

Protozoos de vida libre

Estela C. Lopretto
(coordinadora)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO


edulp
EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

PROTOZOOS DE VIDA LIBRE

Estela C. Lopretto
(coordinadora)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Dedicado a los pioneros del dictado de cursos de grado y postgrado en la
Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP)
donde los protozoos ocuparan un lugar de privilegio, doctores
Raúl A. Ringuelet y Zulma Ageitos de Castellanos.
A ellos, nuestros siempre maestros, este humilde homenaje.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de La Plata y en especial a EDULP (Editorial de la UNLP) por la iniciativa de una colección digital Libros de Cátedra y por su interés en permitir que este proyecto forme parte de ella.

A los autores de cada uno de los capítulos que componen este libro, porque sin su compromiso y dedicación no hubiera podido concretarse.

A nuestros alumnos, a quienes nos debemos. Los que lo fueron, lo son y lo serán.

Índice

| | |
|---|-----|
| Prefacio | 5 |
| Introducción | |
| <i>Estela C. Lopretto</i> | 6 |
| Capítulo 1 | 11 |
| “Heliozoa” | |
| <i>Estela C. Lopretto</i> | |
| Capítulo 2 | 19 |
| Dinoflagellata | |
| <i>Estela C. Lopretto</i> | |
| Capítulo 3 | 35 |
| Ciliophora | |
| <i>Gabriela C. Küppers y Ángela B. Juárez</i> | |
| Capítulo 4 | 105 |
| Acantharia y Polycystina (Rhizaria) y Phaeodaria (Cercozoa) | |
| <i>Demetrio Boltovskoy y Nancy Correa</i> | |
| Capítulo 5 | 130 |
| Foraminifera | |
| <i>Lydia Calvo Marcilese</i> | |
| Capítulo 6 | 155 |
| Amoebozoa | |
| <i>Estela C. Lopretto</i> | |
| Capítulo 7 | 170 |
| Euglenoidea | |
| <i>Visitación Conforti</i> | |
| Capítulo 8 | 193 |
| Choanoflagellata | |
| <i>Estela C. Lopretto</i> | |
| Los autores | 204 |

Prefacio

La gran mayoría de los eucariotas en el planeta, tanto en términos de abundancia como de diversidad, son protistas. Las generalidades que conciernen a sus procesos biológicos fundamentales se basan en el conocimiento de unos pocos organismos modelo; sin embargo, muchos de ellos se han desviado mucho más allá de estas generalidades en el curso de la historia evolutiva, lo que constituye un reflejo de las profundas distancias filogenéticas entre linajes eucariotas que no son ni plantas ni hongos ni animales... sino protistas.

En este marco, “Protozoos de vida libre” es un libro concebido para los estudiantes de nivel universitario, interesados en introducirse en el conocimiento de organismos principalmente heterótrofos y clásicamente conocidos como protozoos que representan -además de un conjunto por demás heterogéneo, no natural- el punto de partida de la historia evolutiva de otros conjuntos eucariotas en la biosfera.

La falta de textos en idioma castellano referidos a protistas es notable. Sólo representan uno de los primeros capítulos de las traducciones de libros referidos a zoología de invertebrados cuando -si bien en muchos casos polifiléticos- con ello se les niega una merecida independencia dada por el nivel de organización que han alcanzado en los albores de su aparición en nuestro planeta.

En otros idiomas, en cambio, son motivo de tratados del más alto nivel (aunque no tan recientes como cabría esperar dado el avasallador impulso de tecnologías de observación microscópica y moleculares) pero que superan los procesos de formación de grado para convertirse en obras de consulta por parte de especialistas activos en protistología.

En suma, una propuesta que llenará un sensible vacío en la bibliografía de formación de los biólogos de nuestro país y, por qué no, del resto de América Latina.

Introducción

Estela C. Lopretto

Pese a lo antiguo del conocimiento de los protozoos, son muchas las dudas y controversias que el tema provoca entre los biólogos del mundo entero. Sin duda, los especialistas reconocen en forma unánime la importancia de que los grupos deben responder a una constitución lo más natural posible.

Pero aplicar tal concepto a un conjunto tan diverso como éste no resulta sencillo, máxime cuando no comparten ninguna propiedad biológica que no sea común a todos los eucariotas. A raíz de tal complejidad evolutiva ha debido optarse entre agruparlos en un pequeño número de grupos polifiléticos o en un gran conjunto pretendida e incómodamente monofilético.

Cuando en 1735 Linneo propuso la primera clasificación formal de los organismos vivos, tan sólo dos grupos resultaban obviamente distinguibles a los naturalistas de la época -con formas sésiles y fotosintéticas el uno, compuesto por seres móviles e ingestivos el otro-, pensamiento que se vio reflejado en el establecimiento de los reinos Plantae y Animalia, que perduró hasta casi mediados del siglo XX.

Pese a la opinión generalizada de que fue Haeckel (1866) quien reconoció por primera vez un tercer reino de organismos -compuesto por formas que no eran ni vegetales ni animales “verdaderos”-, varios autores hicieron referencia previa a un reino de características similares (Wilson y Cassin, 1864), en el que incluían grupos de transición o intergradación, tales como las esponjas, al que Owen (1860) llamara “Protozoa” (del griego *próstos*, primero y *zó*, animal) y Hogg (1860) diera el nombre de “Protocista” (del griego *próstos*, primero y *ktístes*, fundador, en el sentido de organismos fundadores del resto) (revisión en Scamardella, 1999).

Se debe a Haeckel (1866) el empleo del término “Protista” (del griego *próstos*, primero más el sufijo *-istos*, que es un aumentativo o superlativo) para designar el conjunto de los seres unicelulares (en el que estaban comprendidos los bacterios), nombre elegido en una clara referencia a que surgieron *antes* de plantas y animales. A él sumó, a lo largo de algunos de sus trabajos, las esponjas y los hongos, hasta quedar por fin constituido sólo por organismos unicelulares, incluyendo aquellos que forman colonias simples, “por clivajes repetidos, pero nunca verdaderos tejidos” (Haeckel, 1904).

De los posteriores intentos de clasificación de los organismos merece destacarse el de Copeland (1938, 1947, 1956), quien propuso un sistema de cuatro reinos en el que los eucariotas inferiores unicelulares, colonias, sincicios y aquellos de organización multicelular simple -tales como algas, protozoos y hongos- se reunían bajo el nombre de Protocista. Los otros reinos considerados eran el de los Monera, reservado para los organismos procariotas, Metaphyta (eucariotas superiores con paredes celulares) y Metazoa (eucariotas superiores sin paredes celulares), todos ellos resultantes de tomar en consideración los niveles de organización.

Dada la limitación de este sistema, Whittaker (1957, 1959, 1969) propone una nueva interpretación de los grupos componentes de los protistas señalando que en ellos sólo deben ser incluidos los eucariotas unicelulares. Este autor completa su sistema con el reconocimiento del reino Monera (procariotas), Plantae (eucariotas multicelulares fotosintéticos), Fungi (eucariotas multicelulares absorbentes) y Animalia (eucariotas multicelulares ingestivos). Pero el trazado de una línea divisoria entre organismos uni- y multicelulares no sólo acentúa la heterogeneidad entre los protistas sino también el polifiletismo de los reinos superiores, dificultades ya presentes en el sistema de Copeland.

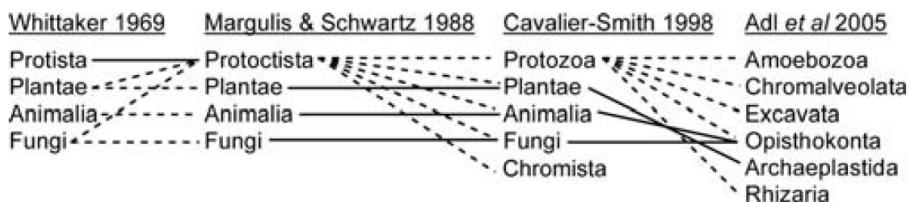
Cuando Margulis (1971) presenta su modificación al esquema de Whittaker -reconociendo también la existencia de cinco reinos-, el buscado concepto de monofilia se torna más evidente

en la composición de los reinos Plantae, Fungi y Animalia, aunque al mismo tiempo se incremente la heterogeneidad de los protistas y, por ende, su polifiletismo.

Los intentos no cesan y cada autor se muestra inclinado a reinterpretar la composición y alcance de los protistas. Leedale (1974) ofrece tres perspectivas a modo de posibles soluciones. Una de ellas es la de emplear la reconocida demarcación “procariotas-eucariotas” como un límite entre dos grandes reinos, con lo cual la ubicación de los protistas no se resuelve, pero sí se elude. Otra posibilidad es la de reconocer cuatro reinos (Monera, Plantae, Fungi y Animalia) y un “nivel” protista, por debajo del cual se localizarían las formas unicelulares que llevan gradualmente -a través de grupos coloniales y sinciales- a la constitución multicelular de los tres reinos superiores. Como el propio autor reconoce, es notorio el polifiletismo engendrado por tal clasificación entre las plantas, hongos y animales, de modo que ofrece una tercera alternativa donde prevalece un acentuado monofiletismo en la composición de los reinos. Este último criterio deviene en un sistema multirreino, con lo que se auspicia que pueda ser un solo taxón (o muchos) el/los que alcance/n la categoría de reino. El “abanicó” resultante, según Leedale, puede “abrirse” o “cerrarse”, según se vayan reconociendo nuevos reinos componentes o se establezca mayor grado de afinidad entre los dieciocho inicialmente postulados por el propio autor, de los cuales diez son netamente protistas.

Como integrantes de uno de los cuatro reinos eucarióticos, en aquellos momentos se consideraba que los protistas eran “formas primitivas” y, por lo tanto, un grado evolutivo determinado por su naturaleza unicelular primitiva. El esclarecimiento de las profundas divisiones en el árbol de la vida solo comenzó realmente con la secuenciación del ADN, lo que llevó a un sistema de dominios -en lugar de reinos- como rango de nivel superior presentado por Woese *et al.* (1990), reuniendo todos los reinos eucariotas en el dominio molecular Eukarya. Poco después Margulis (1996) propone reemplazar los términos “reinos” y “dominios” por los nombres de los taxones más inclusivos resultantes de una filogenia basada en su teoría endosimbiótica seriada.

Con tales antecedentes, aquella clasificación de cinco reinos uno de los cuales era llamado Protista (Whittaker, 1969), Protoctista (Margulis y Schwartz, 1988) o Protozoa (Cavalier-Smith, 1998), se ha transformado a través de numerosas permutaciones en el sistema actual de “supergrupos” que omite el uso de categorías taxonómicas formales (Simpson y Roger, 2002; Adl *et al.*, 2005, 2012, 2019). La intención del sistema de clasificación de supergrupos es reunir eucariotas microbianos y macroscópicos basados en inferencias filogenéticas.



*Clasificación de los eucariotas mostrando cómo los tradicionales reinos “Protista”, “Protoctista”, “Protozoa” se subsumieren en “supergrupos”. Las líneas continuas indican que todos los miembros de un grupo se incorporan al siguiente; las líneas discontinuas muestran que parte de los integrantes se suman a otros conjuntos. Tomado de Parfrey *et al.* (2006).*

En efecto, diez años atrás comenzó a surgir un consenso de evidencia -basada, sobre todo, en estudios filogenómicos- rica en genes y taxones que ha permitido refinar la estructura del árbol filogenético de los eucariotas (Burki, 2014; Burki *et al.*, 2016; Burki *et al.*, 2020; Santoferrara *et al.*, 2020; Burki *et al.*, 2021), cuyas ‘ramas’ siguen en permanente movimiento.

Es momento, entonces, de ubicar los grupos motivo de este libro.

Según las filogenias moleculares más recientes de los eucariotas, Stramenopiles (células móviles con un flagelo anterior y otro posterior y crestas mitocondriales tubulares; “algas” pardas,

diatomeas, crisofíceas, xantofíceas, entre otras), Alveolata y Rhizaria se agrupan en el clado SAR, sigla resultante de la inicial de los tres supergrupos (Adl *et al.*, 2005, 2012).

Los alveolados (o Alveolata) comparten varias características estructurales, siendo la predominante tener un conjunto de vesículas o sacos aplanados, delimitadas por una membrana simple y ubicadas por debajo de la membrana plasmática a la que dan soporte, denominadas alvéolos. Otras características de los alveolados, aunque no exclusivas, son la disposición longitudinal de los microtúbulos subpeliculares, tener extrusomas, crestas mitocondriales tubulares (o con forma de ampolla) y la presencia de flagelos (a veces restringidos a los gametos) y de cilios. Las relaciones entre los tres grupos componentes (dinoflagelados, apicomplejos y ciliados) fueron sugeridas durante los años 80. Fue Cavalier-Smith quien introdujo el nombre formal de Alveolata en 1991 y sus interrelaciones fueron confirmadas de allí en más por análisis filogenéticos, en especial utilizando la subunidad menor del ADN ribosómico nuclear (codificada SSU rDNA). Los **Dinoflagellata** (Capítulo 2) incluyen protistas flagelados que conforman uno de los principales grupos del microplancton, presentes en prácticamente todos los ambientes acuáticos, donde a menudo representan cantidades sustanciales de la biomasa planctónica. Los hay de vida libre y parásitos de otros protistas, de invertebrados y de vertebrados. Los **Ciliophora** (Capítulo 3) tienen cilios durante todo o en algún momento de su ciclo de vida, los que utilizan para la locomoción y la alimentación. La mayoría son de vida libre y viven en todo tipo de sistemas acuáticos y ambientes edáficos. Los Apicomplexa son parásitos (la mayoría intracelulares) de animales y los varios miles de especies descriptas incluyen organismos que causan, por ejemplo, malaria y toxoplasmosis en humanos, así como varias enfermedades importantes del ganado. Su condición de parásitos obligados los excluye de ser tratados en este libro.

Rhizaria es una colección diversa de protistas ameboideos en su mayoría heterótrofos de vida libre, aunque el supergrupo también incluye parásitos significativos de animales marinos (por ejemplo, ascetosporeos y paramyxideos) y de plantas (muchos plasmodióforos) (Burki y Keeling, 2014). También contiene un pequeño grupo de amebas fotosintéticas de gran interés en el estudio de la evolución de los plástidos y de la endosimbiosis (Nowack, 2014). Muchos Rhizaria de vida libre producen seudopodios delgados (filopodios) que pueden ser simples, ramificados (retículopodios), anastomosados o estar sostenidos por microtúbulos (axopodios), utilizados en la locomoción y la alimentación, o bien tienen flagelos; además suelen presentar tecas o conchillas de carbonato de calcio, sulfato de estroncio o sílice, dependiendo del grupo o subgrupo. Los Rhizaria incluyen una fracción de los “heliozoos”, todos los radiolarios (ambos grupos antiguamente conocidos como “actinópodos”) y foraminíferos, así como varios ameboideos con filopodios, retículopodios y algunos flagelados (Nikolaev *et al.*, 2004; Adl *et al.*, 2012). Los foraminíferos y radiolarios a menudo son células muy grandes (ocasionalmente de varios milímetros o más de diámetro) y abundantes en aguas marinas y sedimentos e incluso, en muchos casos, en el registro fósil, motivos que los hacen los más conocidos. En este libro sólo se tratan **“Heliozoa”** (Capítulo 1), **Acantharia**, **Polycystina** y **Phaeodaria** (Capítulo 4) y **Foraminifera** (Capítulo 5).

Los protistas ameboideos, por su parte, se encuentran dispersos entre los eucariotas, si bien la mayoría se agrupan en **Amoebozoa** (Capítulo 6). En su condición de protistas flagelados de vida libre, también se han incluido **Euglenoidea** (Capítulo 7) y **Choanoflagellata** (Capítulo 8).

Referencias

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., et al. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66, 4-119. doi:10.1111/jeu.12691
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., et al. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52(5): 399-451. doi:10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E., Lukes, J., Bass, D., Bowser, S. S., et al. (2012). The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5): 429-493. doi: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x
- Burki, F. (2014). The eukaryotic Tree of Life from a global phylogenomic perspective. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6, a016147. doi: 10.1101/cshperspect.a016147
- Burki, F., Kaplan, M., Tikhonenkov, D. V., Zlatogursky, V., Minh, B. Q., Radaykina, L. V., et al. (2016). Untangling the early diversification of eukaryotes: a phylogenomic study of the evolutionary origins of Centrohelida, Haptophyta and Cryptista. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 283, 20152802. doi:10.1098/rspb.2015.2802
- Burki, F. & Keeling, P. J. (2014). Rhizaria. *Current Biology*, 24(3), R103-R107.
- Burki, F., Roger, A. J., Brown, M. W. & Simpson, A. G. B. (2020). The new tree of eukaryotes. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(1), 43-55. doi:10.1016/j.tree.2019.08.008
- Burki, F., Sandin, M. M. & Jamy, M. (2021). Diversity and ecology of protists revealed by metabarcoding. *Current Biology*, 31, R1267-R1280. doi:10.1016/j.cub.2021.07.066
- Cavalier-Smith, T. (1998). A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, 73(3), 203-266. doi:10.1017/s0006323198005167
- Copeland, H. F. (1938). The kingdoms of organisms. *Quarterly Review of Biology*, 13, 383-420.
- Copeland, H. F. (1947). Progress report on basic classification. *American Naturalist*, 81, 340-361.
- Copeland, H. F. (1956). *The classification of lower organisms*. Palo Alto, California: Pacific Books.
- Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*, Vol. II. Berlin: Georg Reimer.
- Haeckel, E. (1904). *The wonders of life; A popular study of biological philosophy*. New York: Harper.
- Hogg, J. (1860). On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature. *Edinburgh New Philosophical Journal*, 12, 216-225.
- Leedale, G. F. (1974). How many are the kingdoms of organisms? *Taxon*, 23(2-3), 261-270. doi:10.2307/1218705
- Margulis, L. (1971). Whittaker's five kingdoms of organisms: minor revisions suggested by considerations of the origin of mitosis. *Evolution*, 25(1), 242-245. doi: 10.1111/j.1558-5646.1971.tb01876.x
- Margulis, L. (1996). Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: Phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93(3), 1071-1076. doi: 10.1073/pnas.93.3.1071
- Margulis, L. & Schwartz, K. (1988). *Five kingdoms: An illustrated guide to the phyla of life on earth, 2nd edition*. New York: W. H. Freeman and Co.
- Nikolaev, S. I., Berney, C., Fahrni, J. F., Bolivar, I., Polet, S., Mylnikov, A. P., et al. (2004). The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(21), 8066-8071. doi: 10.1073/pnas.0308602101
- Nowack, E. C. M. (2014). *Paulinella chromatophora* – rethinking the transition from endosymbiont to organelle. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 83(4), 387-397. doi: 10.5586/asbp.2014.049
- Owen, R. (1860). *Palaeontology, or a systematic summary of extinct animals and their geological relations*. Edinburgh: Adam and Charles Black.

- Parfrey, L. W., Barbero, E., Lasser, E., Dunthorn, M., Bhattacharya, D., Patterson, D. J. & Katz, L. A. (2006). Evaluating support for the current classification of eukaryotic diversity. *PLoS Genetics*, 2(12), e220. doi:10.1371/journal.pgen.0020220
- Santoferrara, L., Burki, F., Filker, S., Logares, R., Dunthorn, M. & McManus, G. B. (2020). Perspectives from ten years of protist studies by high-throughput metabarcoding. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 67(5), 612-622. doi:10.1111/jeu.12813
- Scamardella, J. M. (1999). Not plants or animals: a brief history of the origin of Kingdoms Protozoa, Protista and Protoctista. *International Microbiology*, 2(4), 207-216.
- Simpson, A. G. B. & Roger, A. J. 2002. Eukaryotic evolution: Getting to the root of the problem. *Current Biology*, 12(20), R691-R693. doi:10.1016/S0960-9822(02)01207-1
- Whittaker, R. H. (1957). The kingdoms of the living world. *Ecology*, 38, 536-538.
- Whittaker, R. H. (1959). On the broad classification of organisms. *Quarterly Review of Biology*, 34, 210-226.
- Whittaker, R. H. (1969). New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms. *Science*, 163(3863), 150-160. doi:10.1126/science.163.3863.150
- Wilson, T. B. & Cassin, J. (1864). On a third kingdom of organized beings. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 15, 113-121.
- Woese, C. R., Kandler, O. & Wheelis, M. L. (1990). Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 87(12), 4576-4579. doi:10.1073/pnas.87.12.4576

CAPÍTULO 1

“Heliozoa”

Estela C. Lopretto

Los heliozoos son protistas heterótrofos de vida libre que se encuentran en la mayoría de los ambientes bentónicos acuáticos donde se alimentan de bacterios y de otros protistas, incluidas algas. Se mantienen en suspensión merced a la presencia de axopodios en forma de rayos, de los que carecen unos pocos representantes. También los hay que rotan sobre el sustrato con auxilio de dichos orgánulos e incluso se cuentan algunas formas fijas. El interés en los heliozoos se refiere en gran medida a la biología celular. Su tamaño (algunos pueden tener 500 µm de diámetro) y su estructura axopodial los han convertido en organismos útiles para estudios bioquímicos y ultraestructurales de los microtúbulos.

El nombre del taxón fue propuesto por Haeckel (1866) y proviene del griego *helio*, sol y *zoo*, animal (ver **Taxonomía** por el uso de las comillas).

Morfología celular y ultraestructura

Los heliozoos son esféricos u ovoides, de 10 a 500 µm de diámetro, uni- o multinucleados, cuyo cuerpo celular puede ser desnudo o estar cubierto por una capa externa heterogénea o, más raramente, quitinosa (Figs. 1.1, 1.2). Los centrohélidos o “verdaderos” heliozoos (ver **Taxonomía**) son desnudos o están cubiertos por una capa celular mucoide que varía en espesor de 0,05 a 5 µm, dependiendo de la especie y la fisiología. Algunos heliozoos como *Clathrulina* son pedunculados y tienen una teca orgánica de contorno esférico, provista de numerosas aberturas por donde salen los axopodios. La mayoría de las superficies también contienen espículas, escamas o esferas pequeñas. Estos elementos pueden estar compuestos de sílice o material orgánico, y dispuestos en forma tangencial o bien en capas concéntricas. La morfología de las espículas (con forma de espártulas, agujas, tubos, embudos, etc.) y escamas (elípticas o lenticulares) es un elemento clave de la identificación y taxonomía de las especies.

La célula consta de una porción ectoplasmática cortical, a menudo muy vacuolada, y de un endoplasma medular interno que es más denso y granuloso por la presencia del (o los) núcleo/s además de los orgánulos permanentes (Fig. 1.3). Las mitocondrias, que tienen crestas planas, suelen disponerse entre el citoplasma cortical y el medular. Hay también especies que albergan algas verdes simbióticas (zooclorelas).

