremos de las haplocinetias del protero y del opisto. Formará los escuticos de las células hijas".

Coincidimos con estos autores en que se forman dos campos cinetosómicos a partir de la haplocinetia, el que ellos llaman campo 4 es, sin duda, el primordio de la haplocinetia del opisto. En lo que difieren nuestras observaciones es en la evolución de lo que llaman campo 3; este primordio surge de la división de los cinetosomas de la mitad posterior de la haplocinetia y se desliza sobre ésta emigrando en sentido posterior y curvándose hacia la derecha. Este movimiento pone en contacto el par de cinetosomas derecho del escutico, con los cinetosomas posteriores de este primordio y emigran juntos hacia la derecha separándose de la parte anterior del primordio; este grupo de cinetosomas constituyen el primordio de la membranela 2. Según nuestras observaciones, pues, el campo 3 de De Puytorac y col. que tiene su origen en los cinetosomas de la mitad posterior de la haplocinetia, da lugar al primordio de la membranela 2 en su mayor parte y al esbozo de la membranela 1 totalmente. El esbozo de la membranela 2 comprende además un par de cinetosomas procedentes de la división de los cinetosomas derechos del vestigio del escutico.

La formación del primordio de la membranela 1 en U. marinum es muy curiosa cuando se observa en detalle; este primordio se forma a partir de los cinetosomas de la parte posterior de la haplocinetia, que se desdoble y emigra posteriormente separándose en dos grupos, el grupo posterior forma el primordio de la membranela 2 del que ya hemos hablado y el grupo anterior el de la membranela 1. El primer par de cinetosomas -

de este primordio corresponde al par de cinetosomas anterior del segmento B de la haplocinetia, que se divide más tarde que el resto y emigra - un poco retrasado respecto a los otros hasta que baja a su posición definitiva en el extremo del esbozo, uniéndose al resto de los cinetosomas. - Estos cinetosomas son los que posteriormente constituirán los primeros cinetosomas, los anteriores, de la membranela 1.

También De Puytorac y col. emplean el término escutico como Evans para describir los cinetosomas, que proceden del gancho del escutico al explicar en el texto que "...el gancho del escutico se diferencia claramente de las extremidades posteriores de las haplocinetias del protero y del opisto y formará el escutico de las células hijas". Posteriormente a estos trabajos ha habido muchas divergencias respecto a la utilización de los términos como discutiremos más adelante.

En todo caso, y aparte de los problemas de nomenclatura, según - - nuestras observaciones, no todos los cinetosomas que quedan debajo de la haplocinetia proceden del escutico, sino solamente el cinetosoma o par - de cinetosomas que se localiza a la derecha y debajo de la haplocinetia. Los cinetosomas del lado izquierdo se forman en fases muy tempranas de - la estomatogénesis por división de los cinetosomas homólogos de la célula parental.

#### 4.3 MORFOLOGIA Y DESCRIPCION DE URONEMA MUSCICOLA N. SP.

La nueva especie que llamamos Uronema muscicola corresponde a un pequeño ciliado que se encontró en unas muestras de musgos y se mantuvo en cultivo durante varios meses en el propio musgo humedecido; este organismo acabó desarrollándose como especie única y tuvimos ocasión de observar organismos conjugantes con cierta frecuencia. También encontramos a-

bundantes quistes de esta especie que inclusive pudieron ser impregnados con el método de plata y fotografiados al microscopio.

El aspecto de este ciliado lo identificó inmediatamente con el género Uronema, especialmente una vez observadas las estructuras bucales impregnadas por la plata.

Como todos los representantes del género, este ciliado presenta el cuerpo cubierto por largos cilios dispuestos en cinetias meridianas que dejan un pequeño casquete anterior desprovisto de cilios; en el polo posterior también queda un casquete circular limitado por los cinetosomas terminales de las cinetias somáticas en cuyo centro se aloja el cilio caudal, más largo. Las estructuras bucales están representadas por una haplocinetia a la derecha de citostoma, que se localiza por debajo de la línea del ecuador de la célula, y 3 pollicinetias que se disponen en fila a la derecha de la haplocinetia y por encima del citostoma. El macronúcleo esférico y el pequeño micronúcleo adyacente se localizan en la mitad anterior del cuerpo pero no cerca del extremo anterior.

Entre las especies de Uronema, solamente unas cuantas han sido descritas basándose en observaciones de la infraciliación impregnada por la plata que nos permitan una comparación adecuada con nuestra propia especie. Por su pequeño tamaño sólo podemos considerarla entre las especies U. parva, U. filificum, U. acutum y U. halophila (ver cuadro II). Aunque el número de cinetias meridianas no corresponde en todas las especies al de nuestro organismo, hemos querido tenerlas en cuenta por la gran variación que a veces presentan las especies de este género

La especie U. marinum queda descartada no sólo por el tamaño y el número de cinetias, que son mayores, sino por la posición de las estructuras bucales, que en esta especie se localizan por encima del ecuador

CUADRO II

	Tamaño	Nº meridianos	Nº cinetomas/ meridiano	Aparato bucal	Pollicinetias	Mn	Ciclo de vida
<i>V. acutum</i> Bozzer (1963)	24 - 37 $\mu$ x 10 - 18 $\mu$	9 - 12		aparato bucal més anterior que v. marinum	PK1 triangular PK2 rectangular		
<i>V. halophila</i> Janakowsky (1964)	25 x 12 $\mu$	13 - 14		citostoma an- terior		Mn central o posterior	conjugación - quistes -
<i>V. filificum</i> Thompson y Kaneshiro (1968)	23.1 - 31.3 $\mu$ x 14.0 - 20.8 $\mu$	16 - 19	17.- 24	citostoma de- bajo del ecua- dor	PK1 1 fila de 2-7 cinetomas PK2 rectangular	Mn central o anterior	conjugación +
<i>V. parva</i> (Czapic, 1980) = <i>Uropodallium</i> (Kahl, 1928)	20 - 30 $\mu$	13	14 - 18	citostoma la- calizado deba- jo del ecua- dor	PK1 1 fila PK2 1 fila		
<i>V. muscicola</i> n. sp.	19 - 26 $\mu$ x 15 - 22 $\mu$	10	13 - 16 n (17) 1 (20 - 24)	citostoma de- bajo del ecua- dor y despla- zado hacia la cinetia 1	PK1 3 cinetomas PK2 rectangular (10 cinetomas) PK3 triangular (9 cinetomas)	Mn anterior	conjugación + quistes +

dor mientras que en la nueva especie se encuentran en la mitad poste --  
rior del animal.

Por el número de cinetias meridianas nuestra especie se correspon --  
dería mejor con la especie U. acutum de Buddenbrock, (1920), pero según  
la redescipción de Borrer (1963) "... comparado con el U. marinum el -  
aparato bucal está localizado en una posición más anterior", descrip---  
ción que no coincide con el organismo estudiado por nosotros que, por -  
el contrario, como decíamos anteriormente, presenta el citostoma y las-  
estructuras bucales por debajo de la línea del ecuador. Además, y si --  
guiendo con las observaciones de Borrer "... el centro del macronúcleo  
es posterior al citostoma" en U. acutum, mientras que en la nueva espe-  
cie siempre se encuentra en la mitad anterior del organismo y por enci-  
ma de la altura del citostoma.

También hemos considerado la especie U. halophila de Jankowsky --  
(1964) aunque el número de meridianos se desvía un poco más de nuestra  
especie, siendo de 13 a 14 en U. halophila y de 10 (número constante) -  
en la nueva especie. Por desgracia la descripción de esta especie no in-  
cluye las características de las estructuras bucales que son las más im-  
portantes para la identificación específica de los ciliados en general.  
Sin embargo hay muchas otras características que no coinciden. Por ejem-  
plo, según Jankowsky, esta especie nunca se presenta en poblaciones ma-  
sivas encontrando solamente especímenes dispersos en las muestras de sg  
propel; en cambio la especie que nosotros hemos estudiado, y aunque en  
condiciones de laboratorio, creció abundantemente produciendo poblacio-  
nes donde se encontraba como única especie de ciliado. En U. halophila  
"... se distingue el citostoma cerca del extremo anterior del cuerpo y  
un macronúcleo esférico situado centralmente o algo desplazado hacia la  
mitad posterior del cuerpo", características que también discrepan de las  
que nosotros hemos observado en la nueva especie. Y por último, las ang

taciones ecológicas de este autor, que nunca observó en esta especie ni conjugaciones ni formación de quistes, aunque no son definitivas por sí mismas, son muy dignas de tenerse en cuenta al proceder precisamente de Jankowsky, que describe siempre con cuidado sus personales observaciones de los ciclos de vida de los organismos que estudia, y que sigue detalladamente durante el desarrollo de los cultivos; nosotros hemos encontrado en la especie que hemos descrito tanto formas en conjugación como quistes en abundancia.

El análisis de las características de U. halophila nos lleva a la conclusión de que el organismo que aquí estudiamos no corresponde a la misma especie.

La especie U. filificum redescrita por Thompson y Kaneshiro (1968) aunque se despega ligeramente por su tamaño, ya que es un poco más grande tiene bastantes características comunes con nuestra especie especialmente en lo que a estructuras bucales se refiere. El citostoma también tiene una localización posterior situándose por debajo de la línea del ecuador, y la composición de las membranelas 1 y 2 parece ser semejante; la membranela 1 está constituida en esta especie por 2 a 7 cinetosomas y, observando las imágenes de la publicación, parece ser muy pequeña, lo cual coincidiría con las observaciones de nuestra especie donde es prácticamente vestigial y está constituida por 3 cinetosomas solamente.

El macronúcleo es grande y se encuentra en posición central o ligeramente anterior. También se han observado individuos conjugantes en esta especie. A pesar de estas semejanzas, el aspecto general de U. filificum difiere bastante del de nuestra especie según las imágenes, y además la diferencia en el número de cinetias meridianas es muy significativa ya que en Uronema halophila va de 16 a 19 mientras que en la especie que

estudiamos es un número constante de 10.

Otra especie que, de alguna manera, parece compartir características comunes con la nueva especie de Uronema que aquí estudiamos es la especie que Czapic (1963) denomina U. parva. Este ciliado es también de pequeño tamaño y de forma oval casi redondeada pero en cambio el número de cinetias meridianas es mayor ya que presenta 13 cinetias somáticas - en contraposición con las 10 de nuestro organismo. Según la descripción de Czapic "... el citostoma se sitúa en esta especie más abajo que en otras especies del género Uronema, debajo del ecuador del cuerpo". La membranela 1 comienza muy cerca del polo anterior estando la membranela 2 a continuación, tanto una como otra son finas y más largas que en otras especies. La membranela 3 es muy corta y ancha. La membrana paracoral comienza más abajo que en las otras especies". Aunque la posición del citostoma y de la membrana ondulante coincide con las de nuestra especie, la infraciliación de las membranelas "... largas y delgadas" no corresponde en absoluto a las características que nosotros observamos. Al estudiar la única imagen de conjunto que aparece en el trabajo de Czapic de U. parva, y por las características de las membranelas, nos parece que esta autora no acierta al identificar su especie como perteneciente al género Uronema sino que corresponde probablemente al género Uropedalium (Kahl, 1920) que también pertenece a la familia Uronematidae.

Hay otras características morfológicas peculiares de nuestra especie que no comparte con ninguna de las demás especies de Uronema y que son fácilmente identificables en especímenes impregnados por la plata.- Se refiere fundamentalmente a la disposición de los cinetosomas de las primeras cinetias somáticas que no se distribuyen regularmente a todo lo largo de la cinetia. La cinetia 1, por ejemplo, es la más característica; tiene mayor número de cinetosomas que las demás (de 20 a 24) y -

los 8 a 10 últimos se disponen muy juntos entre sí formando una fila arrosada que ocupa el tercio posterior del cuerpo. Esta parte de la cinetia es muy conspicua porque resulta más intensamente impregnada que el resto de la cinetia en nuestras preparaciones, debido no sólo a la cercanía de los cinetosomas sino también a la impregnación de las fibras cinetodésmicas que, al estar los cinetosomas tan juntos entre sí, se superponen formando un largo y grueso cinetodesmo a la derecha de los cinetosomas. Este tipo de estructura no es único en los escuticociliados, se ha observado por ejemplo también en Cyclidium glaucoma (Parducz, 1940) una disposición semejante en los cinetosomas de la penúltima cinetia somática, donde los 8 ó 9 cinetosomas terminales quedan pegados entre sí, viéndose, con el método de plata de Klein, la parte inferior de la cinetia, más gruesa y oscura. También en las imágenes de U. filificum del trabajo de Thompson y Kaneshiro (1968) aunque no esté descrita en el texto, se observa una estructura parecida en la última cinetia donde los últimos 8 ó 10 cinetosomas aparecen fusionados entre sí.

Las cinetias 2, 3 y 4 también presentan una diferencia en la disposición de los cinetosomas; los cinetosomas de los extremos de las cinetias se separan del resto de la cinetia quedando ésta formada por dos fragmentos. En la segunda cinetia son los dos cinetosomas terminales los que quedan separados, mientras que en la tercera y cuarta es sólo el último cinetosoma el que queda limitado al casquete polar inferior y separado del resto de la cinetia.

Esta disposición de los cinetosomas en las primeras cinetias somáticas es constante en todos los individuos estudiados y representa una característica única entre las especies del género Uronema siendo además una característica fácil de identificar a efectos taxonómicos.

También las estructuras bucales presentan detalles morfológicos que distinguen este organismo de las otras especies de Uronema que hemos estudiado. El citostoma, que se encuentra localizado en la mitad inferior del cuerpo, no presenta una posición central dentro del espacio elíptico que queda entre las cinetias primera y última, que se abren a la altura del ecuador separándose entre sí; el citostoma queda desplazado hacia la derecha y más cerca por tanto de la primera cinetia que de la última, lo que no ocurre en general en las otras especies del género donde el citostoma suele tener una posición más bien central y equidistante de dichas cinetias. Debido a ello, la hendidura de la boca es oblicua respecto al eje mayor del ciliado lo cual a su vez influye en la posición de la esticodiada o membrana ondulante, cuya parte anterior recta, se dispone en sentido oblicuo por encima del citostoma y la parte posterior muy cerca de la primera cinetia somática y rodeando el citostoma por el lado derecho. En conjunto la esticodiada tiene forma de bastón invertido.

La infraciliación de la policinetia 1 es también característica de esta especie; es prácticamente vestigial ya que está constituida únicamente por 3 cinetosomas formando un triángulo equilátero y se localiza anteriormente, a la altura del segundo cinetosoma de la última cinetia. Aunque en todas las especies de Uronema la policinetia 1 está muy reducida ya que casi siempre está formada por una única fila de cinetosomas éste es el ejemplo donde la infraciliación es más reducida.

Las policinetias 2 y 3 tienen en cambio una estructura muy parecida a la de las mismas policinetias de otras especies de Uronema. En general las variaciones de la infraciliación de las policinetias 2 y 3 de las especies de este género son muy ligeras. Según nuestras observaciones de las imágenes de los trabajos de los otros autores que se han ocupado de este género, la infraciliación de la policinetia 3 es prácticamente -

constante en todas las especies que han sido redescritas a la luz de -- los métodos de impregnación argéntica, estando formada por 9 cinetosomas dispuestos en forma aproximadamente triangular. También la policinetia 2 es de estructura parecida en todas las especies revisadas aunque puede variar algo, ya que a veces tiene la infraciliación dispuesta en dos cortas cinetias y otras en 3, aunque la tercera es más corta que las otras dos. En cambio, la infraciliación de la policinetia 1 presenta -- variaciones en todas y cada una de las especies revisadas por nosotros, aunque siempre sea una estructura muy reducida.

Así pues, basándonos en que en la especie de Uronema estudiada -- por nosotros no concurren las características de ninguna de las especies descritas de ese género, proponemos la creación de una especie que denominamos U. muscícola haciendo referencia al habitat donde ha sido encontrada. Esta especie estaría identificada por : 1) el tamaño del cuerpo, que mide de 19 a 26  $\mu$  de largo y de 15 a 22  $\mu$  de ancho; 2) por poseer -- la ciliación somática dispuesta en 10 cinetias meridianas; 3) la primera cinetia compuesta de 20 a 24 cinetosomas de los cuales los 8 ó 10 -- últimos se disponen muy juntos entre sí formando una estructura de tipo arrosariado que se impregna intensamente; 4) los cinetosomas terminales de las cinetias, tercera y cuarta están separados del resto de tal manera que estas cinetias presentan dos fragmentos, el anterior largo y un pequeño segmento formado por 1 ó 2 cinetosomas solamente; 5) el citostoma y las estructuras bucales se localizan en la mitad posterior del animal; 6) la haplocinetia se dispone oblicuamente acercándose por su extremo posterior a la primera cinetia somática; 7) la policinetia 1 está formada por tres cinetosomas únicamente; 8) el aparato nuclear está -- constituido por un macronúcleo esférico que se encuentra en la mitad anterior del cuerpo pero no cercano al polo y un pequeñísimo micronúcleo adyacente.

#### 4.4 MORFOGENESIS EN URONEMA MUSCICOLA

En U. muscicola los procesos estomatogénicos difieren un tanto de los observados en U. marinum sobre todo en las primeras etapas. La diferencia fundamental estriba en que el vestigio del escutico o segmento C de la haplocinetia en la nueva especie, está representado por un único par de cinetosomas que, por su posición, corresponderían al cinetosoma derecho del vestigio del escutico de U. marinum. Este par de cinetosomas se duplica, y el nuevo par de cinetosomas se desplaza muy rápidamente hacia la izquierda y vuelve a dividirse dando dos pares de cinetosomas que constituirán el primordio de la policinetia 3 junto con otro par de cinetosomas que se alinea con ellos por la derecha procedente de una nueva división posterior de los cinetosomas del segmento C.

La proliferación de la esticodiada empieza inmediatamente después de la primera división de los cinetosomas del segmento C; los cinetosomas de los segmentos A y B de la haplocinetia se dividen a todo lo largo y se separan de la haplocinetia parental en tres fragmentos formados por sendos grupos de cinetosomas. Los cinetosomas procedentes de los cuatro cinetosomas anteriores de la haplocinetia que son los que constituyen el segmento A, van a constituir el primordio de la haplocinetia del opisto. Los cinetosomas del segmento B se dividen formando a su vez dos grupos de cinetosomas que emigran posteriormente uniéndose a los cinetosomas del primordio de la policinetia 3; estos dos grupos, formados por unos cuatro pares de cinetosomas cada uno van a constituir a su vez los primordios de las policinetias 1 y 2. El primordio de la policinetia 2 queda constituido por los cinetosomas procedentes de los cuatro cinetosomas de la parte terminal del segmento B de la haplocinetia a los que se van a sumar, uniéndose por la derecha el par de cinetosomas del segmento C. Como en U. marinum, los cinetosomas del lado derecho de los primordios de las policinetias 2 y 3 proceden de los cinetosomas de

rechos del segmento C de la haplocinetia.

La formación del gancho del escutico a partir de los cinetosomas terminales de las haplocinetias del protero y del opisto es poco conspicua; solamente se dividen los dos cinetosomas terminales dando lugar a un par de cinetosomas que se coloca a la derecha del extremo de la haplocinetia y posteriormente se deslizan quedando un poco más abajo de su posición definitiva en el trofote.

En general la estomatogénesis de U. muscícola es más sencilla de interpretar que la de U. marinum porque en las primeras fases implica un número mucho menor de cinetosomas donde las duplicaciones y desplazamientos son más fáciles de seguir. La proliferación cinetosómica es menor y los primordios definitivos de las policinetias del opisto son más reducidos perdiendo unos cinetosomas por reabsorción en las últimas fases. En ese sentido podría considerarse que esta especie es más evolucionada que U. marinum si estamos de acuerdo con el concepto de "rentabilidad" o "eficiencia" funcional.

De todos modos parece lógico pensar que estas modificaciones se han producido por la reducción de un proceso más complejo y que se han suprimido pasos inútiles para la formación de la nueva boca.

En cualquier caso la simplificación del proceso de estomatogénesis en U. muscícola y sobre todo la reducción del número de cinetosomas que participan, en todo el evento en general, pero en particular en las primeras fases de la proliferación cinetosómica, que es cuando los cinetosomas están todavía organizados en pequeños grupos y son fáciles de distinguir, permiten rastrear el destino último de cada uno de los cinetosomas que constituyen las estructuras de la nueva boca. Además y por el mismo motivo resulta más interesante la comparación de este pro-

ceso con las observaciones que hemos hecho en U. marinum.

#### 4.5 QUISTES DE URONEMA MUSCICOLA

En el presente estudio de U. muscícola hemos descrito los quistes que de esta especie hemos encontrado y que tuvimos ocasión de observar en preparaciones impregnadas de plata. Queremos hacer notar que esta es la única descripción de quistes que se ha hecho en los Scuticociliatida hasta la fecha y una de las pocas en todo el grupo de los Ciliados donde, aunque se supone que la gran mayoría de las especies presenta quistes, se han hecho muy pocas descripciones de éstos y las que hay se refieren fundamentalmente a los quistes de los ciliados hipotricos.

Los quistes de U. muscícola son quistes bastante estructurados, que tienen una silueta ovoide con el extremo posterior ligeramente achatado pero cuya cavidad es de forma de botella con una abertura en el extremo anterior en forma de cuello. El organismo ocupa todo el volumen interior que es de forma ovoide y el cuello está relleno por un material menos denso a modo de tapón. En la superficie externa se impregnan fuertemente los mucocistos, que se disponen en 8 filas meridianas. A menudo la pared externa presenta rugosidades. La envoltura del quiste está constituida por 3 ó 4 capas y es más gruesa en la zona del cuello. En el interior de los quistes se observa a veces la célula, en la que no se impregna la infraciliación; la única estructura que se observa, en medio de la masa citoplásmica densa, es el macronúcleo, redondeado.

La presencia de una abertura anterior en forma de cuello de botella es un rasgo poco frecuente en los quistes de ciliados, donde la mayoría de los quistes tienen una superficie homogénea y sólo presentan un opérculo cuando el organismo se desenquista.

#### 4.6 CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS DEL GENERO URONEMA

A la vista de lo anteriormente expuesto podemos intentar definir las características del género Uronema basándonos en los rasgos morfológicos comunes de las especies que han sido estudiadas en detalle.

El género Uronema Dujardin 1841, que fue redescrito por Jankowsky (1964) incluye "... ciliados de pequeña talla, con el extremo anterior curvado asimétricamente, que presentan siempre un ciclo caudal; -- presentan un casquete anterior desprovisto de cilios y las estructuras bucales relativamente pequeñas con una membrana ondulante poco desarrollada y las tres membranelas internas pequeñas; el macronúcleo y el micronúcleo adyacente se encuentran en la mitad anterior del cuerpo, pero no cerca del extremo anterior".

Más definida que la del género, que podría abarcar organismos -- pertenecientes a otros géneros, resulta casi la descripción de la familia Uronematidae de Thompson, 1964 que "... se distingue por su aparato bucal único. Este se caracteriza por una cavidad bucal alargada y hundida que posee un aparato bucal tetrahiménido que consiste de una membrana ondulante en el borde derecho de la cavidad bucal y tres pequeñas -- membranelas dispuestas linealmente ligeramente hacia la derecha, cerca de la membrana ondulante. La membrana ondulante se extiende desde el extremo posterior de la cavidad bucal hasta cerca del centro o del borde anterior de la segunda membranela. El citostoma se localiza justo debajo de la tercera membranela. No presenta meridianos postorales. Un meridiano director se extiende desde el borde posterior de la cavidad bucal y está implicado en la estomatogénesis. Los meridianos somáticos son bipolares. Presencia de un cilio caudal. El citoprocto está asociado con el meridiano director y se localiza entre los meridianos primero y último". La descripción de Thompson no incluye la presencia del escutico, y

considera que los cinetosomas que lo forman son parte del meridiano director, pero en cambio es muy detallada y describe inconfundiblemente a estos ciliados, que presentan una gran constancia morfológica en algunas estructuras bucales aunque muestren al mismo tiempo gran variabilidad específica.

La descripción que hace Corliss (1979) de esta familia es mucho más general pero en cambio incluye detalles estructurales importantes como son que la membranela 1 está completamente desprovista de cilios y que el vestigio del escutico, en cambio, sí presenta cilios. Esta última observación no ha podido ser comprobada por nosotros porque no vemos los cilios con nuestro método de tinción pero de todos modos y por todas las fotografías que hemos tenido ocasión de estudiar de preparaciones de protargol, nos parece que los únicos cilios son los de los de los cinetosomas que se encuentran a la izquierda del escutico, que, como hemos indicado no son propiamente cinetosomas del escutico, sino que corresponderían a cinetosomas somáticos vestigiales.

Al comparar detalladamente la morfología de las estructuras bucales en las especies de Uronema que hemos estudiado y además teniendo en cuenta las observaciones de otros autores en especies de este género, - salta a la vista que en este género se manifiesta una tendencia a la reducción de las estructuras bucales que tiene su máxima expresión en la nueva especie encontrada por nosotros, U. muscícola. La infraciliación de la policinetia 1 es quizá el rasgo más característico, en conjunto, del género que nos ocupa. Teniendo en cuenta que durante la estomatogénesis la infraciliación de esta policinetia está representada por un número de cinetosomas igual, si no es mayor, que el resto de las policinetias, podemos considerar que efectivamente sufre un proceso de reducción. Además el que esta policinetia carezca de cilios en el trofante, y su posición tan anterior, indican que, en Uronema, es esta una -

estructura vestigial, que pasa de tener una base infraciliar con tres o cuatro cortas cinetias de dos o tres cinetosomas cada una, a una estructura con 5 ó 6 cinetosomas en U. marinum y con solamente 3 cinetosomas en U. muscícola, claramente vestigial en ambos casos.

Otro carácter interesante de la policinetia 1 en los distintos representantes del género Uronema, es su enorme variabilidad, incluso -- dentro de la misma especie, mientras que las policinetias 2 y 3 son de estructura constante, aparentemente, en todas las especies de Uronema. Aunque es difícil asegurar la composición cinetosómica de las policinetias 2 y 3 en los distintos ejemplos de Uronema estudiados porque los -- autores en general no describen en detalle la infraciliación, todos los especímenes observados por nosotros y los esquemas de algunos estudios, indican que estas estructuras son prácticamente constantes en todo el -- género y presentan muy ligeras variaciones si es que alguna.

Incluso en nuestro U. muscícola que muestra reducciones importantes en la policinetia 1 y en la estructura de la haplocinetia, las policinetias 2 y 3 son prácticamente semejantes a las de U. marinum y o-- tras especies de Uronema.

La reducción de la haplocinetia en U. muscícola es aún más notable ya que tiene solamente 12 ó 13 cinetosomas, de los cuales los 4 anteriores son sencillos y desprovistos de cilios, y son los que originarán los cinetosomas de la haplocinetia del opisto. También el segmento C de la haplocinetia parece ser de los más reducidos ya que está representado por dos cinetosomas únicamente que se sitúan a la derecha del -- extremo del segmento B y por debajo de éste.

Una de las observaciones más interesantes que se han obtenido durante este estudio ha sido la que se refiere al origen del cilio caudal

en Uronema. La familia Uronematidae se caracteriza por la posesión de un cilio caudal largo, carácter que comparten muchos otros escuticociliados que es uno de los rasgos diagnósticos del grupo; sin embargo se desconocía su origen y se pensaba que era una estructura aislada y autónoma. En nuestras preparaciones de Uronema, impregnadas por el método de plata de Fernández-Galiano, se observa sin lugar a dudas que el cinetosoma que da lugar al cilio caudal corresponde siempre al cinetosoma terminal de la última cinetia somática. La seguridad de nuestras observaciones estriba en el hecho de que el método de tinción que hemos utilizado pone de manifiesto las fibras cinetodésmicas, que partiendo del lado derecho de un cinetosoma, se dirigen hacia adelante al cinetosoma inmediatamente anterior.

Durante la morfogénesis se comprueba este hecho, ya que se observa que la última cinetia, que es más larga que el resto de las cinetias por el polo posterior, se prolonga, tanto en el protero como en el opisto, hacia el extremo de las células hijas quedando, después de la escisión de la célula en el mismo polo el último cinetosoma que es el que representa la infraciliación del cilio caudal.

#### 4.7 MORFOGENESIS EN EL GENERO URONEMA

El esquema general de estomatogénesis es en ambas especies de Uronema semejante, con la salvedad que ya habíamos mencionado, de que en U. muscícola el número de cinetosomas que participa es mucho menor. El que en esta especie no exista el par de cinetosomas del lado izquierdo debajo de la haplocinetia, confirma nuestras observaciones de que estos cinetosomas en U. marinum no participan en la construcción de las estructuras bucales.

Sin embargo, es indudable que este par de cinetosomas, que encontramos en U. marinum a la izquierda de la haplocinetia y debajo de ella, aunque no participe como elemento constitutivo de las estructuras bucales -- tiene mucha relación con el proceso estomatogénico, ya que son los primeros en mostrar síntomas de división al comienzo del proceso lo cual no ocurre con el resto de los cinetosomas somáticos, que se dividen cuando -- ya está formado el esbozo de las policinetias. Además, el hecho de que estos cinetosomas se incorporen a los cinetosomas de los primordios de las policinetias y emigren juntamente con ellos, pareciendo que forman parte de los mismos, puede interpretarse como una relación estrecha entre estos cinetosomas y los de los primordios de las policinetias.

Hemos estudiado con detalle otros trabajos sobre la estomatogénesis de ciliados Philasteridae afines a los Uronematidae, prestando especial -- atención a los que incluyen esquemas de las distintas fases de la estomatogénesis con el objeto de seguir la pista al grupo de cinetosomas izquierdo postoral, durante todo el proceso con el objeto de comprobar nuestros resultados sobre el origen y participación de estos cinetosomas durante -- la estomatogénesis.

El único trabajo que aporta esquemas con detalle de las primeras -- fases de la estomatogénesis en una especie de Uronema es el de de Puyto-- rac y col. (1974) que, en U. nigricans (sinónimo en mi opinión de U. mari num), muestra claramente la proliferación de lo que denominan el par izquierdo de cinetosomas del escutico y parece que constituyen el primordio de la policinetia 3 y parte del de la policinetia 2 también. Sin embargo, en el resto no queda explícito, ya que: "... el primer síntoma de la división es el desdoblamiento de los dos cinetosomas "izquierdos" del escutico, seguido del del cinetosoma derecho (...) y se ordenan en dos grupos -- superpuestos donde el primero organizará la membranela 1 y el segundo a la membranela 2". Tampoco se especifica este dato en el caso de Metanophrys durchoni, que es el organismo objeto de estudio de dicho trabajo puesto que, "... a partir del escutico, los cinetosomas se multiplican y se dis-

ponen en una fila que se desplaza a la derecha del meridiano director" sin que se detalle el destino de los distintos grupos de cinetosomas -- del escutico que, en el trofote, tienen un arreglo semejante a los de Uronema .

En el trabajo de Grolière y Leglise (1979) sobre Paranophrys carcini , cuya estomatogénesis es muy parecida a la que hemos encontrado - en las dos especies de Uronema, solamente se menciona que los cinetosomas del escutico, sin especificar los de que lado, se multiplican y dan origen a la tercera membrana del opisto. Observando las imágenes tampoco se puede aclarar la cuestión porque los cinetosomas que proliferan forman un grupo alargado debajo y equidistante de ambos grupos de cinetosomas del escutico.

En Parauronema (Grolière, (1974), nos encontramos con un proceso muy interesante y que puede coincidir con nuestras observaciones perfectamente. La especie que se estudia es P. virginianum y el escutico está representado por una sola fila de 5 cinetosomas que se localiza debajo y a la derecha del extremo de la haplocinetia, mientras que el grupo de cinetosomas izquierdo no está representado en el trofote. Así pues, es una situación semejante a la de U. muscícola. Sin embargo, después de - unas cuantas divisiones de los cinetosomas del escutico (que formarán - únicamente el primordio de la policinetia 3) aparece, en la segunda figura de la estomatogénesis, un par de cinetosomas (y posteriormente 3) al lado izquierdo de la haplocinetia y en la misma posición que el grupo de cinetosomas izquierdo de U. marinum, en fases posteriores parece reducirse quedando en la última imagen como un único cinetosoma. En este caso, tampoco estos cinetosomas participan en la formación de las estructuras bucales y parecen representar una estructura vestigial.

En Anophryoides salmacida (de de Puytorac y Grolière, 1979) ocu

re algo parecido. El escutico está representado por una sola fila de - cinetosomas que se duplican y forman primero un grupo desordenado y posteriormente un campo que va a ser el primordio de la policinetia 3. También en este caso aparecen un par de cinetosomas que corresponden al par izquierdo del escutico en la segunda fase de la estomatogénesis en el protero; en el opisto en cambio, no se observa esta estructura.

Como vemos, la mayor parte de los trabajos no mencionan o soslayan la cuestión de los cinetosomas que forman parte del escutico, en concreto de este par o grupo izquierdo de cinetosomas. Aparentemente en sus imágenes todos estos cinetosomas forman un grupo de cinetosomas durante la estomatogénesis donde es difícil distinguir la procedencia de cada uno.

La interpretación general siempre ha sido que estos cinetosomas forman parte del escutico y como tales se describen en el organismo adulto, y que participan en la formación de las nuevas policinetias del opisto. En la mayor parte de los estudios, la observación de las preparaciones no permite dilucidar en detalle la participación de cada uno de los cinetosomas durante la estomatogénesis y por eso, en general, consideran que todos los cinetosomas que muestran una división, colaboran en la formación de las estructuras bucales. Quizá el dato más definitivo y que es el que a nosotros nos indujo a rastrear con mucho detalle la participación morfogenética de estos cinetosomas del grupo izquierdo del escutico, dato que no ha observado ninguno de los autores anteriores y que se describe en este trabajo por primera vez, es el hecho de que estos cinetosomas no proceden del escutico, no tienen un origen bucal, proceden de los mismos cinetosomas parentales, que como cualquier cinetia somática, forman una estructura homóloga en el opisto.

En Uronema muscícola se observa bien que los cinetosomas que pro-

ceden de la proliferación de los cinetosomas derechos del escutico emigran enseguida quedando a la izquierda de la boca, en la posición que normalmente tiene el grupo izquierdo de cinetosomas postbucuales cuando están presentes. Este fenómeno, seguramente general para todos estos ciliados, daría cuenta de la errónea interpretación que ha hecho que se considere que los cinetosomas postbucuales izquierdos participan formando parte de la infraciliación de las nuevas estructuras bucales.

También resulta interesante comparar el comportamiento de la haplocinetia durante la estomatogénesis en ambas especies de Uronema, ya que la diferenciación morfológica en segmentos que habíamos observado en U. marinum es mucho más exagerada en U. muscícola. En U. marinum la proliferación de la parte continua de la haplocinetia muestra dos segmentos diferenciales que corresponden a la parte anterior o segmento A y a la parte curvada o segmento B; la fila de cinetosomas que se forma a partir del segmento B emigra en sentido posterior y se fragmenta en dos trozos, que van a formar los primordios de las policinetias 1 y 2. En U. muscícola, ya la misma proliferación de los cinetosomas de la parte continua de la haplocinetia se efectúa en tres etapas: primero se separan los cuatro últimos cinetosomas, que van a constituir el primordio de la policinetia 1 y por último los cuatro cinetosomas anteriores que formarán la haplocinetia del opisto.

Así, se corrobora la opinión de Small de que la membrana ondulante de los representantes del suborden Philasterina está diferenciada en tres segmentos morfológicos y funcionalmente diferentes.