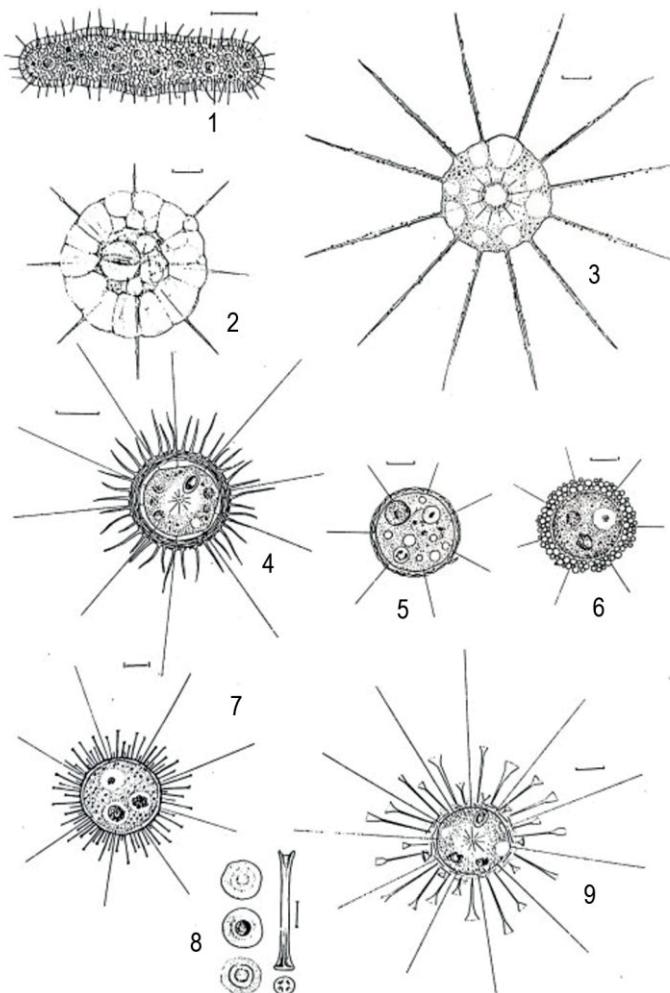


Fig. 1.1. Diversidad de “heliozoos”. 1-2, *Actinosphaerium eichhorni* (1, ejemplar aplanado grande de 2,6 mm; 2, ejemplar pequeño de 100 µm). 3, *Actinophrys sol*. 4, *Acanthocystis aculeata*. 5, *Pompholyxophrys stammeri*. 6, *P. punicea*. 7-8, *Rabdiophrys anulifera* (8, escamas y espícula). 9, *Raphidocystis tubifera*. Escalas en µm. De Page y Siemensma (1995).

El citoplasma cortical de las especies dulceacuícolas contiene numerosas vacuolas contráctiles dispuestas en forma periférica, así como también gránulos refringentes dispersos en su interior. El endoplasma, por su parte, lleva vacuolas digestivas, a cuyo contenido se debe el tinte característico de los heliozoos. El citoplasma exhibe un movimiento direccional que permite la circulación de sustancias entre los axopodios y la zona central de la célula.

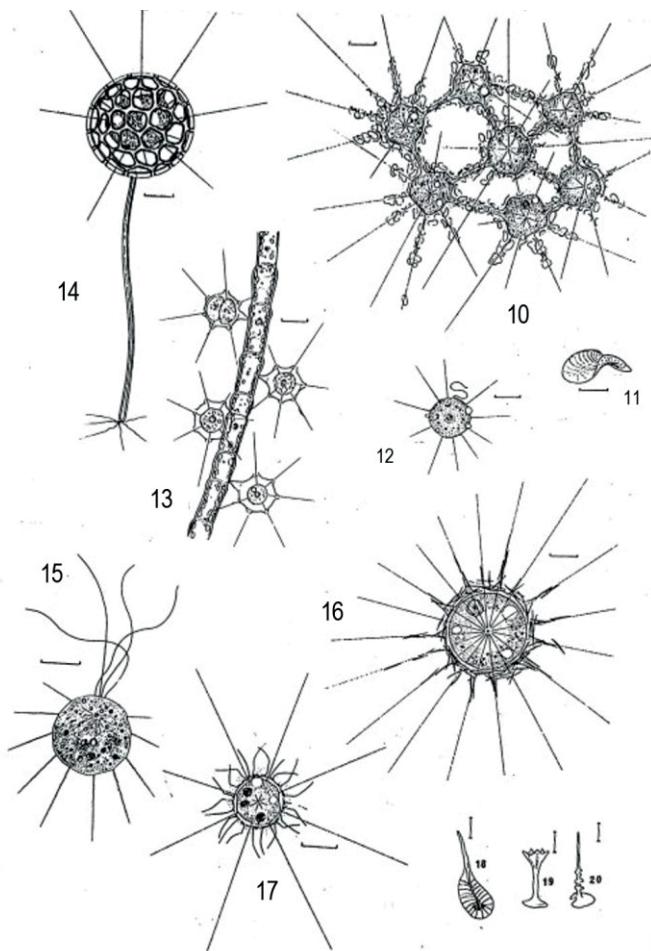


Fig. 1.2. Diversidad de “heliozoos”. 10-11, *Raphidiophrys elegans* (10, colonia; 11, escama). 12, *Ciliophrys infusionum*. 13, *Hedriocystis brachypous*. 14, *Clathrulina elegans*. 15, *Dimorpha tetramastix*. 16, *Raphidiophrys pallida*. 17-18, *Acanthocystis pteracantha* (18, espícula). 19, espícula de *A. pectinata*. 20, espícula de *A. aculeata*. Escalas en μm . De Page y Siemensma (1995).

Una característica clave de los heliozoos es la presencia de axopodios, proyecciones largas y delgadas que miden varios centenares de micrómetros (μm) y tienen una matriz de microtúbulos centrales o axonema. Los axopodios son capaces de contraerse rápidamente, por despolimerización de los microtúbulos. No se anastomosan y actúan en la captura de alimentos mediante su superficie granulosa o aglutinante (Fig. 1.3).

Las microfotografías electrónicas de secciones transversales de axopodios demuestran que en los heliozoos los microtúbulos se conectan entre sí y dan lugar a patrones distintos. Los hay como hexágonos ligeramente irregulares y triángulos equiláteros, en forma de doble espiral mutuamente envolventes (Fig. 1.4), como hexágonos adyacentes irregulares que forman un patrón de “parquet”, o bien en forma de fascículos. Estos arreglos pueden ser muy diferentes, lo que sugiere que los heliozoos son un grupo polifilético (Nikolaev *et al.*, 2004).

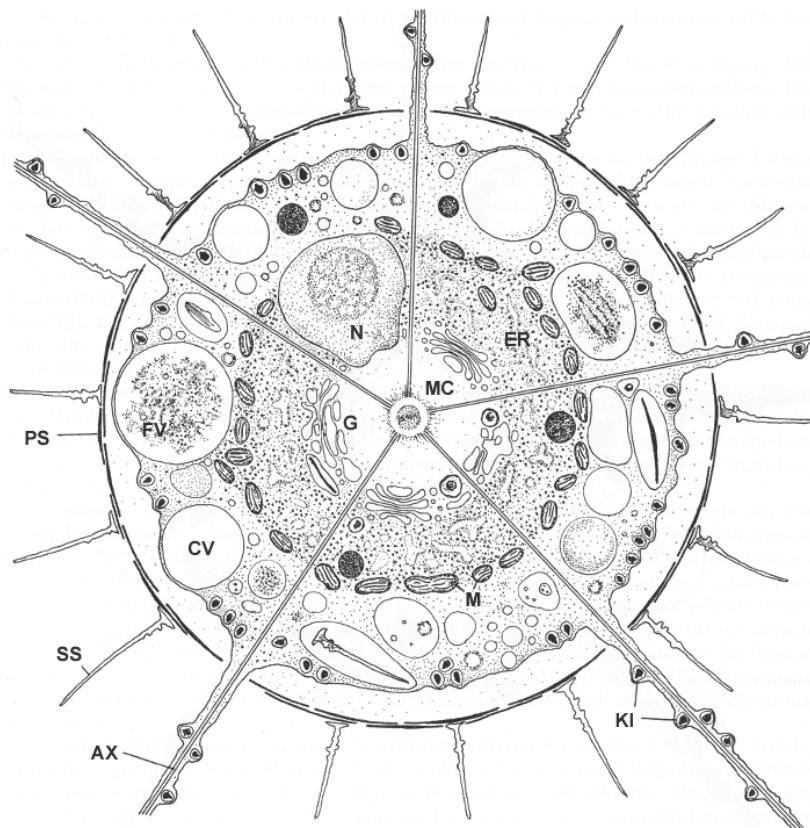


Fig. 1.3. Morfología y ultraestructura de un centrohélido. **AX**, axopodio (y axonema central).
CV, vacuola contráctil. **ER**, retículo endoplasmático. **FV**, vacuola digestiva.
G, complejo de Golgi. **KI**, kinetocistos;
M, mitocondrias. **MC**, centro organizador de microtúbulos. **N**, núcleo. **PS**, escama. **SS**, espícula.
Con permiso de uso de © Ferry J. Siemensma, arcella.nl/what-is-microworld/

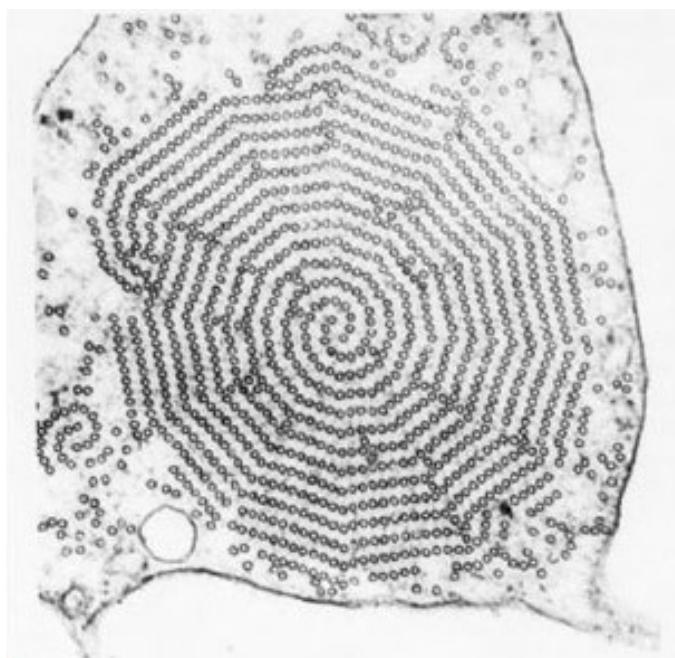


Fig. 1.4. Microfotografía de un axopodio de *Actinosphaerium nucleofilum* en sección transversal.
Procedencia: https://biocyclopedia.com/index/general_zoology/form_and_function01.php

Los microtúbulos son generados por centros organizadores de microtúbulos o MTOC (acrónimo en inglés). Éstos se encuentran en el centro de la célula o bien en la membrana nuclear externa del núcleo único, o de uno de los numerosos núcleos. El MTOC de posición central, llamado centroplasto, es un disco trilaminar con córtex fibroso electrodenso y una sustancia electrolúcida intercalada. En otros casos, puede carecer de dicha diferenciación interna y entonces se lo llama axoplasma. Cuando no existe centroplasto, los axopodios se insertan en la membrana del núcleo en tanto, en los heliozoos multinucleados, quedan libres en el endoplasma.

Además de los axopodios, algunos heliozoos llevan filopodios simples accesorios, que no se anastomosan. Las formas fijas aseguran su sujeción mediante pedículos, que al parecer son simples modificaciones de los axopodios. También cuentan con pequeños lobopodios transitorios o adventicios que, a su vez, colaboran en la captura de ciertas presas.

Varios tipos de extrusomas están dispersos en el citoplasma axopodial y cortical. Su contenido es expulsado después de la excitación por un estímulo externo por ruptura de la membrana celular. Los diferentes tipos de extrusomas que se han descripto incluyen kinetocistos, mucocistos y gránulos densos.

Los kinetocistos son los extrusomas propios del grupo que se utilizan para atrapar presas, siempre presentes en estrecha asociación con la membrana plasmática del axopodio, respecto del cual se disponen en forma perpendicular (Fig. 1.3 KI). La parte posterior de un kinetocisto descargado siempre está unida a la membrana plasmática del heliozoo, mientras que el extremo anterior se dirige hacia la presa, a menudo haciendo contacto cercano con ella.

Estos orgánulos heteropolares están envueltos por una membrana externa. Contienen un elemento central bipartito rodeado por un material menos electrodenso con estriaciones radiales y concéntricas (Fig. 1.5). Las antenas filamentosas se encuentran por fuera de la membrana plasmática con conexión estructural aparente al cuerpo central.

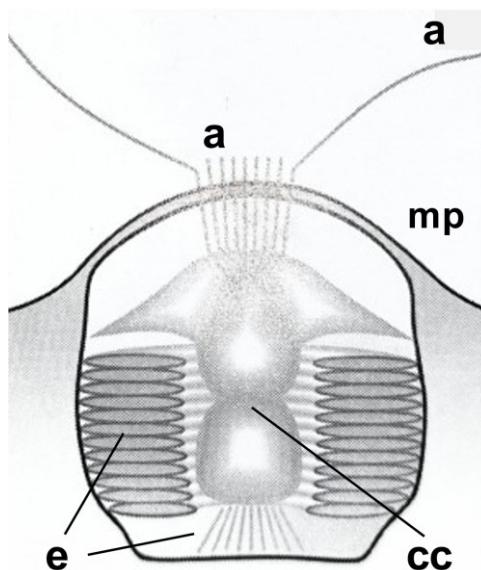


Fig. 1.5. Diagrama de la ultraestructura de un kinetocisto antes de la descarga.
Con permiso de uso de © Ferry J. Siemensma, arcella.nl/what-is-microworld/

Durante la captura del alimento, los kinetocistos expulsan parte de su contenido en dirección a los organismos presa. Después de la descarga, la parte basal del kinetocisto mantiene su asociación con la membrana circundante que, como resultado de la exocitosis del extrusoma, se incorpora a la membrana plasmática del heliozoo (Sakaguchi *et al.*, 2002).

El enquistamiento es un proceso muy frecuente entre los heliozoos. Los quistes de digestión tienen la misma duración de los procesos digestivos y se reconocen por su contenido. Los quistes de protección son más duraderos, y pueden estar recubiertos por una capa gelatinosa o espiculosa. En condiciones favorables, el heliozoo vuelve a cargar sus vacuolas hídricas y

abandona la envoltura quística. También existen quistes reproductivos, característicos por sus paredes más espesadas.

Reproducción

La reproducción es generalmente asexual, siendo la fisión binaria la más frecuente. La división puede dar lugar a células descendientes de igual o desigual tamaño, con la célula más pequeña producto de la división desigual llamada brote. Menos habitual es la fisión múltiple, donde la multiplicación de núcleos es seguida por una división sincrónica rápida y que puede resultar en un gran número de células descendientes producidas al mismo tiempo.

La reproducción sexual (o gamética) ocurre por autogamia en etapas quísticas de *Actinosphaerium* y *Actinophrys*, heliozoos con meiosis gamética que precede a la fecundación. Debido a que los gametos son las únicas células *n*, el ciclo de vida es diplobióntico.

La autogamia o proceso sexual de autofecundación estudiada en el heliozoo multinucleado *Actinosphaerium*, inicia cuando el organismo se enquista y se divide en numerosos quistes uninucleados secundarios. Cada uno de ellos se divide en dos y permanecen juntos dentro de la envoltura quística. En cada quiste el núcleo se divide nuevamente dos veces, dando origen a otros cuatro, de los cuales sólo uno de ellos es funcional y los tres restantes degeneran.

Un proceso similar se observa en *Actinophrys sol* (uninucleado) que elimina sus axopodios y secreta un quiste reproductivo (gamontoquiste) en cuyo interior la célula se divide. En cada gamonte resultante tiene lugar la meiosis y una posterior degeneración de núcleos hasta quedar diferenciados un gameto masculino (provisto de seudopodios) que se orienta hacia el gameto femenino. Una vez producida la fertilización, el cigoto se rodea de varias cubiertas concéntricas, por lo menos una de ellas mucosa y otra provista de escamas silíceas irregulares.

Fuera de los mencionados, los ciclos de vida de los restantes linajes de heliozoos aún no han sido bien documentados.

Hábitats y ecología

Los heliozoos están ampliamente distribuidos en ambientes acuáticos y, aunque se han aislado en gran medida de las aguas dulces, también se han observado en aguas salobres o marinas en la zona eufótica. A pesar de la aparición de formas flotantes, su nicho ecológico se considera el ambiente bentónico donde habitan la capa superficial de detritus y espacios intersticiales. La única forma marina exclusivamente pelágica es *Sticholonche zanclea*. Se han dado a conocer heliozoos de agua dulce de diversos cuerpos relativamente quietos, incluidos lagos, recodos de ríos, agua estancada, estanques artificiales, pantanos y charcas temporarias (Penard, 1904). En nuestro país, Martínez-Bustos (1934) dio a conocer heliozoos (por ejemplo, *Acanthocystis spinifera*) procedentes del río Primero, provincia de Córdoba. Carbonell (1937), por su parte, registró la presencia de *Actinophrys sol*, *A. vesiculata* y *Actinosphaerium eichhorni* en cuerpos léticos de los alrededores de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. José de Paggi *et al.* (2022 en prensa) registraron 11 especies de heliozoos en el plancton de diferentes ambientes de agua dulce, siendo la región pampeana la más rica, seguida por no más de dos registros en Tierra del Fuego, en lagos andinos y regiones de la Patagonia y en el área de los grandes ríos (Paraná-Uruguay).

Las especies marinas y salobres se encuentran en la zona costera, en aguas de puertos, ensenadas y canales salobres.

Los heliozoos se alimentan por fagocitosis de bacterios, otros protistas, algas, rotíferos y larvas de invertebrados. Generalmente se consideran depredadores pasivos que capturan presas a medida que entran en contacto con los axopodios. La presa impacta y se adhiere a la capa mucosa de los axopodios, estimulando la contracción y el movimiento hacia la célula, donde se forma una vacuola digestiva (Suzaki *et al.*, 1980; Patterson y Hausmann, 1981; Nikolaev *et al.*, 2004).

Principalmente bentónicos, se pueden muestrear con remolques de red de plancton y pueden ser abundantes cuando las condiciones son favorables. Son esenciales las observaciones de los heliozoos vivos. Aun después de que se haya secado un portaobjetos con montaje húmedo, pueden estudiarse sus espículas y escamas, siendo éste el único medio seguro para la identificación en caso de que presenten tales elementos de revestimiento. En Page (1981) se encuentran métodos sencillos para el cultivo de algunos heliozoos.

Taxonomía

Haeckel (1866) acuñó Heliozoa como un nuevo nombre para incluir a los protistas actinófridos desnudos, para los cuales se había establecido una familia (Actinophryidae) después que se nombrara un primer género (*Actinophrys*) como representativo. El descubrimiento de numerosos protistas centrohélidos no ameboides y no flagelados con espinas o escamas, expandió enormemente los heliozoos de aquellos primeros momentos. En 1874 se formalizaron los centrohélidos, actinófridos y flagelados desmoothorácidos en órdenes separados, agrupados como Heliozoa en base a que todos atrapan presas valiéndose de axopodios que irradian de la célula.

También se consideró que varias amebas con filopodios bastante rígidos eran heliozoos, hasta que la microscopía electrónica mostró que el filamento axial de los axopodios era un axonema de microtúbulos y facilitó su distinción de los filopodios, que sólo cuentan con microfilamentos de actina como soporte. Establecer que las proyecciones sin microtúbulos no son axopodios y que los protistas que los llevan no son heliozoos, permitió que una variedad de protistas de estilo de vida y forma celular en apariencia similares se agruparan con Heliozoa (Mikrjukov *et al.*, 2000; Udalov, 2022). De manera que, en un momento u otro, siete taxones con axopodios se reunieron como “heliozoos”, a saber: Centrohelida, Desmoothoracida, Actinophryida, gimnosféricidos, pedinélidos, heliomonádidos y, a veces, el propio género marino *Sticholonche* (caracterizaciones en Mikrjukov, 2000; Mikrjukov y Patterson, 2001; Yabuki *et al.*, 2012).

Desde entonces, los heliozoos se han reducido por traslado de algunos de ellos a otros taxones (Cavalier-Smith, 2003; Nikolaev *et al.*, 2004), razón por la que el nombre original suele escribirse entre comillas, criterio adoptado en este capítulo. Para muchos autores esa disagregación en varios clados convierte a los Centrohelida en “verdaderos heliozoos” (Cavalier-Smith y von der Heyden, 2007; Gast, 2017), en tanto los restantes suelen ser considerados “seudoheliozoos”. Para más información sobre los taxones, consultar la clave genérica desarrollada por Siemensma en su página web arcella.nl/centrohelida-key.

Agradecimiento

Al Dr. Ferry Siemensma (Kortenhoef, the Netherlands) por dar su permiso para utilizar diagramas de su página web.

Glosario

Axonema: estructura microtubular que ocupa el centro de un axopodio.

Axoplasto: centro organizador de microtúbulos (ver) desprovisto de diferenciación interna; comparar con **centroplasto**.

Axopodio: seudopodio delgado con axonema o soporte de microtúbulos, lo que hace que se lo considere una proyección permanente; interviene básicamente en la alimentación y también en la locomoción.

Autogamia: fusión de dos células gaméticas hermanas que se han originado dentro de una misma envoltura quística por meiosis sucesivas y que, tras la autofecundación, restituyen la forma diploide vegetativa.

Centro organizador de microtúbulos (*microtubule-organizing center = MTOC*): material gránulo-fibroso, visible con microscopía electrónica, que controla y organiza el ensamble de microtúbulos.

Centroplasto: centro organizador de microtúbulos (ver) en el centro de la célula; es un cuerpo tripartito con diferenciación en zonas electrolúcidas (aquellas que, debido a su baja concentración de electrones, aparecen de color gris pálido con microscopía electrónica) y electrodensas (las que, debido a su alta concentración de electrones, aparecen de color gris intenso). Comparar con **axoplasto**.

Diplobiótico: ciclo de vida en el que individuos $2n$ producen meióticamente gametos n , los que se fusionan para restaurar la forma vegetativa diploide; también caracteriza a ciliados y animales multicelulares.

Escama: cuerpo silíceo aplanado y dispuesto en la superficie de la célula.

Espícula: cuerpo silíceo con aspecto de aguja.

Extrusoma: orgánulo de descarga rápida, que ocurre ante estímulos químicos o mecánicos.

Filopodio: seudopodio filiforme y puntiagudo, hialino (por estar constituido sólo por ectoplasma) y sin soporte de microtúbulos, lo que hace que se considere una expansión citoplasmática transitoria.

Fisión binaria: división asexual (o agamética) de una célula parental en dos células hijas.

Fisión múltiple: división asexual (o agamética) de una célula parental en varias células hijas.

Kinetocisto: extrusoma involucrado en la captura de presas; siempre presente en los “verdaderos” heliozoos o centrohélidos.

Léntico: sistema de agua dulce caracterizado por presentar un gran volumen de agua contenido en un reservorio natural o artificial y donde el agua está predominantemente quieta.

Lobopodio: seudopodio con aspecto de lóbulo y condición transitoria.

Mucocisto: extrusoma cortical rodeado de membrana, en forma de saco o bastón, que contiene una estructura paracristalina que se extruye de forma amorfa, tipo “mucosa”. Involucrados en la formación de las paredes quísticas.

Teca: cubierta celular más o menos rígida, con una o más aberturas.

Referencias

- Carbonell, J. J. (1937). Heliozoa de Buenos Aires. *Holmbergia*, 1(3), 117-119.
- Cavalier-Smith, T. (2003). Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *European Journal of Protistology*, 39(4), 338-348. doi:10.1078/0932-4739-00002
- Cavalier-Smith, T. & von der Heyden, S. (2007). Molecular phylogeny, scale evolution and taxonomy of centrohelid heliozoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44(3), 1186-1203. doi:10.1016/j.ympev.2007.04.019
- Gast, R. J. (2017). Centrohelida and other heliozoan-like protists. En J. M. Archibald, A. G. B. Simpson & C. H. Slamovits (Eds.), *Handbook of the Protists. 2nd edition* (pp. 955-971). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen* (Vol. 2, p. 462). Berlin: G. Reimer.
- José de Paggi, S. B., Marinone, M. C., Küppers, G. C., Claps M. C. & Paggi J. C. (2022). Taxonomic diversity of the freshwater zooplankton in Argentina: a review. *Limnologica*, en prensa. doi:10.1016/j.limno.2022.126029
- Martínez-Bustos, V. (1934). Contribución al estudio de la microbiología del agua del río Primero. *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba*, 20(7-8), 3-97.
- Mikrjukov, K. A. (2000). Taxonomy and phylogeny of Heliozoa. I. The order Desmothoracida Hertwig et Lesser, 1874. *Acta Protozoologica*, 39(2), 81-97.
- Mikrjukov, K. A., Siemensma, F. J., & Patterson, D. J. (2000). Phylum Heliozoa. En J. J. Lee, G. F. Leedale & P. Bradbury (Eds.), *The illustrated guide to protozoa 2nd edition* (pp. 860-871). Lawrence, Kansas: Society of Protozoologists.
- Mikrjukov, K. A. & Patterson, D. J. (2001). Taxonomy and phylogeny of Heliozoa. III. Actinophryids. *Acta Protozoologica*, 40(1), 3-25.

- Nikolaev, S. I., Berney, C., Fahrni, J. F., Bolivar, I., Polet, S., Mylnikov, A. P. et al. (2004). The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(21), 8066-8071. doi:10.1073/pnas.0308602101
- Page, F. C. (1981). *The culture and use of free-living Protozoa in teaching*. Cambridge: Institute of Terrestrial Ecology.
- Page, F. C. & Siemensma, F. J. (1995). Sarcodina (excepto testáceos). En E. C. Lopretto & G. Tell (Dirs.), *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio, Tomo 2* (pp. 519-539). La Plata: Ediciones Sur.
- Patterson, D. J. & Hausmann, K. (1981). Feeding by *Actinophrys sol* (Protista Heliozoa): 1. Light microscopy. *Microbios*, 31, 39-55.
- Penard, E. (1904). *Les Héliozoaires d'eau douce*. Genève: Henry Kündig.
- Siemensma, F. J. (2015). Microworld, world of amoeboid organisms. <https://www.arcella.nl>
- Sakaguchi, M., Suzuki, T., Kamal-Khan, S. M. M. & Hausmann, K. (2002). Food capture by kinetocysts in the heliozoon *Raphidiophrys contractilis*. *European Journal of Protistology*, 37(4), 453-458. doi:10.1078/0932-4739-00847
- Suzaki, T., Shigenaka, Y., Watanabe, S. & Toyohara, A. (1980). Food capture and ingestion in the large heliozoan *Echinospaerium nucleofilum*. *Journal of Cell Science*, 42, 61-79.
- Udalov, I. A. (2022). Taxonomy of amoeboid protists: a brief history of research from C. Gessner to T. Cavalier-Smith. *Protistology*, 16(2), 68-86. doi:10.21685/1680-0826-2022-16-2-2
- Yabuki, A., Chao, E. E., Ishida, K. & Cavalier-Smith, T. (2012). *Microhelilliella maris* (Microhelida ord. n.), an ultrastructurally highly distinctive new axopodial protist species and genus, and the unity of phylum Heliozoa. *Protist*, 163(3), 356-388. doi:10.1016/j.protis.2011.10.001

CAPÍTULO 2

Dinoflagellata

Estela C. Lopretto

Los dinoflagelados son un extenso grupo de protistas flagelados ampliamente distribuidos en ambientes marinos y dulceacuícolas en todo el mundo. Al ser productores primarios (aquejlos de nutrición autótrofa) y consumidores (los heterótrofos), desempeñan un papel de gran importancia en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y el ciclo biogeoquímico de los nutrientes. Además, los dinoflagelados son bien conocidos por la capacidad de muchas especies para formar floraciones y producir toxinas potentes que pueden ser acumuladas por almejas, peces y otros organismos acuáticos de vida libre o cultivados, lo que representa una amenaza para la salud humana. El nombre proviene del griego *dinos* (girar) y del latín *flagellum* (látigo), adjudicado en 1885 por Bütschli para describir el movimiento rotatorio propio de estos protistas. Debido a que los dinoflagelados actuales han sido reclamados por los botánicos como algas y por los zoólogos como protozoos, en tanto las formas fósiles lo son por palinólogos y micropaleontólogos, la literatura sobre el taxón está ampliamente dispersa en distintas áreas del conocimiento.

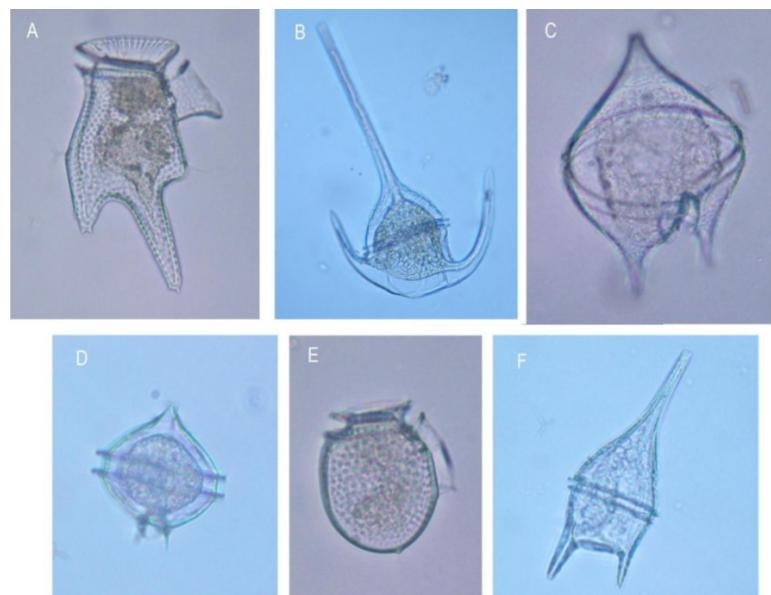


Fig. 2.1. Dinoflagelados tecados comunes en el plancton del Mar Argentino, fotografiados a partir de preparaciones microscópicas permanentes. A, E. *Dinophysis* sp. B, F. *Ceratium* sp. C-D. *Peridinium* sp. (400X). Material de la Cátedra Zoología Invertebrados I, FCNyM-UNLP.

Morfología celular y ultraestructura

La forma de la célula es definida, variando desde ovoide hasta esférica. La mayoría de los dinoflagelados tienen un tamaño entre 50 y 500 μm , si bien *Noctiluca* puede llegar hasta los 2 mm de diámetro.

Los dinoflagelados son un grupo protista diverso que posee muchos rasgos únicos. Estos incluyen (pero no se limitan a), condición flagelar dinoconta en la mayoría, plástidos fotosintéticos adquiridos por endosimbiosis seriada, un enorme genoma desprovisto de las típicas proteínas histonas eucariotas y cromosomas condensados en forma permanente (Fensome *et al.*, 1993; Hoppenrath y Saldarriaga, 2012; Hoppenrath, 2017; Riding *et al.*, 2023).

Uno de los flagelos es ondulado y rodea a la célula a modo de cinturón; se lo llama flagelo transversal, está provisto de mastigonemas en uno de sus lados y permite un movimiento giratorio distintivo de rotación sobre su eje. El otro flagelo está localizado en la parte posterior de la célula de forma longitudinal, funciona como timón propulsor y es responsable de un movimiento vertical que puede dirigir al dinoflagelado hacia adelante o hacia atrás. El que tengan distintos movimientos hace que se los califique de flagelos heterodinámicos. En el **Glosario** podrá consultarse la terminología empleada.

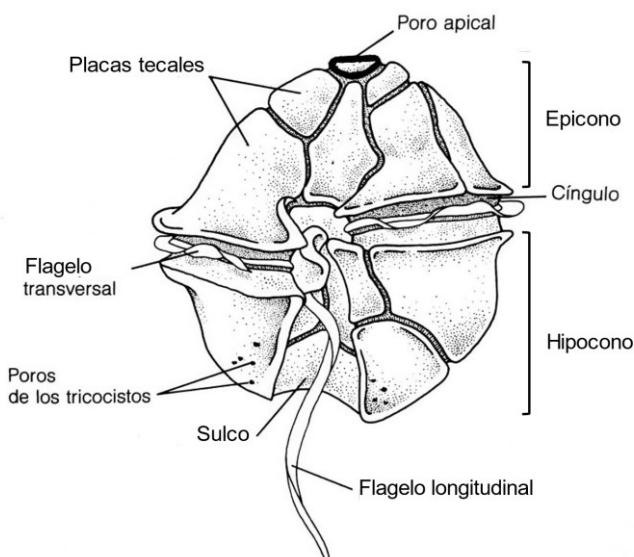


Fig. 2.2. Vista externa de un dinoflagelado tecado tipo *Peridinium*. Modificado de <https://www.asturnatura.com/temarios/biologia/algas/dinophyta>

En los dinoflagelados de condición dinoconta los flagelos se alojan en dos ranuras, la transversal denominada cíngulo (*cingulum*) y la longitudinal, sulco (*sulcus*). En la mayoría de los casos el cíngulo divide a la célula en una parte superior (episoma o epicono) y otra inferior (hiposoma o hipocono), en tanto el sulco define el lado ventral. Los flagelos, perpendiculares entre sí, emergen de la intersección de ambos surcos. Los dinoflagelados que no presentan cíngulo ni sulco y cuyos flagelos emergen de un poro localizado en la parte apical, se consideran de condición desmoconta. En estos casos en que no hay asociación con surcos, uno de los flagelos es anterior y recuerda al flagelo transversal ondulado de los dinoflagelados dinocontos.

El anfiesma (o córtex) refiere a la cubierta celular compleja que consiste en la membrana plasmática sustentada por sacos o vesículas aplanadas, los llamados alvéolos corticales o anfiesmáticos. Esta característica de los dinoflagelados la comparten con otros protistas como ciliados y apicomplejos, por lo que todos ellos se agrupan formando los Alveolata. Es frecuente la presencia de microtúbulos corticales por debajo de los alvéolos.

Las vesículas anfiesmáticas pueden contener depósitos significativos de celulosa (placas tecales) que otorgan a los dinoflagelados un aspecto “acorazado” (formas tecadas) o una

cantidad mínima o nula de contenido, en cuyo caso se describen como formas atecadas o “desnudas”. Entre éstas, géneros tales como *Noctiluca* y *Gymnodinium* presentan placas rudimentarias dentro de las vesículas poligonales que yacen por debajo de la membrana plasmática, en el primer caso como un mero depósito de sustancia posiblemente mucilaginosa. Otros dinoflagelados atecados presentan argiromas, formaciones argentofílicas que indican puntos o líneas de contacto entre membranas de alvéolos corticales (Fig. 2.3).

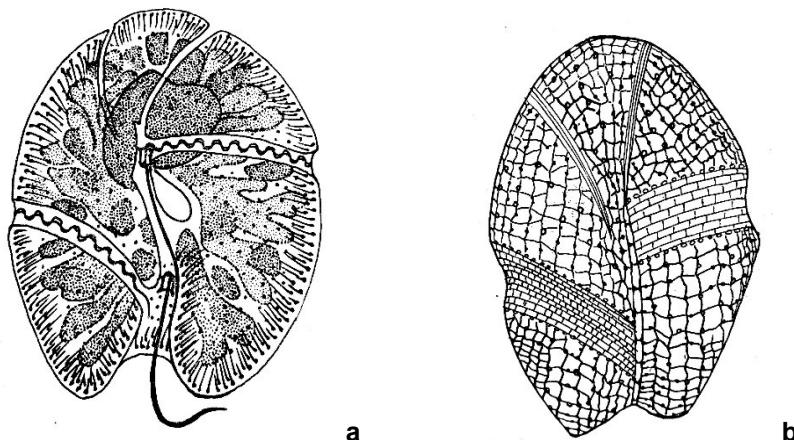


Fig. 2.3. *Gyrodinium pavillardii*, dinoflagelado desnudo. **a**, vista ventral; **b**, argioma.
Material gráfico propio.

Los patrones en que se disponen las placas (tabulación) constituyen un criterio morfológico de suma importancia para el reconocimiento taxonómico de los dinoflagelados tecados (Fig. 2.4).

Algunas especies del plancton exhiben proyecciones denominadas cuernos, e incluso pueden tener prolongaciones tales como espinas (extensiones tecales estrechas), rebordes, alas, aletas o expansiones desiguales (Fig. 2.1), todas las cuales aumentan el área de superficie y el volumen.

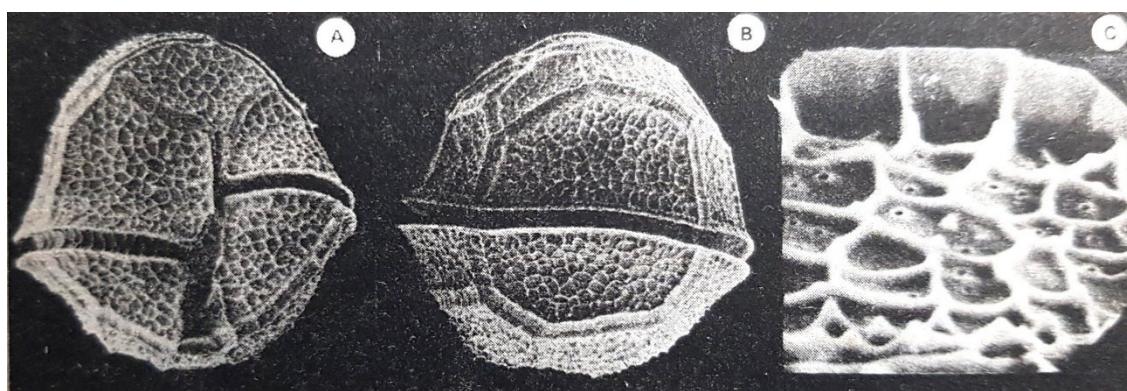


Fig. 2.4. *Peridinium cinctum*. **A**, vista ventral. **B**, vista dorsal. **C**, detalle de las placas tecales.
Microfotografías con microscopio electrónico de barrido (MEB) gentileza de Andrés Boltovskoy.

Tanto los dinoflagelados tecados como los atecados son capaces de reorganizar la cubierta celular en respuesta a condiciones ambientales estresantes. Durante tal reordenamiento, las vesículas anfiesmáticas se fusionan y la célula desecha su membrana plasmática, la membrana externa de la vesícula anfiesmática y, de haberlas, las placas de la teca (desprendimiento o ecdisis), para formar una nueva membrana plasmática a partir de la membrana interna de la vesícula anfiesmática. Posteriormente, aparecen nuevas vesículas anfiesmáticas. Estos procesos han motivo de revisiones por parte de Pozdnyakov y Skarlato (2012) y Berdieva *et al.* (2019).

La ecdisis o reordenamiento masivo de la cubierta celular, representa un rasgo fisiológico notable de los dinoflagelados. Está implicada en la regulación de la dinámica poblacional y de

las floraciones nocivas de los dinoflagelados, ya que es necesaria para la formación de quistes temporales o bien de reposo (Matantseva *et al.*, 2020; Kwok *et al.*, 2023).

La organización del núcleo o dinocarion (Figs. 2.5, 2.6) es un carácter distintivo del grupo, puesto que en su interior los cromosomas están en un estado de casi permanente condensación en la mayoría de las especies. La separación de los cromosomas se logra mediante un huso mitótico microtubular extranuclear, localizado en canales citoplásmicos que pasan a través de los poros de la membrana nuclear durante la mitosis, que recibe el nombre de “cerrada” o dinomitosis.

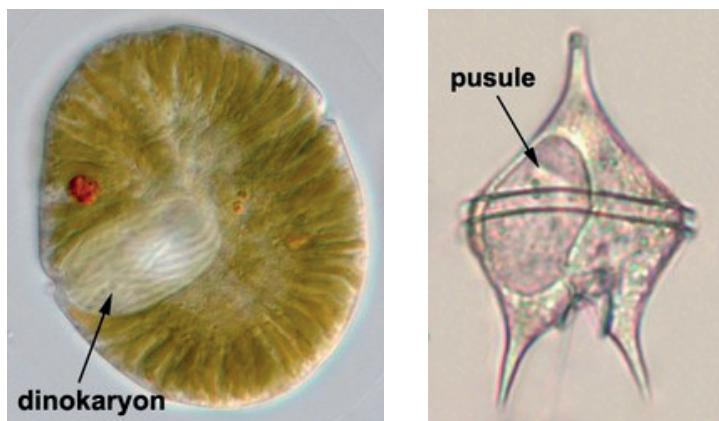


Fig. 2.5. A la izquierda, dinocarion en *Gymnodinium*, © Mona Hoppenrath. A la derecha, ejemplar de *Protoperidinium* visto con microscopio óptico, en cuyo interior se observa una gran púsula, © Mona Hoppenrath. De Hoppenrath y Saldarriaga (2012).

La púsula (Figs. 2.5, 2.6) es un orgánulo celular propio de los dinoflagelados -tanto marinos como de agua dulce- que consiste en un sistema de vesículas de membrana, túbulos y/o sacos conectados a la base de los flagelos, donde abre por una abertura permanente (Kalinina *et al.*, 2018). Suele estar rodeada por un sistema vacuolar (vacuoma) y por mitocondrias. Su función es aún desconocida; aunque algunas hipótesis sugieren que la púsula juega un papel importante en la osmorregulación, hasta la fecha no hay evidencia de que pulse como las vacuolas contráctiles de ciliados y amebas de agua dulce. También es probable que esté involucrada en la nutrición de los dinoflagelados, ya que la región donde tiene lugar la fagocitosis y captación de moléculas grandes está restringido al sulco y al canal flagelar, precisamente donde se ubica la púsula.

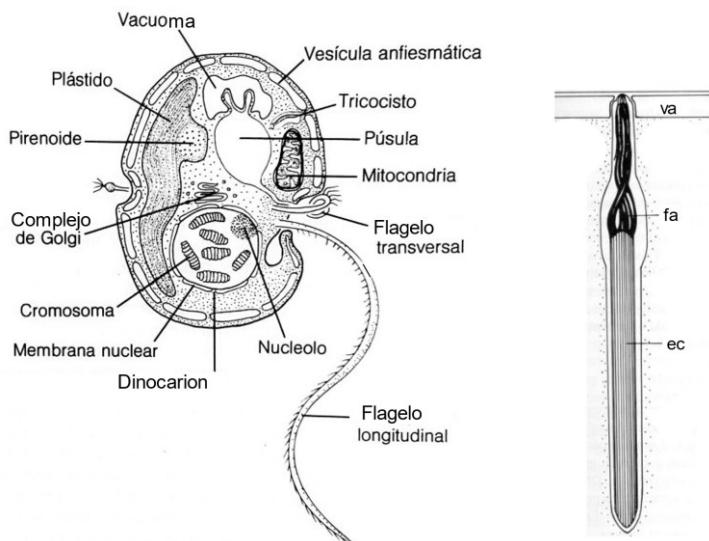


Fig. 2.6. A la izquierda, diagrama en sección longitudinal de un dinoflagelado generalizado; modificado de © Mona Hoppenrath. A la derecha, sección longitudinal de un tricocisto no descargado (ec, eje central; fa, fibras apicales; va, vesícula anfiesmática); modificado de Saldarriaga y Taylor (2017).

Los plástidos son digitiformes, de color amarillo verdoso -aunque puede haber también formas aclóricas- y, además de estar rodeados por tres membranas, tienen una masa central incolora, granulosa, de naturaleza proteica conocida como pirenoide. Es característica la presencia de pirrofila, que es una mezcla de clorofilas *a* y *c*, carotenos y xantofilas, contándose entre estas últimas la peridinina y varias xantinas (diadinoxantina, diatoxantina, dinoxantina, fucoxantina, neofucoxantina y neoperidinoxantina) como pigmentos accesorios.

Este tipo de cloroplasto podría haberse originado de un alga roja vía una endosimbiosis secundaria (la primera tuvo lugar en la interfaz procariotas/eucariotas) e incluso es posible que en el curso de la evolución se hubieran reemplazado los cloroplastos portadores de peridinina por otro tipo vía una endosimbiosis terciaria (Saldarriaga *et al.*, 2001). Por todo ello los dinoflagelados son un modelo para comprender el curso de la endosimbiosis seriada.

El término kleptoplastia, acuñado en 1990, proviene del griego *klepto* y significa robar, esconder. Este fenómeno ha sido descripto no sólo en dinoflagelados sino en muchos otros protistas (por ejemplo, ciliados y foraminíferos). Consiste en la ingesta -por parte de formas depredadoras heterótrofas- de algas y la retención de sus plástidos. Éstos pueden sobrevivir en el huésped con su propio material genético y encerrados en su propia membrana, que en lo posible es transparente para dejar pasar la luz. La comprensión de este fenómeno cobra cada vez mayor importancia con relación a la evolución de los plástidos (Yamaguchi *et al.*, 2011) y la génesis molecular de los orgánulos.

El tipo más común de extrusoma, de ocurrencia casi universal en la fase móvil de los dinoflagelados, es el tricocisto. Son orgánulos en forma de bastón que se forman en las proximidades del complejo de Golgi y, cuando maduran, se trasladan a la periferia celular, disponiéndose en el anfiesma en forma perpendicular a la membrana celular. El eje es una varilla proteica paracristalina de pocos micrómetros de longitud, rectangular en sección transversal, con elementos tubulares y fibras en el extremo anterior (Saldarriaga y Taylor, 2017). El conjunto está encerrado dentro de un saco membranoso y hay un material de revestimiento entre la varilla y la membrana. La punta del saco está en contacto con la membrana celular y pasa a través de las vesículas anfiesmáticas (y placas tecales, si están presentes).

El mecanismo exacto de extrusión es desconocido, pero se sospecha que el saco se rompe en el punto de contacto en la superficie de la célula; la entrada de agua causa un cambio en la polimerización de la varilla, resultando en un alargamiento de ocho veces o más. Es posible que la mayoría de los poros en las placas tecales estén asociados con tricocistos (Fig. 2.2) pero esto

es difícil de establecer. Su función es desconocida, aunque se supone que es defensiva, excretora o ambas.

A los tricocistos se suman otros tipos de extrusomas como mucocistos, taeniocistos, nematocistos y vlimatocistos (Rhiel, 2017). Los mucocistos son vesículas unidas a una sola membrana, en forma de vasija, que contienen material amorfó, finamente granulado; junto con los tricocistos, son considerados extrusomas defensivos. Los nematocistos, por su parte, que son extrusomas para la depredación (Fig. 2.7) se valen de un mecanismo basado en la contracción para generar fuerza a modo de proyectil (Gavelis *et al.*, 2017) y suelen funcionar en tandem con los taeniocistos (“complejo nemato-taeniocisto”).

Los dinoflagelados han desarrollado especializaciones particulares en el curso de su evolución y es así como algunos de ellos presentan una mancha ocular o estigma fotorreceptor que cuenta con pigmentos (= biocromos) carotenoides. En unos pocos casos es notable la presencia de ocelos (Fig. 2.7), los que están conformados por un corpúsculo refringente superficial (hialosoma), debajo del cual se encuentra un melanosoma, constituido tanto por biocromos de color rojo como negro, sensible a la luz.

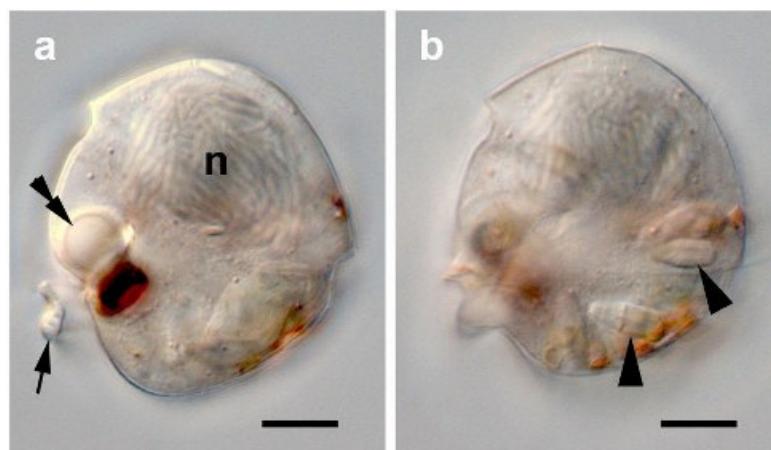


Fig. 2.7. Fotografías con microscopio óptico de un dinoflagelado atecado en vista lateral. a, dinocarion (*n*) y ocelo (señalado con cabeza de flecha doble). b, nematocistos. Escalas: 10 µm.
Con permiso de uso de © Mona Hoppenrath.