En resumen la estomatogénesis de Uronema se podría esquematizar de la siguiente forma siguiendo el orden de formación de las estructuras:



#### 4.8 MORFOLOGIA DE CINETOCHILUM MARGARITACEUM

Cinetochilum margaritaceum es un ciliado ampliamente distribuido en todas las aguas mesosapróbicas (de Puytorac y col. 1974) y se encuentra también en aguas polisapróbicas (Kahl, 1930-35). Nosotros lo hemos encontrado en una piscina urbana con gran cantidad de hojas y material vegetal en descomposición. Estos organismos se caracterizan por poseer un cuerpo aplanado ventralmente, de pequeña talla, con un mechón de -- grandes cilios caudales y una boca desproporcionalmente grande para el tamaño del cuerpo.

Esta especie fue descrita por Perty en 1852 como la especie tipo del género Cinetochilum. Kahl (1930-35) describe de nuevo esta especie además de otras dos especies del mismo género. La descripción de Kahl -- se refiere a una estirpe de C. margaritaceum que contiene zooclorelas -- en su interior, hecho que no vuelve a observar ningún autor posterior. Estas dos descripciones están hechas sobre observaciones de los organismos en vivo y es difícil definir incluso las características del género

Gelei en 1940 hace un estudio bastante completo de la morfología de esta misma especie basándose en la observación de ejemplares impregnados según diversos métodos argénticos. (Gelei, J y Horvath, 1931 y -- Gelei, J., 1935) que se centra en particular en la descripción del sistema argéntofilo o "Neuronemesystem". Gelei ha estudiado dos razas de esta especie, una más pequeña con 19 (o raramente 20) cinetias, y otra -- más grande con 22 cinetias que mide  $40\mu$  de largo por  $25\mu$  de ancho. Esta última es en la que basa toda la descripción y a la que corresponden los esquemas y la mayoría de las figuras. La descripción y las figuras se corresponden perfectamente con las características de nuestra propia especie aunque es precisamente una estirpe con 19 cinetias somáticas -- la que nosotros hemos estudiado.

Gelei observa muchos detalles morfológicos en U. margaritaceum, - incluso de las estructuras bucales, que identifican la especie con bastante precisión y que ni siquiera son descritos por autores posteriores, a pesar de que en general los métodos de impregnación argéntica que ponen de manifiesto el sistema argentófilo enmascaran en gran medida la infraciliación de las estructuras ciliares.

En la especie descrita por Gelei las 22 cinetias somáticas comprenden, además de 20 cinetias bipolares, dos cortas cinetias postbucales de unos cinco a siete cinetosomas. El orden de numeración de las cinetias - que utiliza este autor es el opuesto al que se utiliza actualmente ya - que empieza por la cinetia postbucal que se encuentra a la derecha de -- la boca y continúa por la cinetia postbucal izquierda- que seria la últi ma según nuestra numeración, ya que nosotros numeramos las cinetias de - derecha a izquierda al contrario que Gelei. Realmente, la especie de - - Gelei tiene 21 cinetias somáticas y no 22, ya que una de ellas forma par te de las estructuras bucales como hemos visto durante el proceso estomg togenético.

En lo que se refiere a la infraciliación de los cilios que forman el mechón caudal característico de este organismo, Gelei observa acertadamente que estos cinetosomas forman parte de las cinetias primera y segunda, que se alargan invadiendo el polo posterior. Pero además considera que el cinetosoma del ciclo caudal terminal, procede de la cinetia - número 17, observación que basa en las imágenes del sistema de líneas ar gentófilas en las que se observan unas líneas que unen este cinetosoma con las cinetias decimoséptima y novena, y que en cambio no presentan -- ninguna línea argentófila entre este cinetosoma y el cinetosoma contiguo de la cinetia 2. Esta interpretación es incorrecta ya que nosotros vemos con claridad que los cinetosomas que invaden el casquete posterior proce den solamente de la primera y segunda cinetias, siendo los de la segunda

cinetia los que alcanzan el polo sobrepasándolo por la parte dorsal; esta observación nuestra se corrobora en las imágenes de los últimos estados de la morfogénesis de este ciliado donde se aprecia la generación de estas dos cinetias.

Como ya hemos dicho anteriormente, y aquí se vuelve a poner de manifiesto, las líneas del sistema argentófilo no parecen corresponder a ninguna estructura propiamente dicha aunque normalmente corren paralelas a las cinetias, sino que son artefactos que confunden las observaciones de la infraciliación en los ciliados, enmascarando las estructuras cinetosómicas.

Las estructuras bucales de Cinetochilum margaritaceum están representadas por una haplocinetia semicircular y tres policinetias alargadas. En la haplocinetia Gelei no observa la estructura típica en esticodiada de cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo, estructura que realmente no se aprecia en sus fotografías, donde la haplocinetia está representada por una gruesa línea continua. Las policinetias tampoco se precisan bien y en su esquema aparecen como tres membranelas alargadas dispuestas en sentido longitudinal que se curvan paralelamente a la haplocinetia, de longitud semejante las tres. Las policinetias 1 y 2 parecen estar formadas por tres filas de cinetosomas cada una mientras que la tercera policinetia comprende 1 ó quizás 2 filas de cinetosomas.

En nuestra especie la infraciliación de la policinetia varía en gran medida de la que describe Gelei en su estudio. La policinetia 1 es bastante grande y algo más largo que la policinetia 2, ambas están formadas por tres filas de cinetosomas dispuestas en sentido oblicuo al eje del animal. En el extremo cercano a la haplocinetia la disposición de los cinetosomas es algo irregular, lo que les confiere una forma característica. La policinetia 3, a diferencia de las otras dos, es mas pequeña

y de forma trapezoidal distinguiéndose mucho de la policineta 3 que se describe en el trabajo de Gelei, que es alargada y de forma semejante a las policinetas 1 y 2. Probablemente esta diferencia no corresponde a una morfología distinta entre ambas especies, sino que se debe a la poca precisión que muestran las preparaciones de Gelei en lo que se refiere a las estructuras bucales; la tercera policineta no se aprecia casi en las fotografías y está además en el fondo de la cavidad bucal y tapada por las costillas orales que salen de la haplocinetia, así que probablemente no ha podido observar bien su estructura.

En conjunto el organismo que describe Gelei, con pocas diferencias parece ser el mismo ciliado estudiado por nosotros. En muchos aspectos - sus observaciones son muy detalladas y precisan estructuras peculiares que se corresponden a las de nuestro organismo.

Posteriormente Jankowsky (1968), hace un nuevo estudio morfológico en la especie C. margaritaceum, comparando además los géneros Cinetochilum y Sathrophilus para establecer su estatus taxonómico y sus afinidades morfológicas y filogenéticas.

La especie del trabajo de Jankowsky presenta 21 ó 22 meridianos ciliares pero no se precisa su tamaño. La estructura de la infraciliación está descrita según se observa en ejemplares impregnados según el método de Klein que, según se aprecia en las fotografías al menos, dan imágenes muy poco precisas donde no se distingue bien ni la infraciliación somática ni la de las estructuras bucales. Sin embargo, el esquema de Cinetochilum margaritaceum detalla la disposición de las cinetias meridianas - que dejan un casquete apical desnudo de forma oval inclinado hacia el lado dorsal. En el esquema se indica la presencia de una corta cinetia post bucal subecuatorial situada a la izquierda de la abertura del citostoma, pero en cambio no observa la cinetia postoral, también subecuatorial, que se encuentra debajo de la haplocinetia y a la derecha de la boca. Tampoco

co los cinetosomas del mechón de cilios caudales están indicados en este trabajo. Los cinetosomas de las cinetias somáticas son dobles observándose se unos gránulos impregnados entre los cinetosomas de cada cinetia que corresponden a los sacos parasómicos.

La infraciliación de la boca está constituida por la haplocinetia, que rodea el citostoma por su derecha formada por una hilera de cinetosomas dobles y de tres policinetias a su izquierda de forma y tamaño semejantes a las que hemos observado en nuestra especie.

Ni en las figuras ni en el esquema se pueden distinguir los cinetosomas que componen la infraciliación de las policinetias, viéndose únicamente las placas que forman la base de las membranelas intensamente impregnadas, lo cual nos impide comparar con detalle su estructura con la de las policinetias del organismo que hemos estudiado. Sin embargo por su forma y disposición parecen ser semejantes en ambos organismos.

En este trabajo Jankowsky compara la especie Cinetochilum margaritaceum con la especie Sathrophilus muscorum de Thompson y Cone (1961 b), a la que considera perteneciente al género Cinetochilum por lo que le adjudica el nombre de Cinetochilum muscorum.

Según Jankowsky las características distintivas del género Cinetochilum son la posesión de un cuerpo aplanado y de pequeño tamaño; estructuras bucales desproporcionadamente grandes del tipo tetrahiménido y pequeño número de cinecias somáticas. Esta identificación es demasiado general y breve, y no incluye la descripción de las estructuras bucales, quedando muy poco definida, ya que podrían incluirse individuos pertenecientes a otros géneros que comparten las mismas características.

En un trabajo mas moderno, de Puytorac y col. (1974), vuelven a -

tratar de la especie Cinetochilum margaritaceum revisando brevemente su morfología y describen la morfogénesis de bipartición en esta especie basándose en las observaciones de un estudio anterior de Grolière y Detcheva (1973), haciendo además un estudio de la ultraestructura de este ciliado.

Las observaciones morfológicas y de la estomatogénesis se basan en especímenes impregnados por el método de Chatton y Lwoff y por el método del protargol de Bodian modificado por Tuffrau. Este organismo, cuyas medidas no se especifican, "... tiene 19 cinetias somáticas, de las cuales la decimonovena está situada a la izquierda y debajo del citostoma sin llegar al ecuador del ciliado. El polo anterior es un casquete desnudo mientras que el mechón de cilios posteriores se inserta en 4 cinetosomas alineados en una fila que queda dentro del área antipical, delimitada por un círculo argentófilo abierto que une los extremos de 17 cinetias".

Como vemos estos autores vuelven a hacer énfasis en la descripción del sistema argentófilo que se pone de manifiesto en las preparaciones con el método de Chatton y Lwoff, y como es frecuente, les conduce a interpretaciones erróneas como en el caso de la descripción de los cinetosomas del mechón de cilios caudales donde no observan su relación con los cinetosomas de la segunda cinetia meridiana y consideran que son cilios independientes. En nuestras preparaciones tenemos la ventaja de que también se ponen de manifiesto los cinetosomas y como normalmente se dirigen hacia el cinetosoma anterior de la misma cinetia, incluso alcanzándolo frecuentemente, prácticamente nos "dibujan" las cinetias somáticas. Sin embargo considerando que estos autores han estudiado también los procesos morfogenéticos donde, justamente antes de la erosión celular se puede observar perfectamente el origen de los cinetosomas caudales, resulta sorprendente su confusión.

La ciliación bucal, según este trabajo, "... está formada por una

haplocinetia en zig-zag de dos hileras de cinetosomas, una gran membrana la, una con tres filas de cinetosomas, igual que las membranelas 2 y 3, - ésta última muy pequeña. En el extremo de la haplocinetia, 3 cinetosomas representan un escutico y los 8 cinetosomas ciliados subyacentes a la - curvatura posterior de la haplocinetia constituyen una escuticocinetia, como demuestra el estudio de los procesos estomatogénicos. A la izquierda de la haplocinetia, debajo de las membranelas, se ponen de manifiesto de 22 a 25 crestas o costillas orales".

Estas observaciones están complementadas por el estudio ultraestructural que indica que la fila externa de cinetosomas de la haplocinetia - es ciliada, siendo en cambio los cinetosomas internos desnudos. Los cinetosomas de cada par están unidos entre sí y a los cinetosomas contiguos por puentes microfibrilares. Uno de los cinetosomas de cada par es portador de fibras postciliares (suponemos que se trata del cinetosoma posterior del par, el que queda en contacto con la cavidad bucofaríngea, aunque no lo especifican).

En nuestra especie de haplocinetia tiene la misma estructura que en la especie descrita por de Puytorac y col., aunque parece ser mas pequeña, como el resto de las estructuras bucales. También coincide la escuticocinetia que es la fila de cinetosomas que se encuentra a la derecha y por debajo de la curva de la haplocinetia, que es la estructura que hemos llamado mas genéricamente el segmento C de la haplocinetia, cuyo origen como veremos mas adelante es el escutico, pero tiene un número ligeramente menor de cinetosomas. La haplocinetia de Cinetochilum está representada solamente por los segmentos B y C según la terminología de Small. El segmento A no está representado en este organismo ya que toda la parte - anterior de la haplocinetia corresponde a una esticodiada de cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo y es ciliada en toda su longitud.

La especie de de Puytorac y col. tiene además "en la extremidad de la haplocinetia tres cinetosomas que representan el escutico", cinetosomas que se pueden ver en el esquema formando un triángulo en el extremo de la haplocinetia. Estos cinetosomas tienen su origen efectivamente en el escutico. Nosotros no vemos en nuestro organismo estos tres cinetosomas, sino solamente uno, que se desprende un poco del extremo de la haplocinetia y en ocasiones dos, que forman una pareja un poco desviada y a continuación de la haplocinetia. Estos cinetosomas se ven muy bien en algunos ejemplares pero en otros pasan inadvertidos, ya que realmente se encuentran formando casi una estructura continua con los cinetosomas de la haplocinetia. Se pueden, y deben considerar como otro de los grupos de cinetosomas que forman parte del segmento C de la haplocinetia.

Además nosotros vemos otro par de cinetosomas situado a la izquierda de la boca y debajo del ecuador que podría corresponderse con el grupo izquierdo de cinetosomas del segmento C de la haplocinetia (como en Uronema marinum) o con la escuticocinetia izquierda (en Sathrophilus), cuyo origen y participación durante la estomatogénesis analizaremos cuando discutamos el capítulo de la morfogénesis. Estos cinetosomas no aparecen en la especie estudiada por los autores franceses, lo cual nos parece muy raro porque es una estructura muy constante, no sólo en esta especie sino en muchos escuticociliados y es imposible de creer esta variabilidad en organismos tan afines. Pudiera ser que estos sean los cinetosomas que describen a continuación de la haplocinetia como cinetosomas del escutico, pero dada su posición también es bastante dudoso. Es inevitable el reproche a estos autores por no incluir ninguna figura del ciliado en cuestión, permitiéndonos únicamente la interpretación de los esquemas, que naturalmente ya son, a su vez, producto de una interpretación. Aunque los esquemas son de gran utilidad para la simplificación y la interpretación del proceso, dejan de ser válidos sino van acompañados de las figuras correspondientes, que como deseáramos en este caso, permiten la

corroboración de la interpretación esquemática. Nos quedamos con la duda de si hay verdaderamente una diferencia entre ambas estirpes o, si sencillamente esta corta cinetia no se tomó en cuenta o no se observó debidamente.

En conjunto, la descripción del organismo de De Puytorac y col. y el estudio detallado del esquema que se incluye en el trabajo de dichos autores como principal base de comparación, ya que no especifican el número de cinetosomas que componen las estructuras de este ciliado en el texto y, considerando que como parece ser un esquema hecho por el sistema de la cámara clara, puede representar las estructuras tal y como se presentan en la realidad, nos indica que la especie en cuestión tiene en general una composición cinetosómica mas abundante en lo que respecta a las estructuras bucales y quizá también, aunque en menor grado, a las estructuras somáticas.

En nuestra especie la haplocinetia está formada por un total de 21 a 32 pares de cinetosomas, número que aunque no está especificado parece ser mucho mayor en la especie francesa. El número de costillas orales, estructura muy característica en algunos miembros del orden, si está especificada en cambio, variando en número de 22 a 25, mientras que en la que aquí se estudio, varía de 10 a 11 solamente. Por otra parte, la escuticocinetia derecha es también, aunque muy ligeramente, mayor, ya que comprende 8 cinetosomas según se describe en el texto, mientras que en el organismo encontrado por nosotros, son 7 los cinetosomas que invariablemente componen esta escuticocinetia.

Estos datos comparativos, aunque deben ser tomados con toda cautela por todo lo anteriormente expuesto, parecen indicar unas ligeras diferencias entre el organismo estudiado por de Puytorac y col. y el nuestro lo que por otra parte era de esperar, tratándose de estirpes de localidades geográficas distintas.

#### 4.9 ESTOMATOGENESIS EN CINETOCHILUM MARGARITACEUM

La estomatogénesis de Cinetochilum margaritaceum, ha sido estudiada por De Puytorac y col. basándose en la observación de preparaciones im -  
pregnadas por el método del protargol y aunque está descrita brevemente,  
presentan varios esquemas de gran utilidad a efectos comparativos.

Según dichos autores en esta especie "la estomatogénesis comienza -  
por el desdoblamiento de los cinetosomas de la escuticocinetia que condu-  
ce a la producción de dos filas paralelas de cinetosomas. Al mismo tiem-  
po, los cinetosomas del escutico se multiplican y la haplocinetia se des-  
dobla de la misma manera en toda su longitud quedando dos filas de cine-  
tosomas separadas y paralelas. Cada una de las filas producidas por la -  
escuticocinetia se convierte en una fila doble".

En nuestras preparaciones se observa que efectivamente, tal y como  
dicen De Puytorac y col., el primer síntoma de la estomatogénesis que se  
manifiesta, es la proliferación de los cinetosomas proximales de la escu-  
ticocinetia a semejanza de lo que ocurre en Sathrophilus, dividiéndose -  
también y simultáneamente el cinetosoma anterior del par de cinetosomas  
que forman la escuticocinetia izquierda. Lo que, por el contrario, no -  
ocurre en nuestra especie es que se formen dos filas dobles a partir de  
la escuticocinetia, sino que vemos que, una vez duplicados, los cinetoso-  
mas de la escuticocinetia derecha emigran hacia la izquierda a partir del  
segundo par quedando debajo y a la derecha de los cinetosomas de la escu-  
ticocinetia izquierda cuatro pares de cinetosomas mientras que el prime-  
ro y el sexto se quedan localizados a la izquierda, en su posición origi-  
nal mas o menos. El último cinetosoma de la escuticocinetia derecha pare-  
ce no dividirse y el par anterior aparece un poco después como una fila  
de 3 cinetosomas.

En este estado todavía no se pueden diferenciar los esbozos de las

policinetias, como ocurre en el caso del estudio ya mencionado, sino que se aprecian unos 8 pares de cinetosomas dispuestos desordenadamente que sólo después de la proliferación y emigración de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia, se organizan en tres grupos de cinetosomas ordenados paralelamente uno encima de otro.

En nuestro ciliado, la división de la haplocinetia no ocurre simultáneamente en toda su longitud, primero se dividen los cinetosomas de la mitad posterior y se separan formando una fila de cinetosomas paralela y a la derecha de la haplocinetia, que se desliza en sentido posterior y - que vuelve a duplicar sus cinetosomas quedando como una doble fila mientras los cinetosomas anteriores de la haplocinetia se dividen, separándose a su vez.

Según la descripción de De Puytorac y col., el campo cinetosómico - que procede del escutico primero "... se dispone en dos filas regulares y luego se fragmenta en tres segmentos, dos de los cuales se yuxtaponen a los esbozos de las membranelas 2 y 3 respectivamente y el tercero queda - cerca del extremo de la fila de cinetosomas recién formada a partir de la haplocinetia". Es decir, que según estas observaciones, los cinetosomas que proceden de la proliferación del segmento izquierdo del escutico, participan en la formación de las tres policinetias sumándose a los primordios de las policinetias por el lado izquierdo. En nuestra opinión esta observación corresponde a una imagen que se encuentra frecuentemente no sólo en Cinetochilum, sino en otras especies de escuticociliados y que - representa una fase posterior de la estomatogénesis donde unos cuantos - pares de cinetosomas se desprenden de los primordios de las policinetias emigrando en sentido posterior, reabsorbiéndose posteriormente, cuando - se forma el nuevo citostoma. Para nosotros, los cinetosomas del escutico se dividen y quedan cerca de la haplocinetia formando parte, después, del grupo de cinetosomas que se desprende de la parte terminal de la misma,

grupo que constituirá el primordio de la policinetia 1, lo cual coincide con el final de este párrafo de De Puytorac y col., puesto que, según dice el texto, "... el tercer segmento queda próximo al extremo posterior de la haplocinetia donde la fila externa de cinetosomas ha formado una nueva fila suplementaria y después otra más".

Como estos autores no toman en consideración los cinetosomas que están a la izquierda del escutico, ya que según parece no los han observado, y estos cinetosomas también sufren una división emigrando el par posterior hacia abajo junto con los cinetosomas de los primordios de las policinetias, pueden haberlos confundido con los cinetosomas producto de la división de los cinetosomas del escutico.

La división de la haplocinetia que, como señalan estos autores se desdobra en toda su longitud separándose luego la haplocinetia hija, "... se escinde en dos partes: la anterior, ahora formada por dos hileras de cinetosomas en fila, y la extremidad posterior constituida por tres filas de cinetosomas y yuxtapuesta al tercer segmento del escutico. El segmento anterior de la haplocinetia desciende a la derecha de las membranelas del opisto previamente constituidas, se estira y se adelgaza en una haplocinetia donde la parte posterior está formada por tres filas de cinetosomas. La tercera fila se separa de la haplocinetia y queda pegada a ella por el extremo (...) El gancho del escutico se desprende y va a ser el origen del escutico y de la escuticocinetia después de la regresión de algunos cinetosomas. La escuticocinetia no es, pues, propiamente somática".

En nuestra estirpe la haplocinetia divide sus cinetosomas distinguiéndose los segmentos anterior y posterior por un comportamiento y destino final diferentes. Los cinetosomas del segmento posterior se dividen y separan más rápidamente, produciendo la formación de una banda de unos 13 cinetosomas de largo y tres cinetosomas de altura. Este es el primor-

dio de la policinetia 1, que se dispone debajo de la parte posterior de la haplocinetia y paralelamente y arriba de los primordios de las policinetias 2 y 3, que se organizan también en dos bandas paralelas a partir de los cinetosomas procedentes de la escuticocinetia y del escutico. Los 12 o 14 cinetosomas anteriores de la haplocinetia se desdoblan en lo que va a ser el primordio de la haplocinetia del opisto.

La formación del gancho del escutico se describe en el trabajo de - de Puytorac de forma sumamente breve indicándose sólomente "... la separación de la tercera fila de cinetosomas de la parte posterior de la haplocinetia en un gancho del escutico evidenciado". Según nuestras observaciones la formación del gancho del escutico se efectúa en ambos tomones cuando ya está organizada la estructuratetrahiménida de las dos bocas con los cuatro primordios perfectamente definidos. Se forma primero en el protero, dividiéndose los cinetosomas subterminales de la haplocinetia, que está ahora formada por una sola fila de cinetosomas, formando una fila de 7 cinetosomas que se separa y emigra posteriormente; estos cinetosomas constituirán la escuticocinetia. Un poco después se dividen los dos cinetosomas terminales que quedan en una posición muy cercana al extremo de la haplocinetia y a la izquierda del extremo de ésta.

En Cinetochilum margaritaceum nosotros hemos observado que el esbozo de la haplocinetia del opisto tiene una formación terminal distinta a la que hemos observado en otros escuticociliados. Consiste en un engrosamiento de la extremidad posterior donde se observa una formación cuadrangular de unos 9 cinetosomas que parece más bien pertenecer al primordio de una policinetia que al primordio de la haplocinetia. Es como si se hubieran separado incorrectamente los dos fragmentos de la "haplocinetia hija", - arrastrando consigo el segmento anterior (que es el que dará origen a la haplocinetia del opisto), algunos de los primeros cinetosomas del segmento posterior que en realidad corresponden a los dos del primordio de la

policinetia 1. Este grupo de cinetosomas parece separarse del extremo de la haplocinetia en cuanto se va a formar el gancho del escutico y aparentemente se reabsorben sin participar en la formación de ninguna estructura ciliar. En esta fase del desarrollo del protero se puede hacer una interpretación definitiva de las estructuras postbucles del trofote, en cuanto a su procedencia, posición y función gracias al esquematismo de las imágenes de las fotografías: 1). A la derecha de la haplocinetia queda constituida la escuticocinetia (derecha); procede del gancho del escutico y origina durante la estomatogénesis el primordio de la policinetia 3 y parte del primordio de la policinetia segunda. 2). A la izquierda del extremo de la haplocinetia casi a continuación pero un poco separados quedan 2 cinetosomas que representan el vestigio del escutico y corresponden a lo que los franceses llaman escutico; proceden también del gancho del escutico, concretamente de los dos cinetosomas extremos de la haplocinetia y son estomatogénicos participando en la formación de la policinetia 2. 3) Hay otro par de cinetosomas que son dobles en el trofote, más a la izquierda que los anteriores, dispuestos en sentido oblicuo como una corta cinetia paralelo a las cinetias somáticas contiguas; su origen es somático, procede de la división de los mismos cinetosomas de la célula original y no participan en la formación de las estructuras bucales propiamente, aunque su actividad proliferativa coincide en el tiempo y en el espacio con la formación de los primordios de las policinetias con fundiéndose sus cinetosomas con el grupo de cinetosomas estomatogénicos. Este par de cinetosomas no puede considerarse como una cinetia, aunque sea de carácter vestigial, estrictamente somática ya que no son portadores de fibras cinetodésmicas como se puede apreciar en nuestras imágenes y en los ciliados se ha comprobado que la presencia o no de fibra cinetodésmica es un carácter diferencial de los cinetosomas somáticos y de los cinetosomas de las estructuras bucales. 4) Más a la izquierda queda una corta cinetia somática subecuatorial que envuelve las estructuras bucales por la parte inferior izquierda; procede de la división de los cinetoso-

mas de la misma cinetia del protero.

En resumen, y siguiendo la definición de Small, la haplocinetia de Cinetochilum margaritaceum está formada por dos segmentos: el segmento B formado por una fila de 21 a 32 pares de cinetosomas dispuestos al tresbolillo, que se dispone en forma circular a la derecha de la boca y el segmento C formado por dos grupos de cinetosomas, uno a la derecha y debajo del segmento B en forma de una corta cinetia oblicua formada por seis cinetosomas dobles y un séptimo cinetosoma terminal sencillo, y otro grupo formado únicamente por dos cinetosomas localizados a la izquierda y cerca del extremo del segmento B. En este ciliado el segmento A de la haplocinetia no está representado.

#### 4.10 MORFOLOGIA DE SATHROPHILUS EDAPHICUS n. sp.

El género de la especie que nos ocupa fue creado por Stokes (1887) al describir un nuevo ciliado que denominó Saprophilus agitatedus. Corliss (1960) en una revisión de las homonimias en los protozoos ciliados cambió el nombre genérico de Saprophilus que estaba previamente ocupado por un coleóptero, por el de Sathrophilus, conservando la especie tipo S. agitatedus de Stokes. Sin embargo la descripción de Stokes carece de los datos necesarios para definir las características del género y por ello ciertos autores incluyen en el mismo, especies que parecen corresponder a otros géneros, como por ejemplo S. ovatus (Kahl, 1926) y S. granulatus (Czapic, 1968 b), que según Dragesco y Grolière, (1969), deberían pertenecer al género Tetrahymena, y la especie de Dragesco y Grolière, S. vernalis, que seguramente corresponde a un nuevo género.

Los ciliados de este género se parecen mucho a Tetrahymena al primer golpe de vista. Presentan el cuerpo de forma más o menos ovoide con el polo anterior agudo que se alarga un poco en forma de rostro durante la alimentación. La boca está situada en la parte anterior del cuerpo y está rodeada por la membrana ondulante por el lado derecho y además presenta tres membranelos o policinetias a la izquierda de la haplocinetia y por encima del cistostoma. El peristoma está un poco desplazado a la derecha de tal manera que se pueden observar fácilmente las estructuras bucales en vivo. Todas las especies de este género presentan un cilio caudal más o menos largo. Son animales pequeños que no sobrepasan los 60  $\mu$  exceptuando la especie S. vernalis de Dragesco y Golière (1969) que, como hemos dicho, es posible que no pertenezca al mismo género.

Este género incluye especies que se encuentran en aguas estancadas con tejidos vegetales y animales en descomposición; también se encuentran entre los musgos y líquenes de los árboles y en suelos vegetales.

Kahl (1926 y 1931) describe seis especies de Sathrophilus, además de la especie tipo de Stokes, pero estas descripciones se basan en observaciones de los organismos en vivo y no aportan mas datos para la identificación taxonómica que los de tamaño y número de cinetias.

La primera descripción de este género que se basa en observaciones de ejemplares impregnados con técnicas de plata, es la de Stout (1956) de Sathrophilus muscorum que es un organismo que mide entre 25 y 30  $\mu$  de largo y de 15 a 20  $\mu$  de ancho, con 15-16 cinetias meridianas. Ocho de los meridianos se juntan por la parte ventral en la sutura preoral. Presentan un cilio caudal largo. En esta especie se encuentran tricocistos. Se han encontrado quistes. Las estructuras bucales están constituidas por una membrana ondulante relativamente grande y bien desarrollada y tres membranelas "... cuyos cilios son mas cortos que los cilios del cuerpo y que los de la membrana ondulante. Las membranelas primera y segunda son mas cortas que la tercera membranela, de posición mas central, y consisten en una sola fila de cinetosomas mientras que la infraciliación de la membranela 3 está constituida por dos filas de cinetosomas".

Las observaciones de Stout no coinciden con las de Thompson y Cone (1962) sobre la misma especie, donde la membranela 1 es la mas grande, y se encuentra constituida por dos filas de cinetosomas, así como la segunda membranela también. El pequeño esquema de Stout nos hace pensar que confunde las membranelas 1 y 2 con las dos filas de cinetosomas que constituyen la membranela 2 y que en realidad no observa la membranela 1, creyendo que ésta corresponde a la primera fila de cinetosomas de la membranela 2.

Las descripciones de Thompson y Cone (1961 a, 1961 b y 1962), aunque más detalladas no aportan ningún esquema de la infraciliación bucal y las figuras, de ejemplares impregnados por el método de Chatton-Lwoff,

son poco definidas. El organismo de Thompson y Cone, mide por término medio de  $27,9 \times 17,6 \mu$  y presenta los cilios dispuestos en 16-17 cinetias meridianas. La membranela 1 es la mas grande y está constituida por dos filas de cinetosomas lo mismo que la membranela 2 que tiene una forma peculiar con los cinetosomas del extremo anterior dirigidos posteriormente. La membranela 3 es de forma irregular.

Posteriormente Buitkamp (1977) vuelve a describir la infraciliación de la misma especie impregnada según el método del Protargol. La especie de Buitkamp mide de  $25$  a  $35 \mu$  y presenta 15 cinetias meridianas; los cinetosomas anteriores de las cinetias somáticas son dobles. Las estructuras bucales están representadas por la membrana ondulante en forma de esticodiada donde los cinetosomas dobles se disponen al tresbolillo. Las membranelas son mas bien largas y estrechas; la membranela 1 está constituida por tres hileras de cinetosomas; la membranela 2 también está compuesta por 3 filas de cinetosomas pero es un poco mas corta; la membranela 3 es mas pequeña y de forma de trapecio. Presenta una cinetia postbucal a la derecha de la membrana ondulante y unos cuantos cinetosomas dispuestos a continuación de la esticodiada que representan al escutico.

Aunque no lo describe en el texto, se puede observar en el esquema que aparece en el trabajo de Buitkamp que, además de la cinetia postoral derecha presenta una corta cinetia postoral izquierda dispuesta a la izquierda de los cinetosomas que se indican como escutico y paralelamente a la última cinetia somática.

A pesar de que Sathrophilus muscorum es la especie del género que más se acerca a la estudiada por nosotros en cuanto al tamaño y número de cinetias se refiere, ya que todas las demás son mayores (cuadro III); la infraciliación de las estructuras bucales y, en particular la de las membranelas o policinetias, no nos permite considerarlas como la misma -

CUADRO III

	Tamaño	Nº cinetias	Nº cinetias postorales	Infraciliación de las membranelas
<i>S. muscorum</i> Stout, 1956	25 - 30 $\mu$ x 15 - 20 $\mu$	15 - 16	1	M1 = 1 fila de cinetosomas M2 = 1 fila de cinetosomas M3 = 2 filas de cinetosomas (es la más grande)
<i>S. muscorum</i> Thompson y Cone, 1962	27.9 $\mu$ x 17.6 $\mu$	16 - 17	1	M1 = 2 filas de cinetosomas (es la más grande) M2 = 2 filas de cinetosomas M3 = irregular
<i>S. muscorum</i> Buitkamp, 1977	25 - 35 $\mu$	15	2 + 1	M1 = 3 filas de cinetosomas M2 = 3 filas de cinetosomas M3 = 3 filas de cinetosomas (triangular)
<i>S. agitatus</i> Stokes, 1837	40 - 50 $\mu$	24 - 26		
<i>S. putrinus</i> Czapic, 1968 b	30 - 45 $\mu$	23 - 25	1	
<i>S. ovatus</i> Czapic, 1968 b	40 - 50 $\mu$	19 - 20	} <i>Tetrahymena</i> ?	
<i>S. granulatus</i> Czapic, 1968 b	50 - 60 $\mu$	21 - 22		
<i>S. vernalis</i> Dragesco y Grolière, 1969	71 - 122 $\mu$ x 22 - 50 $\mu$	31 - 34	3 + 1	M1 = 4 filas de cinetosomas M2 = 4-5 filas cinetosomas M3 = 2-3 filas cinetosomas
<i>S. hovaseii</i> Grolière, 1975	45 - 55 $\mu$ x 28 - 32 $\mu$	27 - 29	3 + 1	M1 = 3 filas de cinetosomas M2 = 3 filas de cinetosomas M3 = 1 fila + 2 cinetosomas
<i>S. edaphicus</i> n.sp. Téllez, 1980	22 - 30 $\mu$ x 21 - 25 $\mu$ (28 $\mu$ )	12	2 + 1	M1 = 3 filas de 6 cinetosomas M2 = 2 filas de 6 " + 1 fila de 5 " M3 = 3 filas de 5 "

especie. En nuestra especie las tres policinetias son de forma rectangular y están formadas todas ellas, por tres filas de cinetosomas, además las policinetias 1 y 2 son mucho más cortas que en S. muscorum. En el S. muscorum de Stokes (1887), la policinetia 3 es la mas larga de todas, al contrario de lo que ocurre en nuestra especie donde la policinetia 3 es la mas corta. En la estirpe descrita por Thompson y Cone (1962), tanto la primera como la segunda membranela están constituidas por dos filas de cinetosomas únicamente. La especie de Buitkamp es la que mas se asemeja a nuestra propia especie, pero tampoco la forma y tamaño de las membranelas coincide ya que en la primera especie las dos primeras son mas largas, estando además localizadas en una posición mas posterior que en la especie aquí estudiada.

Las otras especies de Sathrophilus tampoco son identificables con nuestro organismo. La descripción de la especie tipo de Stokes (1887) S. agitatus, no aporta ningún detalle de las estructuras bucales; además su tamaño -de 40 a 50  $\mu$ - y el número de cinetias meridianas -de 24 a 26 - nos obliga a descartarla como identificable con nuestra especie.

La especie S. putrinus de Kahl (1926) aunque es mas pequeña, ya que mide de 30 a 40  $\mu$ , presenta un número de meridianos somáticos mucho mayor, tiene de 23 a 25 meridianos que comparados con los 12 meridianos de la especie en cuestión, resulta ser una diferencia muy significativa.

Las especies S. ovatus (Kahl, 1926) y S. granulatus (Czapic, 1968 b) tampoco las tomamos en cuenta, ya que estas dos especies parecen corresponderse mejor con el género Tetrahymena.

Vuxanovici (1962) describe brevemente otra especie, S. elongatus, pero es también de mayor tamaño que la nuestra y es tan breve su descripción que carece de detalles suficientes para permitirnos la comparación

con la especie objeto de estudio.