Biología y ciclos de vida

Los dinoflagelados comprenden aproximadamente 2.400 especies existentes nominadas, de las cuales aproximadamente la mitad son fotosintéticas (Gómez, 2012). Sin embargo, esto representa una fracción de su diversidad estimada ya que, en aguas marinas superficiales, los dinoflagelados son uno de los eucariotas más abundantes y diversos conocidos. La importancia ecológica de los dinoflagelados corresponde a su abundancia: las especies fotosintéticas son productores primarios marinos dominantes, en tanto las especies fagótrofas desempeñan un papel importante en el ciclo microbiano a través de la depredación y el reciclaje de nutrientes, a la que se suma la fracción de dinoflagelados mixótrofos.

Los dinoflagelados heterótrofos requieren de estructuras especializadas como el sulco y ciertas prolongaciones o ranuras que funcionan como citostomas (etimológicamente, “bocas celulares”). Los que se alimentan utilizando prolongaciones (por ejemplo, un tentáculo móvil como el de *Noctiluca*, Fig. 2.8) pueden ingerir presas diez veces más grandes que ellos mismos; algunas especies como *Prorocentrum micans* pueden tener varias “bocas celulares” e ingerir presas por diferentes ubicaciones al mismo tiempo. *Protoperidinium conicum*, por su parte, cuyo sulco es demasiado estrecho para incorporar las diatomeas de las que se alimenta, extruye un seudopodio a modo de “velo” a través de la abertura flagelar; el velo rodea a las presas, las que

se digieren extracelularmente en 20-30 minutos y se retrae una vez que se completa la digestión. Son muchas y diferentes las estrategias para la posible captura de las presas y, al mismo tiempo, evitar a sus propios depredadores (Jeong *et al.*, 2010), entre los que se cuentan representantes del zooplancton (rotíferos y copépodos, entre otros) y peces planctófagos.

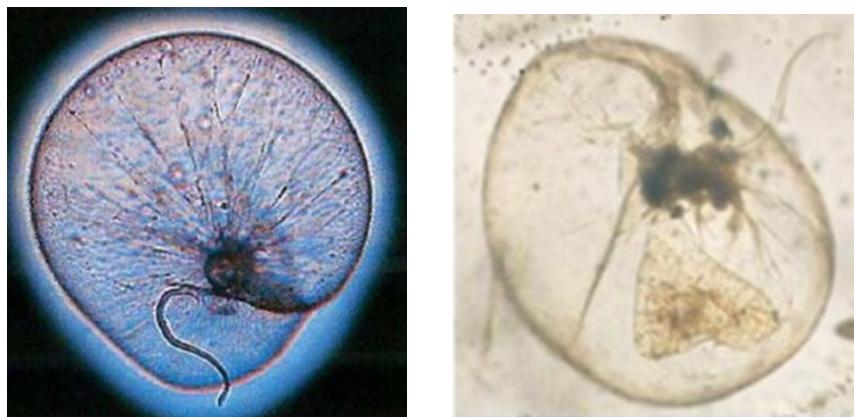


Fig. 2.8. Ejemplares de *Noctiluca* (véase el tentáculo, hacia abajo en el ejemplar de la izquierda, hacia arriba en el de la derecha). Procedencia: Wikipedia.

Si bien desde mediados del siglo pasado es conocida la ocurrencia de variabilidad estacional en la morfología de *Ceratium* (género planctónico provisto de cuernos), resulta de interés el registro de cambios de una de sus especies acorde a períodos diurnos y nocturnos (Pizay *et al.*, 2009), variaciones que también podrían considerarse respuestas adaptativas frente a sus depredadores.

Los dinoflagelados fotosintéticos del género *Symbiodinium* viven en simbiosis con una amplia variedad de hospedadores invertebrados marinos que incluye corales, anémonas y medusas. La mayoría de los clados de *Symbiodinium* son simbiontes obligados de los corales hermatípicos (aquellos que con sus esqueletos de carbonato de calcio construyen los arrecifes) y, por ello, los arrecifes de coral son altamente dependientes de la maquinaria fotosintética de estos protistas. En esa relación de mutualismo, los dinoflagelados o “zooxantelas” proveen a los corales de carbohidratos a través de la fotosíntesis, mientras los cnidarios brindan nutrientes y un entorno protegido.

Las formas parásitas lo son de otros dinoflagelados, de ciliados, radiolarios, cnidarios, turbelarios, moluscos, anélidos, crustáceos, tunicados y peces, ya sea en calidad de ectoparásitos o de endoparásitos, en este caso del estómago y cavidad general de copépodos o bien de la hemolinfa de decápodos.

Las microalgas planctónicas marinas constituyen la base de la cadena alimentaria marina y su crecimiento y multiplicación celular es de gran importancia en la economía del mar ya que dicho proceso regula en forma directa o indirecta la abundancia de los demás organismos marinos. Cuando las condiciones ambientales son apropiadas, ellas se multiplican rápidamente dando lugar a acumulaciones de biomasa conocidas con el término de “floraciones” (o *blooms*).

Su acumulación sobre la superficie del mar puede ser visualizada como manchas de extensión variable, de color rojizo, pardo o verdoso. Aunque popular e históricamente conocidos con el nombre de “mareas rojas”, la comunidad científica ha coincidido en denominar a estos eventos con el nombre genérico de “florecimientos de algas nocivas” (FANs) (Sar *et al.*, 2002) o *harmful algal blooms*. Se trata de apariciones de un grupo heterogéneo de microorganismos (dinoflagelados, otros flagelados, cianobacterios, diatomeas y grupos menores del fitoplancton) que son percibidos como dañinos para el hombre por sus efectos adversos en la salud humana, en las explotaciones de acuicultura y turísticas, o bien en las poblaciones naturales de organismos marinos.

Entre los varios tipos de FANs reconocidos, se cuentan aquellas producidas por especies de dinoflagelados no toxígenas y las generadas por otras que producen toxinas que se acumulan y transfieren a través de las redes tróficas y generan intoxicaciones en aves y mamíferos, incluido el hombre.

En la Argentina, los episodios más importantes de FANs han estado vinculados a la presencia de distintas especies de dinoflagelados tóxicos (Carreto, 1989; Carreto *et al.*, 2008; Fabro, 2018), principalmente pertenecientes al género *Alexandrium*.

Como contrapartida a los efectos negativos generados por ciertos dinoflagelados, otros compuestos tóxicos (biotoxinas) que producen, tales como la saxitoxina (paralizante) y la tetrodotoxina, se aplican en tratamientos contra el dolor; el ácido ocadaico contra el Alzheimer, diabetes, SIDA y cáncer; la yesotoxina, de actividad antitumoral, es eficaz contra cáncer de pulmón, colon y mama (Assunção *et al.*, 2017). A este grupo de dinoflagelados se suman aquellos no tóxicos (*Scrippsiella*, por ejemplo) que crecen rápidamente y producen una gran cantidad de ácidos grasos usados como suplemento alimenticio para el ser humano y organismos acuáticos en cultivo (Xu *et al.*, 2020).

La bioluminiscencia es una reacción química entre lipoídes fosforados (luciferinas) y enzimas (luciferasas) con producción de luz que, por limitarse a una banda estrecha de longitudes de onda en el espectro visible, es siempre coloreada. Varios géneros de dinoflagelados bioluminiscentes son cosmopolitas tanto en regiones costeras como oceánicas abiertas e incluyen heterótrofos importantes (por ejemplo, *Noctiluca* -cuyo nombre proviene, justamente, del latín *noctis*, noche y *lūcēre*, brillar- y *Protoperoedinium*) y tóxicos (por ejemplo, *Alexandrium*). La revisión de Valiadi e Iglesias-Rodríguez (2013) abarca los mecanismos celulares, la evolución molecular, diversidad y ecología de la bioluminiscencia en los dinoflagelados.

Reproducción

En los dinoflagelados, la división binaria se lleva a cabo de acuerdo con la ubicación del flagelo axial y con la presencia o ausencia de teca. Son excepcionales los casos en que la división es longitudinal, dado que dicho flagelo rara vez tiene su nacimiento en el extremo anterior y también es poco frecuente que el organismo sea redondeado. En las formas asimétricas, donde el flagelo está desplazado y corre a través del sulco, el plano de división es oblicuo e incluso llega a ser transversal, o transversal sinuoso, en aquellos dinoflagelados tecados.

La complejidad es específica y acorde con la disposición de las placas. En el curso de la división de *Ceratium*, por ejemplo, la parte superior regenera la de abajo y la porción inferior la apical (Fig. 2.9). En algunos *Peridinium* la división se realiza fuera de la teca, formando los individuos hijos nuevas membranas. En ciertos dinoflagelados de la familia Polykrikidae, las células hijas no adquieren individualidad, sino que normalmente viven constituyendo cadenas de 2, 4, 8 o 16 individuos (llamados zooides) ya que la división es incompleta. Además, estos organismos cuentan con una hilera de sulcos común al conjunto -que suele ser considerado como una "seudocolonia"- en el que el número de núcleos es siempre la mitad del de los sulcos transversales.

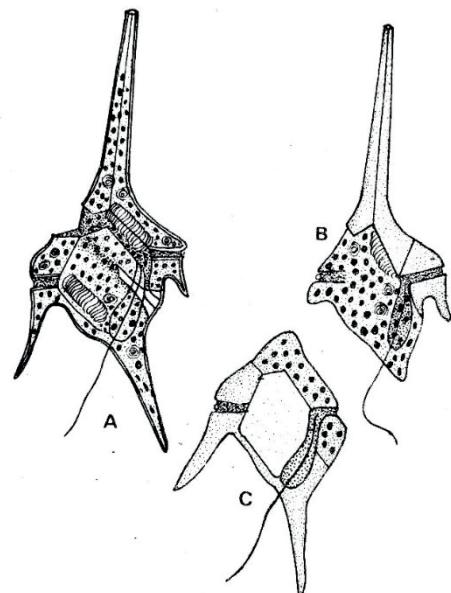


Fig. 2.9. Reproducción en Ceratium. A, célula madre en división. B-C, células hijas.
En punteado uniforme, las partes neoformadas. Material gráfico propio.

El ciclo de vida de muchos otros dinoflagelados (*Alexandrium*, por ejemplo) presenta dos fases, una la ya descripta de crecimiento vegetativo por fisión binaria, que da lugar al florecimiento (*bloom*) extraordinario de la especie. La otra es una fase de reproducción gamética, que posibilita la existencia de un stock de ejemplares en estado latente listos a proliferar. La fusión de los gametos (Fig. 2.10) origina un cigoto móvil con dos flagelos llamado planocigoto. Éste atraviesa un proceso que pasa por la rotura de la teca y la consecuente liberación del protoplasma que, rodeado de una delgada membrana, acentúa su forma ovoide y se transforma, por engrosamiento de su pared, en un hipnocipto o quiste de reposo, también conocido como hipnoquiste (o hipnocoisto). Luego de un período obligado de maduración en reposo (dormancia) y cuando se rompe la pared celular en uno de los polos, tiene lugar el desenquistamiento a través de un arqueopilo. El organismo expulsado (planomeiocito) tiene dos flagelos y, al dividirse por meiosis, da origen a las células vegetativas iniciales (mastigotos), las que se reproducen de modo agamético, es decir, sólo por mitosis. Las formas móviles del ciclo son planctónicas en tanto las enquistadas son bentónicas, encontrándose entre los sedimentos; cuando se produce su resuspensión y transporte hacia la zona fótica es porque allí se combinan elevadas concentraciones de nutrientes, baja turbulencia y altas intensidades lumínicas que favorecen la fase agamética del ciclo.

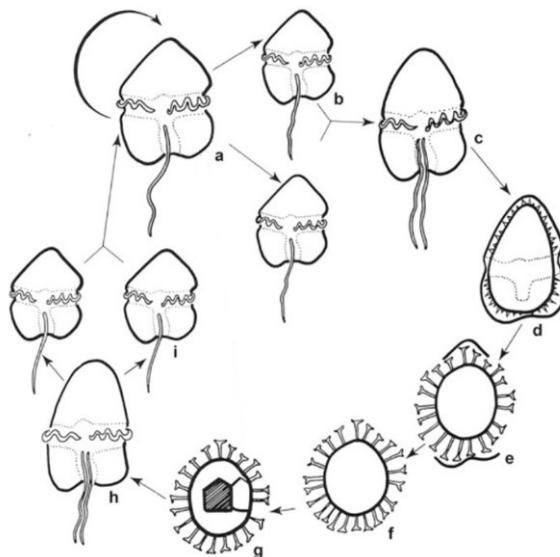


Fig. 2.10. Ciclo de vida de un dinoflagelado con fases agamética y gamética. **a**, célula vegetativa (n); **b**, gametos; **c**, planocigoto ($2n$); **d-f**, formas enquistadas en los sedimentos; **g**, desenquistamiento; **h**, planomeiocito; **i**: meiosis. La flecha en **a** indica proliferación de mastigotos (ver el texto).

Modificado de Saldarriaga y Taylor (2017).

La reproducción en *Noctiluca scintillans* también implica procesos sexuales y asexuales. La célula vegetativa (llamada trofone) que es atecada, se multiplica principalmente por fisión binaria, pero al azar tiene lugar la gametogénesis. Al inicio del proceso, el trofone pierde el tentáculo y se convierte en el gametocito progenitor. A partir de allí tienen lugar divisiones mitóticas y meióticas que resultan en alrededor de 256 a 1.024 progametos, los que maduran en gametos (o zoosporas) (Lee et al., 2021). Una vez liberados en el medio, cada gameto tiene dos flagelos, por lo que el cigoto resultante lleva cuatro, número que decrece a medida que comienza el desarrollo del tentáculo característico del género (Fig. 2.7). Una vez que el tentáculo se ha desarrollado por completo, el trofone es capaz de alimentarse por fagotrofía y madurar por completo.

Distribución y clasificación

Los dinoflagelados marinos constituyen una importantísima fracción del plancton en aguas templado-cálidas. El conocimiento exhaustivo de las formas oceánicas, incluyendo las tóxicas, se debe a Balech, quien lo sumarizara en 1988 en 310 páginas del trabajo monográfico titulado “Los dinoflagelados del Atlántico sudoccidental”. Sólo a modo de ejemplos, en la corriente del Brasil ha citado, entre muchos otros, un representante del género *Gonyaulax* en cadena (*G. fratercula*), *Amphisolenia* (con la epiteca reducida y la hipoteca muy larga y angosta), *Podolampas* (caracterizada por la falta de surcos en cuyo lugar aparecen “aletas” o membranas), *Ornithocercus* y *Ceratocorys*, el primero con gran desarrollo de membranas cingulares y ambos con membranas sulcales posteriores sostenidas por gruesas proyecciones. Características de la corriente fría de Malvinas son *Dinophysis truncata*, *Ceratium lineatum* y *C. pentagonum grande*. En la parte norte de la “región de deriva costera” -aquella zona litoral dominada alternativamente a lo largo del año por aguas cálidas y frías- se registran numerosas especies de *Ceratium*, *Protoperidinium*, *Gonyaulax*, *Dinophysis* y *Noctiluca*. En el sector más austral de esa misma región, que está situada al oeste de la corriente de Malvinas, son sus más importantes componentes los géneros *Prorocentrum*, *Ptychodiscus* (desnudo) y *Heteroschima*, el que sólo se encuentra en superficie en las cercanías de zonas de afloramiento. En aguas subtárticas y antárticas son comunes *Protoperidinium*, *Dinophysis*, *Ceratium* y *Diplopeltopsis*. Dolan (2022) reúne todas las contribuciones de este notable planctólogo, razón por la cual se recomienda su consulta.

En las aguas continentales de la Argentina, donde estos organismos están relativamente poco representados, también es Balech quien brinda la primera descripción minuciosa de dos especies (*Peridinium achromaticum* y *Scrippsiella saladense*) procedentes de una laguna del sur de la provincia de Buenos Aires. Thomasson, en su serie de contribuciones al conocimiento del plancton de Tierra del Fuego, Río Negro, Neuquén y lagos cordilleranos publicadas entre 1955 y 1964, cita por primera vez en territorio argentino a *Peridinium cinctum*, mientras en 1965 Yacubson la registra en la provincia de Buenos Aires. Se deben a Boltovskoy (1973a, b, 1975, 1976, 1979, 1984, 1995a, b, 1999) detalladas consideraciones sobre los géneros *Peridinium* (*P. bipes*, *P. cinctum*, *P. gatunense*, *P. volzii*, *P. willei*), *Protoperidinium* y *Palaeoperidinium* (fósil), basadas en el estudio morfológico-funcional de las tecas mediante el uso de microscopía electrónica de barrido (MEB). También es autor de estudios referidos a la invasión de limnótopos por parte de especies de *Ceratium* (Meichtry-de-Zaburlin *et al.*, 2014). Los métodos de recolección, fijación, microdissección y de trabajo con MEB pueden consultarse en Boltovskoy (1995b, 1999).

La clasificación más formal de los Dinoflagellata actuales es la propuesta por Fensome *et al.* (1993). Como en todos los protistas, los avances más importantes en el conocimiento de la clasificación de los dinoflagelados se deben a la filogenia molecular, la que ha permitido probar las hipótesis en la evolución y los caracteres morfológicos de valor diagnóstico (Fensome *et al.*, 1999). Desde la relación entre dinoflagelados, ciliados y apicomplejos formando parte de los Alveolata (Adl *et al.*, 2005, 2012, 2019), las filogenias moleculares han modificado los criterios diagnósticos utilizados para la clasificación (Gómez *et al.*, 2011; Janouškovec *et al.*, 2016; Saldarriaga y Taylor, 2017). Los ejemplos son evidentes entre los dinoflagelados atecados, ya que grupos que se consideraban basales están siendo reubicados (Gómez, 2020; Cooney *et al.*, 2022).

Addenda

Al momento de la edición final de este capítulo, la flamante propuesta de Dale (2023) merece un comentario. Según el autor, las filogenias moleculares y los marcadores geoquímicos sugieren la divergencia de los dinoflagelados como eucariotas tempranos (ca. 650 millones de años), pero el registro fósil tradicional de quistes (dinoquistes) comienza durante el Triásico (ca. 230 millones de años). Una reevaluación del registro pre-Triásico muestra que muchos acritarcos (nombre que se aplica a microfósiles de afinidades inciertas) son dinoquistes que representan evidencia fósil “faltante”.

Los criterios diagnósticos tradicionales para los dinoquistes, basados en comparaciones morfológicas con estadios móviles, están sesgados hacia las especies tecadas; esta propuesta, en cambio, basada en la comparación más natural con quistes vivos, incluye especies de atecados. Muchos quistes vivos de especies atecadas serían “acritarcos” si se encontraran como fósiles, y muchos acritarcos tempranos serían aceptados como quistes de dinoflagelados si se encontraran vivos.

Los primeros acritarcos representan una innovación con profundas implicancias para la evolución: una pared celular de material similar a la esporopolenina que permite la supervivencia ante el ataque microbiano que por aquel entonces era dominante. El material relacionado con la pared celular probablemente evolucionó como protección para etapas cruciales en la reproducción sexual (por ejemplo, quistes en ciliados y dinoflagelados; esporas y polen en algas y plantas). De modo que ciliados y dinoflagelados (Alveolata de vida libre) pueden haber evolucionado en respuesta a condiciones climáticas extremas en el Criogénico, donde los quistes de resistencia habrían resultado enormemente ventajosos.

Agradecimiento

A la Dra. Mona Hoppenrath (Senckenberg am Meer, Deutschland) por dar su permiso para utilizar microfotografías de su página web.

Glosario

Acritarco: cualquier pequeña estructura orgánica (ni carbonatada ni silícea) no soluble en ácido y encontrada como fósil unicelular eucariota.

Anfiesma: cubierta celular compleja integrada por vesículas planas denominadas alvéolos corticales o vesículas anfiesmáticas.

Argiroma: estructuras argentofílicas corticales que se ponen de manifiesto al utilizar técnicas de impregnación con nitrato plata.

Arqueopilo: orificio de los quistes (dinoquistes), que se origina por eliminación de una placa apical (arqueopilo apical) o lateral (arqueopilo precingular).

Cíngulo (= *cingulum*): surco, ranura o estría en el que se aloja el flagelo transversal.

Criogénico: segundo período geológico de la era Neoproterozoica, eón Proterozoico. Comenzó hace unos 720 millones de años y finalizó hace unos 635 millones de años.

Dinocarion: núcleo característico de los dinoflagelados en el cual los cromosomas, pese a carecer de histonas, permanecen fuertemente condensados a lo largo de todo el ciclo celular y están fijos a la membrana nuclear.

Dinoquiste (= dinocisto): quiste de resistencia que suelen producir ciertos dinoflagelados marinos cuando las condiciones ambientales son desfavorables en el curso de su ciclo de vida.

Epicono: hemisferia superior de la célula, de posición anterior al cíngulo; también se designa como episoma.

Floración (*bloom*): evento de crecimiento por división celular que determina la proliferación acelerada del número de individuos y la biomasa total de una población.

Hipocono: hemisferia inferior de la célula, situada por debajo del cíngulo; también se designa como hiposoma.

Mastigonemas: microproyecciones laterales del flagelo, con aspecto de filamentos y cubiertas por la membrana plasmática de la célula, que modifican las propiedades hidrodinámicas del orgánulo locomotor.

Mixótrofo: organismo capaz de obtener energía metabólica al combinar la fagotrofía con la fotosíntesis.

Mucocisto: extrusoma vesicular con contenido granular, el que se libera en el medio a través de poros.

Pirenoide: masa proteica, incolora y muy refringente localizada en el estroma de los cloroplastos de muchos protistas acuáticos autótrofos.

Placa tecal: elemento separable resultante del depósito de celulosa en el interior de cada alvéolo o vesícula anfiesmática.

Planocigoto: elemento flagelado formado por dos gametos unidos por un puente de unión citoplasmático.

Plástido: compartimento celular en el que se produce la fotosíntesis; tiene su propio genoma y también diferentes conjuntos de pigmentos que captan la luz (por ejemplo, aquellos con clorofilas *a* y *b* se denominan con mayor frecuencia cloroplastos).

Poro apical: conjunto de aberturas situadas en el extremo apical del episoma o epicono.

Púsula: orgánulo exclusivo de los dinoflagelados, producto de la invaginación de la membrana plasmática y conectado con el exterior.

Sulco (= *sulcus*): surco, ranura o estría en el que se aloja el flagelo longitudinal o axial.

Tricocisto: extrusoma defensivo en forma de huso, con un extremo puntiagudo y un cuerpo cilíndrico que contiene material paracristalino de naturaleza proteica.

Vacuoma: en forma colectiva, un sistema de múltiples vacuolas.

Vesícula anfiesmal: alvéolo o saco aplanado delimitado por una membrana simple y localizado justo por debajo de la membrana plasmática.

Zooxantela: término con que se designan los dinoflagelados fotosintéticos endosimbiontes, caracterizados por un color pardo-dorado que le otorgan los biocromos (pigmentos).

Referencias

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., et al. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66, 4-119. doi:10.1111/jeu.12691
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., et al. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52(5): 399-451. doi:10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E., Lukes, J., Bass, D., Bowser, S. S., et al. (2012). The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5): 429-493. doi: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x
- Assunção, J., Guedes, A. C. & Malcata, F. X. (2017). Biotechnological and pharmacological applications of biotoxins and other bioactive molecules from dinoflagellates. *Marine Drugs*, 15, 393. doi:10.3390/md15120393
- Berdieva, M., Safonov, P. & Matantseva, O. (2019). Ultrastructural aspects of ecdysis in the naked dinoflagellate *Amphidinium carterae*. *Protistology*, 13, 57-63. doi:10.21685/1680-0826-2019-13-2-2
- Boltovskoy, A. (1973a). *Peridinium gatunense* Nygaard. Estructura y estereoultraestructura tecal (Dinoflagellida). *Physis B*, 32(85), 331-344.
- Boltovskoy, A. (1973b). Formación del arqueopilo en tecas de dinoflagelados. *Revista Española de Micropaleontología*, 5(1), 81-98.
- Boltovskoy, A. (1975). Estructura y estereoultraestructura tecal de dinoflagelados. II. *Peridinium cinctum* (Müller) Ehrenberg. *Physis B*, 34(89), 73-84.
- Boltovskoy, A. (1976). Estructura y estereoultraestructura tecal de dinoflagelados. III. *Peridinium bipes* Stein, forma *apoda*, n. f. *Physis B*, 35(91), 147-155.
- Boltovskoy, A. (1979). Estudio comparativo de las bandas intercalares y zonas pandasuturales en los géneros de dinoflagelados *Peridinium* s. s., *Protoperidinium* y *Palaeoperidinium*. *Limnobios*, 1(9), 325-332.
- Boltovskoy, A. (1984). Relación huésped-parásito entre el quiste de *Peridinium willei* y el oomicete *Aphanomyopsis peridiella* n. sp. *Limnobios*, 2(8), 635-645.
- Boltovskoy A. 1995a. Taxonomía y morfología de los dinoflagelados. Métodos de trabajo. En K. Alveal, M. E. Ferrario, E. C. Oliveira & E. Sar (Eds.), *Manual de métodos ficológicos* (pp. 55-82). Concepción, Chile: Universidad de Concepción.
- Boltovskoy A. 1995b. Técnicas de microscopía electrónica de barrido: aplicación a las microalgas. En K. Alveal, M. E. Ferrario, E. C. Oliveira & E. Sar (Eds.), *Manual de métodos ficológicos* (pp. 119-138). Concepción, Chile: Universidad de Concepción.
- Boltovskoy, A. (1999). *Contribución al conocimiento de los dinoflagelados de la República Argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. doi:10.35537/10915/4530
- Carreto-Iraurgui, J. I. (1989). Mareas rojas. *Ciencia Hoy*, 1(4): 29-36.
- Carreto, J. I., Montoya, N. G. & Carignan, M. O. (2008). Floraciones de algas tóxicas. En D. Boltovskoy (Ed.), *Atlas de sensibilidad ambiental de la costa y el Mar Argentino* (pp. 1-11). Buenos Aires: Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación.
- Cooney, E. C., Leander, B. S. & Keeling, P. J. 2022. Phylogenomics shows unique traits in Noctilucales are derived rather than ancestral. *PNAS Nexus*, 1, 1-11. doi:10.1093/pnasnexus/pgac202

- Dale, B. (2023). Paleontological evidence for dinoflagellates and ciliates as early eukaryotes. *Journal of Marine Science and Engineering*, 11, 533. doi:10.3390/jmse11030533
- Dolan, J. R. (2022). Pioneers of plankton research: Enrique Balech (1912-2007). *Journal of Plankton Research*, 44(5), 593-599. doi:10.1093/plankt/fbac041
- Fabro, E. (2018). *Dinoflagelados toxígenos en el Mar Argentino. Diversidad, abundancia y toxinas asociadas.* Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. doi:10.35537/10915/65718
- Fensome, R. A., Saldarriaga, J. F. & Taylor, F. J. R. (1999). Dinoflagellate phylogeny revisited: reconciling morphological and molecular based phylogenies. *Grana*, 38, 66-80. doi:10.1080/00173139908559216
- Fensome, R. A., Taylor, F. J. R., Norris, G., Sarjeant, W. A. S., Wharton, D. I. & Williams, G. L. (1993). A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology, Special Publication*, 7, 1-351.
- Gavelis, G. S., Wakeman, K. C., Tillmann, U., Ripken, C., Mitarai, S., Herranz, M., et al. (2017). Microbial arms race: Ballistic “nematocysts” in dinoflagellates represent a new extreme in organelle complexity. *Science Advances*, 3, e1602552. doi:10.1126/sciadv.1602552
- Gómez, F. (2012). A quantitative review of the lifestyle, habitat and trophic diversity of dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata). *Systematics and Biodiversity*, 10(3), 267-275. doi:10.1080/14772000.2012.721021
- Gómez, F. (2020). Diversity and classification of dinoflagellates. En D. V. Subba-Rao (Ed.), *Dinoflagellates. Classification, evolution, physiology and ecological significance* (pp. 1-38). Nova Science Publishers Inc.
- Gómez, F., Moreira, D. & López-García, P. (2011). Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiología*, 21(3), 343-364.
- Hoppenrath, M. (2017). Dinoflagellate taxonomy – a review and proposal of a revised classification. *Marine Biodiversity*, 47, 381-403. doi:10.1007/s12526-016-0471-8
- Hoppenrath, M. & Saldarriaga, J. F. (2012). Dinoflagellates. Version 15 December 2012 (under construction). <http://tolweb.org/> Dinoflagellates/2445/2012.12.15 en The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Janouškovec, J., Gavelis, G. S., Burki, F., Dinh, D., Bachvaroff, T. R., Gornik, S. G., et al. (2016). Major transitions in dinoflagellate evolution unveiled by phylotranscriptomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(2), E171-E180. doi:10.1073/pnas.1614842114
- Jeong, H. J., Yoo, Y. D., Kim, J. S., Seong, K. A., Kang, N. S. & Kim, T. H. (2010). Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean Science Journal*, 45(2), 65-91. doi:10.1007/s12601-010-0007-2
- Kalinina, V., Matantseva, O., Berdieva, M. & Skarlato, S. (2018). Trophic strategies in dinoflagellates: how nutrients pass through the amphiesma. *Protistology*, 12(1), 3-11. doi:10.21685/1680-0826-2018-12-1-1
- Kwok, A. C. M., Chan, W. S. & Wong, J. T. Y. (2023). Dinoflagellate amphiesmal dynamics: Cell wall deposition with ecdysis and cellular growth. *Marine Drugs*, 21, 70. doi:10.3390/md21020070
- Lee, J. L.-N., Chiang, K.-P. & Tsai, S.-F. (2021). Sexual reproduction in dinoflagellates – The case of *Noctiluca scintillans* and its ecological implications. *Frontiers in Marine Science*, 8, 704398. doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.704398>
- Matantseva, O., Berdieva, M., Kalinina, V., Pozdnyakov, I., Pechkovskaya, S. & Skarlato, S. (2020). Stressor-induced ecdysis and thecate cyst formation in the armoured dinoflagellates *Prorocentrum cordatum*. *Scientific Reports*, 10, 18322. doi:10.1038/s41598-020-75194-3
- Meichtry-de-Zaburlin, N., Boltovskoy, A., Rojas, C. C. & Rodriguez, R. M. (2014). Primer registro del dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 en la Argentina y su distribución en el área de influencia del Embalse Yacyretá (río Paraná, Argentina-Paraguay). *Limnetica*, 33(1), 153-160.
- Pizay, M.-D., Lemée, R., Simon, N., Cras, A.-L., Laugier, J.-P. & Dolan, J. R. (2009). Night and day morphologies in a planktonic dinoflagellate. *Protist* 160, 565-575. doi: 10.1016/j.protis.2009.04.003

- Pozdnyakov, I. & Skarlato, S. (2012). Dinoflagellate amphiesma at different stages of the life cycle. *Protistology*, 7(2), 108-115.
- Rhiel, E. (2017). On the extrusomes of *Oxyrrhis marina* (Dinophyceae). *Protoplasma*, 254, 901-909. doi:10.1007/s00709-016-0999-2
- Riding, J. B., Fensome, R. A., Soyer-Gobillard, M.-O. & Medlin, L. K. (2023). A review of the dinoflagellates and their evolution from fossils to modern. *Journal of Marine Science and Engineering*, 11(1), 1. doi:10.3390/jmse11010001
- Saldarriaga, J. F. & Taylor, F. J. R. (2017). Dinoflagellata. En J. M. Archibald, A. G. B. Simpson & C. H. Slamovits (Eds.), *Handbook of the Protists. 2nd edition* (pp. 625-678). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Saldarriaga, J. F., Taylor, F. J. R., Keeling, P. J. & Cavalier-Smith, T. (2001). Dinoflagellate nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. *Journal of Molecular Evolution*, 53(3), 204-213. doi:10.1007/s002390010210
- Sar, E. A., Ferrario, M. E. & Reguera, B. (Eds.) (2002). *Floraciones algales nocivas en el cono sur americano*. Madrid: Instituto Español de Oceanografía.
- Valiadi, M. & Iglesias-Rodríguez, D. (2013). Understanding bioluminescence in dinoflagellates – How far have we come? *Microorganisms*, 1, 3-25. doi:10.3390/microorganisms1010003
- Xu, S. J., Wu, K., Chan, S. C., Yau, Y., Chan, K. & Lee, F. W. (2020). Investigation of growth, lipid productivity, and fatty acid profiles in marine bloom-forming dinoflagellates as potential feedstock for biodiesel. *Journal of Marine Science and Engineering*, 8, 381. <https://doi.org/10.3390/jmse8060381>
- Yamaguchi, H., Nakayama, T., Kai, A. & Inouye, I. (2011). Taxonomy and phylogeny of a new kleptoplastidal dinoflagellate, *Gymnodinium myriopyrenoides* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), and its cryptophyte symbiont. *Protist*, 162, 650-667. doi: 10.1016/j.protis.2011.01.002

CAPÍTULO 3

Ciliophora

Gabriela C. Küppers
Ángela B. Juárez

Los ciliados son un grupo monofilético muy diverso de protistas, pertenecientes al *phylum Ciliophora*. Han sido agrupados en el clado SAR (Stramenopiles, Alveolata, Rhizaria), según las filogenias moleculares más recientes de los eucariotas y forman parte del grupo de los Alveolata, junto a dinoflagelados y apicomplejos (Adl *et al.*, 2019). Fueron observados por primera vez en 1674 por Antoine van Leeuwenhoeck, quien había diseñado un microscopio muy simple, con una sola lente, mediante el cual descubrió el inimaginado (hasta ese momento) microcosmos (Fig. 3.1). La historia nomenclatural formal de los ciliados inicia en 1767 con el establecimiento del género *Vorticella* por Carolus Linnaeus (Aesch, 2001). Durante el siglo XIX fueron denominados Infusoria, debido a que se los encontró creciendo en infusiones de heno, y luego Ciliophora desde principios del siglo XX.

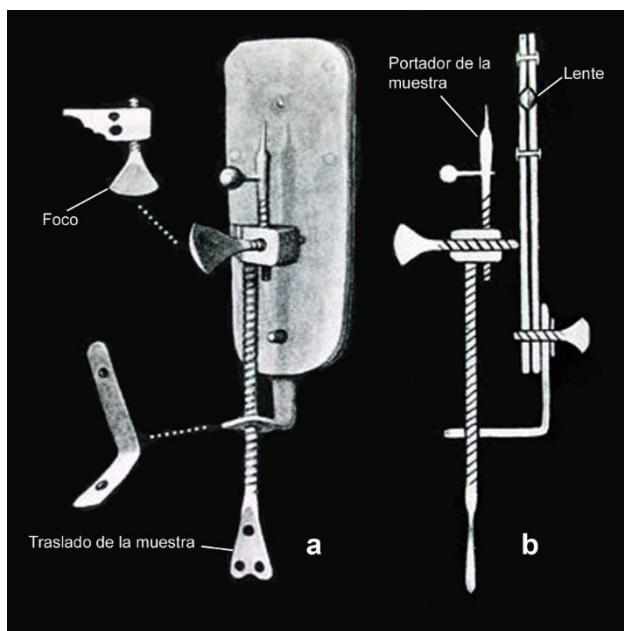


Fig. 3.1. Microscopio construido por Antoine van Leeuwenhoek en el siglo XVII. **a.** Vista frontal. **b.** Diagrama en sección longitudinal. La lente utilizada para observar los organismos se situaba entre dos placas metálicas y la muestra se montaba en el extremo puntiagudo del portador de la muestra. La posición y el foco se lograban accionando los tornillos de traslado y foco. Con este microscopio de apenas 4 cm de largo (sin incluir el tornillo de traslado), se lograba una magnificación de hasta 250 veces. Modificado de Dobell (1932).

Los ciliados de vida libre habitan todo tipo de ambientes acuáticos, como los ecosistemas de agua dulce y marinos, así como el ambiente edáfico. Se distribuyen en la zona pelágica, en profundidades y zonas costeras e, incluso, habitan los hielos marinos. En aguas continentales pueden vivir en todo tipo de cuerpos de agua, ya sean permanentes o temporarios, en aguas termales y en lagunas hipersalinas. En el medio terrestre se los encuentra en el suelo, asociados a musgos, líquenes, hábitats fitotelmáticos (agua que se acumula en hojas y partes de las plantas) y en cualquier ambiente capaz de retener humedad (Lynn, 2008).

Se conocen alrededor de 8.000 especies de ciliados, de las cuales ca. 4.500 son de vida libre, alrededor de 200 son fósiles y las restantes son simbiontes. Se estima que 83-89% de la diversidad aún no ha sido descripta (Foissner *et al.*, 2008). La mayoría presenta una distribución global amplia; sin embargo, algunos autores postulan la existencia de endemismos moderados (Foissner *et al.*, 2008). En este sentido, la región Neotropical ha sido poco estudiada, aunque en las últimas décadas, investigadores de Brasil y Argentina principalmente, han realizado varios aportes al conocimiento de la diversidad de ciliados de agua dulce, marinos y edáficos (Küppers *et al.*, 2020).

Los ciliados presentan una amplia tolerancia y adaptabilidad a distintas condiciones, aunque existen especies con demandas ambientales específicas para sobrevivir. Uno de los factores preponderantes que controlan la distribución y abundancia de estos protistas es la disponibilidad de alimento, además de la presencia de agua o humedad en el caso del suelo. En este sentido, la gran mayoría es heterótrofa, con distintas estrategias para alimentarse y para capturar e ingerir a sus presas. También existen especies mixótrofas que alojan algas o los plástidos funcionales de las algas de las que se alimentan, combinando la fagotrofia con la autotrofia. En las cadenas tróficas microbianas cumplen roles preponderantes en el flujo del carbono y reciclado de nutrientes, ya que se alimentan de bacterias, de otros protistas (tanto autótrofos como heterótrofos) e, incluso, de algunos metazoos. Por otra parte, son presas de metazoos, conectando distintos niveles de la trama trófica.

Una característica notoria de los ciliados es que son indicadores biológicos de distintas condiciones ambientales. Históricamente, se los ha incluido como indicadores en el sistema de saprobios, que se basa en la intensidad con que la materia orgánica se descompone en los ambientes acuáticos. Además, por su rol en las cadenas tróficas y su estrategia alimentaria, que incluye gran cantidad de grupos filtradores y consumidores altamente eficientes de bacterias, fueron incorporados como organismos indispensables para el funcionamiento y control de las plantas de tratamiento de aguas residuales. Asimismo, dado que algunas especies pueden crecer en medios de cultivo químicamente definidos y axénicos, han sido utilizados en bioensayos de toxicidad de diversas sustancias químicas y como herramientas farmacológicas.

Este capítulo, que describe características ultraestructurales, biológicas y ecológicas de protistas ciliados, fue elaborado consultando literatura específica, como Lynn & Corliss (1991), Hausmann *et al.* (2003), Lynn (2008, 2017), entre otros, además de publicaciones científicas puntuales de cada tema. El sistema de clasificación que se sigue corresponde mayormente al propuesto por Lynn (2008, 2017).

¿Qué características definen a un ciliado?

En términos generales, los ciliados se diferencian de otros protistas por: **a.** presentar, en alguna etapa de su ciclo de vida, **cilia**s en número y disposiciones variables, originadas en cuerpos basales o cinetosomas que están asociados a fibrillas y microtúbulos específicos; **b.** presentar dos tipos de **núcleos**: el macrónucleo, implicado en funciones fisiológicas y bioquímicas de la célula, y el micronúcleo, responsable de procesos sexuales y del cambio genético; **c.** la **conjugación**, un proceso sexual en el que dos células se fusionan temporalmente e intercambian núcleos gaméticos.

Morfología general

Los ciliados son básicamente unicelulares y, en algunos casos, pueden formar colonias de varios individuos. Presentan una gran diversidad en cuanto a tamaños y formas. El tamaño varía generalmente entre los 10 y 4.500 µm. Pueden ser ovoides, esféricos, elipsoidales, en forma de barril, reniformes, piriformes, etc. Además, pueden ser circulares en sección transversal o aplazados, ya sea por estar comprimidos lateralmente o deprimidos dorsoventralmente. La región anterior de la célula queda determinada por el sentido de la natación.

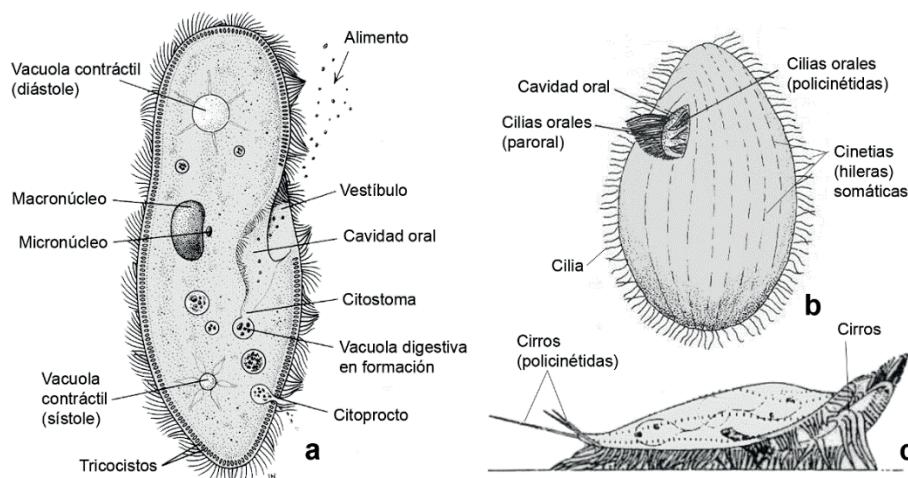


Fig. 3.2. Esquemas representativos de la morfología general de ciliados. a. *Paramecium* (Oligohymenophorea). b. *Tetrahymena* (Oligohymenophorea). c. *Stylonychia* (Spirotrichea) en vista lateral. Modificado de: a, b, Corliss (1979); c, Teunis & Machemer (1994).

Como indica su nombre, poseen **cilias** durante todo o en algún momento de su ciclo de vida, que utilizan para la locomoción y la alimentación. Pueden distinguirse cilias somáticas y cilias orales (Figs. 3.2, 3.3). Las **cilias somáticas** se organizan en hileras o **cinetias**, que pueden disponerse uniformemente en toda la célula, estar reducidas a determinadas regiones, o bien, estar completamente ausentes como en los suctores y los peritricos (Fig. 3.3c), excepto durante sus fases de dispersión ("larvas" y telotroclos, respectivamente). En algunos grupos, las cilias somáticas se organizan en estructuras más complejas, conformadas por varias cilias que actúan en conjunto y se denominan **cirros** (Figs. 3.2c, 3.3h).

Además de la ciliatura somática, los ciliados pueden presentar cilias especializadas en la obtención del alimento o **cilias orales**, restringidas a una región oral (Fig. 3.3b-d, h). Esta **región oral** puede ser apical, subapical, ecuatorial e, incluso, en algunos casos puede situarse en el extremo posterior de la célula. Existe una gran diversidad en los patrones de ciliatura oral, como se detallará más adelante. También presentan una región del córtex por donde se liberan los desechos de la digestión, llamado **citoprocto** o **citopigio** (Figs. 3.2a, 3.4a).

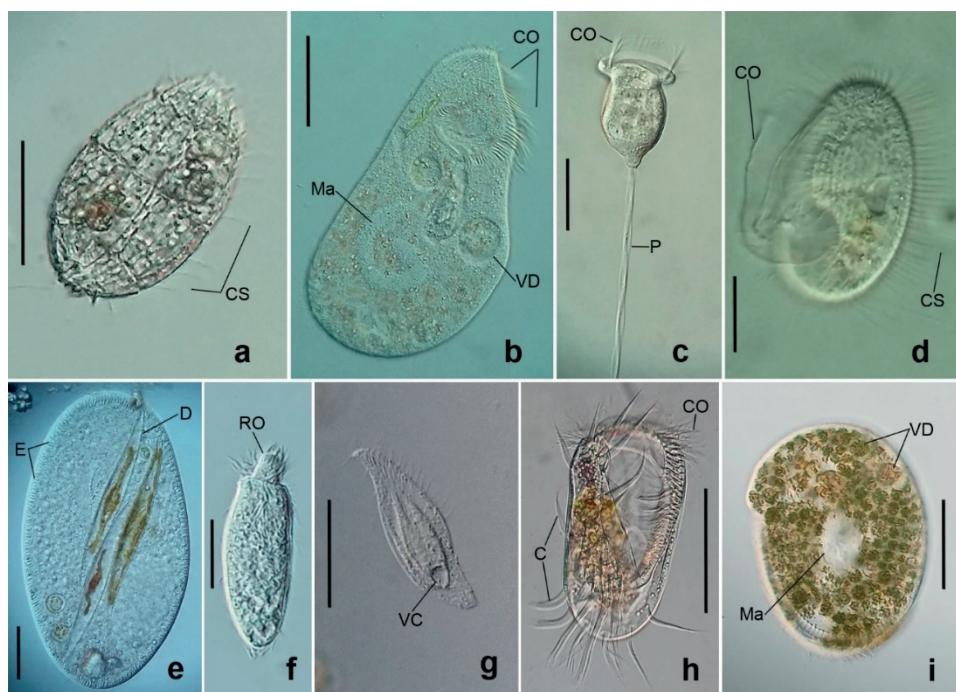


Fig. 3.3. Imágenes en vivo, con contraste diferencial de interferencia, de representantes de algunas clases de ciliados. **a.** *Coleps* (*Prostomatea*). **b.** *Climacostomum* (*Heterotrichea*). **c.** *Vorticella* (*Oligohymenophorea*). **d.** *Pleuronema* (*Oligohymenophorea*). **e.** *Frontonia* (*Oligohymenophorea*). **f.** *Phialina* (*Litostomatea*). **g.** *Litonotus* (*Litostomatea*). **h.** *Euplotes* (*Spirotrichea*). **i.** *Chlamyododon* (*Phyllopharyngea*). C, cirros; CO, cílios orales; CS, cílios somáticos; D, diatomeas en el interior de vacuolas digestivas; E, extrusomas; Ma, macrónucleo; P, pedúnculo; RO, región oral; VC, vacuola contráctil; VD, vacuola digestiva. a-i, material propio. Escalas: 30 µm (a, d, f, g, i); 50 µm (b, c, e, h).