La especie descrita por Dragesco y Grolière (1969), S. vernalis, es muy distinta de la nuestra además de que probablemente pertenece a un nuevo género, aunque los autores no consideraron oportuno separarla hasta conocer las características de la infraciliación de otras especies del género, en la mayoría de las cuales no están aún descritas. Es de tamaño mucho mas mayor que nuestra especie -de  $90 \mu$  como media, comparado con las  $28 \mu$  de nuestra especie- y también mayor número de meridianos -de 31 a 34 respecto a 12- teniendo también la membrana par-oral y las polícinetias de mayor tamaño. Sin embargo en esta descripción se mencionan -por primera vez las tres cinetias postorales que nosotros encontramos -también en la especie que hemos estudiado: "Tres cinetias ventrales centrales terminan brúscamente al nivel del borde inferior de la abertura bucal: dos a la izquierda y otra a la derecha de la línea argentófila -postbucal". La observación de los esquemas y las figuras de este trabajo nos indican que estas estructuras, aunque algo diferentes, son probablemente homólogas a las que encontramos en la especie encontrada por nosotros. Sin embargo, las tres cinetias postorales de la especie de Dragesco y Grolière son comparables sólo a las cinetias postoral derecha e izquierda de nuestra especie, porque la cinetia postoral media corresponde en realidad a los cinetosomas del escutico de S. vernalis, que también están presentes aunque no en forma de cinetia sino como unos cuantos cinetosomas desordenados a continuación del extremo de la haplocinetia. La cinetia postoral mas izquierda de Sathrophilus vernalis tiene un aspecto muy semejante a las cinetias somáticas, mientras que las otras 2 presentan cinetosomas dobles en toda su longitud y parecen ser diferentes.

De nuevo Grolière (1975) , esta vez como único autor, describe -una especie desconocida de Sathrophilus, S. hovassei, que se caracteriza por su forma alargada y cilíndrica. Aunque su tamaño no es mucho mayor

que el de nuestra especie, el número de cinetias meridianas sí lo es, ya que varía de 27 a 29, mientras que en nuestro ciliado tiene un número fijo de 12 como hemos dicho. La infraciliación de las estructuras bucales también difiere mucho de la que se observa en la especie que hemos estudiado, pareciéndose en cambio por su forma, bastante a las de S. vernalis.

A pesar de las discrepancias indicadas, encontramos muchas características comunes entre nuestra especie y las especies S. muscorum de Buitkamp y S. hovassei de Grolière en lo que se refiere a la infraciliación, tal y como se observa en estas dos especies en preparaciones impregnadas por el método del protargol y en nuestras imágenes que son impregnaciones argénticas con el método de Fernández-Galiano. Los cilios somáticos se disponen en cinetias meridianas que no alcanzan el polo anterior del cuerpo dejando un casquete desnudo de forma más o menos oval. Las primeras cinetias somáticas presentan una característica que parece peculiar de nuestro organismo, o que al menos no ha sido descrita en otras especies de Sathrophilus; esta es la ruptura de los segmentos anteriores de las tres primeras cinetias somáticas, más acentuada en la primera cinetia, cuyos dos primeros cinetosomas quedan separados por un espacio del resto de los cinetosomas de la cinetia y se sitúan por encima de la parte anterior de la membrana ondulante pareciendo una estructura asociada a ella. Esta característica la encontramos también en los géneros Dexiotricha y Loxocephalus, que son representantes de la familia Loxocephalidae, familia muy relacionada a la familia Cinetochilidae que agrupa entre otros al género que nos ocupa. En Loxocephalus y Dexiotricha (Jankowsky, 1964), la primera cinetia meridiana se encuentra formada por dos segmentos perfectamente distinguibles en las preparaciones de plata; el segmento anterior, representado por unos 8 ó 9 cinetosomas que forman una fila continua, muy fuertemente impregnada, se coloca por encima de la haplocinetia y en posición ligeramente oblicua respecto a las otras cinetias. Y en algunas especies de Dexiotricha (D. roikovi y D. colpidiopsis, por

ejemplo) y en todas las de Loxocephalus está separado por un espacio del segmento restante de la cinetia. Los cinetosomas anteriores de las cinetias somáticas son dobles. Presentan dos cinetias postorales y además de los cinetosomas del escutico. Los cinetosomas de las cinetias postorales son dobles. La membrana ondulante se presenta en forma característica de una esticodiada constituido por cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo. En todos estos casos encontramos presentes unas costillas bucales las "oral ribs", que salen de los cinetosomas interiores de la esticodiada en sus dos tercios (al menos) posteriores.

Teniendo en cuenta que las dos especies citadas son las que están descritas con mayor detalle sobre todo en lo que respecta a las características de la infraciliación exceptuando la especie S.vernalis que es - mucho mas grande y diferente pero que también comparte algunas de las características mencionadas, podemos considerar justificado el incluir la especie de la que estamos tratando, en el género Sathrophilus.

Dado que el ciliado que aquí se estudia no puede identificarse con ninguna de las especies anteriormente descritas del género Sathrophilus, (cuadro III) creemos apropiado considerarlo como perteneciente a una nueva especie que denominaremos S.edaphicus en atención al hábitat donde fue encontrado y que parece además, ser común en las especies de este género.

Las características que identificarían la nueva especie serían: 1) un pequeño tamaño que varía entre las 22 y las 30  $\mu$  de largo y entre 21 y 25  $\mu$  de ancho; 2) el reducido número de cinetias meridianas, que es un número fijo de 12, mucho menor que en las demás especies; 3) las cinetias meridianas están constituidas por 9 a 12 cinetosomas, siendo los cinetosomas anteriores, siempre dobles; 4) las cinetias somáticas no alcanzan el polo por la parte anterior dejando un casquete apical desnudo de forma -

oval; 5) la membrana ondulante se presenta en forma de una esticodiada típica con 9 pares de cinetosomas dispuestos al tresbolillo; 6) las policinetias, de forma mas o menos rectangular están formadas por tres cinetias cada una, con 4 ó 6 cinetosomas por cinetia; 7) presenta tres cortas cinetias postorales: una cinetia derecha constituida por 6 ó 7 cinetosomas dobles, una media formada por dos cinetosomas también dobles, y una izquierda con dos cinetosomas dobles también.

#### 4.11 MORFOGENESIS EN EL GENERO SATHROPHILUS

El estudio de la estomatogénesis en estos ciliados es muy importante para identificar la naturaleza de las cinetias postorales y su papel. Si es que lo tienen, en la formación de las nuevas estructuras bucales. A las cinetias postorales se les adjudica el papel de meridiano director y de vestigio del escutico, pero es necesario observar su comportamiento - durante la estomatogénesis y su origen para definir adecuadamente sus homologías.

Los únicos estudios realizados sobre la estomatogénesis en este género son dos de Grolière, que describe la estomatogénesis de S. vernalis según se aprecian estos procesos en ejemplares impregnados de la técnica de Chatton y Lwoff. (Grolière, 1973) primeramente y con un estudio posterior mas completo basado en observaciones con la técnica del proteinado de plata modificada por Tuffrau (1967).

En el primer trabajo de Grolière, los procesos estomatogenéticos - de S. vernalis se describen con poco detalle debido fundamentalmente a la poca precisión de las imágenes que obtiene, que no le permiten distinguir con detalle los cinetosomas que participan en la formación de la nueva boca; según este estudio, " ... la estomatogénesis comienza con la proliferación de los cinetosomas que están en contacto con la parte terminal de la haplocinetia (que corresponde al segmento C de la haplocinetia del opisto -según los términos de Small). Esta placa de cinetosomas presenta unas pequeñas digitaciones hacia la parte anterior pero se desarrolla hacia la parte posterior para dar un campo de cinetosomas de forma triangular donde el vértice se dirige hacia el polo posterior. Simultáneamente, los cinetosomas de la cinetia postoral derecha, que también se multiplican, entran en contacto con el campo cinetosómico que procede del escutico. Este conjunto se fragmenta en varios trozos que se reorganizan en -

tres grupos principales". Según Grolière, de uno de estos grupos se diferencia un campo cinetosómico longitudinal que va a dar lugar a la haplocinetia del opisto, y no se da cuenta de la participación de la haplocinetia parental durante todo el proceso. En conjunto, las imágenes de Grolière no permiten suficiente detalle de observación ya que lo que se pone de manifiesto son manchas intensamente impregnadas donde no se distinguen los cinetosomas ni la delimitación de los campos de cinetosomas que se organizan para dar lugar a las estructuras bucales de la nueva célula. Esta descripción de la estomatogénesis resulta por tanto insuficiente, incluso al compararla con las posteriores observaciones del propio Grolière, y aporta pocos datos para comparar este proceso con nuestras propias observaciones.

Sin embargo y a pesar de las deficiencias que hemos señalado, en este estudio Grolière hace notar la participación de los cinetosomas procedentes del escutico y de las cinetias postorales como principales contribuyentes en la formación de las estructuras bucales del opisto. También identifica la estructura de la membrana par-oral como una haplocinetia constituida por una fila de cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo, características que permiten considerar a este ciliado como representante del orden de los Scuticociliatida sin ninguna duda.

Como ya hemos mencionado, Grolière (1975) vuelve a describir la estomatogénesis de la especie basándose en observaciones de ejemplares impregnados según la técnica de protargol. Esta técnica proporciona mucho mayor detalle de observación que la de Chatton y Lwoff y le permite corregir en gran medida sus observaciones anteriores. Según este estudio "... la primera parte de la estomatogénesis que se observa, es la multiplicación de los cinetosomas de la parte proximal de la cinetia postoral derecha, formándose una fila de cinetosomas de elementos aserrados. Siguen proliferando y esta fila se fragmenta emigrando los cinetosomas a -

la izquierda. Constituyen un campo cinetosómico, el campo 1, de forma triangular, esbozo de la membranela 3 del opisto".

Esta primera fase de la estomatogénesis coincide exactamente con lo que nosotros observamos en Sathrophilus edaphicus, donde los primeros cinetosomas que proliferan son los cinetosomas anteriores de la cinetia postoral derecha que forman un campo cinetosómico que se desplaza hacia la izquierda y hacia abajo, aunque en nuestra especie no es de forma triangular sino alargado e irregular, que va a dar lugar al primordio de la pólicinetia 3.

Al mismo tiempo y según la descripción de Grolière "... los cinetosomas del escutico se multiplican constituyendo una segunda placa de cinetosomas, el campo 2, que se alarga transversalmente: es el esbozo de la segunda membranela bucal del opisto". En nuestra especie también son los cinetosomas del escutico, que para nosotros corresponden a los cinetosomas de la cinetia postoral media, los que se dividen a continuación, formando un campo cinetosómico de menor número de cinetosomas que en S. vernalis, que se sitúa encima del primordio de la pólicinetia 3 constituyendo el primordio de la membranela 2.

En este estudio Grolière observa por primera vez la participación de la haplocinetia en los procesos estomatogénéticos, dando cuenta del desdoblamiento de ésta en dos filas de cinetosomas: la fila de la izquierda que llama P 1 (paroral 1) y la derecha, P 2. "Los cinetosomas de esta última se multiplican por la parte distal enseguida y después los de su compañera. La P2 se corta transversalmente para dar lugar a dos campos cinetosómicos: uno posterior que desciende hacia la izquierda de la célula por encima de los campos 1 y 2 para constituir el esbozo de la primera membranela del opisto y uno anterior que se desplaza hacia abajo por la derecha de los campos 1, 2 y 3 para formar el esbozo de la paroral.

El desdoblamiento de la haplocinetia y la participación de los cinetosomas resultantes en la formación de la haplocinetia del opisto en todos los casos y a veces también participando en la formación de los primordios de las policinetias, es un fenómeno general en todos los escuticociliados Philasterina, pero nosotros encontramos una variante en nuestra especie respecto a lo que según Grolière ocurre en Sathrophilus vernalis.

En S. edaphicus la duplicación de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia no es un proceso contínuo. En nuestra especie lo que ocurre es que se distinguen ya dos fragmentos en cuanto se produce la duplicación; primero se duplican los tres cinetosomas posteriores del segmento B que emigran hacia la izquierda y hacia abajo juntándose a los grupos de cinetosomas formados a partir del segmento C. Estos cinetosomas van a constituir un campo cinetosómico por encima de los primordios de las policinetias 2 y 3 y constituirán el primordio de la primera policinetia. Inmediatamente después se duplica el resto de los cinetosomas del segmento B, empezando los posteriores y, antes de que se dupliquen los cinetosomas mas anteriores, empiezan a separarse del extremo posterior de la haplocinetia parental, emigrando después muy rápidamente cuando se ha completado la duplicación de todos los cinetosomas, incluidos los anteriores, en sentido posterior colocándose a la derecha de los primordios de las policinetias y constituirán el primordio de la haplocinetia del opisto. Mientras emigran hacia abajo los cinetosomas de este primordio, que están formando una fila, se vuelven a dividir, pero esta vez se dividen primero los cinetosomas anteriores.

En cuanto a la formación del escutico, o mas propiamente del gancho del escutico, en S. vernalis, siempre según el trabajo de Grolière, "... los cinetosomas posteriores de la haplocinetia, que está en este momento formada por una sola fila de cinetosomas, se multiplican para dar la imá

gen del gancho del escutico característica de los escuticociliados. Este gancho del escutico es el origen del escutico y de la cinetia 1".

En S.edaphicus el proceso de formación del gancho del escutico, que ha podido ser precisado con todo detalle siguiendo nuestras imágenes en las fotografías, difiere del proceso que se describe de S.vernalis. En primer lugar, en S.edaphicus participan todos los cinetosomas de la haplocinetia tanto en el protero como en el opisto. Los cinetosomas de la haplocinetia que se dividen primero, al contrario de lo que viene ocurriendo durante todo el proceso de la estomatogénesis donde los cinetosomas de la haplocinetia se dividen en sentido posteroanterior, son los cinetosomas anteriores, que en el caso del opisto se duplican mientras el primordio de la haplocinetia emigra en sentido posterior, aún antes de que llegue a su posición definitiva; así pues, se dividen los primeros 6 ó 7 cinetosomas de las haplocinetias del protero y del opisto, se separan hacia la derecha como es habitual y emigran en sentido posterior deslizándose por la derecha de la haplocinetia y yendo a ocupar su posición definitiva, correspondiente a la de la cinetia posoral derecha. Cuando esta fila de cinetosomas alcanza en su recorrido la parte posterior de la haplocinetia es cuando aparece la imagen tradicional del gancho del escutico y en este momento se forma en el protero el segundo segmento del escutico, representado únicamente por la proliferación de los dos cinetosomas terminales de la haplocinetia. En el opisto la división de estos dos cinetosomas terminales es ligeramente más tardía y sólo aparecen cuando ya la fila que va a constituir la cinetia postoral derecha va por la mitad de su recorrido avanzando hacia el extremo posterior. Estos dos cinetosomas posteriormente emigran girando sobre el extremo de la haplocinetia en sentido contrario, a las manecillas del reloj y quedan en fila por debajo del extremo de la haplocinetia; constituyen lo que hemos llamado cinetia postoral media y son homólogos, por su origen y función, al grupo de cinetosomas que constituyen el escutico en S.vernalis.

Así pues, teniendo en cuenta su origen, las cinetias postorales de recha y media de S.edaphicus se pueden considerar como escuticocinetias y homologables a la cinetia postoral derecha y al escutico de S.vernalis. Estas estructuras corresponden en realidad al segmento C de la haplocinetia de Small que en un sentido mas ámplio incluye los cinetosomas que proceden de la haplocinetia y se disponen por debajo de ella dando lugar a parte de las estructuras bucales durante la estomatogénesis.

En resúmen, Grolière esquematiza la estomatogénesis de S.vernalis de la siguiente forma:

P (paraoral) --> M1 + P + escutico + escuticocinetia  
escutico + escuticocinetia --> M2 y M3

esquema que en rasgos generales corresponde a nuestras observaciones en S.edaphicus, pero que podría detallarse aun mas y que, siguiendo el mismo orden del proceso, podría ser como sigue:

escuticocinetia derecha (segmento C) ----> M3 y M2 en parte  
escuticocinetia media (segmento C) ----> M2  
P --> M1 + P + escuticocinetia derecha + escuticocinetia media

Ambas especies parecen seguir un proceso absolutamente semejante - salvando pequeñas diferencias. En nuestra especie todo el proceso es mas sencillo y mas fácil de seguir desde las primeras fases porque interviene un número de cinetosomas mucho menor, debido a que las estructuras bucales están también formadas por menor número de cinetosomas que en S.vernalis.

Al estudiar con detalle las figuras que aparecen en el trabajo de Grolière, hemos observado que la última fase de la estomatogénesis en S.vernalis, a punto ya de producirse la escisión celular, corresponde a un organismo semejante, por la forma y disposición de la haplocinetia y

de las escuticocinetias, al trofote de S.edaphicus.

Por el estudio de la estomatogénesis de S.edaphicus resulta evidente que la que denominamos cinetia postoral izquierda, en realidad no corresponde a una escuticocinetia. Ni se forma a partir del escutico, ni participa en la formación de las estructuras bucales del opisto. Se comporta como una cinetia somática, dividiendo sus cinetosomas durante la morfogénesis y separándose en dos segmentos, uno anterior que queda en el protero y otro posterior que emigra posteriormente hasta quedar en la misma posición en el opisto. En cambio, sí que parece corresponderse con unos cinetosomas que en otros escuticociliados que aquí se estudian, se habian considerado como formando parte del escutico o del segmento C de la haplocinetia y que aparentemente y, comparándolos con las cinetias postorales del lado izquierdo de otros organismos, deben considerarse como en este caso, cinetosomas o cinetias somáticas como discutiremos más adelante. En S. edaphicus esta cinetia está formada únicamente por dos pares de cinetosomas por lo cual pudo pensarse que formaban parte del escutico pero en cambio, en S.vernalis esta cinetia es larga y se asemeja mas a una cinetia somática como son las cinetias postbucuales de otros himenostómidos, que al formarse la boca pierden su condición bipolar quedando sólo un trozo de cinetia posoral. Sin embargo esta cinetia se distingue de las somáticas en el trofote, está formada por cinetosomas dobles y tiene el mismo aspecto que la cinetia postoral derecha y es aparentemente, distinta del resto de las cinetias somáticas.

#### 4.12 MORFOLOGIA Y MORFOGENESIS EN LA FAMILIA CINETOCHILIDAE

La afinidad entre los géneros Cinetochilum y Sathrophilus es indudable, sobre todo si tenemos en cuenta los procesos estomatogénéticos, pero en cambio sus diferencias, a pesar de que todos los autores reconocen los dos géneros como distinguibles, no están bien establecidos.

Jankowsky (1968) ya se ha preocupado por esta cuestión y trata de definir las características distintivas de los representantes del género Cinetochilum que "... son de cuerpo pequeño y aplanado; zona bucal desproporcionadamente grande con estructuras bucales del tipo Dexiotricha y Tetrahymena; pequeño número de cinetias". Por otro lado, siempre según Jankowsky, "... la especie tipo del género Sathrophilus (S. agitatus) se parece a Dexiotrichides; la descripción proporcionada por Stokes (1887), no aporta suficientes datos para su determinación y este nombre se considera "nomen nudum". Es decir, que el género Sathrophilus es un género cuya descripción no es suficientemente detallada y hace falta una diagnosis para dar validez tanto al nombre como al taxón de que se trata.

Jankowsky lleva mucha razón en lo que se refiere a la insuficiente descripción del género Sathrophilus, que probablemente debido a ello abarca especies bastante heterogéneas que no han sido descritas como géneros distintos gracias a la creciente impresión de que, si todos los ciliatólogos nos pusiéramos a "hilar muy fino", el número de, aproximadamente 1200 géneros que reconoce Corliss (1979), que es mucho menor que el que reconoce Jankowsky (1975), se vería aumentado considerablemente, aumentando al mismo tiempo la confusión taxonómica, por lo que muchos autores están de acuerdo en intentar agrupar el mayor número posible de especies en un sólo género y no, como ocurre ahora, que cerca del 50% de los géneros comprenden una única especie (Corliss, 1979), lo cual hace que se disperse el conocimiento de los ciliados, perdiéndose en los deta

lles, en vez de procurar la búsqueda de los caracteres que agrupan a los distintos organismos y estudiar sus afinidades, además de sus diferencias.

De todos modos, la diagnosis del género Cinetochilum que hace Jankowsky y que hemos reseñado arriba, no parece tampoco definir bien el género, ni su separación del género Sathrophilus, separación de la que el propio Jankowsky parece ser partidario, ya que ni siquiera menciona las características bucales y de la infraciliación.

Ambos géneros se distinguen, efectivamente, por muchas características morfológicas y de la infraciliación. En primer lugar, y quizá muy fundamentalmente, la forma de los ciliados en vivo es muy distinta; Cinetochilum es un ciliado muy peculiar por su forma y comportamiento motriz que se distingue con facilidad en las muestras en que aparece y es difícil confundirlo con ningún otro. Es un pequeño ciliado muy aplanado, casi cóncavo que, como hemos descrito ya, presenta la ciliación más desarrollada en la región ventral y posee un mechón de largos cilios caudales que le proporcionan un movimiento hacia delante discontinuo que semeja el de una cometa remontándose en el aire; las estructuras bucales están muy desarrolladas ocupando la mayor parte de la región ventral.

Por su parte el género Sathrophilus es piriforme, bastante parecido a Tetrahymena en su aspecto general, y sólo deprimido ventralmente en el área bucal que ocupa algo más del tercio anterior del cuerpo. Las estructuras bucales son muy anteriores por su localización y sobresalen, pudiéndose observar los movimientos de las membranelas cuando el animal se alimenta. En este ciliado el cilio caudal es único, más largo que los del resto del cuerpo y localizado en el polo posterior.

La infraciliación somática manifiesta algunas diferencias significativas

tivas, aunque también tiene características comunes en ambos organismos. Los cinetosomas de las cinetias somáticas, por ejemplo, son dobles, al menos en la parte anterior del cuerpo en los dos ciliados y también ambos presentan un casquete anterior desnudo de ciliación.

La diferencia mas conspicua en lo que se refiere a la ciliación somática es la relativa al origen y disposición de los cilios caudales.- En Cinetochilum margaritaceum se observa un mechón de cilios caudales formado por 4 cilios largos y 2 cilios cortos que se localizan en el extremo ventral del animal; estos cilios proceden de las cinetias primera y segunda, los 4 cilios largos corresponden a los cinetosomas terminales de la segunda cinetia somática que recorren el extremo del cuerpo ventralmente, terminando en el polo posterior y los otros dos cilios pertenecen a la primera cinetia. Esta disposición de la ciliación caudal es completamente distinta a la de Sathrophilus, donde el cilio caudal es único y procede de la última cinetia somática que, como en Uronema y en la mayoría de los escuticociliados, se prolonga por la parte inferior invadiendo el casquete posterior hasta el mismo polo de donde sale un cilio muy largo.

En Cinetochilum en cambio la última cinetia está tan reducida, aunque no tanto en el número de cinetosomas como en longitud, que representa un corto segmento subecuatorial que no alcanza por la parte posterior la altura de las demás cinetias. Esta diferencia representa, a pesar de las semejanzas entre ambos géneros, una importante diversidad morfológica, en la mayoría de los escuticociliados donde se observa bien la continuidad de las cinetias -que como ya hemos apuntado antes sólo se manifiesta claramente en las impregnaciones argénticas con el método de Fernández-Galiano que impregna las fibras cinetodésmicas permite así reconocer toda la cinetia como una unidad ya que cada cinetodesmo se dirige hacia el cinetosoma anterior de la misma cinetia -por tener los cinetos-

mas muy juntos o por estar las cinetias muy separadas entre sí, se observa que el cilio caudal procede de la última cinetia somática. En nuestra opinión la procedencia del cilio caudal es la característica diagnóstica para muchos escuticociliados, más que la presencia del cilio caudal en sí, que como vemos, puede representar una convergencia evolutiva y no una estructura realmente homóloga.

Queremos hacer notar que en este trabajo se describe por primera vez el origen del cilio caudal o del mechón de cilios caudales en estos escuticociliados. Anteriormente se había pensado que el cilio caudal era una estructura independiente de las cinetias somáticas y su origen era desconocido.

Otra característica de las cinetias somáticas que distingue el género Sathrophilus de Cinetochilum es la disposición de los cinetosomas anteriores de las primeras cinetias somáticas. En Sathrophilus las tres primeras cinetias somáticas y en particular la primera, se presentan fragmentadas en dos segmentos separados; los primeros cinetosomas o primer par de cinetosomas quedan dispuestos muy anteriormente, prácticamente a continuación del extremo anterior de la haplocinetia dado el giro ventral que sufren las cinetias en el extremo anterior, y separados por un espacio del resto de la cinetia. Este rasgo morfológico no es compartido por Cinetochilum, y en cambio recuerda a la estructura que se encuentra en Dexiotricha y Loxocephalus como mencionamos al discutir la morfología de Sathrophilus.

Jankowsky (1964) creó la familia Loxocephalidae para agrupar los géneros Loxocephalus y Dexiotricha, separándolos de la familia de los Tetrahymenidae fundamentalmente por las características de la ciliación somática. Posteriormente se comprobó lo acertado de su proposición, ya que al estudiar la estomatogénesis en algunos representantes de la familia,-

como por ejemplo en Dexiotricha (Peck, 1974), se comprobó que este grupo pertenecía al orden Scuticociliatida, y actualmente se les coloca muy cercanos a la familia Cinetochilidae. El estudio morfológico de Sathrophilus edaphicus demuestra, efectivamente, una afinidad entre estos dos grupos de escuticociliados, en especial por la semejanza de las estructuras bucales.

Así pues, si tenemos en cuenta solamente las características somáticas, los géneros Cinetochilum y Sathrophilus manifiestan muchas diferencias, pero en cambio el estudio de la estomatogénesis y la morfología y estructura de la membrana ondulante demuestran muchas afinidades entre ambos organismos.

Las estructuras bucales son muy parecidas en ambos géneros. En general en Cinetochilum están constituidas por un número mucho mayor de cinetosomas como ocurre con la infraciliación somática. La haplocinetia es una estructura muy semejante en ambas especies: no presentan la diferenciación del segmento A; la parte anterior de la haplocinetia se manifiesta como una línea semicircular que bordea la boca por el lado derecho que está constituida por una doble fila de cinetosomas dispuestos al trespelillo en forma de esticodiada donde los cinetosomas de la fila derecha son portadores de cilios. En Cinetochilum margaritaceum está formada por 21 a 32 pares de cinetosomas, mientras que en Sathrophilus edaphicus está representada solamente por 9 pares de cinetosomas, pero en las imágenes de Sathrophilus vernalis del trabajo de Dragesco y Grolière se ve que en esta especie la haplocinetia está formada por un número aún mayor de cinetosomas que en Cinetochilum.

El segmento C de haplocinetia es absolutamente semejante en las dos especies estudiadas; consta de dos segmentos: uno derecho que se dispone oblicuamente debajo de la curva del segmento anterior de la haploci

notia y otro más corto que se dispone a continuación del extremo posterior de la haplocinetia. El segmento derecho está formado por 7 cinetosomas dobles en C. margaritaceum y por 6, y raras veces 7, cinetosomas dobles en S. edaphicus. El otro segmento, que corresponde a lo que en ocasiones se ha dado en llamar el vestigio del escutico, está representado en C. margaritaceum por dos cinetosomas que se disponen a continuación de la haplocinetia. Algunas veces no son fáciles de distinguir, ya que parecen pertenecer a la misma haplocinetia; en S. edaphicus, el vestigio del escutico se manifiesta como una corta cinetia vestigial que se dirige hacia abajo partiendo del extremo posterior de la haplocinetia y está constituida por dos cinetosomas dobles.

Además de estas estructuras que forman parte de la haplocinetia - como se demuestra por su origen y por su participación en la formación de la nueva boca, hay otra corta cinetia, que denominaremos cinetia postoral izquierda que parece, por su posición, formar parte del segmento C de la haplocinetia, pero que, una vez estudiado su comportamiento durante la estomatogénesis, queda demostrado que no es estomatogénica, limitándose a duplicar sus cinetosomas formando una estructura idéntica en el opisto, como cualquier cinetia somática. En ambas especies esta cinetia está constituida por 2 cinetosomas dobles que se disponen en sentido oblicuo debajo y a la izquierda de la boca, y paralelamente a la cinetia somática contigua. Esta cinetia ha sido considerada como parte del vestigio del escutico en los organismos que se presenta, pero nosotros hemos comprobado en C. margaritaceum y en S. edaphicus que no participa en la formación de la nueva boca y que no se origina del escutico por lo cual, debe considerarse como una cinetia somática vestigial. Además, en algunas de nuestras preparaciones de S. edaphicus se observa que el cinetosoma posterior presenta fibra cinetodésmica, lo cual inequívocamente le confiere un carácter somático.

La infraciliación de las policinetias y su posición, difiere mucho en ambas especies estudiadas. Las policinetias de C. margaritaceum son de iguales, siendo las dos primeras más grandes que la tercera. En S. edaphicus son las tres prácticamente iguales y de forma aproximadamente rectangular, con tres cinetias dispuestas regularmente, mientras que en C. margaritaceum el extremo derecho de las policinetias anteriores se ensancha en forma de gancho por un deslizamiento de los cinetosomas anteriores sobre el extremo en sentido posterior, probablemente esta disposición está relacionada con la forma de la cavidad bucal que se origina mientras las policinetias están desplazándose a su posición definitiva, como un hundimiento de la superficie del cuerpo a ese nivel. Las policinetias de C. margaritaceum son más parecidas a las de la especie S. vernalis de Dragesco y Grolière que a las de nuestra especie.

Los procesos estomatogénéticos de ambas especies son muy parecidas, no encontramos ninguna diferencia fundamental aparte del hecho de que en C. margaritaceum la formación de la nueva boca implica un mayor número de cinetosomas en las etapas posteriores y resulta más revelador el estudio de la estomatogénesis de S. edaphicus porque, al ser pocos los cinetosomas que participan, son más fáciles de rastrear en las sucesivas divisiones y en las emigraciones que tienen lugar posteriormente. En ambos se duplican primero los cinetosomas de la escuticocinetia y acto seguido los del vestigio del escutico. Los cinetosomas procedentes de la escuticocinetia emigran hacia la izquierda y forman un campo de cinetosomas que va a constituir el primordio de la tercera policinetia. Los cinetosomas del vestigio del escutico forman otro campo cinetosómico encima del anterior al que parece unirse el par anterior, y quizá algún cinetosoma más de los que proceden de la escuticocinetia; este campo corresponde al primordio de la policinetia 2. El primordio de la policinetia 1 se forma a partir de los tres cinetosomas del extremo del segmento B de la haplocinetia en S. edaphicus y en C. margaritaceum, donde también procede de

los mismos cinetosomas, implica a los 12 ó 15 últimos cinetosomas de la haplocinetia parental.

El origen de la haplocinetia del opisto es también igual en las dos especies que nos ocupan; procede de los cinetosomas anteriores de la haplocinetia de los 6 primeros en el caso de S. edaphicus y de los 12 a 15 en C. margaritaceum, que corresponden aproximadamente a la mitad de la haplocinetia. La emigración posterior de este grupo de cinetosomas y la formación del escutico es también comparable en los dos organismos, aunque es mas confuso en C. margaritaceum por lo mismo que decíamos que implica un número mucho mayor de cinetosomas. En S. edaphicus se nota claramente que los cinetosomas que van a formar el gancho del escutico se separan, tanto en la haplocinetia del protero como del opisto, aunque el proceso es un poco mas tardío en el opisto, en dos tiempos distintos: primero se "desdoblan" los 6 cinetosomas anteriores y van deslizándose hacia abajo y cuando alcanzan el extremo posterior de la haplocinetia, se desdoblan los dos cinetosomas del extremo posterior. Ambos segmentos originan la escuticocinetia y el vestigio del escutico respectivamente.

En C. margaritaceum el proceso es, como decíamos, muy semejante, con la salvedad de que sólo participan los cinetosomas posteriores en la formación del escutico; se desdoblan unos 8 cinetosomas que van a formar la escuticocinetia y después los dos últimos cinetosomas que originan el vestigio del escutico. En el opisto la proliferación cinetosómica de la parte posterior de la haplocinetia ocurre en 3 etapas; primero se desdoblan 3 cinetosomas subterminales, los terminales, igual que en S. edaphicus van a originar el vestigio del escutico) y después se unen a ellos en su emigración hacia la parte posterior unos 6 a 8 cinetosomas procedentes de la región inmediatamente anterior, estos cinetosomas acaban organizándose en una fila y siguen emigrando hacia abajo y constituirán la escuticocinetia. Los dos cinetosomas terminales originarán el vestigio -

del escutico.

Los cinetosomas de la cinetia postoral izquierda, como ya hemos señalado, no participan en la formación de la nueva boca, aunque muchas veces se ha pensado lo contrario pues proliferan y emigran al mismo tiempo que los cinetosomas del esbozo bucal. Aunque, dadas nuestras observaciones, se pueden considerar como una cinetia somática vestigial, no hay duda que tienen una relación muy íntima con los cinetosomas estomatogénicos cuya significación no alcanzamos a explicar pero pensamos que se disponen como perteneciendo al esbozo de las nuevas estructuras bucales y - que puede que estén implicados de alguna forma aunque no sea una participación directa.

En resumen y simplificando al máximo el proceso de formación de la nueva boca en estas especies se puede esquematizar como sigue y según su orden:

Escuticocinetia (segmento C) --> Policinetia 3 y Policinetia 2 en parte  
Escutico (segmento C) -----> Policinetia 2  
Haplocinetia (segmento B) ----> Policinetia 1 + Haplocinetia (segmento B) + escuticocinetia y escutico (segmento C)

Este esquema de la estomatogénesis puede caracterizar a la familia Cinetochilidae, ya que los géneros Cinetochilum y Sathrophilus son los únicos de esta familia que han sido estudiados a nivel morfogenético.

#### 4.13 COMPARACION DE LA ESTOMATOGENESIS EN LAS FAMILIAS CINETOCHILIDAE Y LOXOCEPHALIDAE

Es interesante la comparación de la estomatogénesis de las familias Cinetochilidae y Loxocephalidae, porque son dos familias muy afines y porque la última de ellas representa el enlace de los Scuticociliatida con el grupo de los Hymenostomatida. El mejor estudio morfogenético de esta familia es el realizado por Peck (1974) en Dexiotricha que además está complementado con observaciones ultraestructurales.

El estudio de Peck es muy detallado y está acompañado por muchas imágenes y se puede seguir fácilmente el proceso paso a paso, lo cual es poco frecuente ya que las descripciones son muy resumidas y no dan lugar a la comparación más que en rasgos muy generales. La descripción de Peck se basa en observaciones de ejemplares de Dexiotricha media, pero habiendo estudiado también la estomatogénesis en D. colpidiopsis, concluye que el proceso es semejante en ambas especies con pocas salvedades.

En D. media encontramos, además de ciertas estructuras parecidas a las que se encuentran en Sathrophilus (como por ejemplo la especial disposición de la parte anterior de la primera cinetia somática), las mismas estructuras que se encuentran en los Cinetochilidae: una cinetia -- postoral derecha que llama cinetia 1 y una cinetia postoral izquierda -- que llama cinetia n. La primera corresponde a lo que llamamos escuticocinetia en Sathrophilus y Cinetochilum y la segunda a la cinetia postoral izquierda y que también podíamos llamar cinetia n ó, quizá más adecuadamente, cinetia n + 1 ya que es poco conspicua y por su carácter -- vestigial pasa inadvertida por muchos autores. En Dexiotricha esta cinetia es bastante larga, como ocurre en la especie S. vernalis descrita por Dragesco y Grolière.

También reconoce Peck la presencia de unos cinetosomas sueltos que

so localizan en el extremo de la haplocinetia, con los cinetosomas que - Grolière denomina escutico y que nosotros hemos llamado vestigio del escutico en Cinetochilum y cinetia postoral media en Sathrophilus; Peck -- los considera un segmento cinetosómico.

Las otras estructuras bucales, las policinetias, en D. media tienen la misma disposición que en C. margaritaceum, pero en cambio son más pequeñas, como en S. edaphicus. En Cinetochilum no son de forma rectangular sino más anchas por el extremo derecho, ligeramente triangulares, debido a un corrimiento de las cinetias anteriores sobre la posterior; en Dexiotricha, aunque menos acusado, ocurre algo parecido y en Sathrophilus, por el contrario, son muy regulares. Los estudios ultraestructurales demuestran que las policinetias de Dexiotricha (Peck, 1977) son comparables a las de Glaucocoma o Tetrahymena. También las de Cinetochilum -- son, según de Puytorac y col. (1974), verdaderas membranelas como las de los Tetrahiménidos. Sathrophilus por su parte, no ha sido estudiado -- ultraestructuralmente. De todos modos dada la afinidad morfológica que -- se observa entre los Loxocephalidae y los Cinetochilidae, es razonable -- pensar que las policinetias en estos organismos pueden presentar caracte -- rísticas semejantes.

Sería muy interesante comprobar este dato porque ya contamos con -- muchas observaciones que indican afinidades en diversos sentidos entre -- el grupo de los Tetrahymenidae, clásicos representantes de himenostomati -- dos propiamente dichos, y los escuticociliados de las familias Loxocephalidae y Cinetochilidae. Aunque algunos autores piensan actualmente que -- ambos grupos han tenido evoluciones distintas (Corliss, 1979) -- nos referimos a los Hymenostomatida y los Scuticociliatida -- los miembros de la -- escuela francesa siguen convencidos de que el grupo de los Scuticocilia -- tida, dadas sus afinidades con los Tetrahymenidae, deberían ser conside -- rados como un suborden, Scuticociliatina, dentro del orden Hymenostomati

da (Grolière, 1974).

La estomatogénesis descrita por Peck en Dexiotricha cae en nuestro modo de ver, en muchos errores de interpretación. Para empezar considera que es un tipo de estomatogénesis "semi-autónomo" porque las estructuras bucales proceden de la haplocinetia y de la cinetia 1, sin darse cuenta de que la cinetia 1 se forma, a su vez, a partir de la haplocinetia en fases tardías de la estomatogénesis.

Afortunadamente sus esquemas son muy detallados y, por haber sido hechos con el método de la cámara clara, nos permiten apreciar lo que realmente ocurre en este ciliado. Para Peck, la cinetia 1 procede de la cinetia análoga del protero con participación de algunos cinetosomas del escutico, pero en los esquemas se aprecia una fila de cinetosomas que, paralela y cercana a la haplocinetia recién formada del opisto, emigra hacia abajo y queda posteriormente debajo de la haplocinetia; es decir ocurre exactamente lo mismo que en Sathrophilus y Cinetochilum.

También reconoce Peck en Dexiotricha la presencia de los cinetosomas de la cinetia postoral izquierda pero cree que se forman con contribuciones de los cinetosomas supernumerarios del extremo izquierdo de las policinetias, que emigran posteriormente, reabsorbiéndose algunos de ellos. En Dexiotricha "... estos cinetosomas que denomina "kinetal segment" - son ciliados y funcionan como los demás cilios somáticos."

Las primeras fases de la estomatogénesis de Dexiotricha implican la formación de un campo cinetosómico que procede de la cinetia 1, que para nosotros es la escuticocinetia, y del desdoblamiento de la haplocinetia parental; según Peck, los cuatro primordios se organizan simultáneamente a partir de ese campo, y así, no especifica realmente el origen de cada una de las estructuras bucales del opisto. De esta forma encuentra

ciertas semejanzas entre la estomatogénesis de Dexiotricha y Glaucoma, aunque se diferencian por la formación del gancho del escutico.

Las observaciones ultraestructurales de Peck indican un dato muy interesante: la división de los cinetosomas de la haplocinetia produce dos filas de cinetosomas también dobles; ambas filas están formadas por una fila de cinetosomas nuevos y otra de cinetosomas procedentes de la haplocinetia. Los cinetosomas de la fila derecha forman un cinetosoma a su derecha y los de la fila interna, la izquierda, un cinetosoma a la izquierda. En las preparaciones de protargol (lo mismo que en el resto de las impregnaciones argénticas) se ve una sola fila de cinetosomas porque están superpuestos.

En nuestra opinión, el proceso estomatogenético de Dexiotricha es comparable totalmente al de Sathrophilus y Cinetochilum y, en cambio, completamente distinto al que se presenta en Tetrahymena. En lo único en que notamos una diferencia al estudiar los esquemas es en que, aparentemente, los primordios de las policinetias del opisto parecen organizarse con posterioridad a la emigración de los cinetosomas del primordio de la haplocinetia y además simultáneamente. Esto no concuerda con lo que ocurre en todos los Philasterina estudiados, pero también pueden deberse a que, estando influido el autor por su propia interpretación, el orden de las figuras del trabajo de Peck no corresponda exactamente a la sucesión de las distintas fases del proceso.

#### 4.14 MORFOLOGIA DE LA HAPLOCINETIA Y MORFOGENESIS EN EL SUBORDEN PHILASTERINA

Dentro del primer suborden de los Scuticociliatida, Philasterina, se reconocen actualmente 12 familias (Corliss, 1979), cuyas relaciones no están muy definidas. Las características más sobresalientes de este grupo son, además del tipo de estomatogénesis, la peculiar estructura de la haplocinetia y su diferenciación en tres segmentos distinguibles morfológica y estomatogenéticamente. Basándose en estas características --- Small (1976) elaboró un árbol filogenético donde intenta relacionar los distintos grupos del suborden según una escala que se refiere al grado de diferenciación morfológica de la haplocinetia.

Entre las especies de escuticociliados filasterinos que hemos estudiado, encontramos en efecto ciertas características comunes que merecen un análisis aparte y que se refieren fundamentalmente a la estructura de la haplocinetia y al desarrollo del proceso estomatogénico, caracteres que, a su vez, están íntimamente relacionados entre sí.

La información con que contamos resalta un hecho interesante y éste es que en todos los representantes del suborden la formación de las estructuras bucales del opisto lleva un orden en el tiempo que corresponde al orden de disposición de las estructuras en sentido postero-anterior. Es decir, que durante la estomatogénesis, se forma primero el primordio de la policinetia 3 que es la posterior y, después, sucesivamente, el primordio de la pospolicinetia 2 y el de la policinetia 1; por último se forma el primordio de la haplocinetia. Este orden se cumple tanto en las dos especies de Uronema estudiadas en este trabajo como en Cinetochilum y --- Sathrophilus, y además en otros géneros que han sido estudiados por otros autores en detalle como Philaster y Potomacus (Coats y Small, 1972 y Ramsey y colaboradores, 19 , respectivamente) y en Parauronema (Grolière, 1974); Paranophrys (Didier y Wilbert, 1976; Grolière y Leglise, 1977);

Cohnilembus (Didier y Detcheva, 1974); Paralembus (Grolière, 1974) y --  
Anophryoides (de Puytorac y Grolière, 1979).

El número de géneros en que se cumple esta regla nos parece suficiente para considerarlo como un fenómeno general en los Philasterina, -- ya que se confirma en casi todos los géneros estudiados con suficiente -- detalle como para comprobar esta observación. El único caso excepcional que hemos encontrado es el de Urozona, otro ciliado filasterino cuya estomatogénesis ha sido estudiada por Grolière (1974), donde las policinetias se forman en orden inverso, como ocurre en los escuticociliados pleuronematinos. Esta excepción, sin embargo, no es muy significativa porque Urozona es un ciliado muy raro, de rasgos morfológicos poco frecuentes y estructuras bucales muy reducidas, que aunque parece ser un escuticociliado, no puede compararse a ninguno de los grupos establecidos. Nosotros precisamente lo hemos encontrado en una de nuestras muestras y lo hemos estado estudiando y consideramos que es necesario hacer de nuevo el estudio de su estomatogénesis para poder aclarar sus afinidades, ya -- que nuestras observaciones morfológicas no coinciden exactamente con las que publica Grolière.

Así pues, consideramos que como regla general las estructuras de -- la nueva boca se forman en los filasterinos siguiendo un orden posteroanterior. La formación de la haplocinetia del opisto coincide en Uronema casi con la organización del primordio de la policinetia 1, pero de todos modos es más tardía.

El comportamiento de la haplocinetia durante la estomatogénesis -- nos puede aclarar esta idea. Como todas las estructuras bucales del opisto proceden de la haplocinetia parental se puede decir que la unidad estomatogenética es la haplocinetia considerada como un todo. Cuando decimos como un todo queremos decir comprendiendo los tres segmentos; A, B, y

C, es decir suponiendo que a continuación del segmento B siguen los cinetosomas del segmento C en el mismo orden que tendrían si, una vez formado el gancho del escutico, sufrieran un giro sin desprenderse. Así, esta haplocinetia tendría los segmentos A y B y además, a continuación, los cinetosomas del lado izquierdo del segmento C (generalmente los del vestigio del escutico) y por último los cinetosomas del lado derecho (en Uronema, dos cinetosomas, y en Sathrophilus y Cinetochilum, todos los cinetosomas de la escuticocinetia).

Considerando así el conjunto de la haplocinetia, el orden de los cinetosomas en el momento de formarse el gancho del escutico refleja exactamente el orden de formación de las estructuras bucales: los cinetosomas del extremo del gancho del escutico son los que formarán la policinetia 3, los inmediatamente anteriores la policinetia 2, los siguientes la policinetia 1 y los del extremo anterior formarán la haplocinetia del opisto.

Dentro de este modelo se explicarían las variaciones que encontramos en los Philasterina donde, a veces, todas las policinetias del opisto proceden del escutico y sólo la haplocinetia se forma a partir del segmento B de la haplocinetia parental como en Cohnnilembus verminus (Didier y Detcheva, 1974). En Philaster (Coats y Small, 1972 y Grolière 1974), el segmento C forma la policinetia 3 y la 2 en parte, correspondiendo al segmento B (el segmento A no participa) la formación del resto de las policinetias y de la haplocinetia. En Uronema, observamos que el segmento C forma la policinetia 3 y contribuye con un par de cinetosomas a la formación de la policinetia 2, mientras que todo el resto de las policinetias procede de los cinetosomas del segmento B y la haplocinetia se forma a partir del segmento A.

La reducción es aún mayor en Paranophrys (Didier y Wilbert, 1976 y

Grolière y Leglise, 1977), Parauronema virginianum (Grolière, 1974), Anophryoides salmacida (de Puytorac y Grolière, 1979) y Potomacus pottsii (Ramsey y col. ), donde el segmento C forma única y exclusivamente la policinetia 3, procediendo el resto de las estructuras bucales de los segmentos A y B de la haplocinetia parental.

En las especies de Cinetochilum y Sathrophilus que nosotros hemos estudiado hemos podido llegar a un detalle aún mayor, encontrando que la parte derecha del segmento C es la responsable de la formación del primordio de la policinetia 3 mientras que los cinetosomas de la parte izquierda del segmento C formarán la policinetia 2, y la policinetia 1 procede de la división de los cinetosomas terminales del segmento B. La haplocinetia del opisto se origina a partir del extremo anterior del segmento B ya que no hay diferenciación en un segmento A.

Tomando en cuenta este carácter se podría establecer una gradación entre los Philasterina, pero es probable que la misma no tuviera una gran significación filogenética, ya que son todavía pocas las especies donde la estomatogénesis ha sido estudiada con el suficiente detalle. Además consideramos que la mayor parte de los estudios deberían ser reconsiderados; por ejemplo, alguno de los casos en que se considera que el segmento C forma la policinetia 3 únicamente, pudiera ser semejante al caso de Uronema, donde un par de cinetosomas del esbozo del segmento C participa en la formación del primordio de la segunda policinetia. Este hecho puede pasar inadvertido en los casos en que no se han observado muchas imágenes de estomatogénesis. También sería conveniente revisar el proceso descrito en Cohnilembus, donde se indica que las tres policinetias del opisto proceden de los cinetosomas del escutico, pero donde, sin embargo, encontramos una imagen que nosotros reconocemos como idéntica a las que encontramos en las especies que nosotros hemos estudiado y que justamente corresponde a la organización de los primordios de las polici-

netias 1 y 2 a partir del primordio que procede de la mitad posterior del segmento B de la haplocinetia.

Analizados en conjunto, los cuatro organismo que nosotros hemos estudiado presentan un proceso morfogenético muy parecido. Son más diferentes morfológicamente entre sí los Uronematidae y los Cinetochilidae que morfogenéticamente. Aunque Small ha hecho distinciones en cuatro -- grupos dentro de los Philasterina según el modelo de estomatogénesis, -- las diferencias morfogenéticas se refieren al número de policinetias -- que se forman a partir del segmento C de la haplocinetia y a las policinetias de doble origen (es decir, las que se forman a partir del segmento C y del segmento B de la haplocinetia) y éstas se explican, como hemos analizado más arriba, al considerar la haplocinetia como una estructura continua y representan, a nuestro modo de ver, un mismo modelo estomatogénético. Otra cosa sería si observáramos que la gradación en estos caracteres pudiera corresponderse con el grado de diferenciación de las estructuras bucales, pero no encontramos una correlación clara. En realidad no sabemos como valorar estos caracteres, no sabemos cuál es el tipo de haplocinetia más reducida por ejemplo, ni tampoco tan siquiera si la más reducida es la más evolucionada. Sabemos que encontramos variaciones pero, es difícil decidir por ejemplo, si la haplocinetia de Sathrophilus, que solamente está representada por dos segmentos morfológicamente distintos (un segmento curvo en esticadiada y un segmento posterior, o segmento C bastante desarrollado que comprende una escutocinetia más los cinetosomas del escutico) corresponde a una haplocinetia con el segmento A reducido al extremo, o corresponde a un tipo de haplocinetia donde el segmento A todavía no muestra reducción ni diferenciación morfológica alguna; en el primer caso se trataría de un paso posterior a la formación que hallamos en Cohnilembus, donde el segmento A está representado por una fila de cinetosomas sin cilios, muy separados entre sí y sin papel alguno en la estomatogénesis; el segundo podría

ser un estado anterior al de la haplocinetia que presenta Uronema. Tampoco se ven razones de peso para pensar que la haplocinetia de Pleuronema, continua y sin segmentos diferenciados, es el arquetipo de haplocinetia de los escuticociliados, ya que de ella proceden todas las estructuras bucales del opisto, y además, en Pleuronema las estructuras bucales muestran una hipertelia muy acusada, lo cual indicaría más bien un mayor grado de diferenciación y evolución, si es que indica algo.

Hasta que no tengamos muchos más datos o quizá hasta que no cambie mos de punto de vista, lo único que podemos asegurar es que dentro de los escuticociliados filasterinos encontramos una gama de variaciones morfológicas de las estructuras bucales, pero no sabemos identificar cuáles son los más o menos evolucionados, y todos ellos forman un grupo muy homogéneo desde el punto de vista de su estomatogénesis.

Una de las cosas que más llama la atención cuando se analiza la estomatogénesis de estos ciliados en detalle es cuán semejante es en todos ellos, a pesar de las distinciones que hacen algunos autores (Small, 1976). En los organismos que nosotros hemos estudiado, aunque encontramos diferencias morfológicas en cuanto a las estructuras bucales, observamos un modelo de estomatogénesis completamente semejante. Los cinetosomas de lado derecho del segmento C de la haplocinetia se duplican y forman un esbozo que va a dar lugar a la policinetia 3; de este mismo esbozo, el par de cinetosomas anterior va a participar en la formación de la segunda policinetia que se forma fundamentalmente a partir de los cinetosomas del lado izquierdo del segmento C cuando están presentes, y cuando no lo están, de los cinetosomas terminales del segmento B de la haplocinetia, que en origen son los mismos. El resto del proceso es prácticamente igual en todos los filasterinos estudiados.

Así pues, la única variable fundamental que encontramos es la peculiar estructuración de la haplocinetia, es decir, si el segmento A está reducido o no, o no existe, y si el segmento C tiene dos secciones (derecha e izquierda), y cuántos cinetosomas las forman.

En general, es sorprendente lo que se parecen entre sí las imágenes de las últimas fases de la estomatogénesis en los ciliados filasterinos, si exceptuamos Philaster y otros géneros que tienen las policinetias exageradamente desarrolladas. A nosotros nos ha llamado mucho la atención - en particular que las últimas imágenes de la morfogénesis de Dexiotricha media son completamente iguales a las del trofante de Sathrophilus edaphicus.

La diferenciación morfológica de la haplocinetia en segmentos puede ser más o menos acentuada en las distintas especies de escuticociliados - Philasterina, pero todos los representantes del suborden manifiestan al menos dos segmentos perfectamente diferenciados. La reducción del segmento anterior en una fila de cinetosomas, a veces sencillos, en general -- no ciliados, que constituyen el segmento A, puede presentarse o no. Cuando el segmento A está muy reducido (como por ejemplo en Cohnilembus o -- Philaster) no participa en la estomatogénesis, formándose todas las estructuras a partir de los segmentos B y C de la haplocinetia.

Por su parte el proceso estomatogénico de los Philasterina tiene - varios rasgos distintivos y sobresalientes. Como se ha dicho anteriormente, las estructuras bucales del opisto se forman en un orden inverso al de su localización topográfica, organizándose primero los primordios de las estructuras adorales posteriores. Esta característica diferencia a - los representantes de este suborden de los que constituyen el suborden - Pleuronematina. También es de hacer notar que, aunque la mayor parte de

las veces las policinétias adorales están muy reducidas en el trofante, - durante la estomatogénesis son todas bastante desarrolladas y muy parecidas entre sí, reduciéndose posteriormente. Las estructuras bucales del -- protero manifiestan un cierto grado de desdiferenciación durante la estomatogénesis, y tienen, en un momento dado, un aspecto semejante al de las estructuras bucales del opisto en formación.

La proliferación de los cinetosomas de la haplocinetia demuestra la separación en tres segmentos: primero proliferan los cinetosomas del segmento C, los del vestigio del escutico, y posteriormente se nota la proliferación de la parte continua de la haplocinetia en dos partes, empezando en las dos por los cinetosomas posteriores; la parte que corresponde al segmento B divide sus cinetosomas empezando por los posteriores, - que también son los que se separan primero, y antes de que se duplique - del todo, se observa la proliferación de los cinetosomas posteriores del segmento anterior, es decir el segmento A. Cuando sólo hay diferenciación en dos segmentos, B y C, la proliferación del segmento B comienza también por los cinetosomas terminales, a veces solamente 3 ó 4, que se separan y se juntan a los cinetosomas del esbozo de las policinétias y posteriormente se dividen los cinetosomas de la parte anterior que son los que van a constituir el primordio de la haplocinetia del opisto.

En el caso en que la haplocinetia muestra una diferenciación morfológica en dos segmentos solamente, a saber, el segmento B en esticodiada y el segmento C o vestigio del escutico, el papel estomatogenético de -- los segmentos A y B de las especies que presentan los tres segmentos de la haplocinetia, es asumido por el segmento B, y no tenemos ningún dato - que nos indique cuál sería la situación más primitiva desde el punto de vista evolutivo. Se podría considerar tanto que el segmento A está reducido al extremo de estar ausente, como que no está en absoluto diferenciado, formando parte integral del segmento B, el cual, en este caso, corre-

pondería a la suma de los segmentos A y B como una unidad morfológica.

Así pues, el análisis de las variaciones que manifiesta la haplocinetia en los Filasterina, tanto como estructura morfológica como considerándola desde el punto de vista estomatogénético, no nos permite inducir una secuencia filogenética y solamente nos permite descubrir las relaciones y afinidades de algunos grupos entre sí.

A pesar de las variaciones que podemos encontrar en el proceso de la estomatogénesis en los ciliados Filasterinos, éste es en general un proceso homogéneo que sigue los mismos pasos con muy ligeras variaciones. Por eso consideramos, que a pesar de sus afinidades con los Hymenostomata, que demuestran por ejemplo Dexiotricha y Loxocephalus, no se pueden incluir en el mismo grupo por ser tan distinto el proceso de estomatogénesis. Tampoco parece convincente que los Scuticociliatida procedan como se había pensado de los Tetrahymena, hipótesis que pretenden mantener los ciliatólogos de la escuela francesa y otros autores, aunque sus estudios sobre la ultraestructura comparada de estos ciliados, (Didier y Detcheva, 1974; Peck, 1974; Rodrigues Santa Rosa y de Puytorac, 1976; de Puytorac y Grain, 1976; Peck, 1977; de Puytorac y Grolière, 1979; de Puytorac y col., 1980) indican precisamente variaciones tales dentro de los pocos géneros de los escuticociliados estudiados, que no se puede encontrar todavía una línea convincente que demuestre las relaciones evolutivas.

Por otro lado, los estudios de la estomatogénesis de algunos Massulidos, como por ejemplo Pseudomicrothorax (Peck, 1974), nos inducen a pensar que estos ciliados están relacionados con los filasterinos que hemos estudiado. En Pseudomicrothorax las estructuras bucales del opisto se forman a partir de unos cinetosomas que forman una fila a la izquierda de la cinetia 1 y debajo de la boca. Estos cinetosomas proceden

sorprendentemente de !un escutico!, escutico que se forma en las últimas fases de la división a partir de la cinetia que rodea la nasa. Peck les llama cinetosomas supernumerarios y, extrañamente, no los asocia con los cinetosomas del escutico de otros ciliados. Sin embargo sus imágenes nos ofrecen ninguna duda: los cinetosomas que rodean la nasa, que corresponden a una membrana par oral, y los de las tres policinetias, proceden de los cinetosomas residuales que se forman a partir de los cinetosomas del escutico, que a su vez, proceden de la proliferación de los cinetosomas de la paraoral que rodea la nasa en fases tardías de la estomatogénesis, tanto en el protero como en el opisto.

Y, para mayor coincidencia, los primordios de las policinetias se forman en el mismo orden que en los Philasteria, siguiendo un orden postero-anterior, y antes de que se forme la membrana par oral.

A pesar de que Peck no reconoce estas estructuras de Pseudomicrothorax como homólogas a las de los escuticociliados, nosotros consideramos que son en todo comparables a las de los escuticociliados Philasteria, a pesar de que Pseudomicrothorax es un hipostomatido y presenta el citostoma rodeado por una nasa.

Y así nos explicamos la enigmática indicación de Corliss (1979) de que "... los Scuticociliatida pueden muy bien haber derivado de un ancestro del tipo de los nassulidos", que es la primera hipótesis que encontramos en ese sentido y que lanza en su libro al hablar de la evolución de los Oligohymenophora, sin explicar de ningún modo en qué basa esa hipótesis.

Dentro del proceso de morfogénesis de las estructuras corticales somáticas de los escuticociliados que aquí se han estudiado hemos observado un hecho interesante y éste es que las fibras cinetodésmicas desapa-

recen antes de la división del ciliado para volver a formarse después --  
nuevamente. Nuestra observación coincide con la descripción que hace Fer-  
nández-Galiano (1973) del comportamiento de los cinetodesmos durante la  
división de Paramecium caudatum donde, después de la división de los ci-  
netosomas, se forman grupos de 3, 4 ó 5 cinetosomas en los cuales "...  
los cinetosomas nuevos no tienen fibra cinetodésmica y el conjunto con-  
serva el cinetodesmo del cinetosoma posterior original. Estos cinetodes-  
mos se deshacen paulatinamente y después desaparecen por completo y son-  
reemplazados finalmente por cinetodesmos formados de nuevo en toda la su-  
perficie del ciliado".

En el caso de Uronema, así como en los otros ciliados estudiados por  
nosotros, ocurre exactamente lo mismo; los cinetosomas de las cinetias -  
somáticas se dividen y se forman grupos de 2 ó 3 cinetosomas en fila don-  
de el cinetosoma posterior es el cinetosoma original, y está provisto de  
una fibra cinetodésmica, mientras que los cinetosomas recién formados ca-  
recen de ella. Posteriormente los cinetosomas se hacen finos e impercep-  
tibles y acaban por desaparecer, formándose después en cada cinetosoma -  
una nueva fibra cinetodésmica que primero es corta y que después se desa-  
rolla a su tamaño normal antes de la bipartición del ciliado.

El que este fenómeno se presente en todos los ciliados que nosotros  
hemos estudiado de la misma manera como se describe en Paramecium cauda-  
tum, nos hace pensar que debe ser una característica general de los cilia-  
dos. El que no haya sido observado en otros ciliados se debe a que nin-  
gún método de impregnación argéntica, con la excepción del de Fernández-  
Galiano que aquí hemos utilizado, pone de manifiesto las fibras cinetodés-  
micas.

#### 4.15 CONSIDERACIONES ACERCA DE LA NOMENCLATURA EN LOS ESCUTICOCILIATIDA

Después de consultar los diversos estudios sobre los escuticociliados, nos damos cuenta que uno de los problemas principales y previos a la comprensión de las características que unifican este grupo, todavía muy nuevo taxonómicamente y en el que va a ser necesario hacer muchas revisiones, es la nomenclatura de las estructuras que típica y exclusivamente aparecen en estos organismos. Ni siquiera la palabra "escutico" define una estructura concreta, porque además nos encontramos que son és - tas unas estructuras cuya forma y localización es variable durante el ciclo de vida del ciliado.

Pensábamos que la aparición del libro sobre los ciliados de Corliss (1979), el infatigable recopilador, resolvería alguna de nuestras dudas, pero probablemente debido a las divergencias entre la escuela francesa, cuyo liderazgo lleva De Puytorac, y estadounidense, donde Small tiene la palabra en lo que se refiere a los escuticociliados, Corliss se limita a aceptar todos los términos que se han propuesto para definir las estructuras de estos organismos, sin decidirse sobre la conveniencia de la aplicación de unos u otros.

Fallidas pues las esperanzas puestas en Corliss, queremos hacer aquí un análisis de la historia de cada uno de los términos y las homología que se encuentran entre las estructuras de los Scuticociliatida y las de los demás ciliados e intentar una homogeneización de los términos porque no vemos ninguna razón que justifique el confucionismo que se está originando en torno al orden de los Scuticociliatida, donde los estudios unilaterales y el gran número de términos, están creando una diversificación tal que dentro de poco nos veremos obligados a crear un nuevo phylum para abarcar únicamente a los escuticociliados.

La estructura mas espectacular de los representantes de este grupo es sin duda la membrana ondulante o paroral que tiene unas características morfogénicas no compartidas por ningún otro grupo de ciliados, y - que sin embargo no deja de ser una membrana ondulante, estructura común a todos los ciliados. Small ya empieza a distinguir esta estructura en - el trabajo donde propone la creación del orden de los Scuticociliatida - (1967) y la denomina "membranoide zeta" diferenciándola de la "membrana ondulante" del resto de los himenostomatida, grupo al que pertenecían - originalmente los escuticociliados. La razón que aporta Small para esta distinción es que en "Pleuronema" ... la base granular de cinetosomas argentófilos de este grupo es semejante a las bases granulares de las membranelas", y concluye, "... que el uso del término "membrana ondulante", no es recomendable porque esta formación ciliada es estructuralmente distinta de la membrana ondulante de los ciliados tetrahymenidos".

Posteriormente el propio Small, desechando el término membranoide, adopta el término de "haplocinetia" para describir la membrana ondulante de los escuticociliados que consiste, de forma general en todas las especies estudiadas, en una doble hilera de cinetosomas dispuestos al tresbolillo, donde sólo los cinetosomas externos son ciliados.

El término de haplocinetia se debe a Chatton (1936) que lo utiliza para definir la membrana paroral de los Peritricos que "comprende una sola fila de cinetosomas y por lo tanto una sola fila de cilios".

Noirot-Timothée y Lom (1965) reviven el término en un trabajo sobre la ultraestructura de la haplocinetia de los Peritricos a pesar de que - es un término desafortunado y no significa propiamente lo que debe significar ya que "haplo" es la palabra griega para simple o sencillo, y estos autores precisamente encuentran que la haplocinetia en Termitophrya "... está representada por dos filas de cinetosomas dispuestas al tres-

bolillo", y que por lo tanto no es una estructura simple. También estos - autores indican por vez primera una peculiaridad de la haplocinetia que - consiste en que sólo los cinetosomas de la fila externa presentan cilios mientras que los de la fila interna son cinetosomas desnudos.

De Puytorac y col. (1966) observan en Philaster digitiformis que la paroral tiene "... una fila de cinetosomas ciliados externa y que a veces hay cinetosomas dobles internos que no presentan cilio". Esta observación identifica por primera vez la membrana ondulante de un escuticociliado - con la haplocinetia de los Peritricos, aunque en este trabajo no se le - llama haplocinetia ni se ha creado todavía el orden Scuticociliatida.

La microscopia electrónica demuestra sin ninguna duda (Noirot-Timothée y Lom, 1965) y Peck, 1974, 1977; Rodrigues de Santa Rosa y de Puytorac, 1976; Kaneshiro y Holz, 1976) que la haplocinetia tiene además una característica peculiar: sólo los cinetosomas externos, los de la - fila derecha, son portadores de cilios. Esta observación ya había sido - hecha por Small en preparaciones de protargol, pero solo queda definitivamente demostrado a raíz de los estudios ultraestructurales.

En el importante trabajo de De Puytorac y Grain (1976) sobre la estructura del cortex bucal de los ciliados, se define el término "esticodiada", basándose en las observaciones de Noirot-Timothée y Lom (1965) - sobre la haplocinetia de los Peritricos, para identificar la infraciliación derecha de la boca que forma "... una fila donde los cinetosomas se asocian en diadas, es decir, donde los pares de cinetosomas se orientan perpendicularmente a la alineación del conjunto que forman por sus yuxtaposiciones paralelas. En cada diada, el cinetosoma externo es ciliado y desprovisto de sistema fibrilar tangencial y el cinetosoma desnudo, posterior, es portador de un haz de fibras postciliares. Se puede hablar - de una esticodiada para designar este tipo de paraoral". El término que

proponen De Puytorac y Grain es mucho mas acertado en cuanto a su significado ya que, "esticodiada" quiere decir "fila de diadas" y describe adecuadamente la estructura de que se trata.

Sin embargo, la definición de la esticodiada de De Puytorac y Grain no contempla una de las principales características de la membrana ondulante de los escuticociliados, que no es homogénea como en otros ciliados, sino que está diferenciada morfológicamente en segmentos distintos que coinciden también con su participación en la estomatogénesis.

La defensa que hace Small del término "haplocinetia" en el V Congreso Internacional de Protozoología (New York, 1977), se basa precisamente en este hecho. "En la mayoría de los escuticociliados la haplocinetia no es solamente, ni exclusivamente, ni esencialmente, esticodiada. Debemos tener en cuenta que en la mayor parte de los Philasterina lo mismo que en algunos Pleuronematina y Thigmotrichina, la parte terminal de la haplocinetia, formada en parte, si es que no totalmente, a partir de los cinetosomas del escutico, muestra gran variedad de configuraciones morfológicas que incluyen filas, grupos, cinetias y segmentos de cinetias postorales".

En esta comunicación Small propone la utilización de las letras A, B y C para denominar los distintos segmentos de la haplocinetia, términos que ya él y otros investigadores estadounidenses llevaban utilizando desde hace tiempo en los estudios de los escuticociliados, aunque hace énfasis en que se utilicen sólo cuando se observe que la haplocinetia no tiene forma de esticodiada en toda su longitud.

Según Small "... la condición menos alterada sería aquella donde la haplocinetia es de punta a cabo del tipo esticodiado y sin ningún rasgo especial. Tal estructura existe en Pleuronema por ejemplo, y es ci

liada en toda su longitud. La mas transformada sería la que está muy reducida, tanto por la parte anterior, como por la posterior, como en Philaster. Entre ambos extremos se encuentra toda una gama de ejemplos".

El segmento anterior de la haplocinetia, el segmento A, está diferenciado en una fila de cinetosomas que se disponen en línea recta; esta fila no tiene la típica distribución en esticodiada de pares de cinetosomas dispuestos al tresbolillo; puede ser una fila de cinetosomas únicos o de pares de cinetosomas muy separados entre sí; estos cinetosomas no presentan cilios y eso indica el carácter vestigial de este segmento de la haplocinetia que no parece ser funcional como estructura bucal. El segmento B corresponde al segmento de la paraoral que se curva alrededor del citostoma y que está formado por pares de cinetosomas dispuestos al tresbolillo en forma de esticodiada; los cinetosomas externos del par están provistos de cilios. El segmento C de la haplocinetia está constituido generalmente por dos grupos de cinetosomas, uno de los cuales se dispone debajo del extremo de la esticodiada y a su derecha y otra a la izquierda y a continuación del extremo de la esticodiada. Estos grupos pueden ser una fila o cinetia, un grupo disperso, un par de cinetosomas o, incluso un único cinetosoma; estos cinetosomas no presentan cilios.

Corliss (1979) acepta aparentemente esta nomenclatura ya que la utiliza en la descripción de las características de los subordenes de los Scuticociliatida en su nuevo libro, sobre los ciliados.

Al menos en los Philasterina, esa división morfológica de la haplocinetia se manifiesta muy claramente. Small ha escogido el ejemplo de Philaster como el de haplocinetia mas reducida porque este ciliado tiene efectivamente muy reducida la parte correspondiente al segmento A, que está representado por unos cuantos pares de cinetosomas, no ciliados, muy distantes entre sí y separados de la zona en esticodiada, que además no

participan en la estomatogénesis; pero, en cambio, el segmento C está formado por una larga cinetia de mas de 25 cinetosomas (Grolière, 1974 y Coats y Small, 1972), que no puede considerarse muy reducida, ya que en algunos Uronema, como por ejemplo en la nueva especie U.muscicola que se estudia en este trabajo, sólo está constituida por dos cinetosomas.

La cuestión es que Coats y Small (1972) consideran el segmento C - en Philaster como el "meridiano director". Esta denominación, que se usa con frecuencia en los Scuticociliatida (Gelei, 1940; Evans y Corliss, - 1964; Thompson, 1964; y de Puytorac, etc. al., 1974), también es motivo de confusión. El término meridiano director se utiliza en los Tetrahiménidos para indicar la cinetia estomatogenética, que se localiza debajo de la boca y es la que forma todas las estructuras bucales. En los escuticociliados, se ha llamado meridiano director a una línea argentófila que se localiza entre las cinetias somáticas primera y última uniendo la parte posterior con las estructuras bucales y que se pone de manifiesto en las impregnaciones argentícas con los métodos de Klein o de Chatton y Lwoff, porque en la parte anterior de esta línea se encuentran los cinetosomas del escutico que son los que proliferan para formar las nuevas estructuras bucales. Aún en el caso como en Dexiotricha, Satrophilus, Cinetochilum, Philaster y otros géneros, donde hay una cinetia postoral que es estomatogénica, es incorrecto denominarla meridiano director, ya que por su origen no es homologable al meridiano director de los Tetrahiménidos porque en estos es una cinetia somática de origen también somático, mientras que en los Escuticociliados esta cinetia se origina a partir del gancho del escutico siendo correcto considerarla como parte del segmento C de la haplocinetia.

Antes de continuar describiendo las características de la haplocinetia en los escuticociliados filasterinos, es necesario hacer un análisis de la forma cómo se origina y de la participación de los distintos -

segmentos en la formación de la nueva boca del opisto. Esto nos lleva a describir la formación que Small llamó "scuticus" y que luego corrige por "scutico" (haciéndose eco de la corrección que le indican Canella y Rochi-Canella, 1976), que "... no comprenden por qué el nombre femenino latino scutica, que viene del griego skutike, ha sido ... masculinizado en scuticus" y que muchas veces llamamos "gancho del escutico" porque esta expresión lo describe más gráficamente.

Nosotros consideramos que, a estas alturas, es muy difícil que nos acostumbremos a utilizar el vocablo femenino "escutico" en lugar del original de "escutico" y que, independientemente de que sea incorrecto etimológicamente, esté lo suficientemente arraigado entre los especialistas como para considerarlo un término definitivamente adoptado.