Córtex

El córtex de un ciliado está dividido en dos regiones funcionalmente distintas, la somática y la oral. En el primer caso, está especializada en la locomoción, adhesión al sustrato, formación de cubiertas protectoras y en la “percepción” del ambiente. La región oral del córtex se relaciona con la adquisición e ingestión de nutrientes. En términos generales, el córtex está conformado por la membrana plasmática, unos sacos o alvéolos rodeados de membrana que se encuentran por debajo de ella, una capa fibrilar o epiplasma que se encuentra por debajo de los alvéolos, los microtúbulos supra y subepiplásicos y, por debajo de estos últimos, lo que se conoce como “infraciiliatura”.

La **membrana plasmática** es similar a la de otros eucariotas y está conformada por proteínas, lípidos, glicoproteínas y glicolípidos.

La estructura del córtex varía en los distintos grupos de ciliados y es característica de cada uno. Se mantiene durante la división celular y se transmite de generación en generación (herencia cortical). Además, en el córtex se encuentran mitocondrias (generadoras de la energía implicada en el movimiento ciliar) y distintos tipos de extrusomas o vesículas secretoras con diversas funciones (Fig. 3.4).

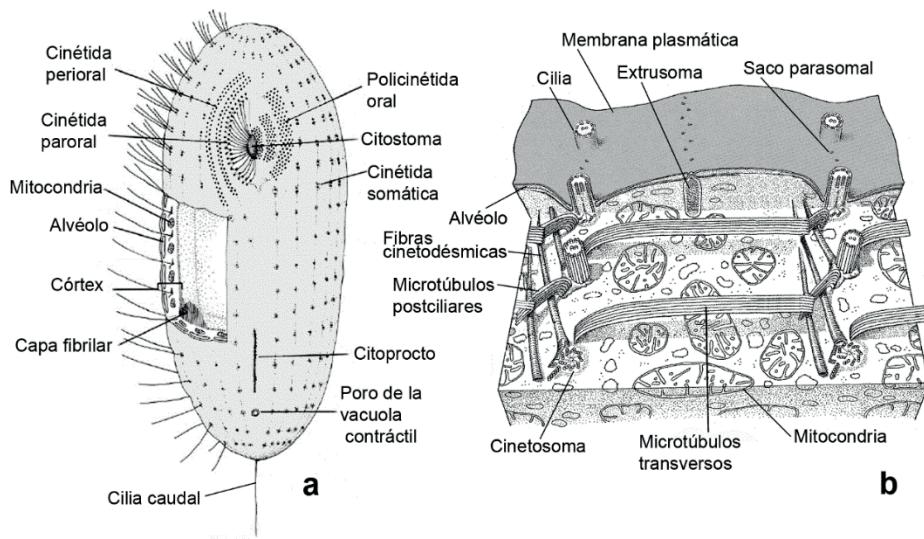


Fig. 3.4. Morfología general de la célula (a) y esquema ampliado del córtex (b).

Modificado de: a, Lynn & Small (2000); b, Allen (1967).

Alvéolos corticales

La presencia de **alvéolos corticales** es una característica que comparten con otros protistas, como dinoflagelados y apicomplejos, motivo por el que se los reúne dentro del grupo de los Alveolata. En general, estos sacos carecen de contenido, a excepción del género *Coleps*, donde los alvéolos presentan deposiciones de carbonato de calcio que le otorgan un aspecto acorazado al ciliado, o en el hipotrico *Euplotes*, donde presentan material fibroso denso (Figs. 3.5, 3.6). Los alvéolos probablemente intervienen en la regulación del intercambio iónico y ayuden a coordinar el batido ciliar.

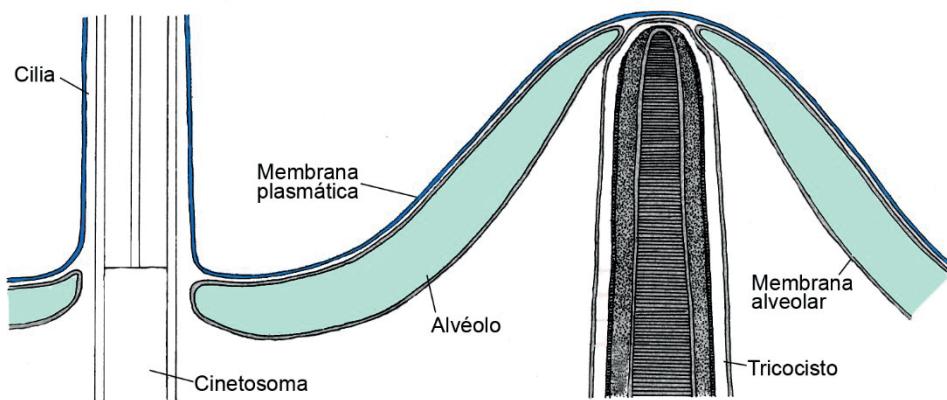


Fig. 3.5. Esquema generalizado de una región del córtex en sección transversal.

Modificado de Foissner (1977).

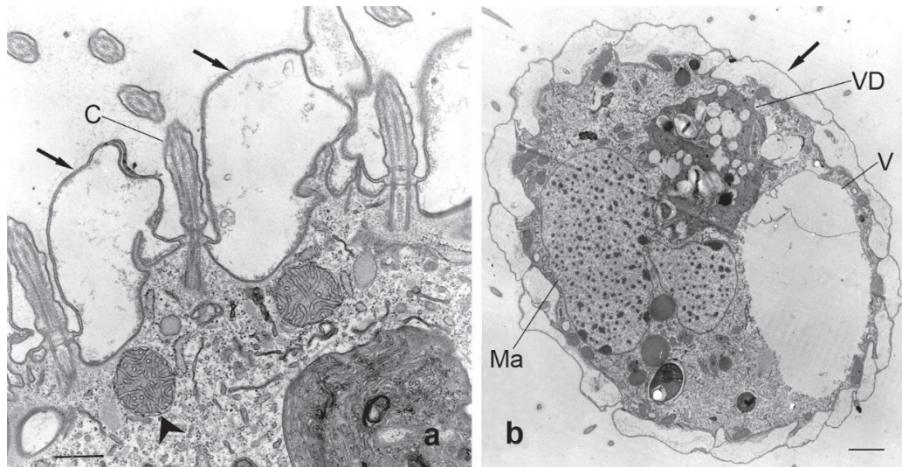


Fig. 3.6. Ultraestructura del córtex de *Coleps hirtus*, con microscopía electrónica de transmisión (TEM).

a. Sección de una región del córtex. b. Sección transversal en la región media de la célula. Los alvéolos (flechas) contienen placas polisacáridicas calcificadas que se disolvieron durante la preparación para TEM; se observan las mitocondrias con crestas tubulares (puntas de flecha), las vacuolas digestivas, el núcleo y el axonema de la cílias. C, cilia; Ma, macrónúcleo; V, vacuola “vacía”; VD, vacuola digestiva.

Modificado de fotografías originales de R. Allen: a, <http://www.cellimagelibrary.org/images/9717>; b, <http://www.cellimagelibrary.org/images/9693>. Escalas: 0,5 µm (a), 2 µm (b).

Epiplasma

El epiplasma es una capa proteica fibrilar o filamentosa, de mayor o menor desarrollo según el grupo, que interviene en mantener la forma de la célula (Aubusson-Fleury *et al.*, 2013). Cuando está más desarrollada, la célula es más rígida. Por el contrario, cuando tiene un desarrollo menor, las células son flexibles. Puede, incluso, estar ausente. Los **microtúbulos supra y subepiplásicos** (también llamados longitudinales) no están vinculados a cinetosomas y probablemente otorgan soporte estructural a la célula (Figs. 3.5, 3.7). Muchos ciliados carecen de estos microtúbulos y el soporte estructural estaría dado por el epiplasma o por microtúbulos derivados de los cinetosomas y/o microfilamentos.

Infraciliatura

La infraciliatura está conformada por los cuerpos basales o cinetosomas, microtúbulos asociados a ellos y microtúbulos adicionales, como los microtúbulos basales, que corren longitudinalmente y paralelos a la hilera de cinetosomas que componen una cinetia o hilera (Figs. 3.4b, 3.7).

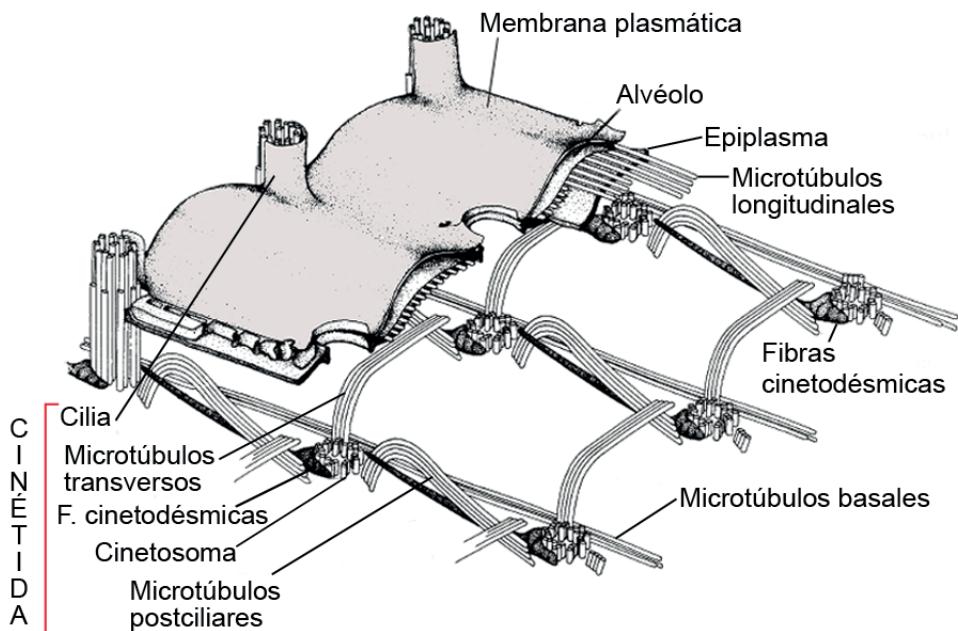


Fig. 3.7. Esquema del córtex somático. Modificado de Small & Lynn (1985).

Cinétida

La cinétida es la unidad fundamental del córtex de un ciliado y está constituida por la cilia, el cinetosoma, los microtúbulos y fibrillas asociadas a estos cinetosomas, que son los microtúbulos transversos, microtúbulos postciliares y las fibrillas cinetodésmicas, además de una invaginación de la membrana plasmática, denominada saco parasomal (Figs. 3.4b, 3.7). Estas unidades o cinétidas se organizan en hileras llamadas **cinétidas**, como fuera mencionado antes. Las fibrillas cinetodésmicas, que tienen un estriado periódico característico, se disponen a la derecha de la cinetida y esa ubicación representa el lado derecho de la célula (regla de desmodexia). En algunos casos, las fibrillas cinetodésmicas asociadas a cinetosomas contiguos se solapan y se las denomina cinetodesmos.

Según el número de cinetosomas y las estructuras microtubulares y fibrilares asociadas a ellos, es posible distinguir **monocinétidas**, con un cinetosoma y sus estructuras asociadas, **dicinétidas**, con dos cinetosomas, y **policinétidas**, con más de dos cinetosomas. En las dicinétidas y policinétidas, por lo general, las fibrillas y microtúbulos se asocian a uno solo de los cinetosomas. Las hileras de cilios somáticas suelen ser mono o dicinétidas, con uno o ambos cinetosomas cilíferos (portadores de cilios). Un grupo particular de ciliados, los hipotrichos, presentan **cirros**, que son policinétidas somáticas (Fig. 3.8c).

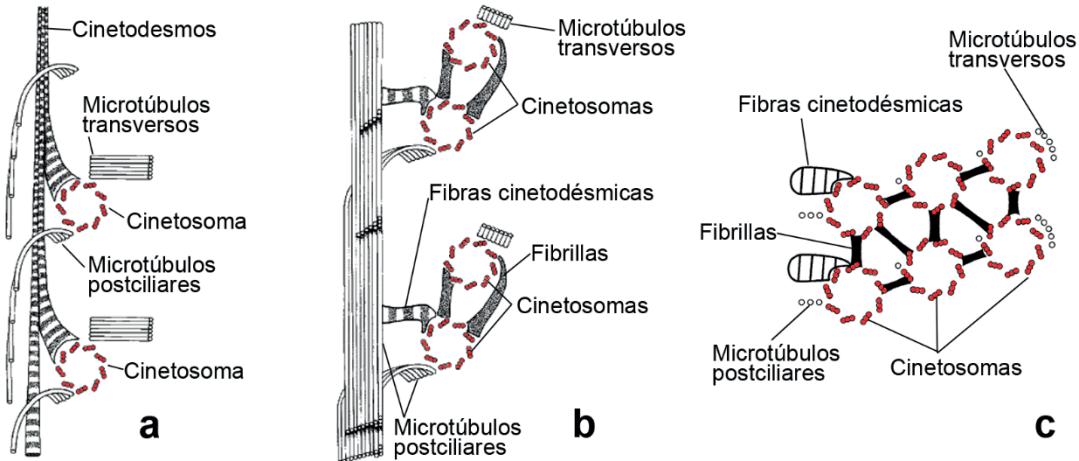


Fig. 3.8. Esquemas de las cinétidas somáticas de algunos grupos de ciliados, en sección transversal a los cinetosomas. **a.** Monocinétida de representantes de Oligohymenophorea. **b.** Dicinétida de un Heterotrichaea. **c.** Policinétida (cirro) de un hipotrico (Spirotrichea). Modificado de Lynn (2008).

En la región oral, la ciliatura se compone principalmente de dicinétidas y policinétidas (Fig. 3.9), en las que los cinetosomas y sus cílias se encuentran tan cercanos unos de otros, que los movimientos de las cílias se acoplan y funcionan como una lámina. Estas estructuras tradicionalmente han sido denominadas membranelas y membranas ondulantes, aunque no son verdaderas membranas ya que las cílias, en general, no están fusionadas. La terminología más adecuada para referirnos a estas cílias orales se basa en las estructuras que las componen (policinétidas, dicinétidas, monocinétidas) y/o hacen referencia a su disposición en la región oral (Figs. 3.9b, 3.10). Existe una gran diversidad de estructuras orales en los distintos grupos de ciliados, que pueden ser homólogas o no, y en muchos casos se ha mantenido una forma tradicional de nombrarlas (*i. e.*, membranelas y membranas ondulantes). En general, las membranelas son policinétidas y se ubican en la región izquierda de la cavidad oral, ya sea que se encuentren en número reducido (en general, tres) o que sean numerosas (más de tres), constituyendo una zona adoral de membranelas o policinétidas. Las membranas ondulantes están compuestas mayormente por dicinétidas, aunque en algunos grupos pueden estar constituidas por monocinétidas o policinétidas. Como se disponen en la región derecha de la cavidad oral, ya sea bordeándola o en su interior, se las denomina ciliatura paroral y endoral, respectivamente. Además, pueden presentar un patrón de disposición particular en sus cinetosomas (por ejemplo, en zig-zag) y un solo cinetosoma portador de la cilia.

Las distintas clases de ciliados se caracterizan por una conformación particular de las cinétidas y el desarrollo de los microtúbulos y otras fibrillas es diverso.

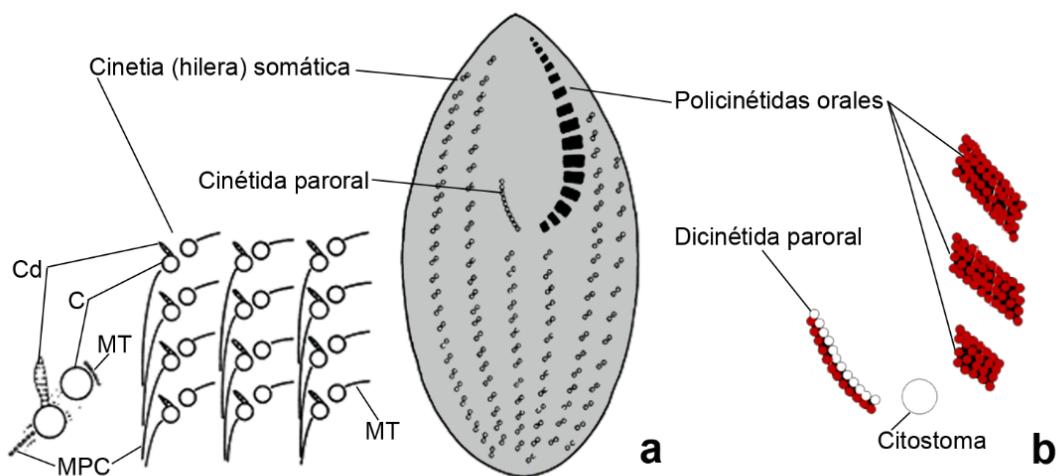


Fig. 3.9. Esquema de cinétidas somáticas y orales, en sección transversal a los cinetosomas.

a. Detalle de cinétidas y sus fibrillas asociadas. b. Detalle de cinétidas de la región oral. C, cinetosoma; Cd, fibrillas cinetodésmicas; MPC, microtúbulos postciliares; MT, microtúbulos transversos.

Modificado de: a, Small & Lynn (1985); b, con permiso de uso de J. F. Saldaña.

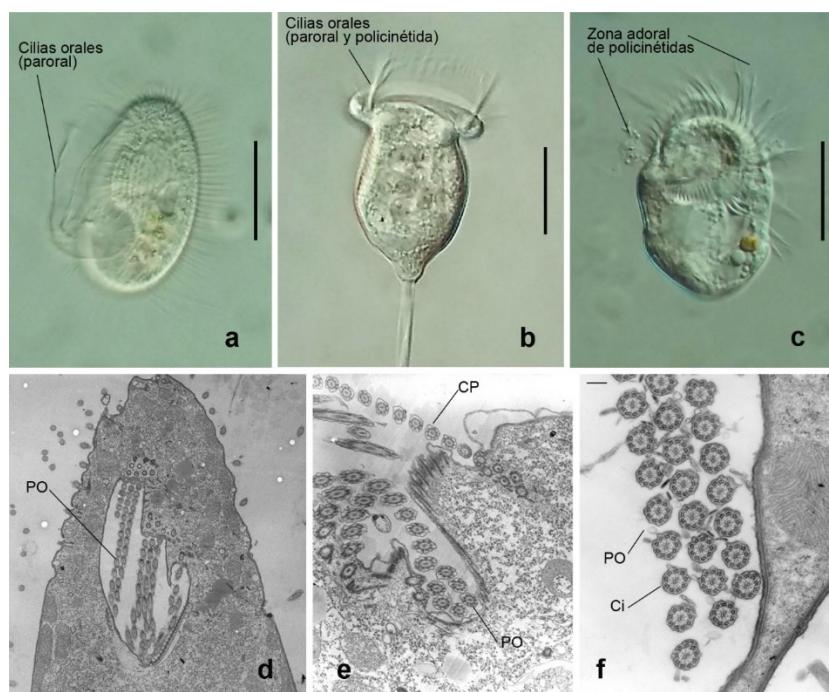


Fig. 3.10. Imágenes de ciliadas orales *en vivo*, con contraste diferencial de interferencia (a-c), y secciones transversales de cinétidas orales con microscopía electrónica de transmisión (d-f). a.

Pleuronema (Oligohymenophorea) con ciliatura paroral (membrana ondulante) muy desarrollada. b. *Vorticella* (Oligohymenophorea) con ciliadas orales que asoman por fuera de la cavidad oral y se extienden por el extremo anterior de la célula. c. *Proepecingulum* (Spirotrichea) con una zona adoral de numerosas policinétidas (membranelas) que se extienden por fuera de la cavidad oral. d. Cavidad oral de *Tetrahymena pyriformis* (Oligohymenophorea), mostrando tres policinétidas orales. e. Detalle de cinetosomas parorales de *T. pyriformis*. f. Detalle de una policinética de *Euplates* (Spirotrichea).

Ci, cinetosoma; CP, cinetosomas parorales; PO, policinétidas orales. a-c, material propio; d-f, modificado de fotografías originales de R. Allen <http://www.cellimagelibrary.org/images/34744>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/35484>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/9904>.

Escalas: 30 µm.

La ultraestructura de las **cílios** es idéntica a la de los flagelos, aunque sus tipos de movimiento pueden diferir. Externamente están rodeadas por la membrana plasmática y surgen de cinetosomas que se asocian a fibras o raíces ciliares que los anclan al córtex celular. La estructura interna de la cilia, o **axonema**, consta de microtúbulos conformados por subunidades de tubulina. El axonema presenta un **par de microtúbulos centrales**, rodeados por una vaina, y **nueve dobletes microtubulares periféricos**, conformados por el túculo A y el B. El túculo A está unido a dos brazos de la proteína **dineína**, mientras que ambos túculos A y B se conectan a través de proteínas llamadas **nexinas**. Cada doblete periférico se vincula con la vaina central a través de brazos proteicos radiales. En el extremo de la cilia, el túculo A es más largo que el B y el par central puede extenderse más allá de los dobletes periféricos. Los brazos de dineína tienen función ATP-asa y son los generadores de la energía necesaria para el movimiento ciliar. Los **cinetosomas** están conformados por nueve tripletes periféricos (túculos A, B y C), interrelacionados por nexinas. La región proximal contiene material fibrogranular con forma de rueda de carro en sección transversal. La zona de transición entre el cinetosoma y la cilia se caracteriza por la transformación de los tripletes en dobletes periféricos y luego, en su parte más distal, por la aparición del par central de microtúbulos (Fig. 3.11).

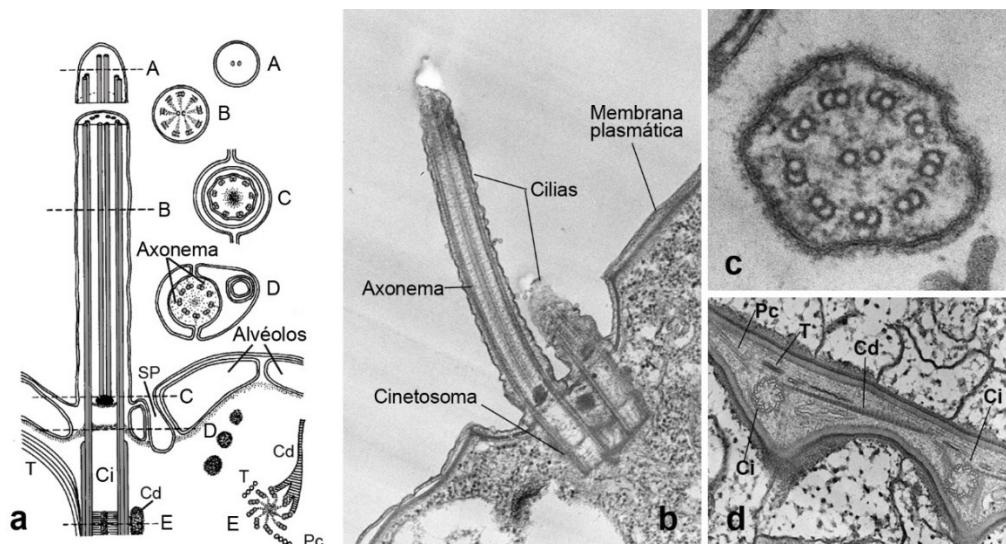


Fig. 3.11. Esquema (a) y fotografías con microscopía electrónica de transmisión (b-d) de la ultraestructura de las cílios. **a.** Sección longitudinal y transversal (A-E) de la cilia. **b.** Cílios y cinetosomas de una dícinétida somática en sección longitudinal. **c.** Sección transversal del axonema, correspondiente al esquema B de la figura a. **d.** Sección transversal a nivel del cinetosoma, correspondiente al esquema E de la figura a. Cd, fibras cinetodésmicas; Ci, cinetosoma; Pc, microtúbulos postciliares; SP, saco parasomal; T, microtúbulos transversos. Modificado de: a, Corliss (1979); b-d, fotografías originales de R. Allen <http://www.cellimagelibrary.org/images/2856>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/2871>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/7663>.