La palabra elegida por Small y que tantas críticas le ha valido por parte de Canella, (1970), quien irónicamente considera que "... el nombre del orden resulta demasiado desagradable al oído", se refiere a una estructura que se forma durante la estomatogénesis y que tiene la forma de la punta de un látigo restallándose en el aire. Aunque es cierto que las descripciones de Small son demasiado sucintas y poco claras, es indudable que su término describe acertadamente el movimiento de estos cinetosomas, que se forman paralelos al extremo posterior de la haplocinetia y se desplazan, formando entonces el gancho del escutico, separándose por la parte anterior pero manteniéndose fijos al extremo de la haplocinetia, girando en sentido antihorario, exactamente como una punta de látigo, curvándose finalmente y quedando a continuación de la haplocinetia, cuando no se desprenden durante el trayecto. Por ser esta una estructura temporal y mutable, el término ha sido utilizado no sólo para describir el gancho del escutico estrictamente, sino también para indicar las estructuras que proceden de él. Es importante señalar que

Small observó muchísimas preparaciones de cilicdos Himenostomados durante su estudio y que eso le permitió reconocer éste carácter pasajero que tiene una indudable significación filogenética. A pesar de que los estudios de la estomatogénesis de estos cilicdos no abarcan mas que unos 13 ó 15 géneros de los 119 géneros de Escuticociliados que reconoce Corliss (1977), demuestran una gran homogeneidad en los procesos morfogénéticos, distinguiéndolos ciertamente del resto de los Himenostomados.

Nuestros estudios de la estomatogénesis en cuatro especies de escutico cilicdos, que corresponden a tres géneros, basados en observaciones de preparaciones impregnadas por el método de plata de Fernández-Galiano nos permiten aportar un dato que termina por describir e identificar la haplocinetia estomatogénica de los escuticociliados filasterinos, si no es que la de todos los escuticociliados. Aunque Small (1977) dice que los cinetosomas terminales de la haplocinetia, refiriéndose a los que componen el segmento C, pueden derivarse "... bien del escutico solamente o del esbozo de las policinetias bucales", nosotros hemos comprobado que todos los cinetosomas que participan en la estomatogénesis proceden de la haplocinetia por un lado y del escutico por otro, que en última instancia también se ha formado a partir de la haplocinetia, y en realidad es un trozo de haplocinetia separado.

Cuando Small dice que los cinetosomas del segmento C proceden del escutico o de los esbozos de las policinetias, está cayendo en una confusión que nos ha tenido a todos equivocados durante mucho tiempo. En Uronema, por ejemplo, los cinetosomas del escutico han sido tradicionalmente definidos como formando tres grupos en forma de triángulo invertido - debajo de la haplocinetia y de la boca. Sin embargo, el grupo de la izquierda no participa en la estomatogénesis y no se origina a partir del escutico, sino que se duplica y forma dos estructuras iguales que se re-

parten en el protero y en el opisto como cualquier cinetia somática. Lo mismo se comprueba en la estomatogénesis de Cinetochilum y Sathrophilus, y también al observar detalladamente las imágenes de la estomatogénesis de otros escuticociliados se puede llegar a la misma interpretación. Lo que ocurre, y quizá sea ese el origen de la confusión, es que este grupo de cinetosomas, normalmente uno o dos pares, prolifera al mismo tiempo que los cinetosomas de los primordios de las policinetias y emigran hacia atrás junto a los cinetosomas de los extremos de las policinetias, - que acaban reabsorbiéndose, pareciendo pertenecer a los primordios de las policinetias y terminan localizándose en el opisto en la misma posición que tenían en la célula original.

En la estomatogénesis de U.muscicola esta observación se comprueba de forma mas manifiesta ya que en esta especie, ni siquiera están presentes los cinetosomas del lado izquierdo del escutico, y todas las estructuras bucales se originan a partir de la haplocinetia y de los cinetosomas derechos del escutico. Este sería el ejemplo de haplocinetia más reducida en cuanto al segmento C, ya que está representado por dos cinetosomas solamente.

En resumen, todos los cinetosomas de la haplocinetia de los Philasterina, (excepto en Philaster y Cohnilembus donde, como hemos dicho, los cinetosomas del segmento A no son estomatogénéticos) participan en la - formación de las estructuras bucales y a la vez se originan de los cinetosomas anteriores de la haplocinetia parental, de los cuales se forma - no sólo la parte anterior, la región propiamente paroral, sino también - los cinetosomas posteriores del segmento C que tienen una función principalmente estomatogénética, ya que la mayor parte de las veces son cinetosomas desprovistos de cilios que no pueden considerarse funcionales como estructuras bucales. Además, ningún cinetosoma que no proceda de la haplocinetia participa en la formación de la nueva boca. Así pues, la ha -

plocinetia, considerada conjuntamente, es la unidad estomatogénica en los escuticociliados.

En los Philasterina se distinguen las tres regiones de la haplocinetia no sólo morfológicamente, sino también por su comportamiento durante la estomatogénesis. Las cinetosomas del segmento C, o en su caso la escuticocinetia y los cinetosomas del vestigio del escutico, son los responsables de la formación de las policinetias posteriores; por su parte, la región continua de la haplocinetia manifiesta dos zonas, una anterior y otra posterior, distinguibles durante la estomatogénesis, que darán lugar a los primordios de la haplocinetia y de las policinetias anteriores del opisto respectivamente.

En el caso de Cinetochilum y Sathrophilus que no manifiestan una diferenciación morfológica de la parte anterior de la haplocinetia en un segmento A, sí que existen dos partes perfectamente diferenciadas durante la estomatogénesis; después de la proliferación de los cinetosomas de la parte esticodiada de la haplocinetia, se separan en dos segmentos diferenciados, uno anterior que originará el primordio de la haplocinetia y otro posterior que va a participar en la formación del primordio de las policinetias. Así pues, desde el punto de vista de la estomatogénesis, estos ciliados presentan una diferenciación de la haplocinetia en tres segmentos; los segmentos A y B corresponden a la región paraoral en esticodiada y el segmento C a la escuticocinetia y vestigio del escutico.

Al menos en el caso de los Scuticociliatida Philasterina se justifica la utilización del término haplocinetia que emplea Small fundamentalmente porque describe la diferenciación de la haplocinetia en los tres segmentos que nosotros reconocemos. De hecho el término esticodiada define sólo una parte de la membrana ondulante de los ciliados.

Por otro lado, los términos membrana ondulante o membrana paroral, siguen siendo vigentes y se deberían seguir utilizando por no perder de vista la homología entre esta estructura, común a la mayoría de los cilios, con la haplocinetia de los Scuticociliatida, ya que en realidad esta es un tipo especial de membrana paroral.

También por su parte, el conjunto de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia recibe diversos nombres según la estructura que forme. Así, en los trabajos modernos se le llama "cinetia postoral" (Dragesco y Grolière, 1969; Grolière, 1975; de Puytorac y Grolière, 1979); "escutico" (Didier y Datcheva, 1974; Roque, 1974; Didier y Wilbert, 1976; - Buitkamp, 1977; Hatzidimitriou y Berger, 1977; Grolière y Leglise, 1977) "escuticocinetia" (Grolière, 1975); "segmento C de la haplocinetia" (Grolière, 1973) o "segmento posterior de la haplocinetia" (Coats y Small, - 1972) y "gránulos argentófilos" (Evans, 1965) en trabajos anteriores a la descripción de los Scuticiliatida.

Todos y cada uno de los términos tienen una justificación si tenemos en cuenta la estructura a la que se aplica en cada caso. Especialmente sugerente es el de "escuticocinetia" que emplea Grolière para describir la estructura que encontramos en Sathrophilus y Cinetochilum; pero - al margen de que cada caso en especial pueda tener una descripción distinta, el único término que unifica todas las diferentes formaciones que puede presentar esta estructura es el de "segmento C de la haplocinetia" que además, tiene la ventaja de que toma en cuenta la continuidad de la haplocinetia y puede abarcar mas de un grupo de cinetosomas, como ocurre en la mayoría de los casos.

Por todas las razones anteriormente expuestas, en nuestra opinión se justifica la aplicación de la palabra haplocinetia para describir la membrana paroral de los Scuticociliatida, por ser el término que abarca

mas ampliamente las diversas formas que toma en los distintos representantes de este grupo de ciliados, y de paso hacemos justicia a Small, quien a fin de cuentas, fue el primero en reconocer la especial significación de esta estructura en la filogenia de estos protozoos.

Y sin embargo, y en aras de la no diversificación de los términos, que hacen nuestros conocimientos abstrusos para cualquiera que no sea un especialista, lamentaríamos que no se siguiera llamando membrana ondulante o paroral a la haplocinetia de los Escuticociliados, que no deja de ser una membrana paroral aunque esté diferenciada en forma de haplocinetia.

También la denominación de las membranelas de los Scuticociliatida ha sufrido sus modificaciones. En 1964 Small emplea el término "membranoides" en su sentido literal para describir las estructuras "semimembranosas" de Pleuronema. Posteriormente, al describir el nuevo orden, justifica la utilización del término porque considera que estas estructuras se diferencian de las membranelas bucales de otros ciliados, ya que "... en el animal vivo, los cilios de los orgánulos bucales no están permanentemente fusionados en forma de membranas sino separados cuando el animal no se está alimentando. La "fusión" en forma de "estructura membranosa", ocurre solamente después de que los cilios somáticos y caudales entran en reposo. Además los cilios de las membranelas son tan largos o más que los de la estructura, que en la literatura se denomina "membrana ondulante". Y, considerando que estas estructuras no son homólogas a las del resto de los Himenostomados, Small propone denominarlas "membranoides", para distinguirlas de las "membranelas", de las cuales serían estructuras análogas. Cada membranoides se designaría con una letra griega " para evitar la confusión con el sistema numérico con que se designa a las membranelas en los otros grupos". Así, las membranelas de los Scuticociliatida quedan descritas como membranoides  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ .

Dragesco (1968), manifiesta la opinión de que " ... no hay ninguna necesidad de introducir el nuevo término de membranoides, (...), si tomamos la costumbre de crear términos nuevos en cada orden de ciliados para describir estructuras relativamente homólogas, vamos a tener posteriormente graves problemas de nomenclatura".

Lom y col. (1968) tampoco están dispuestos a reconocer la validez del término "membranoides" ya que " hay demasiados interrogantes sin responder acerca de la semejanza estructural, verdadera homología y comparación de los modelos estomatogénéticos."

Como era de esperar, las críticas de Canella (1970) también incluyen un ataque al término membranoides que propone Small. Canella no cita la frase de Small donde describe el comportamiento de los cilios de las membranelas de Pleuronema, que "no están permanentemente fusionados, sino separados cuando el animal no se está alimentando", y, en cambio, hace énfasis en que la utilización del término se apoya en "la secuencia de eventos ontogénéticos" y en "el modelo de desarrollo", y recuerda que "hay muchos órganos, orgánulos y aparatos que, perteneciendo a animales de phyla distintos, tienen idénticas denominaciones, como por ejemplo, el ojo, la cabeza, el corazón, etc."

Además, Canella indica que los órganos ciliares bucales de los escuticociliados no son siempre del tipo de los llamados membranoides, sino que a veces son verdaderas membranelas iguales a las de Tetrahymena y Glaucoma como es el caso de las membranelas de Dexiotricha.

Las membranelas de los Scuticociliatida han sido también llamadas, atendiendo a la especial configuración que presentan en algunos géneros, campos deltoide, trapezoide y falciforme respectivamente (Mugard, 1948; de Puytorac y col. 1966), pero esta denominación sólo puede aplicarse a

algunos géneros del grupo, ya que no es general esa peculiar morfología de las membranelas, sino que sólo se presenta en determinados casos.

El desarrollo de la microscopía electrónica ha traído consigo un gran número de estudios sobre la ultraestructura de los ciliados, lo cual ha provocado una revisión de la sistemática de este grupo. De Puytorac y Grain (1976), en un trabajo sobre la ultraestructura de la corteza de los ciliados, tratan de recopilar la información existente con la intención de conocer más a fondo su evolución. En este estudio se describen varios tipos de membranelas según sus características ultraestructurales que incluyen los términos policinetia, membranoide tipo I y membranoide tipo II. Estos términos describen estructuras tan específicas que parecen corresponder a muy pocos géneros y quizá en ocasiones a uno sólo. El término policinetia por ejemplo, se refiere a una membranela formada "por tres largas filas paralelas de cinetosomas, donde sólo los cinetosomas de la fila externa presentan una o varias fibras densas" (Lom y col., 1968), en Thigmotricos y Peritricos. El membranoide tipo I corresponde a "una o varias filas de cinetosomas desprovistos de todo sistema fibrilar tangencial" como describen Didier y Detcheva (1974) para Cohnilembus. El membranoide tipo II por su parte, es "un agregado de cinetosomas donde algunos cinetosomas marginales son portadores de fibras postciliares, pero en los cuales no se define una orientación de conjunto" y también corresponde a una de las membranelas de Cohnilembus. Como vemos, estos términos sólo resultan aplicables después de hacer un estudio ultraestructural de cada organismo y no definen estructuras generales. El término policinetia tiene aquí un significado completamente distinto del que le dan otros autores (Coats y Small, 1972 y Peck, 1977), y en este caso representa un tipo especial de membranela de cilios no coalescentes, cuyo sistema fibrilar más desarrollado es el de las fibras postciliares y donde los cinetosomas no presentan un sistema de fibras que los una entre sí. Los estudios ultraestructurales se han ido suce -

diendo y el resultado no puede ser mas desalentador. Mientras que los himenostomátidos penículinos y tetrahimeninos presentan respectivamente penículos y membranelas ultraestructuralmente definidos, los escuticociliados no presentan ni penículos ni membranelas, sino varios tipos de membranoides, además de membranelas o unos membranoides del tipo penículo (Antipa, 1971). Aunque se han estudiado muy pocos géneros desde el punto de vista ultraestructural, (nueve hasta la fecha, de los cuales sólo han sido publicados cuatro), ya contamos con la descripción de 5 ó 6 tipos distintos de membranoides. Es sorprendente la enorme variabilidad ultraestructural de las formaciones adorales de los escuticociliados, sobre todo si se compara con la constancia ultraestructural de las membranelas y penículos de los otros himenostomados.

En Cohnilembus (Didier y Detcheva, 1974) por ejemplo, los cinetosomas de la primera membranela no muestran ningún derivado cinetosómico, mientras que en las otras membranelas se pueden apreciar las fibras postciliares.

En Parauronema (Rodríguez Santa Rosa y de Puytorac, 1976) todas las membranelas son como la membranela 1 de Cohnilembus, carecen de todo sistema tangencial de fibras.

En Dexiotricha (Peck, 1977) las membranelas parecen ser del mismo tipo que las de Tetrahymena.

El género Porpostoma (Coats, 1977, comunicación personal) tiene tres membranoides, todos distintos entre sí y distintos también de los membranoides tipo I y II descritos por de Puytorac y Grain (1976). De la misma manera, el trabajo ultraestructural de Conchopthirius (Antipa, 1971) demuestra que este organismo tiene unos membranoides del tipo de los penículos, pero sin el sistema de fibras que Didier (1970) considera diag-

nóstico para los penículos.

En el último Congreso Internacional de Protozoología que se celebró en Sevilla en mayo de 1980, De Puytorac, Detcheva y Didier presentaron una comunicación que trataba precisamente de la ultraestructura comparada de tres escuticociliados: Loxocephalus, Uronema y Pleuronema. En Loxocephalus, la fila derecha de las tres membranelas presenta fibras postciliares; también en Pleuronema hay fibras postciliares en la membranela 2, pero no así en las otras y, en Uronema, sólo excepcionalmente se encuentran fibras postciliares. Así pues, las membranelas de Loxocephalus son del tipo de las de Glaucoma, típicamente tetrahimeninas; las de Pleuronema se parecen a los penículos y las de Uronema son de tipo membranoides pero diferentes de los membranoides descritos como tipo I y tipo II - en el trabajo de De Puytorac y Grain (1976).

Como vemos, los estudios de microscopía electrónica no han hecho más que aumentar la confusión en lo que se refiere a las estructuras adorales de los escuticociliados, que lejos de presentar caracteres ultraestructurales comunes, muestran una diversidad sorprendente para estructuras que se suponen homólogas. El conocimiento de las características ultraestructurales de estas membranelas, en lugar de ayudarnos a descubrir las semejanzas en un grupo que se considera homogéneo, por presentar un tipo peculiar de estomatogénesis común, ha demostrado que existe una gran dispersión evolutiva dentro de este grupo si tenemos en cuenta la enorme variabilidad que manifiestan las estructuras bucales desde el punto de vista ultraestructural.

Mientras tanto se iba popularizando el término de "policinetia" al hablar de las membranelas de los escuticociliados (Coats y Small, 1972; Peck, 1977). Este término se empezó a usar informalmente para distinguir las membranelas de estos ciliados de las membranelas de los Hymenostomati

da propiamente dichos, porque era el término que Small, renunciando al nombre precedente de membranoides, utilizaba. Aunque este término sugiere que las membranelas a las que se refiere, están formadas por muchas cinetias, lo que no es precisamente el caso en los escuticociliados donde muchas veces las membranelas presentan una sola cinetia (como por ejemplo la membranela 1 de los Uronema), el fracaso de los intentos de demostrar que las membranelas de estos ciliados eran semejantes a las de los himenostomatida y la imposibilidad de encontrar algún carácter que pudiera unificarlas y describirlas de una forma generalizada, han hecho que este término se haya seguido usando y popularizando de tal forma que ha pasado de una condición transitoria a ser el término mas frecuentemente usado cuando se habla de estas estructuras.

Corliss (1979), en su típico estilo informal, describe el nombre de policinetia como "un término persistentemente popular para las bases infraciliares (o a veces toda la estructura, con sus cilios), de las membranelas bucales "sensu lato" de algunos grupos de ciliados (en particular de los escuticociliados); muy recientemente ha sido restringido por algunos autores para describir las membranelas orales de los peritricos, (pero, en qué caso no se debe incluir también a los escuticociliados -pleuronematinos y tigmotricos?); hay algunas diferencias específicas ultraestructurales de la infraciliación -entre los diversos tipos de membranelas- detectables en las relativamente pocas especies que han sido objeto de un estudio comparativo hasta la fecha; pero las homologías exactas siguen sin aclararse y el cuadro se complica por la naturaleza aparentemente de tipo penicular de la policinetia de los peritricos en su parte posterior y dentro del infundíbulo de la cavidad bucal "sensu lato"

Lom (1964) describe la policinetia de los Peritricos como consistiendo de "unas cortas hileras de 3 cinetosomas de ancho; estos cinetosomas están tan apretadamente empaquetados que dan la impresión de una cor

ta línea continua". Esta descripción coincide con lo que Fernández-Galig no (1979) denomina "polibraquicinetia" para describir la infraciliación de la zona adoral en Bursaria que está formada "por un gran número de c<sub>i</sub>netias muy cortas, muy juntas y paralelas entre sí, que se disponen obli<sub>f</sub>cuamente al eje principal de la membranela". Teniendo en cuenta esta última descripción, sería quizá más adecuado utilizar el término polibra<sub>q</sub>uicinetia para definir la porción anterior de lo que se ha llamado poli<sub>c</sub>inetia en los peritricos y reservar el nombre de policinetia para las membranelas de los escuticociliados.

Al margen de que es indudable que quedan muchos estudios por hacer antes de que podamos definirnos por alguno de los términos o de crear uno nuevo que abarque la gran diversidad estructural que encontramos en las membranelas de estos ciliados y, siendo el consenso general que, con la excepción de algunos géneros de la familia Loxocephalidae, las membranelas de los escuticociliados no son análogas a las de los Tetrahimenidos, y por diferenciarlas de éstas, nos quedamos con el término de policinetia. Pero no dejamos de considerar válido el llamarlas membranelas como hacen algunos autores, que se reservan la decisión de un nuevo término para más adelante cuando contemos con más datos ultraestructurales de las membranelas de muchas más especies de escuticociliados.

Así pues, y por todo lo anteriormente expuesto, en este trabajo llamamos haplocinetia a la membrana ondulante de los escuticociliados y la consideramos diferenciada en tres segmentos: A, B y C. El segmento C corresponde a lo que se ha llamado escutico y vestigio del escutico.

Llamamos gancho del escutico, mejor que escutico, a la forma transitoria que procede de los cinetosomas de la haplocinetia que va a dar lugar, en el trofante, a los cinetosomas del escutico, que son posteriormente los primeros en dividirse y que van a participar en la formación de -

las policinetias de la nueva boca.

Los cinetosomas que quedan al lado izquierdo de la haplocinetia, que venían considerándose como parte del escutico y que en este estudio de -- mostramos que, ni tienen su origen en el escutico ni participan en la -- formación de las nuevas estructuras bucales, se denominan cinetosomas -- postbucal<sup>es</sup> izquierdos o cinetia postbucal izquierda o, quizá mas adecuadamente, cinetia  $n + 1$  porque estos cinetosomas parecen tener un carácter somático vestigial.

Y por último, las membranelas adorales de estos ciliados son denominadas aquí policinetias, numerándolas como policinetias 1, 2 y 3.

## 5. CONCLUSIONES

Los resultados de nuestro estudio de la morfología y morfogénesis en cuatro especies de escuticociliados filasterinos, Uronema marinum, U. muscicola n. sp., Cinetochilum margaritaceum y Sathrophilus edaphicus n. sp., nos permiten sacar algunas conclusiones, de índole puramente taxonómica por una parte y otras, de carácter más general, que se refieren a las afinidades filogenéticas probables de estos ciliados.

El estudio morfológico de la especie Uronema marinum nos proporciona nuevos datos acerca de la estructura de la infraciliación bucal en este ciliado y nos permite hacer una redescrición detallada de la especie. Consideramos que esta descripción abarca tanto la especie U. nigricaus de Thompson y Evans (1968), como la especie U. parduczi de Foissner (1971), que deben considerarse sinónimos de U. marinum.

Es un dato interesante que en esta especie la estructura de la policinetia 1 es enormemente variable; en todos los trabajos donde se detalla su infraciliación, es distinta, aunque siempre muy reducida. En la especie que nosotros hemos estudiado es también diferente, de forma peculiar y constante, incluso en estirpes de distintas localidades. Es posible que la morfología de esta estructura, tenga una significación taxonómica a niveles sub-específicos.

La otra especie del género Uronema que hemos estudiado, corresponde a un nuevo ciliado que describimos por primera vez en este trabajo y que denominamos U. muscicola, haciendo referencia al hábitat donde fue encontrada. Esta especie está caracterizada por unos rasgos peculiares de la infraciliación somática que no comparte con ningún representante del género y por la reducción de las estructuras bucales. La haplocinetia está formada por un corto número de cinetosomas y la policinetia 1, que es la más redu-

cida de este género, está representada por 3 cinetosomas solamente.

Se puede concluir que los representantes del género Uronema comparten ciertas características de la infrociliación de las estructuras bucales. La haplocinetia está diferenciada en tres segmentos distinguibles morfológicamente y desde el punto de vista de su participación en el proceso de la estomatogénesis. El segmento A es recto y presenta una sola fila de cinetosomas; el segmento B se curva alrededor del citostoma y está formado por pares de cinetosomas dispuestos al tresbolillo en forma de esticodiada. El segmento C corresponde al vestigio del escutico y está formado por un grupo o un par de cinetosomas debajo y a la derecha de la boca y del extremo del segmento B. Los cinetosomas que se encuentran al lado izquierdo y que se habían considerado parte del escutico, no se originan a partir de él ni van a formar parte de las estructuras bucales durante la estomatogénesis.

En lo que se refiere a la ciliación somática, una característica muy particular de los representantes de este género, es la posesión de un largo cilio caudal. La infrociliación del cilio caudal corresponde al último cinetoso de la última cinetia somática, que es más larga que el resto de las cinetias alcanzando su extremo el polo posterior del animal.

La especie que describimos aquí por primera vez como Sathrophilus edaphicus n. sp. está caracterizada por presentar un aparato bucal formado por una haplocinetia con dos segmentos diferenciados; el segmento B está formado por 9 cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo en forma de esticodiada y el segmento C comprende las cinetias postorales derecha y media; el segmento A no está representado. Las cinetias postorales derecha y media corresponden a una escuticocinetia formada por 6 cinetosomas dobles, y a una corta cinetia de 2 cinetosomas, también dobles, respectivamente. A la izquierda de la haplocinetia y arriba de la boca se encuentran tres pollicinetias de forma prácticamente rectangular, que están constituidas por

3 filas de cinetosomas cada una. Las características de la infraciliación bucal de Sathrophilus edaphicus no coinciden demasiado con las de las otras especies de Sathrophilus, donde se describe la infraciliación y este cilgado podría corresponder a un género nuevo, pero preferimos adscribirlo, al menos de momento, a dicho género hasta que tengamos un mejor conocimiento de las características de las estructuras bucales de sus representantes.

Las familias Uronematidae y Cinetochilidae se distinguen fundamentalmente por la morfología de la haplocinetia. En los Uronematidae encontramos que esta estructura está diferenciada en un segmento A, reducido; un segmento B poco desarrollado y un segmento C prácticamente vestigial. En conjunto es un ejemplo de haplocinetia muy reducida. Los Cinetochilidae, por su parte, presentan una haplocinetia formada por un segmento B bien desarrollado en forma de esticodiada y un segmento C, también desarrollado, representado por dos cinetias postbucles.

El estudio comparativo del proceso estomatogénico que observamos en estos escuticociliados permite llegar a ciertas conclusiones de tipo general. Fundamentalmente el proceso es muy semejante en todas las especies estudiadas. La haplocinetia parental es la que va a dar lugar a todas las nuevas estructuras bucales, que se forman siguiendo un orden postero anterior, según la posición que ocupan en el trofante. El segmento C de la haplocinetia es el que prolifera primero, formando los esbozos de las policinetias posteriores; a continuación se duplican los cinetosomas del segmento B que darán lugar a la (o las) policinetias anteriores; la haplocinetia del opisto procede de los cinetosomas del segmento A, cuando éste está representado, o de los cinetosomas anteriores del segmento B, cuando no hay diferenciación de la haplocinetia en un segmento A.

En la familia Uronematidae el segmento C da lugar al primordio de la policinetia 3, contribuyendo a la formación del primordio de la policinetia 2

con un par de cinetosomas sólomente. En los Cinetochilidae los cinetosomas del segmento C dan lugar a las policinetias 2 y 3 totalmente.

Las afinidades de los representantes de la familia Cinetochilidae con los hoxocephalidae se demuestran por la enorme similitud del modelo estomogénético que siguen ambos grupos, aparte de las semejanzas de las estructuras bucales. Ambas familias representan un tronco filogenético común dentro de la evolución de los escuticociliados filasterinos y son, a su vez, los miembros de este grupo los que probablemente dan lugar a la línea evolutiva de los ciliados himenostomátidos.

A su vez, es muy probable que los escuticociliados filasterinos se hayan originado de un ancestro del tipo de los nasulidos como Pseudo microthorax, ya que se encuentran muchas similitudes entre el proceso estomogénético de este ciliado y el de los ciliados que hemos estudiado.

6. BIBLIOGRAFIA

- ANTIPA, G.A. 1971. Structural differentiation in the somatic cortex of a ciliated protozoan Conchophthirus curtus, Engelmann 1862. Protistologica, 7 (4): 471-501
- ANTIPA, G.A. & SMALL, E.G. 1971. A redescription of Conchophthirus curtus Engelmann, 1862. (Protozoa, Ciliata). J. Protozool. 18 (3): 491-503
- BICK, H. 1972. Ciliated Protozoa. An Illustrated Guide to the Species - Used as Biological Indicators in Freshwater Biology. W. World Health Organization. Geneva: 198
- BORROR, A.C. 1963. Morphology and ecology of the beuthic ciliated Protozoa of Alligator Harbor, Florida. Arch. Protisten K. 106: 465-534.
- BROWNLEE, D., RAMSEY, J. y SMALL, E.B. 1975. Stomatogénesis in Pottomacus pottsi Thompson. (comunicación personal).
- BUDDENBROCK, W. von. 1920. Beobachtungen über einige neue oder wenig bekannte marine Infusorien. Arch. Protistenk. 41: 341-346.
- BUITKAMP, Ulrich. 1977. Die Ciliatengana der Savanne von Lamto (Elfenbein Küste). Acta Protozool. 16: 249-276.
- BÜTSCHLI, O. 1887. Protozoa. Abt. III Infusoria und System der Radiolaria. En Corliss, J.O. The Ciliated Protozoa. 1961. Pergamon Press.
- CANELLA, M.F. 1970. Sur les organelles ciliaires de l'appareil buccal des Hyménostomes et autres Ciliés. Revisión critique de questions controversées de morpho-physiologie, stomatogénese, phylogénese et taxonomie. Ann. V. Ferrara (N.S.) (Suppl.) Biol. Anim., 3: 235.
- CANELLA, M.F. & I. ROCHI-CANELLA. 1976. Biologie des Ophryoglenina (Ciliés Hyménostomes Mistophages). Università degli Studi di Ferrara. 1976: 92-101.
- CANELLA, M.F. 1977. Commentaires sur quelques analyses pro et contra: (IV Deux mots sur une pseudoanalyse de E.B. Small). Personalia, I. - Editográfica-Rastignano (Bologna) 1977:25-29.
- CHATTON, E. 1936. Les migrants horizontalement polarisés de certaines péritriches. De leur signification. Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. (sér.2) 3: 913-940.

- CHATTON, E. 1942. Le problème de la continuité du cinétome chez les hypotriches. Nouvelles recherches sur l'Euplotes crassus. Bull. Biol. Fr. Belg., 76: 314-335.
- CHATTON, E. y LWOFF, A. 1935. La constitution de la strie ciliaire des infusoires. La desmodexie. Compt. Rend. Soc. Biol. 118: 1068 - 1072.
- COATS, W. 1977. Stomatogenesis in Porpostoma. (Comunicación personal).
- COATS, W. y SMALL, E.B. 1972. Stomatogenesis in Philaster hiatti. J. Protozool., 19 (Suppl.): 21.
- CORLISS, J.O. 1959. Comments on the Systematics and Phylogeny of the Protozoa. (Symposium: Invertebrate Classification & Phylogeny). Systematic Zoology, 8(4): 169-190.
- CORLISS, J.O. 1960. The problem of homonyms among generic names of Ciliated Protozoa, with proposal of several new names. J. Protozool., 7: 269-278.
- CORLISS, J.O. 1961. The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification and Guide to the Literature. Pergamon Press, Oxford.
- CORLISS, J.O. 1963. Application of phylogenetic considerations to Protozoan Systematics. In Ludvik, J., Lom, J. & Vavra, J., eds., Progress in Protozoology, Proc. 1st. Int. Cong. Protozool., Prague, Aug. 1961: 47-56.
- CORLISS, J.O. 1967. An aspect of morphogenesis in the Ciliate Protozoa. J. Protozool. 14(1): 1-8.
- CORLISS, J.O. 1968. The value of ontogenetic data in reconstructing protozoan phylogenies. Trans. Amer. Microsc. Soc. 87(1): 1-20.
- CORLISS, J.O. 1974. The changing world of ciliate systematics: historical analysis of the past efforts and a newly proposed phylogenetic scheme of classification for the protistan phylum ciliophora. Systematic Zoology. 23(1): 91-138.
- CORLISS, J.O. 1975. Taxonomic characterization of the suprafamilial groups in a revision of recently proposed schemes of classification for the phylum Ciliophora. Trans. Amer. Microsc. Soc., 94(2):224-267.

- CORLISS, J.O. 1977. Annotated assignment of families and genera to the orders and classes currently comprising the corlissian scheme of higher classification for the phylum Ciliophora. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 96(1): 104-140.
- CORLISS, J.O. 1979. *The ciliated Protozoa: Characterization, Classification and Guide to the Literature*. 2nd. Ed. Pergamon Press. Oxford. New York.
- CZAPIK, A. 1963. La morphogenèse du Cilié Cyclidium citrullus. Cohn (Hymenostomatida, Pleuronematina). *Acta Protozool.* 1: 5-11.
- CZAPIK, A. 1964. La stomatogenèse du Cilié Uronema marinum. Dujardin (Hymenostomatida, Tetrahymenina). *Acta Protozool.* 2: 207-211.
- CZAPIK, A. 1968. La morphologie de Uronema elegans Maupas et de Uronema parva sp. n. *Acta Protozool.*, 5: 225-229.
- CZAPIK, A. 1968. La famille Tetrahymenidae et son importance dans la systématique et l'évolution des ciliés. *Acta Protozool.*, 5: 315-357.
- DE MIGUEL, R. y el MARQUES DE MORANTE. . *Diccionario latino-español etimológico*.
- DIDIER, P. 1970. Contribution à l'étude comparée des ultrastructures corticale et buccale des Ciliés Hyménostomes Péniculiens. *Ann. St. Biol. Besse-en-Chandesse* 53: 1-274.
- DIDIER, P. y WILBERT, N. 1967. Sur une nouvelle espèce de cilié hyménostome: Paranophrys thompsoni n. sp. cohabitant avec l'infusoire Espejoia mucicola dans les pontes de chironomides. *Protistologica*. 12 (2): 335-340.
- DIDIER, P. y DETCHEVA, R. 1974. Observations sur le Cilié Cohnilembus verminus (O.F. Muller, 1786). Morphogenèse de bipartition et ultrastructure. *Protistologica*. 10(2): 159-174.
- DRAGESCO, J. 1968. Les genres Pleuronema Dujardin, Schizocalyptra nov. - gen. et Histibalantium Stokes (Ciliés Holotriches hyménostomes). *Protistologica*. 4(1): 85-106.
- DRAGESCO, J. y GROLIERE, C.A. 1969. Le cilié Sathrophilus vernalis n. sp. (Holotricha Hymenostomata). *Annales de la station Biologique de Besse-en-Chandesse* 1969 (4): 281-290.

- DUJARDIN, F. 1841. Histoire naturelle des zoophytes. Infusoires. Paris.  
En Thompson, J.C. Jr. 1964: 678.
- EVANS, F.R. 1965. Stomatogenesis in an undescribed species of Philasteri  
dae. Progress in Protozoology II (1965): 212-213.
- EVANS, F.R. 1969. Stomatogenesis in Uronema nigricans as determined by -  
protargol technique. Progress in Protozool. 3rd. Int. Congress -  
on Protozool. Leningrad.
- EVANS, F.R. 1969 b. Stomatogenesis in Scuticociliotida Small and its tax  
onomic implication. Progress in Protozoology. 3rd. Int. Congress  
on Protozool. Leningrad, 2-10 July 1969. Ac. of Sciences of the  
USSR.
- EVANS, F.R. y CORLISS, J.O. 1964. Morphogenesis in the Hymenostome Cilia  
te Pseudocohnilembus persalinus and its taxonomic and phylogene  
tic implications. J. Protozool. 11(3): 353-370.
- FAURE-FREMIET, E. 1950. Morphologie comparée et systematique des ciliés.  
Bull. Soc. Zool. Fr. 75: 109-122.
- FAURE-FREMIET, E. 1954. Morphogénèse de bipartition chez Urocentrum tur  
bo (cilié holotriche). J. Embryol. Exp. Morphol. 2: 227-238.
- FERNANDEZ-GALIANO, D. 1966. Une nouvelle méthode pour la mise en éviden  
ce de l'infaciliature des ciliés. Protistologica, 2(1): 35-37.
- FERNANDEZ-GALIANO, D. 1976. Silver impregnation of ciliated protozoa: pro  
cedure yielding good results with the pyridinated silver carbong  
te method. Trans. Amer. Micros. Soc., 93(4): 557-560.
- FERNANDEZ-GALIANO, D. 1978. Le comportement des cinétodesmes pendant la  
division de Paramecium caudatum. Protistologica, 15(3): 291-294.
- FERNANDEZ-GALIANO, D. 1979. Transfer of the widely known "Spirotrich" ci  
liate Bursarina truncatella O.F.M. to the vestibulifera as a se  
parate order there, the Bursariomorphida. Trans. Amer. Micros. -  
Soc., 98(3): 447-454.
- FINGER, S. 1974. Cortical antigens in Paramecium aurelia. En Wagtendonk,  
W.J. van, ed. Paramecium, A current survey. Elsevier, Amsterdam,  
London and New York.