Extrusomas

Los extrusomas son orgánulos rodeados de membrana, que están en contacto con la membrana plasmática (Fig. 3.4b). Son elaborados en el complejo de Golgi y luego transportados hacia el córtex, donde tienen una ubicación precisa. Su contenido se libera al exterior por exocitosis frente a algún estímulo mecánico o químico que provoca su descarga. Luego de la descarga, son prontamente reemplazados por nuevos extrusomas. La membrana que los rodea no se incorpora a la membrana plasmática durante la exocitosis, sino que se fragmenta y se recicla en el citoplasma. Existen distintos tipos y su descarga puede estar relacionada a respuestas defensivas, ante la presencia de depredadores, por ejemplo, u ofensivas, frente a una presa. Algunos de los extrusomas más comunes son:

-Tricocistos: son orgánulos defensivos, localizados en el córtex somático. Han sido estudiados principalmente en *Paramecium* y otros géneros de ciliados penicúlidos (Oligohymenophorea), en los que son característicos. Tienen un extremo en forma de punta y un “cuerpo” cilíndrico que contiene material paracristalino de naturaleza proteica (Fig. 3.12a). Se disponen en toda la región cortical, perpendicularmente y en contacto con la membrana plasmática. El extremo en punta del tricocisto se inserta entre los alvéolos corticales. Frente a un estímulo apropiado, se fusionan con la membrana plasmática, ocurre una descondensación de la matriz proteica -dependiente de iones calcio- y se expande considerablemente en cuestión de milisegundos hasta alcanzar casi diez veces su tamaño original. El tricocisto disparado presenta una estriación periódica característica. Aparentemente, la descarga de tricocistos aumenta el tamaño del ciliado y eso dificulta su captura por parte de los depredadores.

-Toxicistos: son extrusomas ofensivos, comunes en ciliados depredadores, como los haptóridos (Litostomatea) entre los que se encuentran *Didinium*, *Dileptus*, *Lacrymaria*, etc. Permiten capturar y matar a la presa. Se localizan en sitios específicos, como el extremo de una probóscide (*Didinium*, *Lacrymaria*), asociados a una “trompa” (*Dileptus*), en protuberancias o “verrugas” en determinadas regiones de la célula (*Loxophyllum*), en el extremo de tentáculos (*Actinobolina*, suctores), etc. Existen distintos tipos y, en general, constan de una estructura tubular en el interior de una cápsula rodeada por membrana (Fig. 3.12b). La estructura tubular se extruye, de forma telescopica en algunos casos, y se “inyecta” en la presa, la cual queda paralizada y muere (probablemente por acción de alguna toxina). Los toxicistos de *Didinium* contienen la enzima fosfatasa ácida, que suele encontrarse en el interior de los lisosomas, lo que sugiere que la digestión de la presa comienza con la descarga de los toxicistos.

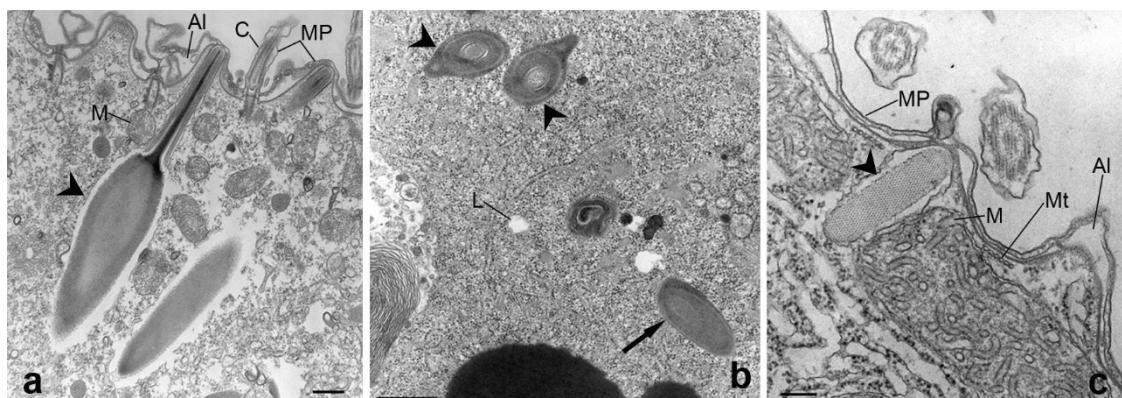


Fig. 3.12. Imágenes de extrusomas con microscopía electrónica de transmisión. **a.** Tricocisto de *Paramecium multimicronucleatum* (Oligohymenophorea; punta de flecha). **b.** Toxicistos de la región oral de *Didinium nasutum* (Litostomatea) en sección transversal (puntas de flecha) y longitudinal (flecha). **c.** Mucocisto de *Tetrahymena pyriformis* (Oligohymenophorea; punta de flecha). Al, alvéolo; C, cilios; L, gota lipídica; M, mitocondria; MP, membrana plasmática; Mt, microtúbulos. Modificado de fotografías originales de R. Allen <http://www.cellimagelibrary.org/images/36667>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/10008>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/34732>. Escalas: 0,5 μm (a, b) y 0,2 μm (c).

-Haptocistos: son un tipo muy especializado de toxicisto, ubicados en los extremos capitados de los tentáculos de los suctores (Fig. 3.13). Estos extrusomas se descargan al entrar en contacto con una presa y establecen una conexión firme con ella, contribuyendo en la fusión de sus membranas plasmáticas.

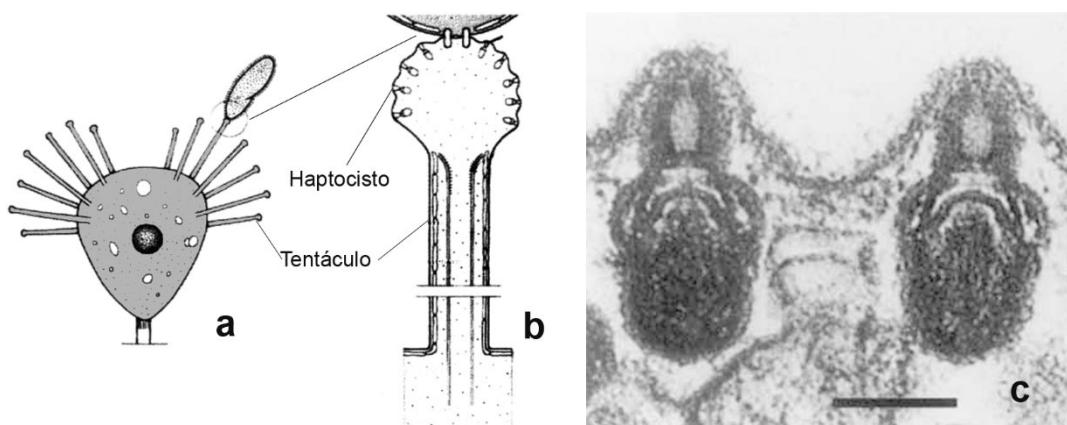


Fig. 3.13. Esquemas (a, b) y fotografía de la ultraestructura de los haptocistos en suctorios (*Phyllopharyngea*). a. Ciliado interceptado por los tentáculos de un suctorio. b. Tentáculo con extremo capitado, donde se encuentran los haptocistos. c. Haptocistos con microscopía electrónica de transmisión. Modificado de: a, b, Radek & Hausmann (1996); c, Rosatti & Modeo (2003). Escala 0,25 µm.

-Mucocistos: son numerosos y se localizan en el córtex somático, al igual que los tricocistos, justo por debajo de la membrana plasmática y entre los alvéolos corticales. Son ovoides o alargados y su matriz tiene una estructura paracristalina, que se expande tridimensionalmente al descargarse (Fig. 3.12c). En algunos ciliados la matriz está conformada por mucopolisacáridos, mientras que, en otros, el contenido es únicamente proteico. Intervienen, por ejemplo, en fenómenos de enquistamiento y en la formación de lorigas y otras cubiertas.

-Pigmentocistos o gránulos corticales: son un tipo particular de mucocistos, esféricos y numerosos, que se disponen en el córtex e incluso en el citoplasma de algunos ciliados (Fig. 3.14). Comúnmente se los encuentra en *Heterotrichaea* y *Karyorelictea*, pero no son exclusivos de estos grupos. Pueden ser incoloros o de color rojo, rosa, verde, azul, púrpura, etc. En *Stentor* y *Blepharisma*, los gránulos corticales contienen un pigmento denominado “estentorina” y “blefarismina”, respectivamente, que son derivados de las hipericinas. Las funciones de los gránulos corticales son diversas. Se ha propuesto que actúan en la defensa química frente a depredadores, como fotorreceptores y como fotoprotectores contra elevadas radiaciones UV.

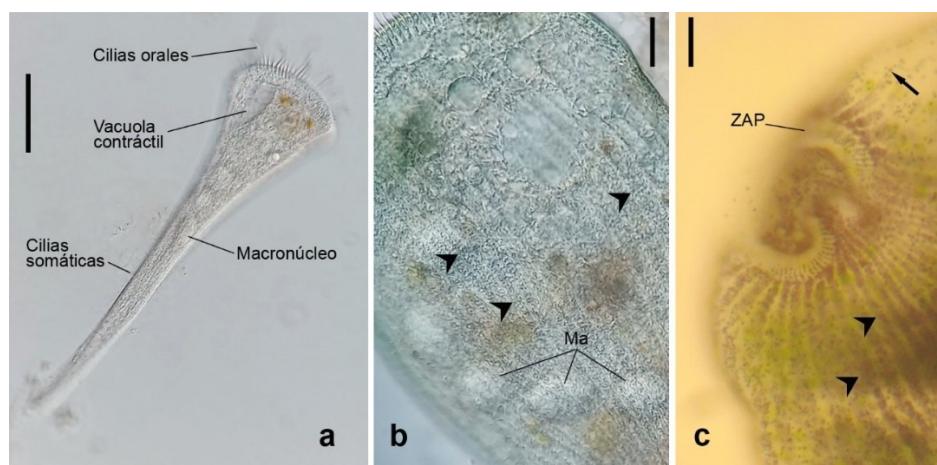


Fig. 3.14. Pigmentocistos o gránulos corticales en *Stentor* spp. (*Heterotrichaea*) en vivo, con contraste diferencial de interferencia (a, b) y campo claro (c). a. Morfología general. b. Magnificación de una región de la célula, indicando bandas de gránulos corticales incoloros (puntas de flecha) entre las hileras de cílios somáticos. c. Magnificación de la región anterior (oral) de otra especie de *Stentor*, indicando bandas de gránulos corticales azul oscuro (puntas de flecha) y un gránulo cortical aislado (flecha).

Ma, macrónucleo moniliforme; ZAP, zona adoral de policinétidas. a-c, material propio.

Escalas: 100 µm (a), 20 µm (b, c).

Para una lectura más detallada sobre los distintos tipos de extrusomas y sus funciones, se recomienda consultar a Lynn & Corliss (1991), Hausmann *et al.* (2003), Rosati & Modeo (2003).

Endoplasma

En general, no existe un límite definido entre el córtex y el **endoplasma** en la mayoría de los ciliados. Los núcleos, el retículo endoplasmático, el complejo de Golgi, mitocondrias, vacuolas digestivas, vacuolas contráctiles, acidosomas, etc., se localizan en el endoplasma.

Mitocondrias, hidrogenosomas y peroxisomas

El intercambio de gases entre la célula y el medio ocurre por difusión, al igual que la excreción de productos nitrogenados. En relación con el metabolismo energético, la mayoría de los ciliados posee **mitocondrias** (tanto en el córtex como en el endoplasma) donde el ATP se genera por fosforilación oxidativa, con el oxígeno como último aceptor de electrones (respiración aerobia). Estas mitocondrias típicamente poseen crestas tubulares (Figs. 3.6a, 3.12c), excepto en algunos ciliados que viven en el tubo digestivo de rumiantes o en formas parásitas del intestino de vertebrados (*Balantidium*), donde no tienen crestas y son simples sacos. Otros grupos de ciliados anaerobios o microaerófilos (toleran solo bajas concentraciones de oxígeno) carecen completamente de mitocondrias y en su lugar poseen otros orgánulos de origen mitocondrial: los **hidrogenosomas**. Estos están rodeados por una doble membrana y a ellos ingresan hidratos de carbono y se genera ATP e H₂. No ocurre la fosforilación oxidativa (ya que no poseen cadena de transporte de electrones asociada a su membrana interna) y el ATP se produce por fosforilación a nivel del sustrato.

Los **peroxisomas** están presentes en algunos ciliados y son orgánulos que intervienen en el metabolismo oxidativo de compuestos orgánicos. En ellos se oxidan sustratos por acción enzimática, reduciendo el O₂ a H₂O₂ para dar finalmente agua, sin producir ATP. Intervienen en el catabolismo de purinas, en la oxidación de ácidos grasos y en el ciclo del glicoxilato. Se estima que los peroxisomas son vestigios de antiguos orgánulos que realizaban el metabolismo del oxígeno en ancestros primitivos de células eucariotas.

Sistema de endomembranas

El retículo endoplasmático (RE) y el aparato de Golgi conforman el sistema de endomembranas, implicado en funciones secretoras. A este sistema ingresan macromoléculas y productos de secreción a través del RE, que luego serán modificados en el aparato de Golgi y transportados a sus destinos finales. Al igual que en otras células eucariotas, en el **retículo endoplasmático rugoso** se traducen las proteínas que se exportarán o integrarán a membranas. El **complejo de Golgi** es el centro de modificación de proteínas y distribución de los productos elaborados. En la región de las cisternas del Golgi se forman vesículas que transportan los materiales a sus destinos finales. Los precursores proteicos de los extrusomas se sintetizan en el RE y luego maduran en vesículas del aparato de Golgi.

Complejo vacuolar contráctil

El citoplasma de los ciliados posee una composición iónica diferente a la del ambiente en el que viven, principalmente en las formas de agua dulce. Como resultado, el agua ingresa a la célula por ósmosis a través de su membrana plasmática semipermeable, mientras que distintos compuestos iónicos se mueven hacia afuera de la célula, según la permeabilidad de la membrana

y mediante bombas iónicas, canales, etc. Además, ingresa agua durante los procesos de fagocitosis y pinocitosis, y también puede ser generada como un producto metabólico. Como consecuencia, la célula debe eliminar agua del citoplasma constantemente y regular la concentración interna de iones. Esta osmorregulación ocurre mediante el **complejo vacuolar contráctil**, conformado por una o más vacuolas contráctiles, uno o más poros vacuolares por donde se expulsa el agua al exterior, el espongioma (conformado por túbulos) y una red de canales colectores (Figs. 3.15, 3.16, 3.18a).

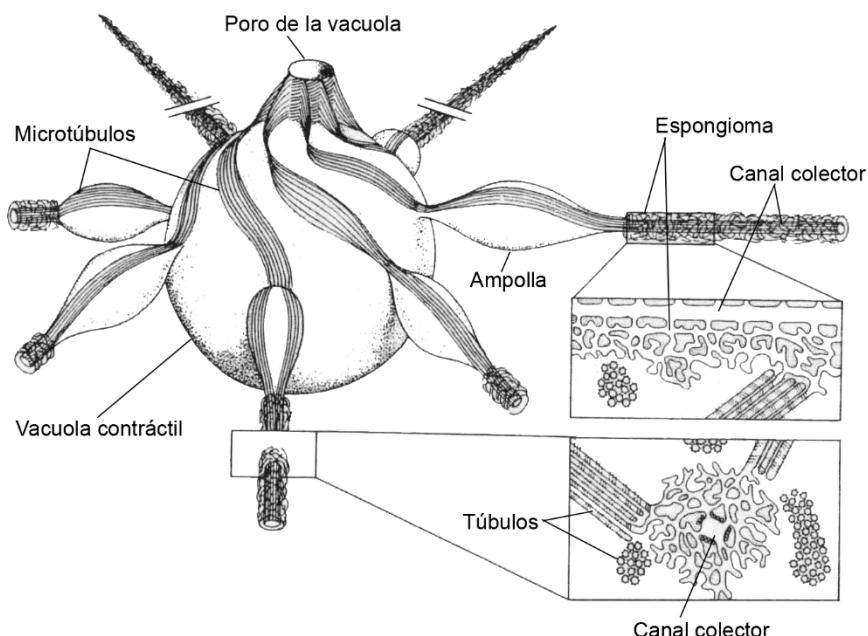


Fig. 3.15. Esquema del complejo vacuolar contráctil de *Paramecium*.
Modificado de Hausmann et al. (2003).

La **vacuola contráctil** es una estructura rodeada por una membrana simple, más o menos esférica cuando está cargada de agua, y con una localización definida en la célula. Se comunica con los canales colectores y libera el agua al exterior mediante uno o más poros ubicados en el córtex celular. El complejo está rodeado de microtúbulos, que corren desde las paredes del poro, dándole soporte y manteniéndolo en su posición. Los túbulos del **espongioma** son permanentes y rodean a los canales colectores (Figs. 3.15, 3.16, 3.18a). Las bases moleculares del mecanismo por el que el agua pasa desde el citosol hacia el espongioma no se conocen. Se considera que ocurre mediante bombas de protones en la membrana unitaria que rodea los túbulos del espongioma, translocando iones hacia el lumen de éstos, de manera que se genera un gradiente hipertónico y el agua difunde pasivamente hacia los túbulos y luego a los **canales colectores** que son de mayor diámetro. Estos últimos se disponen de forma radial alrededor de la vacuola contráctil de algunos ciliados como *Paramecium* y pueden presentar una ampolla que se conecta con la vacuola. A medida que el agua difunde hacia el interior de la vacuola, ésta aumenta de tamaño y se dice que se encuentra en **diástole** (Fig. 3.16a). En el caso de *Paramecium*, las ampollas se desconectan de la vacuola justo antes de que ésta se fusiona con la membrana plasmática en la región del poro vacuolar. Cuando libera el agua hacia el exterior, disminuye su tamaño y se dice que está en **sístole** (Fig. 3.16b). Mientras tanto, las ampollas vuelven a llenarse y se conectan nuevamente con la vacuola. La duración de cada ciclo varía entre segundos y varias horas, dependiendo de la salinidad del medio, la temperatura (a mayor temperatura, mayor permeabilidad de la membrana) y el tamaño del ciliado. La expulsión del agua probablemente resulte de la presión que ejerce el citosol cuando la vacuola está en diástole y no mediante un mecanismo contráctil. Los ciliados pueden tener una o más vacuolas contráctiles y su número y localización en la célula tienen importancia taxonómica.

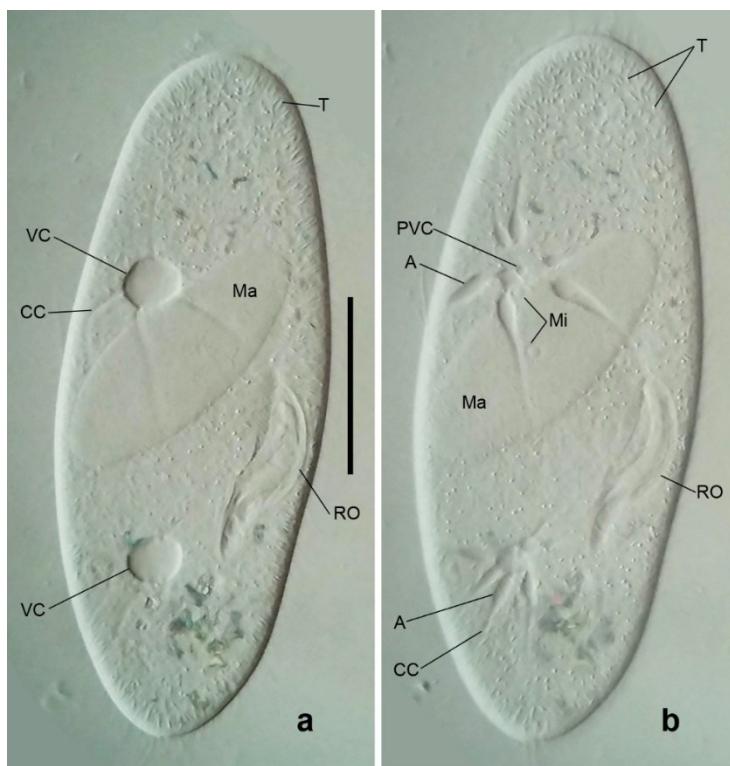


Fig. 3.16. Vacuolas contráctiles (dos) de *Paramecium multimicronucleatum* (*Oligohymenophorea*) en vivo, con contraste diferencial de interferencia. **a.** Vacuolas contráctiles en diástole. **b.** Vacuolas contráctiles en sistole. A, ampolla; CC, canal colector; Ma, macrónucleo; Mi, micronúcleo; RO, región oral; T, tricocisto; VC, vacuola contráctil. a, b, material propio. Escala: 50 μm .

Núcleos

Una de las características más notorias de los ciliados es que son **heterocarióticos**, con **dualismo nuclear**, es decir, que tienen dos tipos de núcleos funcionalmente distintos (Fig. 3.17):

-El **macrónucleo** se encuentra en número y formas variables. Puede estar conformado por un único nódulo (Fig. 3.17a) o por numerosos nódulos (Fig. 3.17e), incluso cientos. Puede tener forma ovoide, elipsoidal (Fig. 3.17a), vermiforme (en forma de gusano) (Fig. 3.17g), moniliforme (en forma de cuentas de rosario), etc. El ADN del macrónucleo se organiza en numerosos cuerpos cromatínicos, separados de regiones pobres en cromatina. Presenta numerosos nucleolos, difíciles de discriminar de los cuerpos cromatínicos, aunque su estructura aparentemente difiere de la de los nucleolos típicos (Fig. 3.18). Es poliploide (excepto en Karyorelictea, en los que es diploide), transcripcionalmente activo, controla el fenotipo e interviene en todas las reacciones metabólicas de la célula. Durante la reproducción asexual, se divide amitoticamente, por elongación y constricción, y la segregación cromosómica probablemente ocurre al azar. En algunos grupos de ciliados puede observarse una banda de replicación del ADN (Fig. 3.18b). Durante la división meiótica del micronúcleo, en el particular proceso sexual que presentan los ciliados (conjugación), el macrónucleo se desintegra y vuelve a generarse a partir de un micronúcleo una vez concluido el proceso. Durante la diferenciación del macrónucleo a partir del micronúcleo, el genoma del micronúcleo se reduce en forma considerable antes de la amplificación. Inicialmente, ocurre fragmentación y eliminación de determinadas secuencias, luego se adicionan secuencias teloméricas a los extremos de los cromosomas y, por último, los cromosomas del micronúcleo se replican varias veces para convertirse en poliploides. El macrónucleo de representantes de Karyorelictea no se divide y se origina por división y diferenciación de un micronúcleo en cada división mitótica.

Es difícil observar elementos cromosómicos en el macronúcleo y, a diferencia de los cromosomas del micronúcleo, no poseen centrómeros. De esta manera, no existe un sitio de adhesión de los microtúbulos del huso durante la cariocinesis.

-El **micronúcleo** es de menor tamaño que el macronúcleo, es ovoide o elipsoidal y también puede encontrarse en número variable (Fig. 3.17c-e). El ADN del micronúcleo se organiza como cromatina densamente empaquetada y de forma homogénea. Carece de nucleolos, es diploide, representa el repositorio de ADN de la célula y es transcripcionalmente inactivo. Interviene en la recombinación, el cambio genético y en la regeneración de los macronúcleos luego del proceso sexual. Se divide por mitosis y meiosis.

Durante la mitosis, la división del micronúcleo es cerrada, es decir, que las membranas nucleares se mantienen intactas mientras el aparato mitótico separa el ADN. En Heterotrichaea, los microtúbulos del huso mitótico son externos a la membrana nuclear. La membrana del macronúcleo también se mantiene intacta durante la división asexual (ver más adelante).