- FINLEY, H. 1930. Toleration of fresh water protozoa to increased salinity. *Ecology*, 11: 337-347.
- FLORENTIN, M.R. 1901. Description de deux infusoires Ciliés des marais salants de Lorraine. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12: 343-362.
- FOISSNER, W. 1972. The cytophyge of ciliata. I. Its function, regeneration and morphogenesis in Uronema parduczi. *Acta biol. Acad. Sci. hung* 23(2): 161-174.
- FOISSNER, W. 1967. Wimpertiere im Silberpräparat. Ein verbessertes "trockenes" Verfahren zur Darstellung des Silberliniensystems. *Mikrokosmos*, 4: 122-126.
- FOISSNER, W. 1971. Das Silberliniensystem von Uronema parduczi, sp. n. -- (Ciliate, Hymenostomatida, Uronematida). *Arch. Protistenk.*, 113: 34-50.
- GELEI, G. 1940. Cinetochilum und sein Neuronensystem. *Arch. Protistenk.*, 94: 57-79.
- GELEI, G. 1935. Eine neue Abänderung der Kleinschen trockenen Silbermethode und das Silberliniensystem von Glaucoma scintillans. *Arch. Protistenkunde*, 84. En Gelei, G. 1940.
- GELEI, J. v. y HORVATH, P. 1931. Eine nasse Silber- bzw. Goldmethode für die Herstellung der reizleitenden Elemente der Ciliaten. *Z. wiss. Mikr.*, 48: 9-29. En Gelei, G. 1940.
- GROLIERE, C.A. 1973. Description de Quelques Espèces de Ciliés Hymenostomes des Genres Sathrophilus Corliss, 1960, Cyclidium O.F. Müller 1786, Histiobalantium Stokes, 1886. *J. Protozool.* 20(3): 369-376.
- GROLIERE, C. A. 1974. Etude comparée de la stomatogénèse chez quelques ciliés hymenostomes des genres Paralembus (Kahl, 1933), Philaster (Fabre-Domergue, 1885), Parauronema (Thompson, 1967), Tetrahymena (Furgasson, 1940). *Protistologica*, 1974. T.X, fasc.3: 319-331.
- GROLIERE, C.A. 1975. Etude de quelques Ciliés Hymenostomes des eaux acides de la région de Besse-en-Chandesse. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*. N° 9 (años 1974-1975): 79-109.
- GROLIERE, C.A. 1976. Contribution à l'étude des ciliés sphériques et des étendues d'eau acides. I.-Description de quelques espèces de gymnostomes, hypostomes, hymenostomes et heterotrichos. Extrait des *Annales de la Station biologique de Besse-en Chandesse 1975-1976* N° 10: 265-297.
- GROLIERE, C.A. 1974. Description et stomatogénèse de Pleuronema puytoraci n. sp. (Ciliata, Holotricha). *Protistologica*, 10(1): 91-99.

- GROLIERE, C.A. y LEGLISE, M. 1977. Paranophrys carcini, n. sp., Ciliate Philasterina found in the hemolymph of Cancer pagurus Linné. Protistologica, 13(4): 503-507.
- HATZIDIMITRIOU, G. y BERGER, J. 1977. Morphology and morphogenesis of -- Ancistrum mytili (Scuticociliatida: Thigmotrichina), a comensal Ciliate of Mytilid Pelecypods. Protistologica, 13(4): 477-495.
- HOARE, C.A. 1927. Studies on coprozoic Ciliates. Parasitology, 19: 154--222.
- HONIGBERG, B.M., BALAMUTH, W., BOVEE, E.C., CORLISS, J.O., GODJICS, M., - KUDO, R.R., LEVINE, N.D., LOEBLICH, A.R., WEISE, J. y WENDRICH, D. H. 1964. A revised classification of the phylum Protozoa. J. Protozool., 11: 7-20.
- JANKOWSKY, A.W. 1964 a. Morphology and evolution of Ciliophora. III: Diagnosis and phylogenesis of 53 sapropelebionts, mainly of the order Heterotrichida. Arch. f. Protistenk., 107: 185-294.
- JANKOWSKY, A.W. 1964 b. Morphology and evolution of Ciliophora. IV, Sapropelebionts of the family Loxocephalidae, fam. nova, their taxonomy and evolutionary history. Acta Protozoologica, 2: 33-58.
- JANKOWSKY, A.W. 1968. Morphology and systematic states of the genus Cinetochilum (Ciliate-Hymenostomatida). Zool. Zh., 47: 187-194.
- JANKOWSKY, A.W. 1972. Recapitulation of phylogenesis in ciliate ontogeny. En Vorontsov, N.N., ed., Problems of evolution, Vol.2, Akad. Nauk SSSR, Nauka, Novosibirsk, pp. 95-123 (traducido al inglés bajo la dirección de J.O. Corliss).
- JANKOWSKY, A.W. 1975. (A conspectus of new system of subphylum Ciliophora Doflein, 1901). Abstr. En Balashov, U.S., ed. SSSR; Zool. Inst. Leningrad, pp. 26-27 (en ruso), En Corliss, 1979.
- JANKOWSKY, A.W. y AGAHALIEV, F.G. 1974. Ciliates of the solid surface -- overgrowth of the Caspian Sea. Acta Protozool., 13: 53-85.
- KAHL, A. 1926. Neve und wenig bekannte Formen der holotr. u. heterotr. - Ciliaten. Arch. Protistenk., 55: 197-438.
- KAHL, A. 1935. Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere order Ciliata (Infusoria). En Dahl, F. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 1935. Fisher Jena.

- KANESHIRO, E.S. y HOLZ, G.G., Jr. 1976. Observations on the ultrastructure of Uronema spp. Marine Scuticociliates. J. Protozool. 23(4): 503-517.
- KIRBY, H. 1950. Materials and methods in the study of Protozoa. University of California Press. Berkley y los Angeles. 71 p.
- KLEIN, B.M. Ergebnisse mit einer silbermethode bei Ciliaten. Arch. Protistenk., 56: 243-279.
- KLEIN, B.M. 1928. Die Silberliniensysteme der Ciliaten. Weitere Resultate. Arch. Protistenk., 62: 177-260.
- LEE, J.J., TIEJTEN, J.H. y MASTROPAOLO, C.A. 1971. Axenic culture of the marine hymenostome ciliate Uronema marinum in chemically defined-medium. J. Protozool. 18 (Suppl.), 10.
- LIEBMANN, H. 1951. Handbuch der Frishwasser - und Abwasserbiologie; Biologie des Trinkwassers, Badewasser, Fishwasser, Vorfluters und -Abwassers. Vol. 1. 2<sup>a</sup> Ed. Oldenbourg, Munich. 588 pp.
- LOHM, J. y CORLISS, J.O. 1968. Observations on the fine structure of two species of the peritrich ciliate genus Scyphidia and their mode of attachment to their host. Trans. Amer. Microsc. Soc., 87: 493-509.
- LOM, J., CORLISS, J.O. y NOIROT-TIMOTHEE, C. 1966. Comparaison of the buccal apparatus in thigmotrich and peritrich Ciliates. J. Protozool. 13 (Suppl.): 8.
- LOM, J., CORLISS, J.O. y NOIROT-TIMOTHEE, C. 1968. Observations on the ultrastructure of the buccal apparatus in Thigmotrich ciliates and their bearing on Thigmotrich Peritrich affinities. J. Protozool. 15: 824-840.
- MAUPAS, E. 1883. Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Arch. Zool. Exp. Gén (Sér. 2) I: 427-667.
- METCALF, H.M. 1923. The opalinid ciliate infusorians. Bull. U.S. Nat. Mus., 120: 1-484.
- MÖLLER, O.F. 1786. Animalcula Infusoria Fluviatilia. Havniae et Lipsiae 367 pp.

- MUGARD, H. 1948. Contribution à l'étude des infusoires Hymenostomes histophages. Ann. Des. Sc. Nat. Zool., 11ème. sene, 10: 171-265.
- MUGARD, H. 1949. Contribution à l'étude des Infusoires hyménostomes histophages. (Uronema en Cohnilembidae). Ann. Sc. Nat. (Zool.), -- (ser. 11): 171-269.
- NOIROT-TIMOTHEE, C. y LOM, J. 1965. L'ultrastructure de la "haplocinétie" des Ciliés Péritriches. Comparaison avec la membrane ondulante des Hyménostomes. Protistologica, 1: 33-40.
- NORLAND, L.E. 1937. Observations on marine ciliates of the gulf coast of Florida. Trans. Amer. Microscop. Soc. 56: 160-171.
- PARDUCZ, B. 1939. Körperbau und einige Lebenserscheinungen von Uronema marinum Duj. Arch. Protistenk., 92: 283-314.
- PARDUCZ, B. 1940. Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Gattungen Uronema and Cylidium. Bau und Lebensweise von Cylidium glaucoma MÜLL. Arch. f. Protistenk., 93: 185-214.
- PECK, R.K. 1974. Morphology and morphogenesis of Pseudomicrothorax, Glaucoma and Dexiotricha with emphasis on the types of stomatogenesis in holotrichous ciliates. Protistologica, 10 (3): 333-369.
- PECK, R.K. 1977. Cortical ultrastructure of the Scuticociliates Dexiotricha media and D. colpidiopsis (Hymenostomata). J. Protozool. 24 (1): 122-134.
- PERTY, M. 1852. Zur Kenntnis Kleinster Lebensformen. Berna. (En Kohl, -- 1930-35).
- PUYTORAC, P. de, DIDIER, P., DETCHEVA, R. y GROLIERE, C.A. 1974. Sur la morphogénèse de bipartition et l'ultrastructure du cilié Cinetochilum margaritaceum Perty. Protistologica, 10 (2): 223-238.
- PUYTORAC, P. de y GRAIN, J. 1976. Ultrastructure de cortex buccal et -- évolution chez les ciliés. Protistologica, 12 (1): 49-67.
- PUYTORAC, P. de y GROLIERE, C.A. 1979. Sur le cilié Anophryoides salmaci-do (Mugard, 1949) nov. gen. Protistologica, 15 (2): 223-230.

- PUYTORAC, P. de, GROLIERE, C.A., ROQUE, M. y DETCHEVA, R. 1974. A propos d'un cilié Philasterina trouvé dans la cavité générale du polychète Nereis diversicolor O.F. Müller. *Protistologica*, 10 (1): 101-111.
- PUYTORAC, P. de, ROQUE, M. y TUFFRAU, M. 1966. Etude cytologique du cilié Philaster digitiformis (Fabre-Domergue, 1885). *Protistologica*, 2 (3): 5-15.
- RODRIGUES DE SANTA ROSA, M. y PUYTORAC, P. de. 1976. A propos de l'ultrastructure du cilié Parauronema virginianum Thompson, 1967: les caractéristiques ultrastructurales des ciliés Scuticociliatida - Small, 1967. *Protistologica*, 12 (2): 321-334.
- ROQUE, M. 1974. L'organisation des cinétosomes au début de la stomatogénèse chez quelques ciliés hyménostomes. *Ann. Stat. Biol. Besse-  
ren- Chandesse*, N° 8 (año 1973): 175-197.
- SCHEWIAKOFF, W. 1889. Beiträge zur Kenntniss der holotrichen Ciliaten. *Bibl. Zool.* 5: 1-77.
- SMALL, E.B. 1967. The Scuticociliatida, a new order of the class Ciliata (Phylum Protozoa, Subphylum Ciliophora). *Trans. Amer. Micro. Soc.* 86 (4): 345-370.
- SMALL, E.B. 1976. Arbol filogenético de los escuticociliados Philasterina. (Comunicación personal).
- SMALL, E.B. 1977. The haplokinety in the Scuticociliates. Comunicación: V Congreso Internacional de Protozoología. New York.
- SMITH, J.C. 1904. A preliminary contribution to the protozoan fauna of the Gulf Biologic Station, with note on some rare species. *Rep. Louisiana Gulf Biol. Sta.* 2: 43-55.
- STOKES, A.C. 1887. Notices of new freshwater Infusoria. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 24: 244-255.
- STOUT, J.D. 1956. Saprophilus muscorum Kahl, a Tetrahymenal Ciliate. *J. Protozool.*, 3: 28-30.
- THOMPSON, J.C., Jr. 1964. A redescription of Uronema marinum and a proposed new family, Uronematidae. *Virginia J. Sci.* 15: 80-87.

- THOMPSON, J.C., Jr. 1963. The generic significance of the buccal infraciliature in the family Tetrhymenidae and a proposed new genus and species, Paraterahymena wassi. Va. Jour. Sci. 14: 126-135.
- THOMPSON, J.C., Jr. 1962. The buccal infraciliature as the distinguishing characteristic in the ciliate order hymenostomatida. (Abstr.). - J. Protozool. 9 (Suppl.): 12
- THOMPSON, J.C., Jr. 1972. Ciliated Protozoa of the Antarctic Peninsula. - En Llano, G.A., ed., Antarctic terrestrial Biology. Vol. 20, American Geophysical Union, Washington, D.C.: 261-288.
- THOMPSON, J.C., Jr. y CONE, M.V. 1961a. A redescription of the hymenostome ciliate Sathrophilus (Saprophilus Stokes) muscorum (Kahl 1931, - Corliss 1960) with particular attention to the buccal apparatus. Progress in Protozoology. 1st. Inter. Congress on Protozoology. Prague, August (1961): 85.
- THOMPSON, J.C., Jr. y CONE, M. 1961b. The buccal infraciliature of Sathrophilus (Saprophilus) muscorum (Kahl, 1931) Corliss, 1960. Va. J. Sci., 12: 165.
- THOMPSON, J.C., Jr. y CONE, M.V. 1962. a redescription of the hymenostome ciliate Sathrophilus (Saprophilus) muscorum (Kahl, 1931) Corliss, 1960 with particular attention to the buccal apparatus. Va. J. Sci., 14: 16-22.
- THOMPSON, J.C., Jr., JESSE, C., Jr. y EVANS, F.R. 1968. A redescription of Uronema nigricans. J. Protozool. 15 (2): 369-374.
- THOMPSON, J.C., Jr. y KANESHIRO, E.S. 1968. Redescriptions of Uronema filificum and Uronema elegans. J. Protozool. 15 (1): 141-144.
- TUFFRAU, M. 1964. Quelques variantes techniques de l'imprégnation des ciliés par le protéinate d'argent. Arch. Zool. exp. gén. 104: 186-190.
- VUXANOVICI, A. 1962. Contributii la sistematica Ciliatelor. St. si. Cerc. (Biol. Anim.), 4: 549-573.

MARIA DEL CARMEN TELLEZ NOGUES

MORFOLOGIA CORTICAL Y MORFOGENESIS EN TRES  
GENEROS DE ESCUTICOCILIADOS FILASTERINOS  
(URONEMA, CINETOCHILUM Y SATHROPHILUS)

TOMO II: FIGURAS

Director: Dimas Fernández-Galiano  
Catedrático de Microbiología

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
Facultad de Biología  
Departamento de Microbiología  
1980

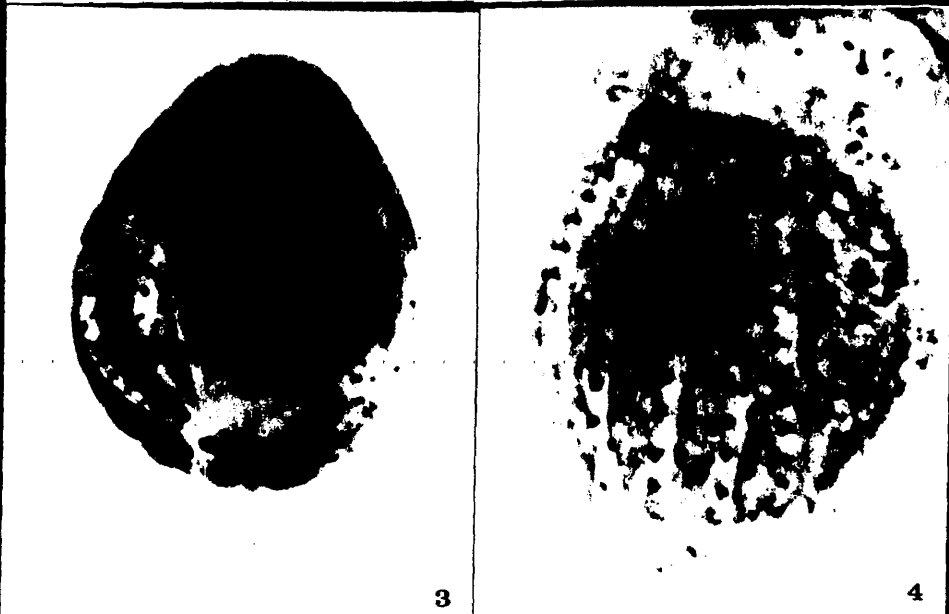
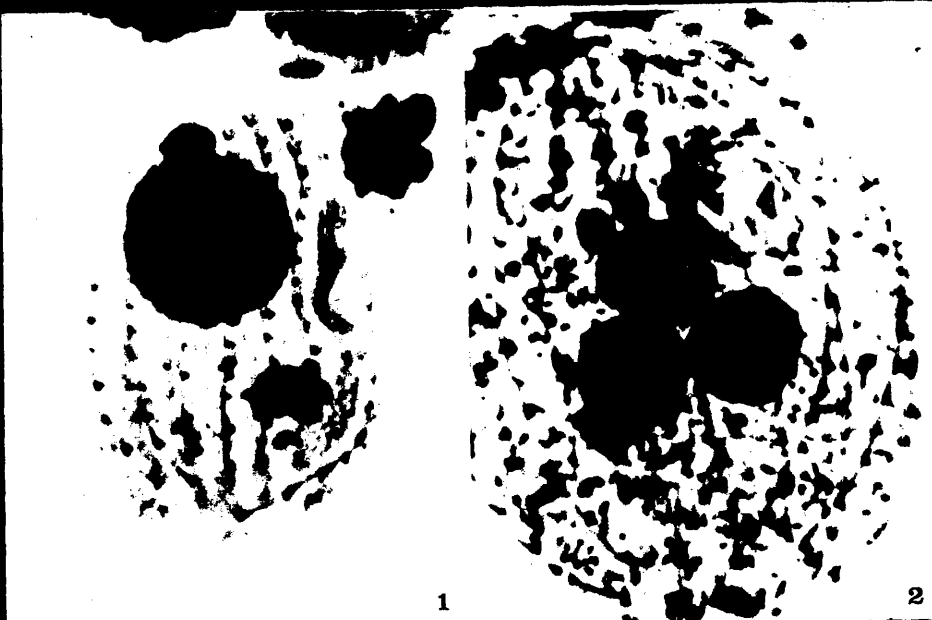


Fig. 1.- Vista de un ejemplar de Uronema marinum impregnado por la plata donde se observa el macronúcleo redondeado en la parte anterior del cuerpo y un micronúcleo adyacente.

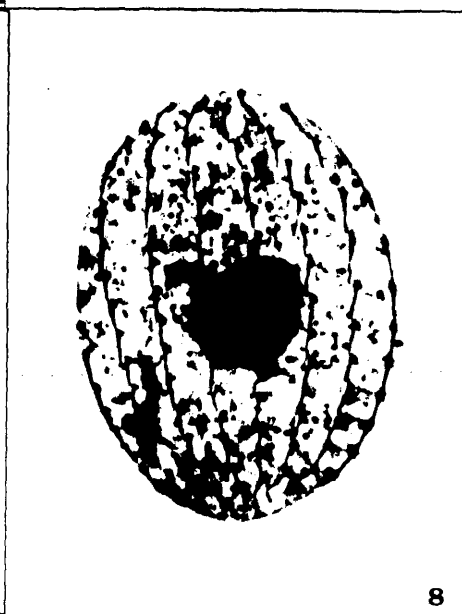
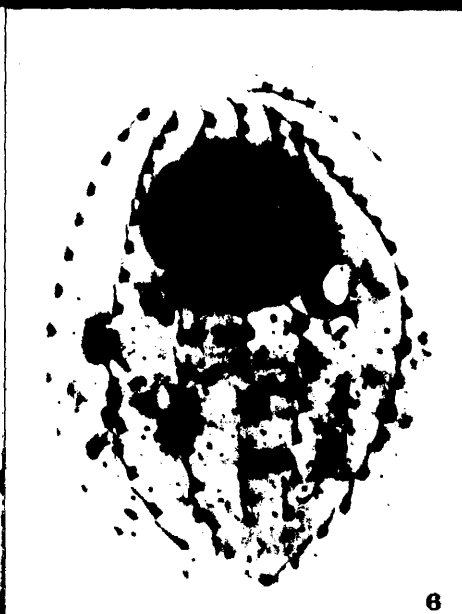
Fig. 2.- Ejemplar de U. marinum con tres macronúcleos y dos micronúcleos.

Fig. 3.- Ejemplar impregnado donde se observan las mitocondrias gigantes como sacos alargados.

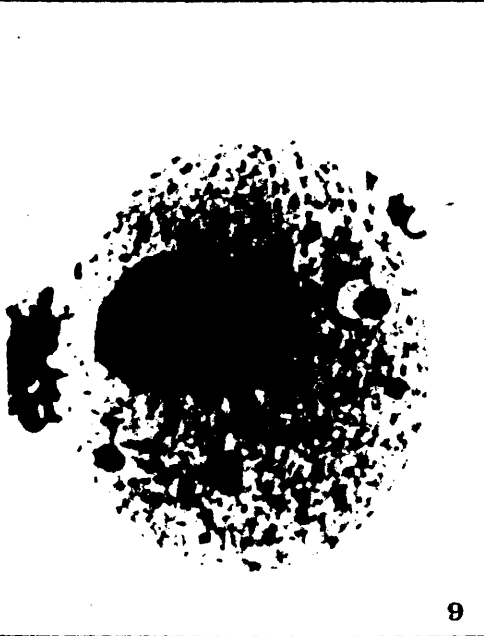
Fig. 4.- Vista de otro ejemplar donde se observa que las mitocondrias gigantes ocupan los espacios intermeridionales.



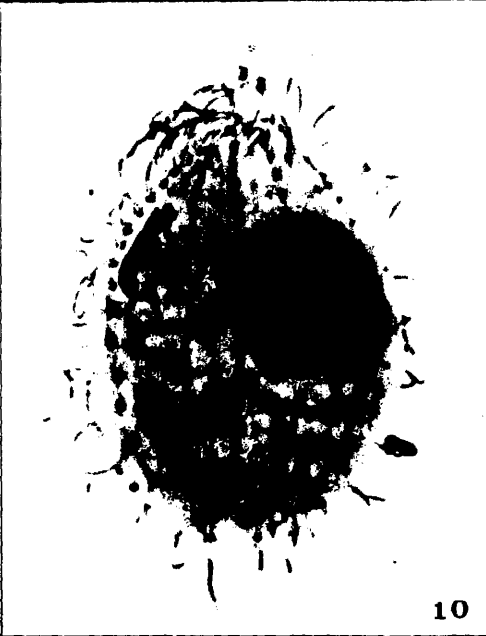
- Fig. 5.- Vista de un ejemplar de U. marinum por la cara ventral donde se aprecia el citopigio debajo del núcleo entre las cinetias primera y última.
- Fig. 6.- En este ejemplar de U. marinum se observa la infraciliación somática dispuesta en cinetias meridianas equidistantes excepto la primera y la última, que dejan un espacio donde se encuentran las estructuras bucales. La última cinetia somática es más larga que las demás alcanzando el polo posterior.
- Fig. 7.- Vista lateral de un ejemplar donde se observan los casquetes anterior y posterior carentes de infraciliación. Se observa la última cinetia que se prolonga hacia atrás alcanzando el polo posterior.
- Fig. 8.- Vista del mismo ejemplar por transparencia donde se aprecian las cinetias somáticas del lado opuesto y parte del casquete anterior.



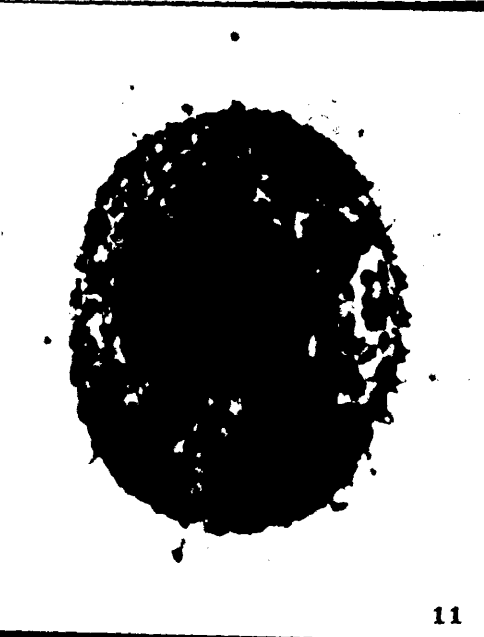
- Fig. 9 .- Vista de un ejemplar de U. marinum donde se observa bien que los cinetosomas anteriores de las cinetias somáticas son dobles. También se aprecia en la parte anterior, entre las cinetias primera y última, la pollicinetia 1.
- Fig. 10.- En esta microfotografía se aprecia que de cada cinetosoma del par sale un cilio. Entre los dos cinetosomas de cada par y a su izquierda puede verse el saco parasómico que forma una figura triangular con ellos.
- Fig. 11.- En este ejemplar de U. marinum, muy impregnado, se aprecian los dos cinetosomas de cada par de cada uno de los cuales sale un cilio.
- Fig. 12.- Ejemplar impregnado donde se aprecian los cinetosomas anteriores dobles mientras que los cinetosomas posteriores de la cinetia parecen ser sencillos. Los cinetosomas anteriores están más juntos entre si que los posteriores, alcanzando las fibras cinetodésmicas anteriores el cinetosoma inmediatamente anterior.



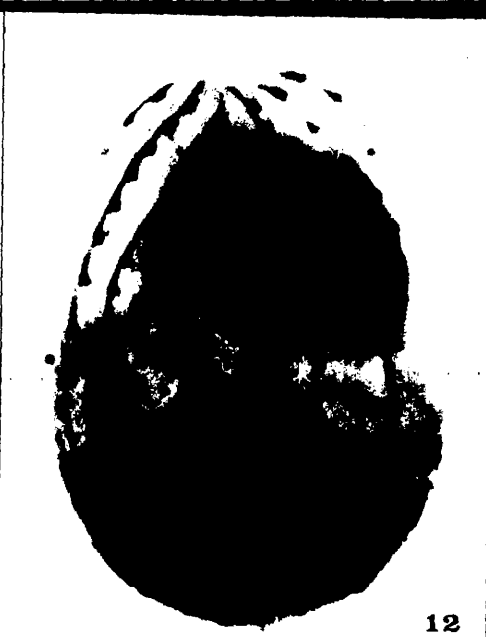
9



10



11



12

Fig. 13.- Parte anterior de un ejemplar de U. marinum donde se puede apreciar la haplocinetia a la derecha del citostoma con su forma característica de signo de interrogación invertido. Se puede distinguir la parte anterior recta formada por unos cuantos cinetosomas sencillos y la parte posterior curva donde los cinetosomas son dobles.

Fig. 14.- En este ejemplar impregnado se pueden apreciar las cinetias somáticas meridianas y las estructuras bucales. Se observan los cinetosomas anteriores dobles con dos cilios en la parte anterior del cuerpo y con uno solo en la región posterior. Se observan también las fibras cinetodésmicas. La haplocinetia, a la derecha del citostoma, muestra una parte recta y una parte posterior curva más gruesa en la cual se pueden apreciar los cilios.

Fig. 15.- En esta imagen se puede distinguir la haplocinetia muy impregnada y los cilios que parten de la región posterior de ésta, que son coalescentes y dan el aspecto de una membrana.

Fig. 16.- En este ejemplar se distingue bien la parte anterior de la haplocinetia, recta, y la parte posterior, curva formada por dos filas de cinetosomas.

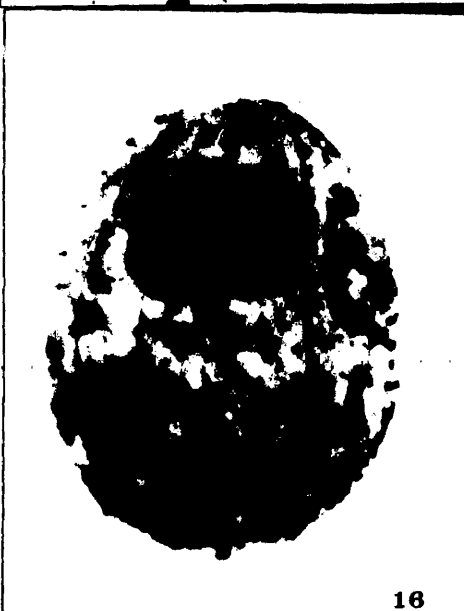
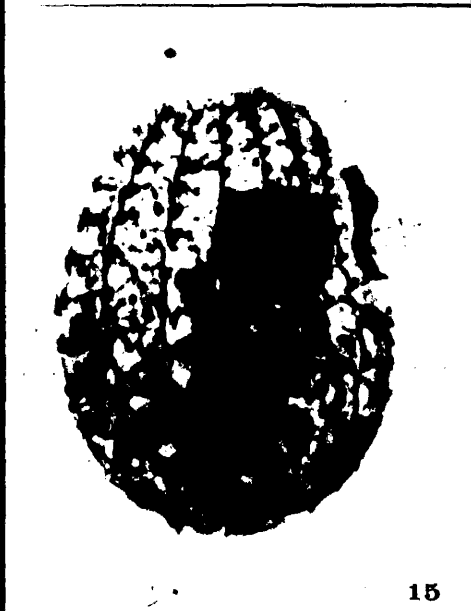
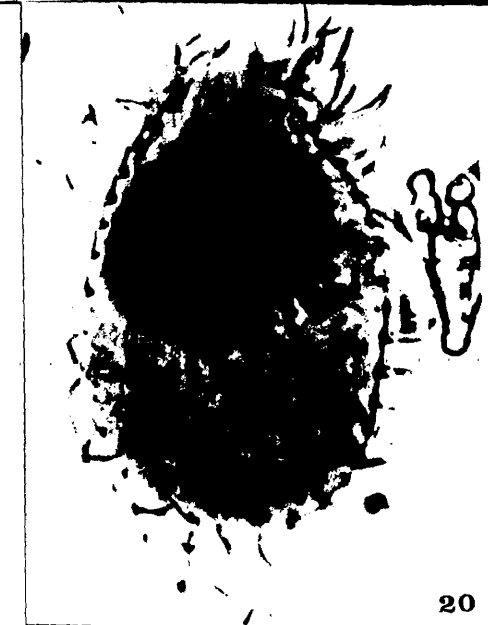


Fig. 17.- Ejemplar impregnado de U. marinum donde se observan bien las estructuras bucales. La haplocinetia, a la derecha del citostoma, se encuentra adosada a la cinetia 1 y a su izquierda. La parte anterior de la haplocinetia es recta y está formada por unos cuantos cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo excepto los tres o cuatro anteriores que son sencillos. La parte curva de la haplocinetia está constituida por unos once pares de cinetosomas también dispuestos al tresbolillo. Debajo del citostoma se pueden apreciar los cinetosomas que constituyen el segmento C de la haplocinetia o vestigio del escutico: un par de cinetosomas a la derecha y un grupo de tres cinetosomas a la izquierda. A la izquierda de la haplocinetia y por encima del citostoma se encuentran las tres policinetias: la primera de ellas, formada por una sola fila de cinetosomas, se localiza a la altura del segundo cinetosoma de la última cinetia somática; la segunda policinetia sobrepasa la parte anterior de la haplocinetia y está formada por tres filas de cinetosomas y la tercera, debajo de ésta, está también formada por tres cortas cinetias pero es más pequeña.

Fig. 18.- En este ejemplar también se observan las estructuras bucales tal y como se explican en la figura anterior, entre las cinetias primera y última.

Fig. 19.- Vista de la región anterior de un ejemplar de U. marinum donde se puede distinguir la infraciliación de la policinetia 1, que está constituida por seis cinetosomas dispuestos en una fila donde el cuarto cinetosoma se encuentra ligeramente desplazado hacia la izquierda.

Fig. 20.- En esta microfotografía también se puede observar la infraciliación de la policinetia 1 y su localización muy anterior a la altura del segundo cinetosoma de la última cinetia somática.



Figs. 21 a la 24.- En estas microfotografías se puede apreciar la división de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia que es el primer síntoma observable del comienzo de la estomatogénesis que da lugar a la formación de tres pares de cinetosomas que se disponen debajo de la haplocinetia y debajo del citostoma. En algunas de las fotografías puede observarse un cinetosoma, único, que se dispone debajo de los demás y que no se divide, no participando en la formación de las nuevas estructuras bucales.



21



22



23



24

Figs. 25 a la 28.- Ejemplares de U. marinum en las primeras fases de la estomatogénesis donde se puede apreciar la proliferación de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia formandose varios pares de cinetosomas que emigran hacia la izquierda y en sentido posterior.



25



26



27



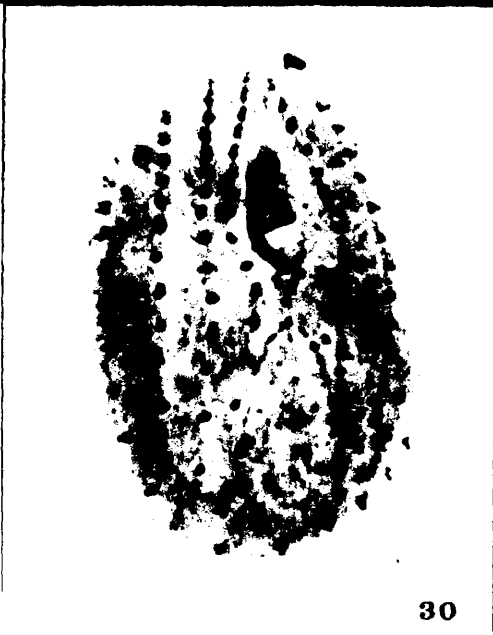
28

Figs. 29 y 30.- Fases de la estomatogénesis de U. marinum donde se aprecian los primeros pares de cinetosomas que se forman a partir de la proliferación de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia.

Figs. 30 y 31.- En estas microfotografías se observa ya la ordenación de los pares de cinetosomas que van a formar los primeros esbozos de las estructuras bucales. Los cinetosomas, dispuestos por pares, se desplazan hacia atrás y se ordenan en sentido más o menos paralelo entre sí, poniéndose unos a continuación de los otros.



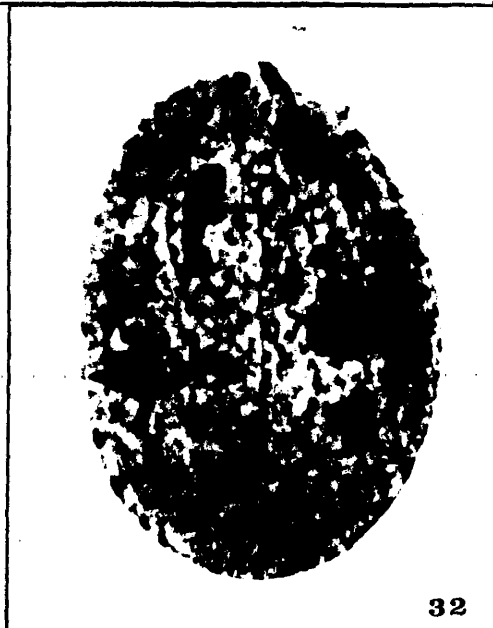
29



30



31



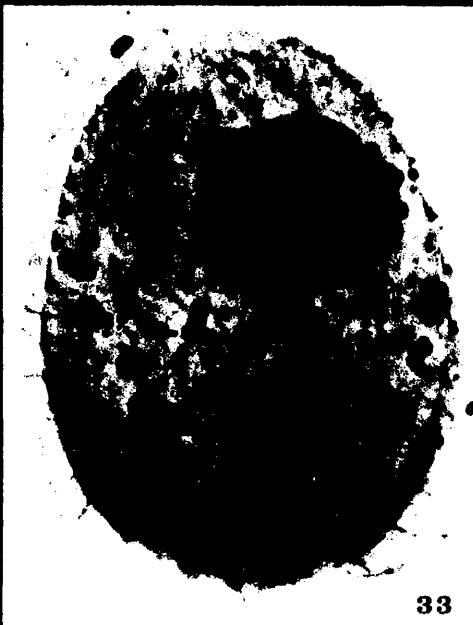
32

Fig. 33.- Ejemplar de U. marinum donde se observa la proliferación de los cinetosomas de la haplocinetia, que comienza por los cinetosomas de la parte posterior del segmento B.

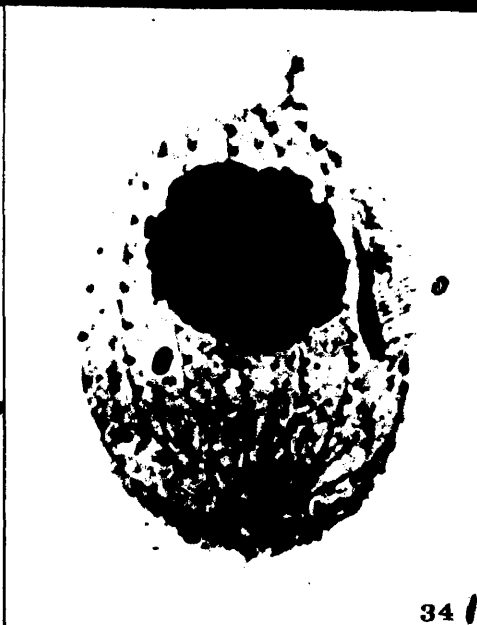
Fig. 34.- En este ejemplar el segmento B de la haplocinetia está constituido por tres filas de cinetosomas por su parte posterior lo cual se debe a la proliferación de estos cinetosomas durante la estomatogénesis.

Fig. 35.- Vista de la parte anterior de un individuo durante las primeras fases de la estomatogénesis donde se observa la proliferación del segmento B de la haplocinetia que comienza por los cinetosomas posteriores.

Fig. 36.- Ejemplar en una de las fases de la estomatogénesis donde se observa la formación del esbozo de la poliacinetia 3 a partir de la proliferación de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia. También se puede apreciar la proliferación de los cinetosomas del segmento B y la de los del segmento A en la parte anterior de la haplocinetia.



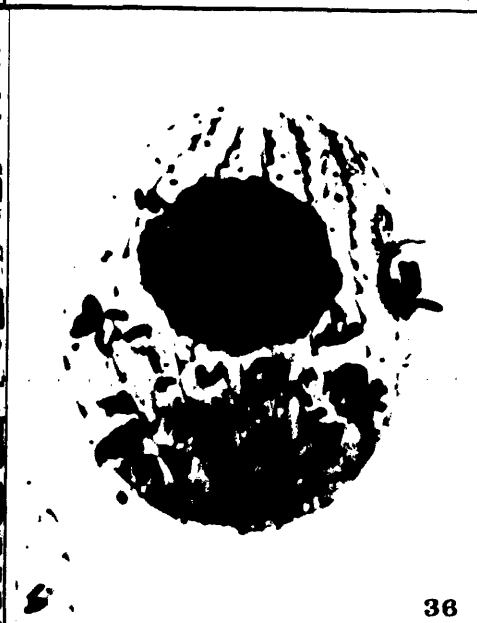
33



34



35



36

Fig. 37.- En este ejemplar se puede observar la proliferación y la separación de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia.

Fig. 38.- El ejemplar de esta microfotografía muestra la separación de los cinetosomas que se forman por la proliferación del segmento A de la haplocinetia. Estos cinetosomas se vuelven a duplicar enseguida y van a formar el primordio de la haplocinetia del opisto.

Fig. 39.- En esta imagen se observa la proliferación de los 9 cinetosomas anteriores de la haplocinetia que corresponden al segmento A. Estos cinetosomas se separan y vuelven a duplicarse formando un esbozo cinetosómico a la derecha de la haplocinetia parental. También se puede apreciar el comienzo de la separación de los cinetosomas de la parte posterior del segmento B.

Fig. 40.- En esta imagen de un ejemplar de U. marinum durante la estomatogénesis, se observa la proliferación de los cinetosomas de la haplocinetia y se distinguen los distintos segmentos que la forman. Los primeros 8 cinetosomas, que son los que corresponden al segmento A, proliferan, se separan y vuelven a duplicarse. El cinetosoma noveno se duplica al mismo tiempo que los anteriores pero queda algo separado y luego participará en la formación del primordio de la policinetia 1. Los cinetosomas del segmento B también proliferan y se separan primero los seis posteriores y después los cinco cinetosomas restantes. Cada uno de estos grupos va a dar lugar al primordio de una estructura diferente. Los primeros 8 cinetosomas formarán la haplocinetia del opisto; el noveno y los cinco restantes formarán el primordio de la policinetia 1 y los seis últimos van a dar lugar a la segunda policinetia.

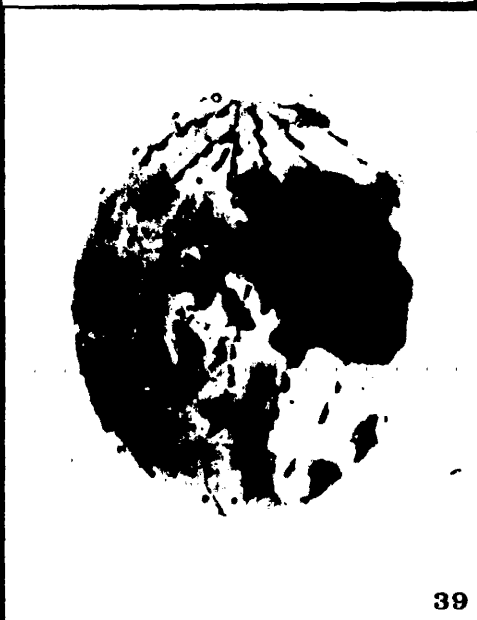


Fig. 41.- En esta fase de la estomatogénesis se aprecia la organización del esbozo de la policinetia 3 a partir de los cinetosomas que se han formado por la proliferación de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia. Este esbozo está formado por 4 pares de cinetosomas que se disponen paralelos entre sí y paralelos al eje mayor del animal. Debajo de este grupo se encuentra un par de cinetosomas dispuesto oblicuamente que no participa en la formación de las estructuras bucales.

Fig. 42.- En este ejemplar se aprecia también el esbozo de la policinetia 3 formado por cuatro filas de tres cinetosomas cada una en este momento por la proliferación de uno de los cinetosomas de cada par.

Fig. 43.- En esta microfotografía se aprecia un segmento de la haplocinetia parental y arriba, a su derecha, parte del esbozo de la haplocinetia del opisto que se desplaza hacia atrás por la derecha de la haplocinetia. Al lado de la haplocinetia parental se ha formado una fila de pares de cinetosomas que corresponde al esbozo de las policinetias anteriores. En esta imagen se aprecia claramente que el par de cinetosomas anterior del segmento C de la haplocinetia se une a la parte posterior del esbozo que procede del segmento B y va a formar parte del primordio de la policinetia 2.

Fig. 44.- En esta imagen de la estomatogénesis se observa la emigración de los cinetosomas que se han formado a partir de los cinetosomas del segmento B; los cinetosomas del grupo posterior se deslizan hacia atrás y hacia la derecha doblandose en forma de J. También se puede apreciar el esbozo de la haplocinetia del opisto que emigra desde la parte anterior deslizandose hacia abajo y por la derecha.

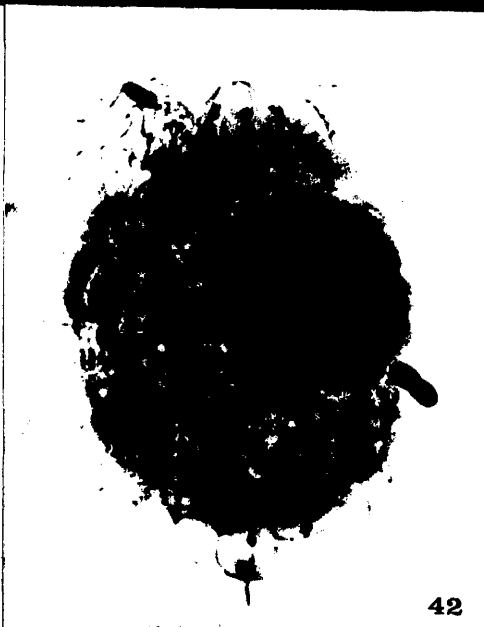
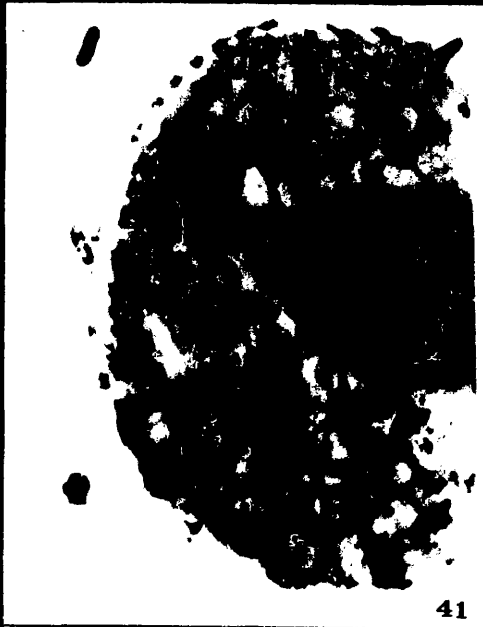
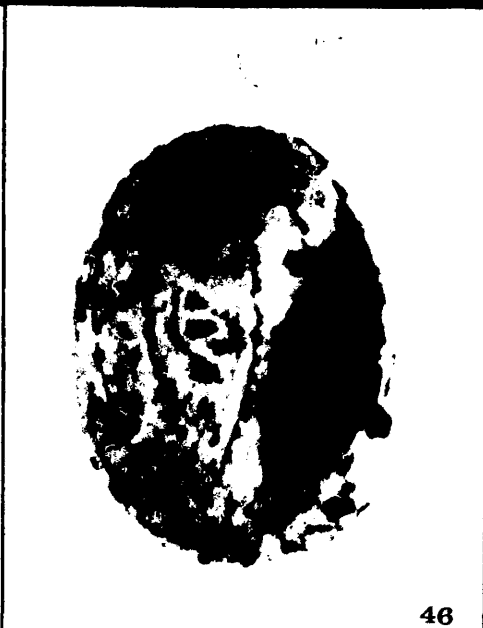
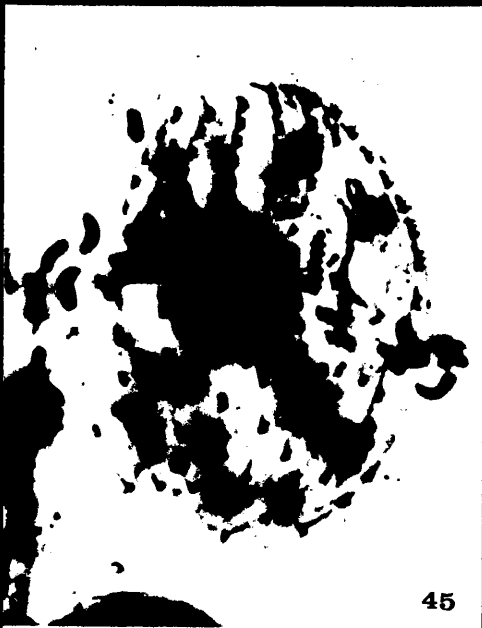


Fig. 45.- En este ejemplar se pueden apreciar las estructuras bucales del protero y los primordios de las estructuras bucales del opisto. El esbozo de la haplocinetia está formado por 8 pares o tríos de cinetosomas y emigra hacia abajo y por la derecha del resto de los primordios. Los cinetosomas que van a formar los esbozos de las policinetias anteriores se desprenden de la haplocinetia parental y también emigran hacia atrás desplazándose los posteriores a la derecha y formando una estructura en forma de J formada por una fila de pares de cinetosomas. Debajo de esta estructura se localiza el esbozo de la policinetia 3 formado por 4 pares de cinetosomas. El par de cinetosomas que corresponde al noveno de la haplocinetia, emigra un poco separado del resto de los cinetosomas y va a formar parte del primordio de la policinetia 1. Además se observan dos pares de cinetosomas dispuestos oblicuamente debajo de las estructuras bucales tanto del protero como del opisto. Estos cinetosomas no participan en la formación de las estructuras bucales. En este ejemplar se puede apreciar también la proliferación de los cinetosomas de las cinetias somáticas.

Fig. 46.- Por la emigración de los esbozos cinetosómicos en sentido posterior, los nuevos primordios de las estructuras bucales quedan en su posición más o menos definitiva: la haplocinetia del opisto formada por una fila de cinetosomas y a la derecha de los tres primordios de las policinetias que se disponen paralelos entre sí. Algunos de los cinetosomas de las policinetias emigran en sentido posterior y por la izquierda y acaban reabsorbiéndose.



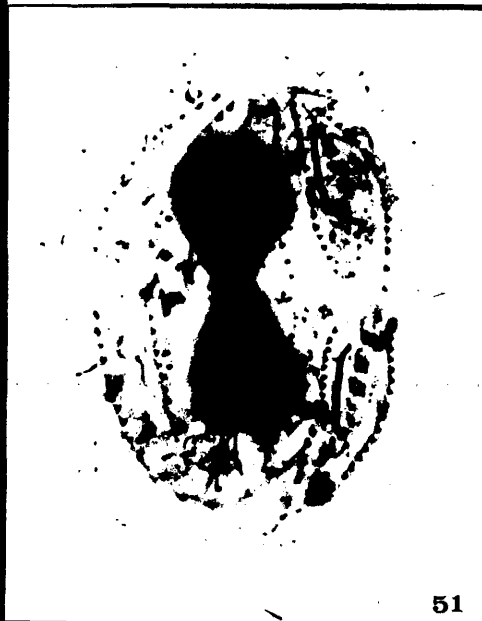
- Fig. 47.- En esta imagen se pueden apreciar los dos micronúcleos producto de la división del micronúcleo original, que se sitúan en los polos de la célula mientras que el macronúcleo toma una posición central y se alarga previamente a su división.
- Fig. 48.- En este ejemplar, en un estado avanzado de la división, se pueden apreciar los dos micronúcleos situados cerca de los extremos del macronúcleo que está muy estirado y comienza a estrangularse por el centro. También se aprecian muchos fragmentos nucleares o micronúcleos en estado de reabsorción.
- Fig. 49.- El macronúcleo sigue alargándose y llega a ocupar casi toda la longitud de la célula como puede apreciarse en esta imagen.
- Figs. 50 y 51.- El macronúcleo comienza a estrangularse a la altura del ecuador de la célula y adquiere forma de ocho.
- Fig. 52.- El macronúcleo completa su división y, casi a punto de ocurrir la escisión celular, quedan dos macronúcleos, uno de ellos localizado en el protero y otro en el opisto. Adosado a cada macronúcleo se encuentra un micronúcleo.



49



50



51



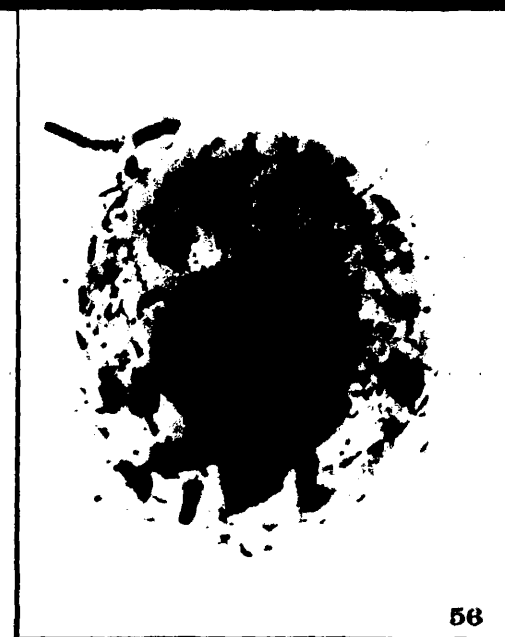
52

Fig. 53.- La imagen corresponde a un opisto recién formado donde se observa un gran macronúcleo laxo y varios micronúcleos.

Fig. 54.- En este ejemplar se puede apreciar la proliferación de los cinetosomas terminales de la haplocinetia del proterero que darán lugar al gancho del escutico. Al mismo tiempo los esbozos de las estructuras bucales del opisto se ordenan y en este momento adquieren los cilios.

Fig. 55.- En una fase posterior el esbozo de la haplocinetia del opisto se coloca a la derecha de los esbozos de las policinetias. También en esta figura se aprecia la proliferación de los dos cinetosomas extremos de la haplocinetia que van a formar el gancho del escutico.

Fig. 56.- En el ejemplar de la figura se aprecia bien el esbozo de la haplocinetia del opisto formado en este momento por dos filas de cinetosomas. La haplocinetia del proterero en cambio está formada por una sola fila de cinetosomas.



- Fig. 57.- El ejemplar de la microfotografía muestra los esbozos de las estructuras bucales del opisto ya organizados, el esbozo de la haplocinetia tiene en este momento tres filas de cinetosomas. Se aprecia la división de los dos últimos cinetosomas de la haplocinetia del protero que son los que forman el gancho del escutico. También se puede observar la proliferación de los cinetosomas de las cinetias somáticas.
- Fig. 58.- En esta imagen la organización de las estructuras bucales del opisto está ya más avanzada. El primordio de la haplocinetia se sitúa a la derecha de los primordios de las policinetias que se encuentran perpendiculares a ella y paralelos entre sí.
- Fig. 59.- En este ejemplar se observa la formación del gancho del escutico en la haplocinetia del opisto que es más tardía que en el protero.
- Fig. 60.- En una fase posterior los esbozos de las policinetias del opisto pierden algunos de los cinetosomas del extremo izquierdo quedando formados por tres filas de 4 o 5 cinetosomas.



57



58

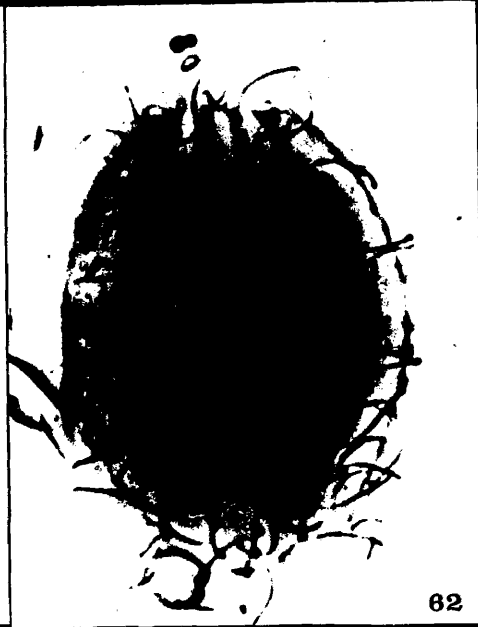


59



60

- Fig. 61.- El ejemplar de la microfotografía muestra un individuo durante la estomatogénesis donde las dos bocas ya están prácticamente estructuradas. En el opisto se aprecia claramente el gancho del escutico. Los cinetosomas de las cinetias somáticas se dividen formando grupos de 2 o 3 cinetosomas que sólo presentan un cinetodesmo, el que corresponde al cinetosoma original posterior. Las cinetias se parten a la altura del ecuador.
- Fig. 62.- Los cinetosomas de las cinetias somáticas pierden paulatinamente la fibra cinetodésmica que se reabsorbe.
- Fig. 63.- El ejemplar de la microfotografía corresponde a un individuo recientemente dividido, concretamente a un opisto, donde se puede apreciar que los nuevos cinetosomas no presentan fibra cinetodésmica mientras que los cinetosomas del extremo posterior sí que están provistos de ella. En este ejemplar se observa claramente un corto citopigio en la mitad posterior del cuerpo.
- Fig. 64.- La formación del gancho del escutico es más patente en el opisto como se observa en el ejemplar de la figura, donde los 4 cinetosomas posteriores de la haplocinetia se dividen, separándose posteriormente por la parte anterior dando lugar a la formación típica de estos cilios.



- Fig. 65.- Después de formarse el gancho del escutico, los dos cinetosomas anteriores de esta formación se desprenden y quedan situados debajo y a la derecha del extremo de la haplocinetia, mientras que los dos posteriores quedan unidos al resto de la haplocinetia
- Fig. 66.- En una etapa posterior la haplocinetia tanto del protero como del opisto se alarga y duplica sus cinetosomas quedando formada por una fila doble de cinetosomas. Las policinetias quedan desplazadas respecto a la haplocinetia por la emigración de esta en sentido posterior.
- Fig. 67.- En esta figura se aprecia la organización definitiva de las policinetias que pierden algunos cinetosomas y se disponen de igual forma en el opisto que en el protero. La policinetia 1 se dispone en sentido oblicuo y está formada por dos filas de cinetosomas, una fila corta anterior y otra más larga posterior; la policinetia 2 se dispone con las filas de cinetosomas en sentido longitudinal y la tercera policinetia un poco oblicuamente.
- Fig. 68.- En este ejemplar se aprecian bien las estructuras bucales tanto del protero como del opisto ya formadas. Los cinetosomas de la haplocinetia se disponen en diadas y en este momento adquieren los cilios los de la fila exterior. Los cinetosomas de las cinetias somáticas se disponen regularmente a todo lo largo de la cinetia y forman una nueva fibra cinetodésmica.



65



67



68

Fig. 69.- En esta microfotografía se aprecia que la policineta 1 está constituida por dos cortas cinetias dispuestas casi a continuación la una de la otra de tal forma que se superponen ligeramente. El macronúcleo, antes de la escisión celular, se alarga y se estrangula a la altura del ecuador. También se aprecian los cortos cinetodesmos recién formados.

Fig. 70.- En el ejemplar de la microfotografía se aprecian las estructuras bucales ya formadas justamente antes de la escisión de la célula. En el opisto se puede ver que los cinetosomas de la haplocinetia se duplican, con la excepción de los dos o tres primeros, disponiéndose al tresbolillo. El vestigio del escutico queda constituido por dos cinetosomas a la derecha y debajo de la haplocinetia y además, enfrente de estos, quedan tres cinetosomas dispuestos oblicuamente en fila a la izquierda del extremo de la haplocinetia.

Fig. 71.- En una fase inmediatamente anterior a la escisión de la célula las estructuras bucales toman ya su posición definitiva en la parte anterior de la célula. En esta imagen se puede apreciar que la última cinetia somática es más larga que las demás y es la que da lugar al cilio caudal que se localizará en el polo posterior de la célula. Los cinetosomas de las cinetias somáticas presentan todos una fibra cinetodés mica ya bien formada. La policineta 1 adquiere, antes de la división celular, una posición muy anterior.

Fig. 72.- Después de la división, la policineta 1 queda en su posición definitiva a la altura del segundo cinetoso ma de la última cinetia somática.

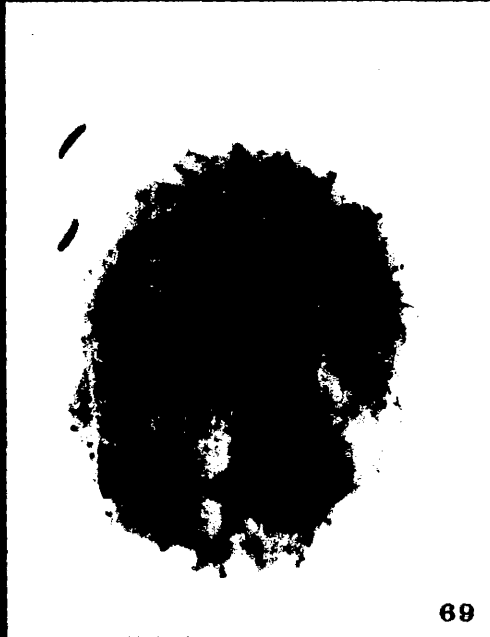
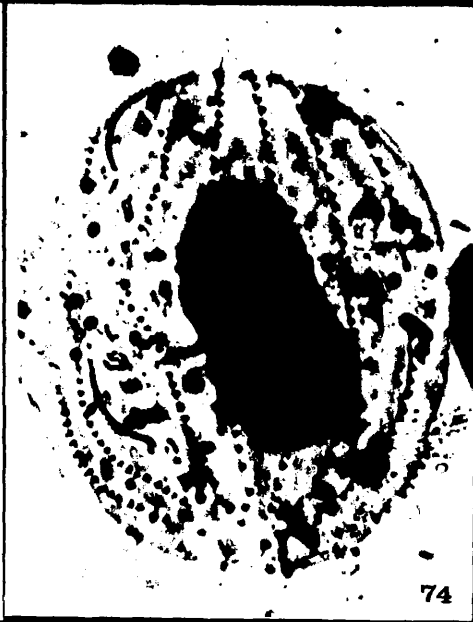


Fig. 73.- En este ejemplar se puede observar bien la infraciliación de las policinetias tanto del protero como del opisto. En el opisto los primordios de las policinetias son más o menos rectangulares y se observa la emigración en sentido posterior de algunos cinetosomas del extremo izquierdo...

Fig. 74.- En la imagen se observa la reorganización de los cinetosomas de las policinetias recién formadas del opisto. La policinetia 1 pierde muchos cinetosomas y queda formada por dos cortas cinetias dispuestas una delante de la otra; la policinetia 2 está formada por tres cortas cinetias que sufren un giro hacia arriba y a la izquierda hasta quedar dispuestas paralelamente al eje mayor del animal. Las cinetias de la policinetia 3 también sufren un pequeño giro y quedan en posición oblicua.



73



74

- Fig. 75.- Vista del polo anterior de un ejemplar de Uronema muscicola impregnado por la plata donde se pueden apreciar las cinetias meridianas en número de 10, que dejan un casquete anterior desnudo pequeño. También se observan las estructuras bucales que se encuentran localizadas en la mitad posterior del cuerpo.
- Fig. 76.- Otro ejemplar visto desde el polo anterior donde se observan las cinetias meridianas como filas de cinetosomas que estan provistos de una fibra cientodésmica .
- Fig. 77.- La microfotografía representa un individuo visto desde el polo posterior donde se observa el casquete posterior circular limitado por los cinetosomas terminales de las cinetias somáticas y la última cinetia somática que invade el casquete quedando el último cinetosoma situado en el polo dando lugar al cilio caudal.
- Fig. 78.- Otro ejemplar visto desde el polo posterior donde se observa el casquete posterior desnudo y los cinetosomas terminales de la última cinetia que invaden el casquete.

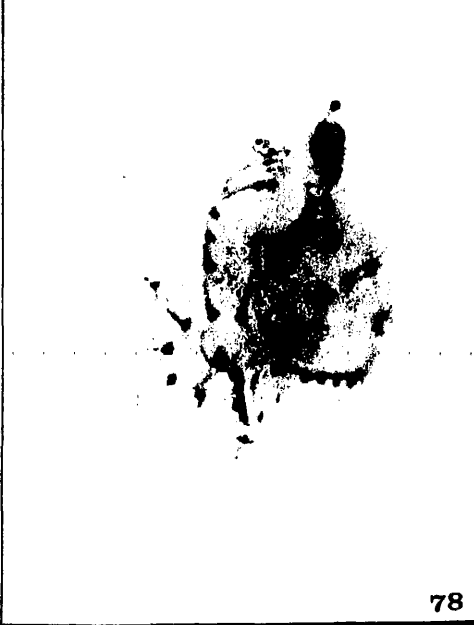
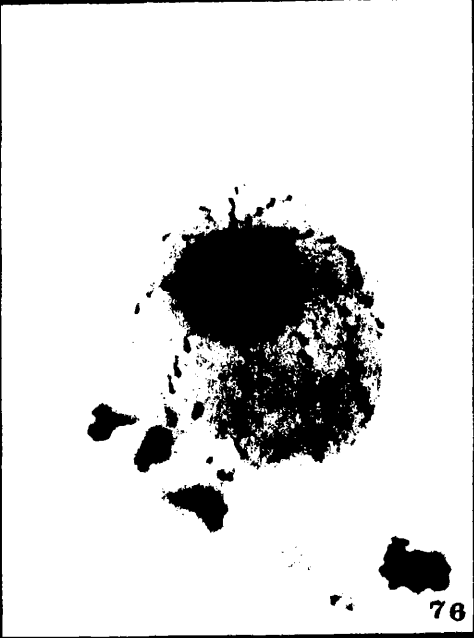
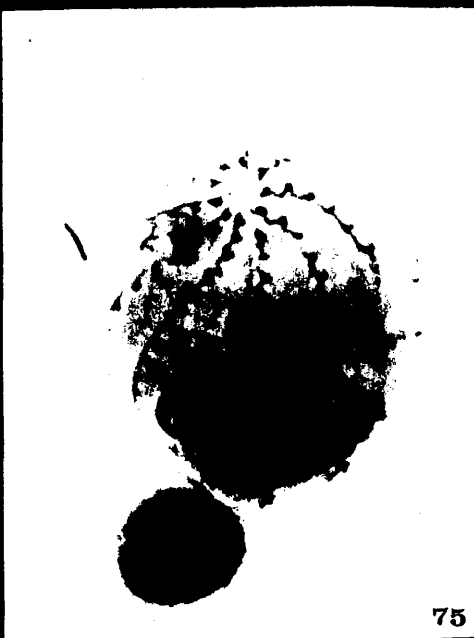


Fig. 79.- El macronúcleo es redondeado y de bordes irregulares y se encuentra localizado en la parte anterior del cuerpo como se aprecia en la imagen.

Fig. 80.- En este ejemplar se observa el macronúcleo en la parte anterior del cuerpo. También se observan las cinetias meridianas que muestran una torsión y las estructuras bucales en la mitad posterior del cuerpo. En el polo posterior se observa el casquete polar desnudo y la última cinetia meridiana que alcanza el polo.

Fig. 81.- En el ejemplar de la microfotografía aparecen las cinetias somáticas con los cinetosomas impregnados por la plata, cada uno de ellos provisto de un cinetodesmo. Las cinetias primera y última dejan un espacio en el que se encuentran localizadas las estructuras bucales. En este ejemplar se aprecia bien la peculiar estructura de la primera cinetia meridiana, que presenta los últimos cinetosomas muy juntos entre sí formando una estructura muy fuertemente impregnada debido a la superposición de los cinetodesmos. También se ve la fragmentación de las primeras cinetias somáticas. Los cinetosomas de las cinetias somáticas son dobles presentando un sólo cinetodesmo.

Fig. 82.- En el ejemplar de esta microfotografía se han impregnado los cilios del cuerpo, que generalmente son dobles en la parte anterior.



79



80

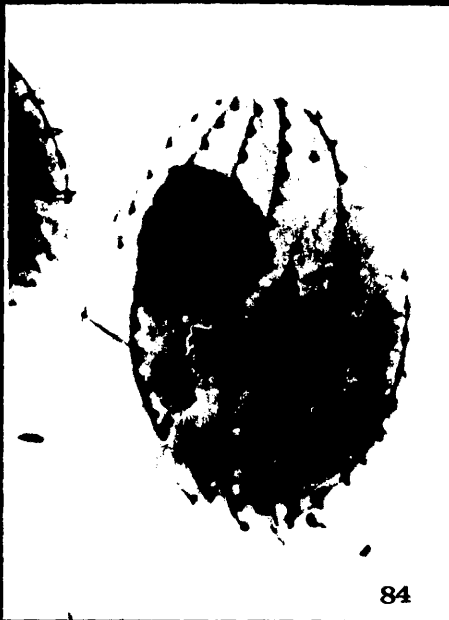


81



82

- Fig. 83.- En esta imagen se puede observar la peculiar disposición de los cientosomas de las primeras cinetias somáticas en U. muscícola. La primera cinetia somática presenta los 8 o 10 cinetosomas posteriores muy juntos entre sí, formando una estructura continua. La segunda cinetia está separada en dos fragmentos, los dos últimos cinetosomas están separados del resto.
- Fig. 84.- En esta figura se pueden observar las estructuras bucales que se encuentran localizadas en la parte posterior del cuerpo entre las cinetias primera y última. La primera policinetia es la única estructura bucal que se localiza anteriormente, a la altura del segundo cinetosoma de la última cinetia somática; está compuesta por tres cinetosomas dispuestos en triángulo.
- Fig. 85.- Las cinetias somáticas del lado derecho del cuerpo, con la excepción de la primera, presentan los cinetosomas terminales separados del resto de la cinetia, lo cual es una característica peculiar de esta especie.
- Fig. 86.- En este ejemplar se puede apreciar la disposición del macronúcleo en la parte anterior del cuerpo, las estructuras bucales en la parte posterior y la peculiar disposición de los cinetosomas de las cinetias somáticas.



- Fig. 87.- Vista de la región ventral del cuerpo de un ejemplar de U. muscícola impregnado por la plata donde observamos las estructuras bucales en la región ecuatorial y el macronúcleo en la zona anterior del cuerpo.
- Fig. 88.- En este ejemplar se puede apreciar la disposición de la ciliación somática de las cinetias primera, segunda, tercera, cuarta y última.
- Fig. 89.- En esta microfotografía se aprecia la haplocinetia formada por los segmentos A, B y C. El segmento A corresponde a la parte anterior recta, formada por una fila de cinetosomas sencillos y el segmento B a la parte posterior curva que está formada por una fila de cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo. El segmento C está representado por un par de cinetosomas dispuestos oblicuamente debajo y a la derecha del extremo del segmento B de la haplocinetia.
- Fig. 90.- En el ejemplar de esta imagen se puede apreciar bien la policinetia 1 en la parte anterior del cuerpo localizada entre las cinetias primera y última a la altura del segundo cinetosoma aproximadamente. También se observan los dos cinetosomas que forman el segmento C de la haplocinetia.



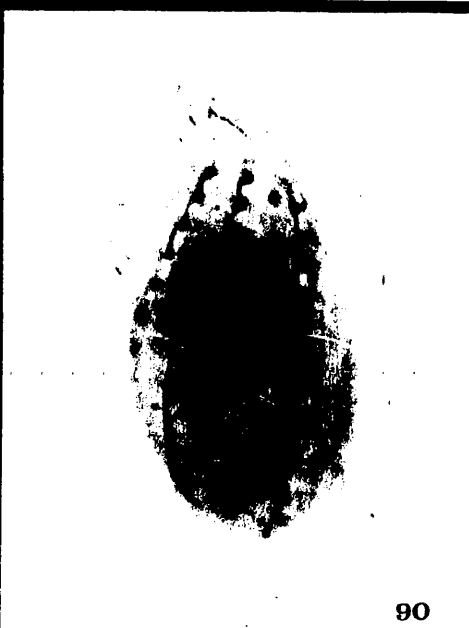
87



88



89



90

- Fig. 91.- En el ejemplar de la figura se pueden apreciar todas las estructuras bucales. La policinética 1, impregnada muy débilmente, se encuentra en la región apical, y las polocinetias 2 y 3 se localizan a la altura de la haplocinetia. Se pueden observar los dos cinetosomas del segmento C debajo del extremo del segmento B de la haplocinetia.
- Fig. 92.- En este individuo se observa el comienzo del proceso estomatogénético que se manifiesta con la división de los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia, formandose dos pares de cinetosomas.
- Fig. 93.- Casi simultáneamente a la división de los cinetosomas del segmento C ocurre la división de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia. En este individuo se observa también la división del pequeño micronúcleo que se separa del macronúcleo, emigrando los dos micronúcleos resultantes hacia los polos de la célula.
- Fig. 94.- En una fase posterior de la morfogénesis se puede observar la proliferación cinetosómica de la haplocinetia en toda su longitud y la separación de los cinetosomas recién formados en una fila a la derecha de la haplocinetia parental. Los cinetosomas resultantes de la proliferación de los cinetosomas del segmento C emigran hacia la izquierda, quedando debajo del citostoma. El macronúcleo adquiere una posición central y los dos micronúcleos emigran hacia los polos.

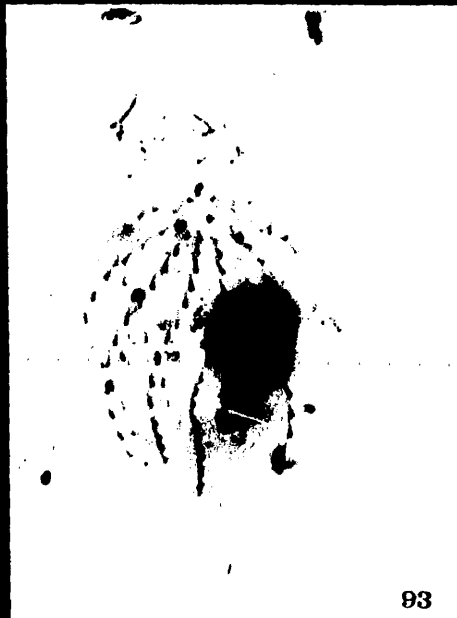


Fig. 95.- Los cinetosomas que se forman a partir de la prolifera ción de la haplocinetia se separan y se deslizan en sentido posterior quedando debajo de la haplocinetia parental.

Fig. 96.- En esta figura se aprecia la proliferación de los cinetosomas de las cinetias somáticas, formandose grupos de dos o tres cinetosomas. Posteriormente las cinetias se fragmentan a la altura del ecuador de la célula. El macronúcleo se alarga ocupando la mayor parte de la longitud del cuerpo. En este ejemplar se puede observar la formación del gancho del escutico en el extremo de la haplocinetia del protero, donde se dividen los dos cinetosomas terminales del segmento B formandose un pequeño gancho. Las haplocinetias del protero y del opisto están ya formadas y en su posición definitiva y, en este momento, presentan una sola fila de cinetosomas.

Fig. 97.- A punto de ocurrir la escisión celular, el macronúcleo se estrangula en dos fragmentos estando ya completamente formadas las estructuras bucales del protero y del opisto. La policinetia 1 está formada en este momento por una corta cinetia dispuesta oblicuamente de unos 4 o 5 cinetosomas. La haplocinetia es de forma semicircular.

Fig. 98.- En esta microfotografía se observa el estrangulamiento de la célula y del macronúcleo. Las estructuras bucales del protero ya están definitivamente estructura das observandose que la haplocinetia ya tiene su forma característica. Tanto en el protero como en el opis to se pueden ver los cinetosomas del segmento C de la haplocinetia debajo del extremo curvo del segmento B.

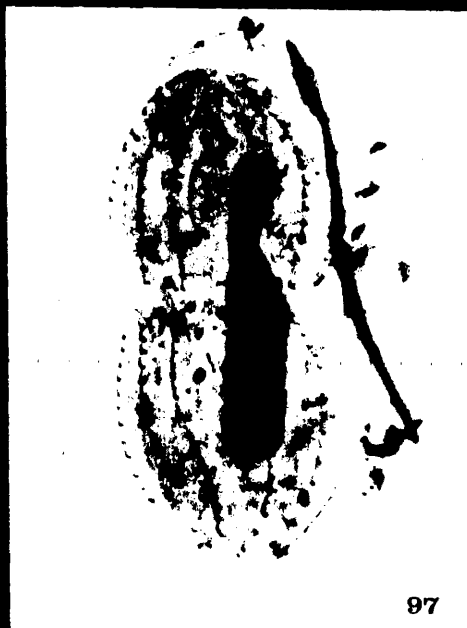


Fig. 99.- En esta microfotografía de un quiste de Uronema muscicola se puede ver la cubierta externa del quiste, la abertura anterior en forma de cuello de botella y el contenido del quiste como una masa protoplásmica densa que presenta un macronúcleo esférico central y un pequeño micronúcleo adosado a él.

Fig. 100.- El quiste de esta especie es de forma de urna, con el extremo posterior redondeado y una abertura anterior circular.

Figs. 101 y 102.- En estas dos microfotografías se puede observar que la pared externa del quiste está formada por tres o cuatro capas engrosadas a la altura de la abertura anterior y se aprecia el espacio interior que tiene forma de botella con la abertura anterior en forma de cuello.



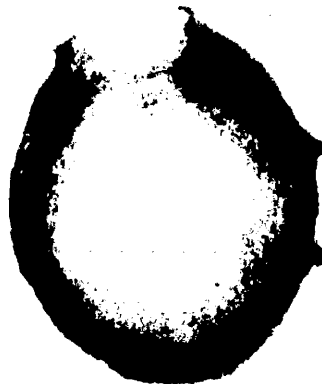
99



100



101



102

Figs. 103 y 104.- La parte exterior del quiste muestra unas estructuras impregnadas que se disponen en hileras meridianas (8) y que corresponden seguramente a los mucocistos.

Fig. 105.-Vista de la parte anterior de un quiste donde se observa la abertura anterior y las filas meridianas de mucocistos.

Fig. 106.-En ocasiones se puede apreciar que la pared del quiste se contrae quedando los mucocistos sobresalientes, lo cual le da un aspecto rugoso a la superficie del quiste.



103



104



105



106

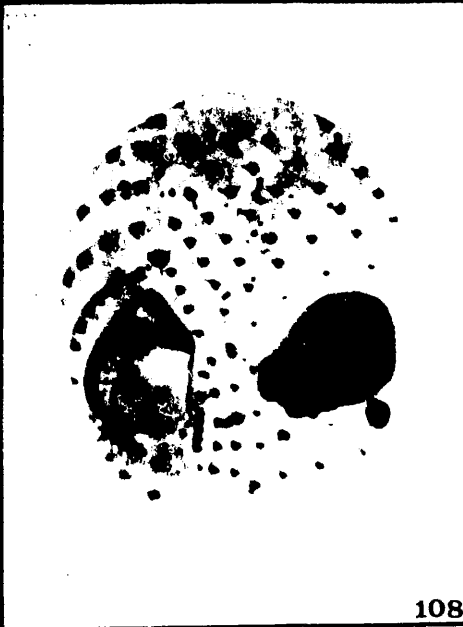
Fig. 107.- En esta microfotografía de un quiste se puede observar una fila de mucocistos y los bordes rugosos de las paredes.

- 28 -



107

- Fig. 108.- Vista de un ejemplar de Cinetochilum margaritaceum impregnado por la plata donde se observa la infraciliación somática y la infraciliación de las estructuras bucales. El macronúcleo, de forma algo irregular, se encuentra en la mitad del cuerpo. El micronúcleo, redondeado, se encuentra adosado al macronúcleo.
- Fig. 109.- En otro ejemplar de esta especie se pueden observar las estructuras bucales que acupan gran parte de la región ventral y el macronúcleo en la parte posterior del cuerpo con un micronúcleo adosado a él.
- Fig. 110.- En este individuo impregnado se puede observar la disposición de las cinetias somáticas en el polo anterior del cuerpo que dejan un casquete lanceolado algo irregular desnudo de cilios. . Se observa la infraciliación de las estructuras bucales.
- Fig. 111.- En la imagen se puede observar el casquete anterior desnudo de cilios y el casquete posterior, que es grande, y que está invadido por los últimos cinetosomas de las primeras dos cinetias somáticas. El último cinetosoma de la segunda cinetia alcanza el polo posterior del animal. Se aprecian los cinetosomas dobles de las cinetias meridianas provistos de una fina fibra cinetodésmica.



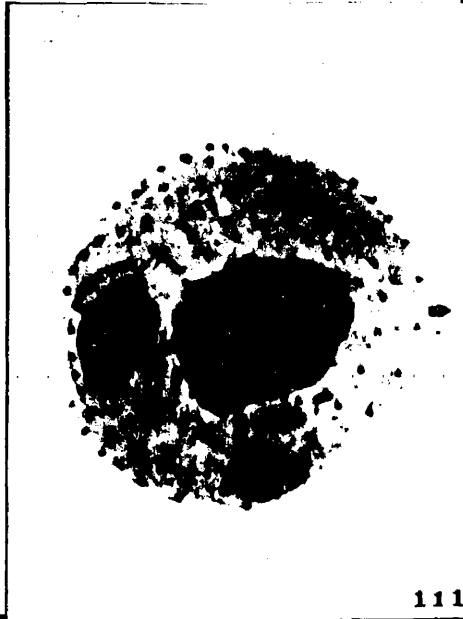
108



109



110



111

- Fig. 112.- En esta imagen se aprecia la infraciliación de la haplocinetia con los cinetosomas dobles dispuestos al tresbolillo y la infraciliación de las policinetias. Se observan las costillas orales que salen de la parte posterior de la haplocinetia y van a parar en la abertura del citostoma.
- Fig. 113.- En el ejemplar de la microfotografía se observan los cinetosomas dobles de la haplocinetia dispuestos al tresbolillo.
- Fig. 114.- En la imagen se observan las estructuras bucales de C. margaritaceum, formadas por la haplocinetia de forma semicircular y tres policinetias por encima del citostoma. También se aprecia la cinetia postoral derecha o escuticocinetia, debajo y a la derecha del extremo de la haplocinetia B.
- Fig. 115.- Vista de un ejemplar donde se observa la haplocinetia a la derecha del citostoma, con las costillas orales que se dirigen por el lado izquierdo hacia la abertura del citostoma y las dos cinetias que constituyen el segmento C de la haplocinetia: la escuticocinetia a la derecha de la parte continua de la haplocinetia formada por 7 cinetosomas dobles y la cinetia postoral media, formada por dos cinetosomas solamente, que se localizan a la izquierda del extremo de la parte continua de la haplocinetia.

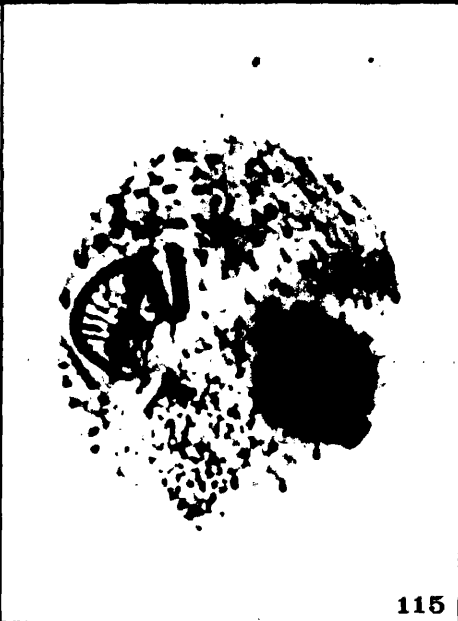
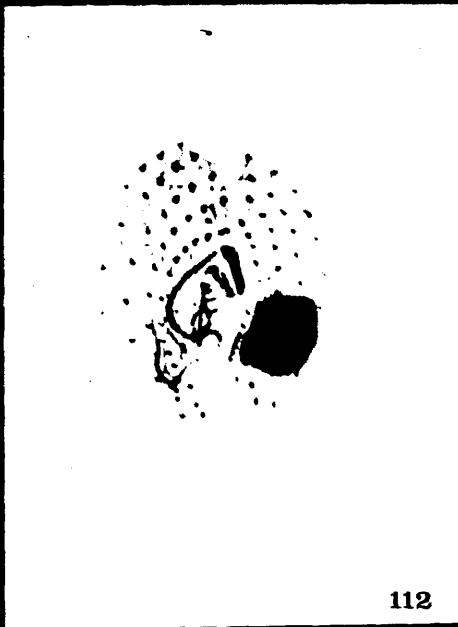
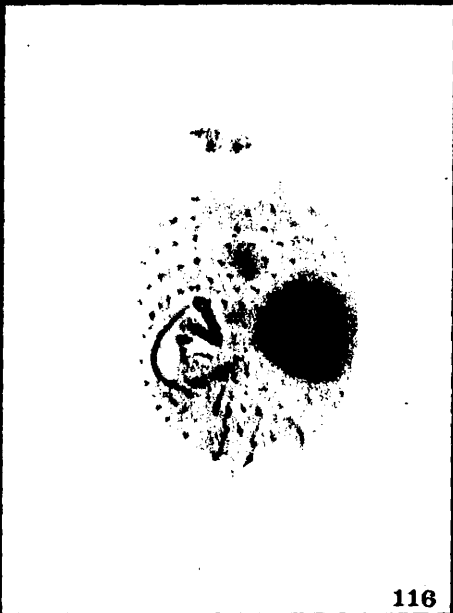


Fig. 116.- Vista de un ejemplar donde se ven las estructuras bucales ocupando la parte central de la región ventral de la célula. Se observa la haplocinetia formada por diadas de cinetosomas dispuestos al tresbolillo y la infraciliación de las policinetias 1 y 2.

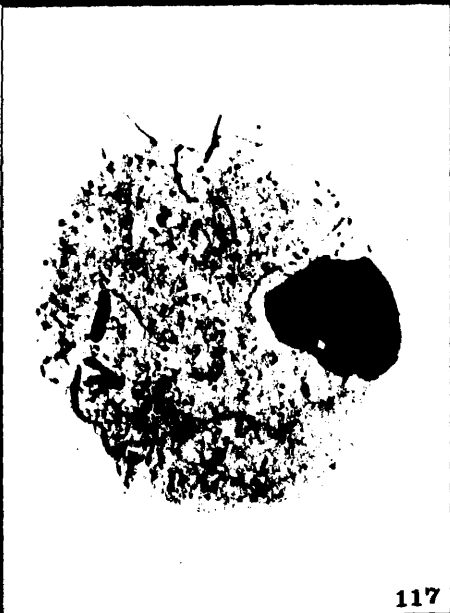
Fig. 117.- Microfotografía de un ejemplar durante la estomatogénesis donde se observan los cinetosomas que resultan de la proliferación del segmento C de la haplocinetia, de la escuticocinetia, que emigran hacia la izquierda quedando debajo del citostoma, cerca de los cinetosomas que proceden de la cinetia postoral media.

Fig. 118.- Estado más avanzado de la estomatogénesis donde se observa la duplicación y separación de los cinetosomas de la haplocinetia (segmento B) y los esbozos de las policinetias que se forman debajo de la boca parental. El macronúcleo se desplaza a una posición central previa a su división.

Fig. 119.- En un estado más avanzado se pueden observar las dos bocas ya organizadas. La haplocinetias del opisto emigra en sentido posterior y queda situada a la derecha de los esbozos de las policinetias.



116



117



118



119

Fig. 120.- Detalle del mismo ejemplar en división. La haplocinetia del protero duplica sus cinetosomas posteriores que son los que van a formar el gancho del escutico. La haplocinetia del opisto está aún desorganizada y es más corta que en el trofante estando formada por dos o tres filas de cinetosomas. Algunos de los cinetosomas de los extremos del lado izquierdo de las policinetias se separan del resto y se reabsorben posteriormente. El macronúcleo se estrangula.

Fig. 121.- Los cinetosomas de la haplocinetia del opisto quedan posteriormente formando una sola fila, dividiendose nuevamente los cinetosomas de la parte posterior.

Fig. 122.- En este ejemplar se observan ya las estructuras bucales organizadas y se aprecia el gancho del escutico que se forma por la división de los cinetosomas de la haplocinetia, que emigran posteriormente y forman el segmento C de la misma. En este ejemplar se aprecia la división de las cinetias somáticas, que se fragmentan a la altura del ecuador; los cinetosomas de las cinetias somáticas pierden el cinetodesmo. También se observa que las cinetias primera y segunda son las más largas y se prolongan por el polo posterior para dar lugar a los cilios caudales.

Fig. 123.- A punto de ocurrir la escisión celular se estrangula el macronúcleo y las estructuras bucales se disponen en su localización definitiva, con las policinetias dispuestas en abanico y la haplocinetia completa, con los segmentos B y C.



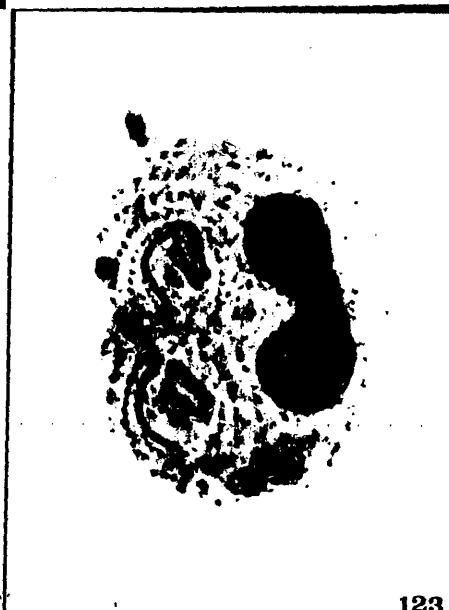
120



121



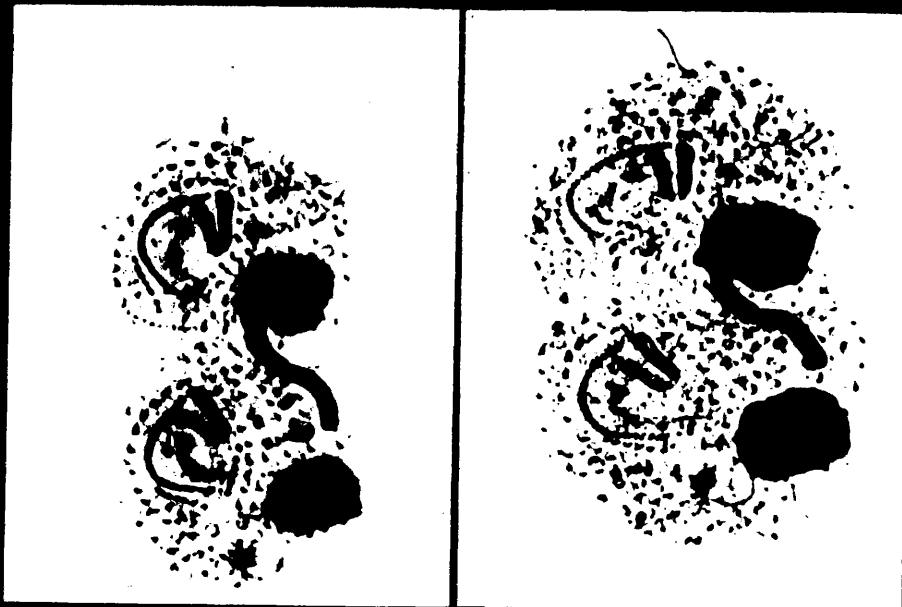
122



123

Fig. 124.- En un ejemplar en la última fase de la estomatogénesis, antes de la división de la célula, se ven las dos bocas ya formadas. Los cinetosomas del escutico han emigrado a su posición definitiva formando las dos cinetias postbucalés que constituyen el segmento C de la haplocinetia. El macronúcleo se ha dividido y cada macronúcleo resultante emigra a una de las células hijas.

Fig. 125.- En el mismo ejemplar una vez aplastada la preparación se puede apreciar bien la infraciliación de las estructuras bucales ya definitivamente formadas. Los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia de han duplicado nuevamente quedando constituida al final por una doble fila de cinetosomas. También se duplican los cinetosomas de la escuticocinetia. Se puede observar con detalle la infraciliación de las poliacinetias.



- Fig. 126.- Vista del polo anterior de un ejemplar de Sathrophilus esdaphicus donde se observa la ciliación somática dispuesta en 12 cinetias meridianas que dejan en el polo anterior un casquete desnudo circular pequeño. La cinetia 1 es más corta que las demás por el extremo anterior. Se observa un macronúcleo lobulado y un pequeño micronúcleo adosado a él.
- Fig. 127.- Otro ejemplar visto desde el polo anterior donde se observa el casquete anterior, las cinetias somáticas y las estructuras bucales.
- Fig. 128.- En la microfotografía se puede apreciar las disposición de la infraciliación. La última cinetia es más corta que las demás por la parte anterior. Se observan los cinetosomas dobles en la parte anterior del cuerpo y las fibras cinetodésmicas. Las policinetias se encuentran arriba de la boca, siendo la policinetia 1 de posición muy anterior.
- Fig. 129.- Vista de otro ejemplar desde el polo anterior donde se puede apreciar el casquete anterior circular desnudo de ciliación. La policinetia 1 se encuentra casi dentro del casquete.



126



127



128



129

- Fig. 130.- En este ejemplar se observa el polo posterior del animal, donde las cinetias terminan a una corta distancia del polo dejando un pequeño casquete circular desnudo. En el mismo polo se observa un cinetosoma, que es el cinetosoma terminal de la última cinetia somática y el que da lugar al cilio caudal.
- Fig. 131.- Otro ejemplar visto desde el polo posterior donde se observa la parte posterior de las cinetias. También se ven las fibras cinetodésmicas, que salen de cada cinetosoma dirigiendose hacia arriba y hacia la derecha de la cinetia.
- Fig. 132.- En esta microfotografía se observan los cinetosomas dobles en la parte anterior de las cinetias somáticas y las fibras cinetodésmicas que salen del cinetosoma posterior del par y se dirigen hacia adelante alcanzando el cinetosoma anterior de la misma cinetia.
- Fig. 133.- En esta imagen se ve la región ventral del ciliado y se observa que las estructuras bucales se localizan en la mitad anterior del cuerpo, entre las cinetias primera y última. Las estructuras bucales están representadas por la haplocinetia a la derecha del citostoma, formada por el segmento B con 9 pares de cinetosomas y tres policinetias aproximadamente rectangulares encima del citostoma. Debajo del segmento B de la haplocinetia se encuentran dos cinetias postbucal<sup>es</sup> que constituyen el segmento C; una de ellas formada por 6 cinetosomas dobles y otra, más corta, formada por dos cinetosomas dobles.



130



131



132



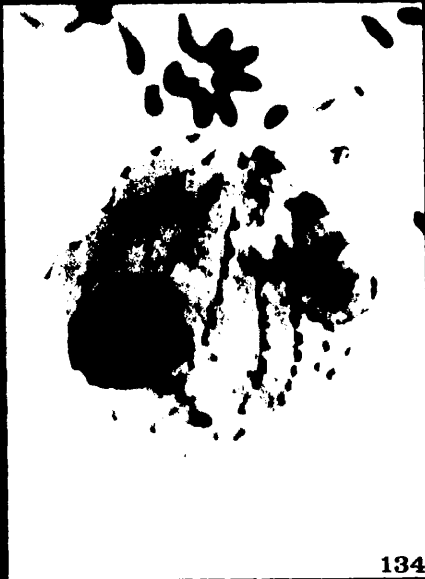
133

Fig. 134.- En este ejemplar se observa la infraciliación de la haplocinetia B y de las cinetias postbucales. El segmento B de la haplocinetia está constituido por nueve cinetosomas dobles que forman una fila a la derecha de la boca. La cinetia postbucal derecha está formada por 6 o 7 cinetosomas dobles y, junto con la corta cinetia postbucal media, que está constituida por 2 cinetosomas dobles, constituye el segmento C de la haplocinetia. La cinetia postbucal izquierda está también formada por 2 cinetosomas dobles y el cinetosoma posterior presenta fibra cinetodésmica; esta cinetia no corresponde a la haplocinetia ni se forma a partir del escutico.

Fig. 135.- Las estructuras bucales se encuentran en la parte anterior del cuerpo. Se observa la infraciliación de la haplocinetia.

Fig. 136.- En el ejemplar de la figura se observan las estructuras bucales localizadas en la región anterior entre las cinetias primera y última, que se abren dejando un espacio. La última cinetia es más corta que las contiguas, alcanzando apenas su primer cinetosoma la altura del segundo cinetosoma de la penúltima cinetia. La primera cinetia somática es también más corta por la parte anterior y presenta los dos cinetosomas anteriores separados del resto de la cinetia.

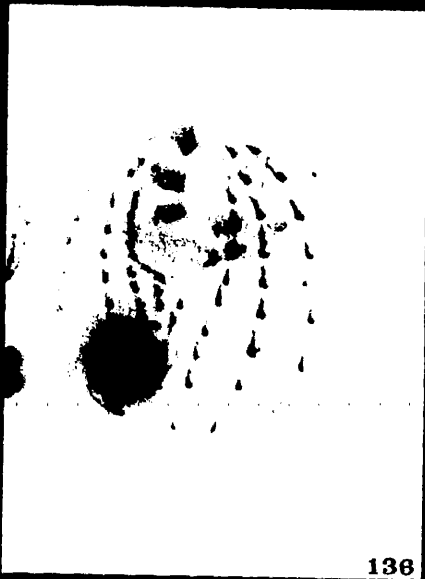
Fig. 137.- En esta microfotografía de un ejemplar de Sathrophilus edaphicus se observa la infraciliación somática y la infraciliación bucal. Los cinetosomas somáticos están provistos de cinetodesmo, mientras que los de las estructuras bucales carecen de ellos.



134



135



136



137

- Fig. 138.- Los cinetosomas de la haplocinetia B son dobles y presentan fibras que los unen entre sí. La haplocinetia B es de forma semicircular y se sitúa a la derecha de la boca y debajo de la segunda poliocinetia.
- Fig. 139.- En esta microfotografía se pueden apreciar las estructuras bucales, las tres poliocinetias, de forma rectangular, están formadas por tres filas de cinetosomas .
- Fig. 140.- En este ejemplar se observa la estructura de las policinetias 2 y 3. La poliocinetia tres presenta los cilios.
- Fig. 141.- En este ejemplar recién dividido se observa la infraciliación de la poliocinetia 1, que en esta especie tiene una disposición característica: las dos primeras cinetias están ligeramente separadas de la tercera por el lado derecho. Las tres cinetias que componen la poliocinetia 1 estan formadas por 6 cinetosomas cada una.



- Fig. 142.- En el ejemplar de la figura se observa bien la infraciliación de la segunda polycineta, que está formada por tres filas de cinetosomas; las dos primeras tienen 6 cinetosomas cada una, mientras que la tercera, la posterior, tiene solamente cinco cinetosomas.
- Fig. 143.- La tercera polycineta se localiza debajo de la anterior a la izquierda de la haplocinetia y debajo del extremo anterior de ella.
- Fig. 144.- En la microfotografía se pueden observar los cilios de las polincinetias, que son largos y aparentemente coalescentes.
- Fig. 145.- En este ejemplar de Sathrophilus edaphicus se observan los primeros síntomas de la estomatogénesis. Los cinetosomas anteriores de las cinetias postbucal de-  
recha y media (haplocinetia C) se dividen y son los que van a formar el primer esbozo de las polincinetias posteriores.



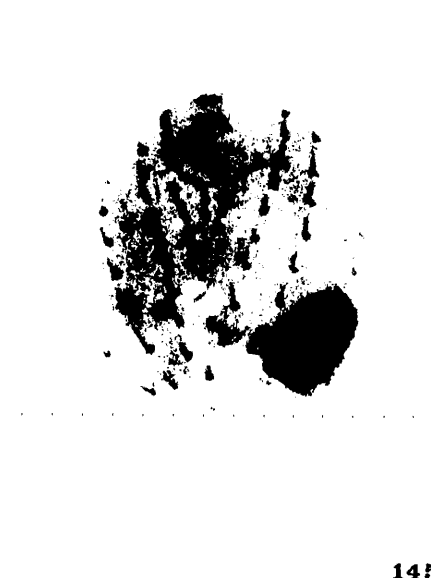
142



143



144



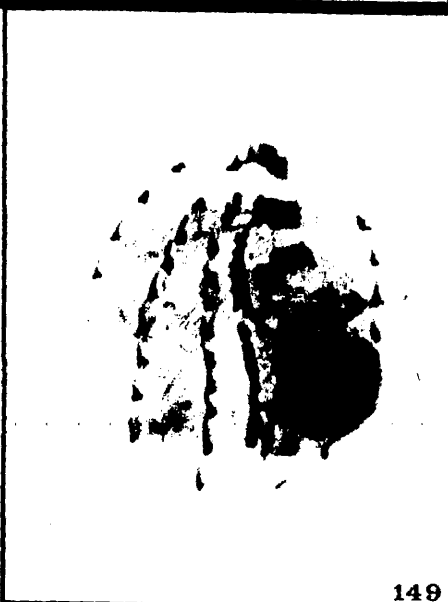
145

Fig. 146.- En una fase posterior de la estomatogénesis se duplican todos los cinetosomas de las cinetias del segmento C de la haplocinetia. También se dividen los cinetosomas de la cinetia postbucal izquierda.

Fig. 147.- En esta imagen se observa la duplicación de los cinetosomas de las cinetias postbucales. La cinetia postbucal derecha da lugar a 5 pares de cinetosomas, el sexto cinetosoma no se divide. Los cinetosomas de la cinetia postbucal media se dividen, primero se duplica el anterior y posteriormente también se divide el cinetosoma posterior.

Fig. 148.- Después de su duplicación, los cinetosomas de las cinetias postbucales se separan. En esta imagen se observa la proliferación de los cinetosomas de las cinetias somáticas, que comienza por la proliferación de los cinetosomas de la primera cinetia somática, a la derecha de la boca, a la altura del ecuador. Los cinetosomas recién formados pierden la fibra cinetodésmica y la formarán de nuevo posteriormente.

Fig. 149.- En este ejemplar en las primeras fases de la estomatogénesis se aprecia la proliferación de los cinetosomas del segmento B, que se duplican y posteriormente se separan y quedan formando una fila de cinetosomas a la derecha y paralela a la haplocinetia parental.



- Fig. 150.- En la imagen se aprecia la proliferación de los cinetosomas de las cinetias postbucales, que se organizan para formar los esbozos de las policinetias posteriores. Los cinetosomas de la cinetia postoral izquierda también se duplican como se aprecia en la figura pero no participan en la formación de las nuevas estructuras bucales.
- Fig. 151.- En una fase posterior de la estomatogénesis se observa que los cinetosomas que proceden de la proliferación del segmento C de la haplocinetia se organizan en dos esbozos cinetosómicos que van a ser los que darán lugar a las policinetias 3 y 2 del opisto. En esta imagen también se observa la proliferación y posterior separación y emigración de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia.
- Fig. 152.- En el mismo ejemplar de la figura anterior se observa, después de haber aplastado la preparación, la participación de los cinetosomas del segmento B de la haplocinetia en la formación de las nuevas estructuras bucales. Los tres cinetosomas posteriores se dividen y se separan de la haplocinetia emigrando posteriormente y van a unirse a los cinetosomas del esbozo anterior de las policinetias. Los cinetosomas anteriores, también se separan de la haplocinetia parental y emigran en sentido posterior.
- Fig. 153.- En una fase posterior los cinetosomas del esbozo de las policinetias se organizan en tres primordios formados por dos filas de cinetosomas que se disponen paralelos entre sí y perpendiculares al primordio de la haplocinetia que está formado por una fila de cinetosomas a la derecha de las estructuras bucales. Los cinetosomas anteriores del primordio de la haplocinetia sufren una nueva división.



150



151



152



153

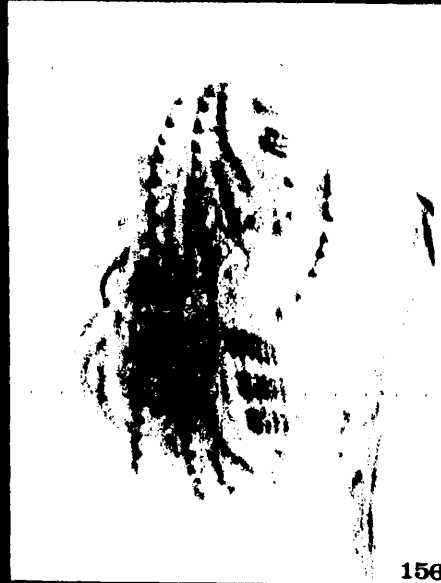
- Fig. 154.- En el ejemplar de la figura se pueden observar los esbozos de las dos bocas ya formados. El macronúcleo emigra a una posición central. Las cinetias somáticas duplican sus cinetosomas y se fragmentan a la altura del ecuador de la célula. Los cinetosomas recién formados forman un nuevo cinetodesmo poco desarrollado al principio.
- Fig. 155.- El micronúcleo se divide y emigra hacia los polos del macronúcleo para desplazarse posteriormente a los polos de la célula cada uno de los micronúcleos resultantes. En este ejemplar se observan las bocas ya formadas. En el protero los cinetosomas de la haplocinetia se han dividido nuevamente y se separan y emigran posteriormente; estos cinetosomas son los que van a formar la escuticocinetia derecha. Los dos cinetosomas terminales del segmento B del protero también se dividen, pero se separan más tardíamente y son los que constituirán la cinetia postoral media o escuticocinetia derecha. En el opisto, se observa la emigración de los cinetosomas del escutico hacia atrás. Los dos cinetosomas terminales todavía no se han dividido.
- Fig. 156.- Previamente a la división de la célula, se organizan las estructuras bucales al emigrar hacia atrás el escutico hasta localizarse en su posición definitiva. En este momento los primordios de las policinetias del opisto están formados por tres filas regulares de cinetosomas dispuestos paralelos entre sí y perpendiculares al primordio de la haplocinetia.
- Fig. 157.- El macronúcleo se alarga posteriormente y ocupa gran parte de la longitud de la célula.



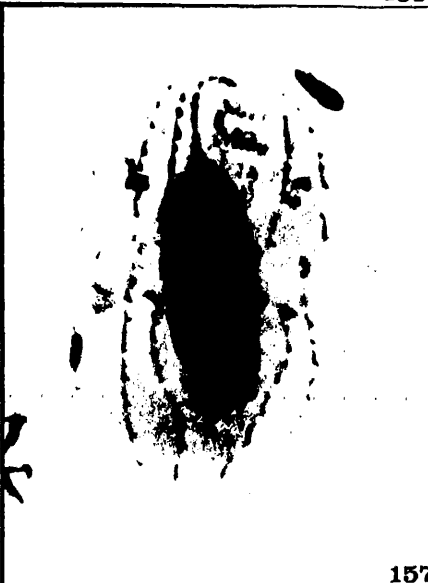
154



155



156



157

Fig. 158.- Las cinetias somáticas se fragmentan a la altura del ecuador de la célula previamente a que ésta se divida. El macronúcleo se alarga dividiéndose también posteriormente. Las estructuras bucales del protero se disponen en sus posiciones definitivas y la haplocinetia adquiere su forma característica; en cambio las estructuras bucales del opisto están todavía poco organizadas, ya que la formación de las estructuras bucales del opisto es en general más tardía.

Fig. 159.- En una fase posterior, inmediatamente antes de que ocurra la escisión de la célula, el macronúcleo se divide, emigrando cada uno de los dos fragmentos a una de las células hijas. En esta imagen se observa que la última cinetia somática es más larga que las demás por la parte posterior y es la que alcanza el polo posterior de la célula.

Fig. 160.- En un ejemplar de Sathrophilus edaphicus recién dividido que corresponde a un opisto, se observan las estructuras bucales ya completamente formadas pero donde la haplocinetia B tiene todavía la forma característica de las fases de formación. Los cinetosomas de la haplocinetia se duplican en toda su longitud y queda formada así por una fila doble de cinetosomas que se disponen al tresbolillo. La escuticocinetia derecha no tiene todavía la posición característica. Cuando la célula se divide ya se ha formado la nueva abertura bucal y las policinetias quedan tapizando la cavidad con la excepción de la policinetia 1, que es la más anterior y queda a la altura de la superficie del cuerpo.



158



159



160

UNIVERSIDAD DE  
SALAMANCA