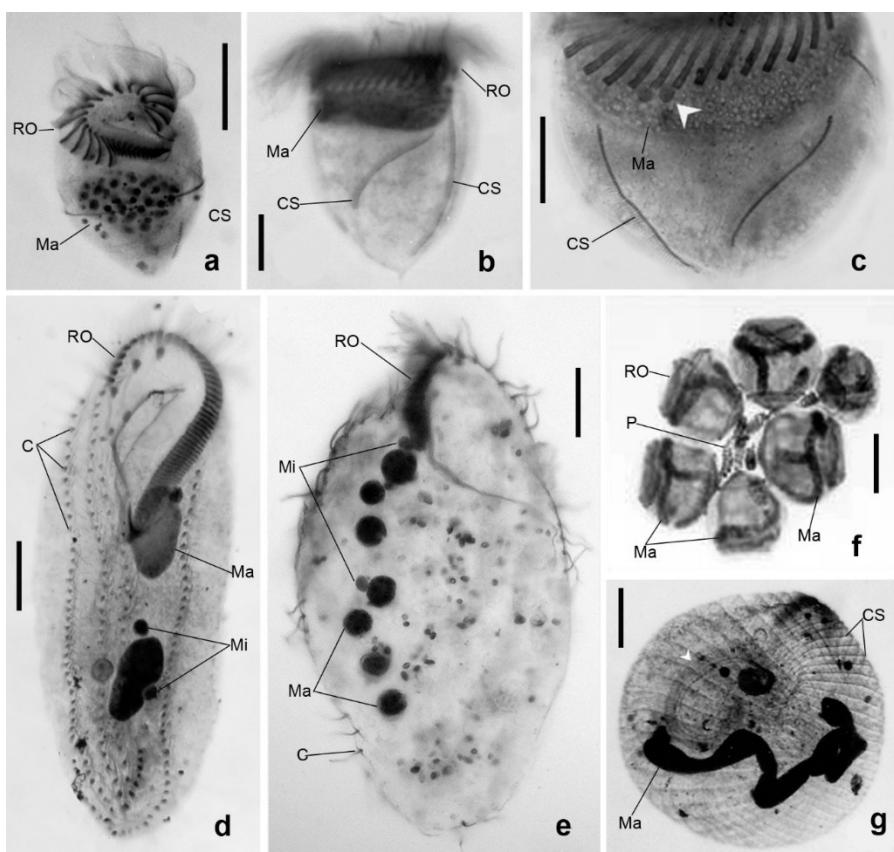


Fig. 3.17. Morfología de los núcleos de distintas especies de ciliados, impregnadas con Protargol.

a. *Limnostrombidium pelagicum* (Spirotrichea) con un solo nódulo macronuclear elipsoidal. b, c. *Pelagostrobilidium wilberti* (Spirotrichea) con un macronúcleo en forma de "C" horizontal y dos micronúcleos ovoides (c, punta de flecha). d. *Apoamphisiella vernalis* (Spirotrichea) con dos nódulos macronucleares elipsoidales y varios micronúcleos ovoides. e. *Deviata rositae* (Spirotrichea) con varios nódulos macronucleares y varios micronúcleos ovoides. f. *Vorticella* sp. (Oligohymenophorea) con un macronúcleo en forma de "J". g. *Stentor roeselli* (Heterotrichaea) con un macronúcleo vermiforme; la punta de flecha indica la región oral; célula contraída por el método de fijación. C, cirros; CS, cinetias somáticas; Ma, macronúcleo; Mi, micronúcleo; P, pedúnculo; RO, región oral. Modificado de: a, Küppers et al. (2006a); b, c, Küppers et al. (2006b); e, Küppers et al. (2007); g, Küppers (2008); d, f, material propio.

Escalas: 30 µm (a, d, f), 20 µm (b, c, e), 100 µm (g).

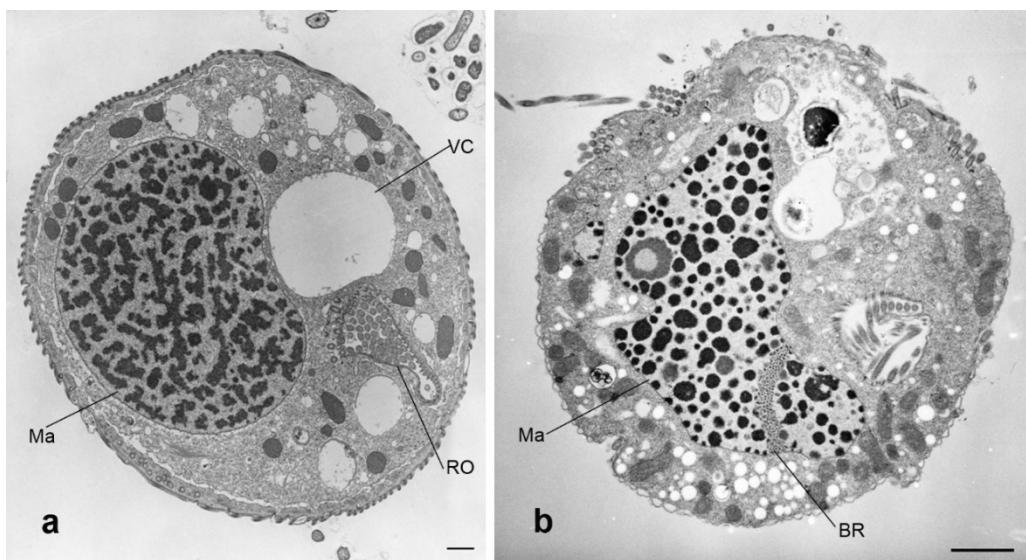


Fig. 3.18. Ultraestructura del macrónucleo en sección transversal, con microscopía electrónica de transmisión. **a.** *Opercularia coarctata* (*Oligohymenophorea*), célula contraída. **b.** *Halteria grandinella* (*Spirotrichea*) al inicio de la replicación del material nuclear durante la división celular. BR, banda de replicación; Ma, macrónucleo; RO, región oral; VC, vacuola contráctil. Modificado de fotografías originales de R. Allen <http://www.cellimagelibrary.org/images/9808>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/12322>. Escalas: 1 µm (a), 2 µm (b).

Otros orgánulos e inclusiones citoplasmáticas

El **glicógeno** es almacenado frecuentemente como producto de reserva. Los **liposomas** acumulan lípidos y son comunes en el citoplasma de ciliados histiófagos, que se alimentan de los tejidos de otros organismos muertos. Los productos finales del metabolismo de purinas y pirimidinas se acumulan como **inclusiones cristalinas** en el citoplasma de algunos ciliados.

Cubiertas extracelulares

Algunos ciliados presentan una cubierta externa o **loriga**. Esto es característico de los tintínidos pero también se da en muchos otros grupos, como en otros espirotricos, peritricos, heterotricos, suctarios, etc. La forma de las lorigas es muy diversa. En general poseen una sola abertura, pero en algunos casos puede haber más de una; puede estar adherida a un sustrato o bien ser transportada por el ciliado mientras nada libremente. Además, pueden ocupar la loriga de manera temporal.

La naturaleza y formación de las lorigas también es variable y, en general, ha sido poco estudiada. Pueden ser calcáreas, proteináceas o de mucopolisacáridos, incluyendo quitina, seudoquitina y tectina. También pueden aglutinar material de origen exógeno, como granos de arena, frústulos de diatomeas, cocolitos de coccolitofóridos y detritos (Fig. 3.19). En algunos casos el material que forma las lorigas o la matriz en la que se aglutan partículas exógenas, es secretado por los mucocistos del córtex. En otros casos, se diferencian a modo de glóbulos constitutivos en el retículo endoplasmático y se transportan a la periferia celular donde son secretados al exterior.

En los **tintínidos** (Fig. 3.19a-c), que son organismos mayormente marinos y planctónicos, las lorigas pueden ser **aglutinadas** o **hialinas**. En el primer caso, se aglutan partículas minerales en una matriz orgánica. Entre las partículas que se aglutan se pueden mencionar frústulos de diatomeas, cocolitos de coccolitofóridos, partículas arenáceas, etc. Las lorigas aglutinadas son más comunes en especies que habitan zonas costeras, mientras que las hialinas dominan en el

hábitat pelágico. Existen varios factores que influyen en la formación de las lorigas, como la cantidad y disponibilidad en el ambiente de los materiales necesarios para su construcción, las condiciones ambientales al momento de formación de las lorigas (temperatura, salinidad, etc.) y el ciclo celular. Durante la división celular, una de las células retiene la loriga parental (el opisthe) y la otra célula hija (el proter) forma una nueva. Los tintínidos pueden abandonar sus lorigas bajo determinadas condiciones, pero construyen una nueva en pocos minutos (aglutinadas) o en horas (hialinas). Las ciliadas somáticas tienen un papel fundamental en la formación de las lorigas, ya que moldean la sustancia orgánica que secreta la célula para su construcción y transportan los materiales hacia distintas regiones de la loriga en formación.

Agatha *et al.* (2012) y Agatha & Bartel (2022) proveen un detallado análisis sobre características ultraestructurales, formación y evolución de las lorigas de tintínidos.

Otro tipo de cubierta extracelular se da en el género *Lepidotrichelophyllum* (Litostomatea), que posee **escamas o espículas** epicorticales de naturaleza orgánica, embebidas en una cubierta mucosa.

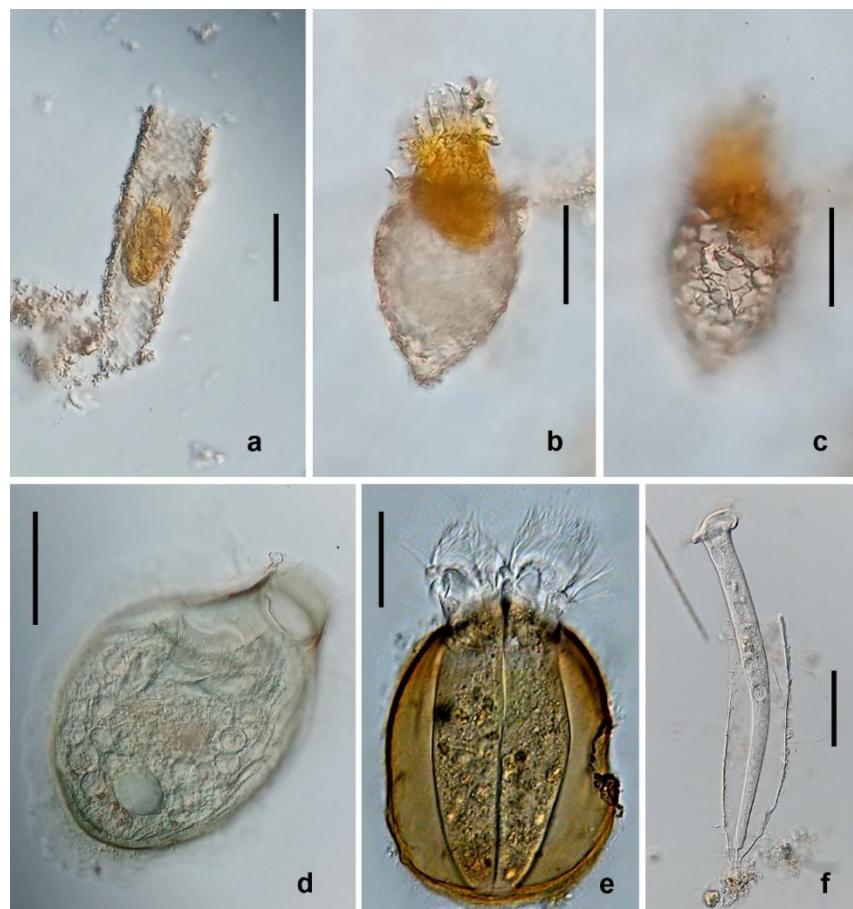


Fig. 3.19. Imágenes con contraste diferencial de interferencia de cubiertas extracelulares de algunos ciliados, observadas en células fijadas con Lugol (a-c) y en vivo (d-f). **a.** *Tintinnidium* (Spirotrichea) con loriga aglutinada membranosa, la célula está retraída dentro de la loriga. **b, c.** *Tintinnopsis* (Spirotrichea) con loriga aglutinada rígida. **d.** *Folliculina* (Heterotricheia) con loriga proteinácea, la célula está contraída dentro de la loriga. **e.** *Platycola* (Oligohymenophorea) con loriga proteinácea impregnada de sales de hierro. **f.** *Thuricola* (Oligohymenophorea) con loriga proteinácea. a-d, f: material propio; e: con permiso de uso de © Michael Plewka, www.plingfactory. Escalas: 50 µm (a, d, f), 30 µm (b, c, e).

Estructuras de adhesión

La región posterior de algunos ciliados puede especializarse como una estructura de fijación. En *Stentor*, la región posterior posee procesos radiales que lo fijan al sustrato. Muchos

representantes de Phyllopharyngea poseen un **podito** especializado que contiene vesículas secretoras que aparentemente intervienen en la sujeción temporal al sustrato (Fig. 3.46d).

La estructura de adhesión más compleja se encuentra en *Trichodina*, que es un peritrico mobilino (Oligohymenophorea), que posee un **disco de fijación** con un anillo de dentículos escleroproteicos articulados. Estos dentículos varían en número y forma según las especies, por lo que tienen importancia taxonómica (Fig. 3.20). Algunas especies de *Trichodina* son epibiontes de *Hydra* de agua dulce y otras son simbiontes en la epidermis o branquias de peces.

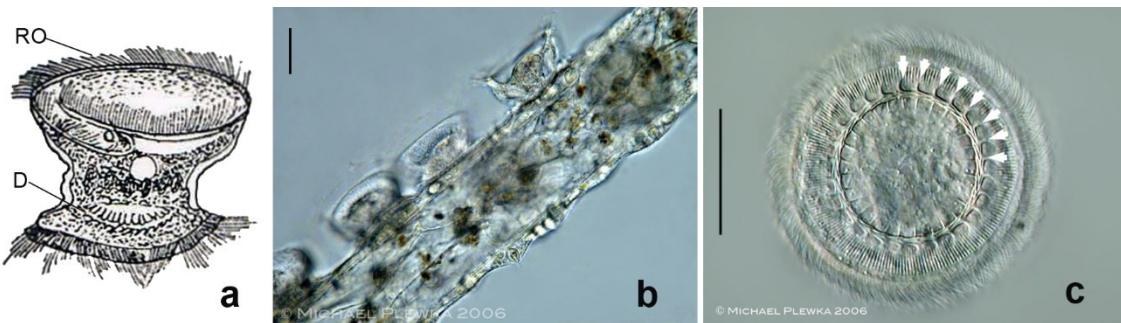


Fig. 3.20. Estructura de fijación en *Trichodina* (Oligohymenophorea, Peritrichia, Mobilina). a. Esquema de una célula de *Trichodina pediculus* en vivo. b. Vista lateral de *Trichodina* sobre un tentáculo de *Hydra*. c. Vista del disco de fijación (las flechas señalan los dentículos). RO, región oral; D, disco de fijación.
a: modificado de Kahl (1935); b, c: con permiso de uso de © Michael Plewka, www.plingfactory.com. Escalas: 30 µm.

Movimiento

Los ciliados se desplazan mediante el batido de sus cílios o mediante la contracción de toda o parte de la célula. El movimiento ocurre frente a determinados estímulos (químicos y/o mecánicos), ante la presencia de presas, depredadores, para la conjugación o en respuesta a la luz o la gravedad. También presentan movimientos que no implican desplazamiento, como la ciclosis. Se pueden mencionar los siguientes tipos de movimientos:

Movimiento ciliar

El movimiento ciliar consta de dos fases, un golpe efectivo y otro de recuperación. Durante el **movimiento o golpe efectivo**, cada cilia bate totalmente extendida, ejerciendo una fuerza máxima sobre el líquido circundante. Durante el **movimiento o golpe de recuperación**, la cilia se dispone muy cercana a la superficie celular, casi paralela a ésta, y retorna a su posición original minimizando la resistencia viscosa (Fig. 3.21a). Durante el golpe efectivo, la cilia mueve el agua a su alrededor de un punto a otro y el ciliado se mueve en dirección opuesta al batido ciliar (fase de propulsión), mientras que durante la recuperación no hay movimiento neto de agua.

El movimiento de todas las cílias está acoplado hidrodinámicamente. Es decir, que el movimiento de fluido generado por una cilia influye el ciclo de batido de la cilia adyacente, el cual, en tanto, influencia el movimiento de su cilia vecina y así sucesivamente. De esta manera, las cílias de hileras o cinetias adyacentes batan de forma casi sincrónica, mientras que las de una misma hilera, lo hacen de forma secuencial. El batido de las cílias de hileras vecinas está levemente desfasado y este patrón de movimiento que se asemeja al de las olas se conoce como **ondas metacronales**. El acoplamiento y coordinación hidrodinámicos de las cílias depende de la viscosidad del medio, de su posición respecto al plano de batido, de su longitud y de la distancia entre ellas. En *Paramecium*, por ejemplo, la orientación de batido es inclinada respecto del eje longitudinal de la célula, dando como resultado una natación helicoidal. Las cílias muy próximas, tales como las cílias orales y cirros, se mueven mucho más coordinadas o sincronizadas, como si fueran una unidad morfológica.

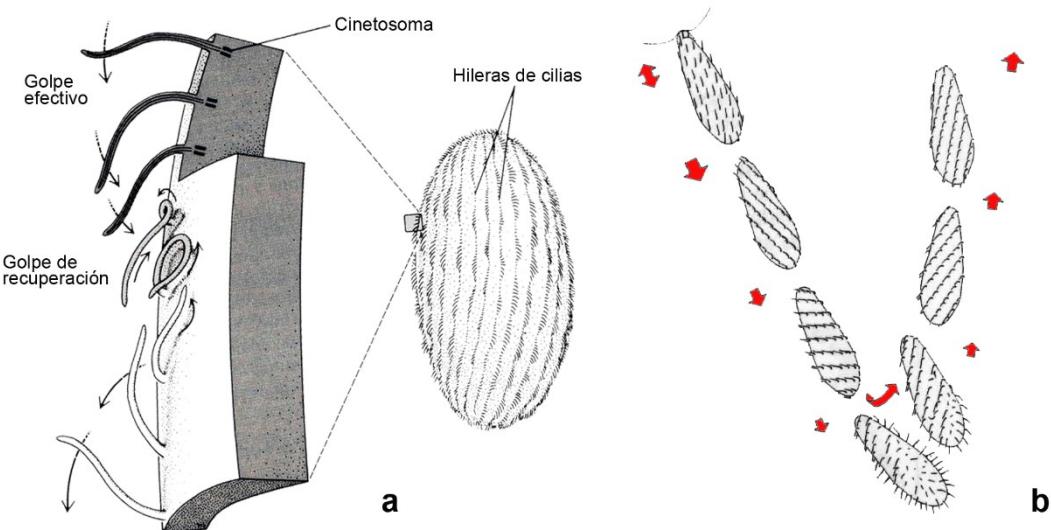


Fig. 3.21. Esquemas del movimiento ciliar. **a.** Golpe efectivo y golpe de recuperación. **b.** Respuesta de evasión en *Paramecium*. El tamaño de las flechas indica la velocidad y el sentido de la natación.

Modificado de: a, Ruppert & Barnes (1996); b, Machemer & De Peyer (1977).

La dirección del batido ciliar y el movimiento de las ondas metacronales están controlados no solo por la orientación de la cinética sino también por el movimiento de iones, principalmente Ca^{2+} . En algunos casos, puede ocurrir un cambio en el sentido del batido efectivo, como en *Paramecium*, donde se observa una **reacción de evasión** (Fig. 3.21b). Frente a alguna barrera en el medio, nada repentinamente en sentido contrario, se detiene, tambalea y nada nuevamente en otra dirección. Al tomar contacto con una barrera, ocurre una despolarización de la membrana plasmática, causando un cambio en la permeabilidad de Ca^{2+} en la membrana ciliar y consecuentemente, provocando el ingreso repentino de Ca^{2+} a la cilia. Esto resulta en la reorientación del batido efectivo de las cílias y la célula nada hacia atrás. Inmediatamente, el Ca^{2+} es bombeado fuera del citoplasma, provocando una reorientación gradual de las cílias y una vez que el nivel intracitoplasmático de Ca^{2+} vuelve a ser normal, la célula nada en otra dirección. Aparentemente, existen canales de Ca^{2+} en la membrana de la base de las cílias. También se ha propuesto que el Ca^{2+} es almacenado en el interior de los alvéolos corticales, de manera que actuarían como repositorios de Ca^{2+} .

Movimiento contráctil

Existen unas estructuras fibrilares en el córtex que se relacionan o rodean a los cinetosomas, compuestas por microfilamentos similares a los de actina. Los espirotricos, como *Stentor* y *Spirostomum*, poseen paquetes bien desarrollados de microfilamentos corticales y subcorticales, orientados longitudinalmente respecto del eje mayor de la célula, llamados **mionemas**. Estas estructuras contráctiles acortan la célula y la extensión subsecuente del organismo ocurre gracias a microtúbulos postciliares solapados (Fig. 3.22).

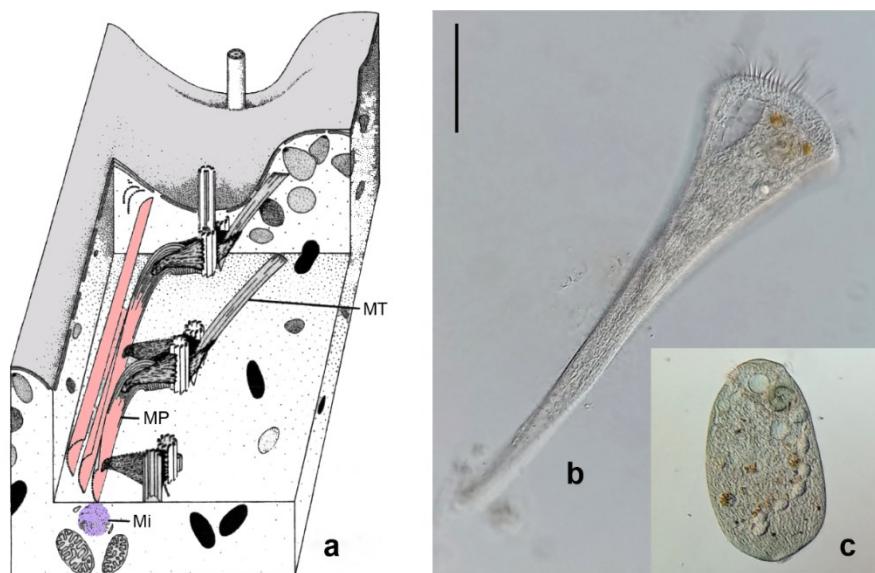


Fig. 3.22. Estructuras contráctiles en *Heterotrichia*. **a.** Esquema del córtex de *Folliculina*. **b, c.** *Stentor spp.* extendido (b) y contraído (c). *Mi*, mionema; *MP*, microtúbulos postciliares; *MT*, microtúbulos transversos. Modificado de: a, Mulisch et al. (1981). b, c, material propio. Escala: 100 μm .

Los peritricos sésiles, como *Vorticella*, se adhieren a un sustrato mediante un pedúnculo que posee una estructura proteica y contráctil en su interior, denominada también mionema o **espasmonema**. Las proteínas constitutivas de estos microfilamentos contráctiles son las espasminas y centrinas, dependientes de Ca^{2+} para la contracción. El material extracelular que conforma el pedúnculo es muy elástico y antagónico al espasmonema, extendiendo el pedúnculo luego de la contracción (Fig. 3.23).

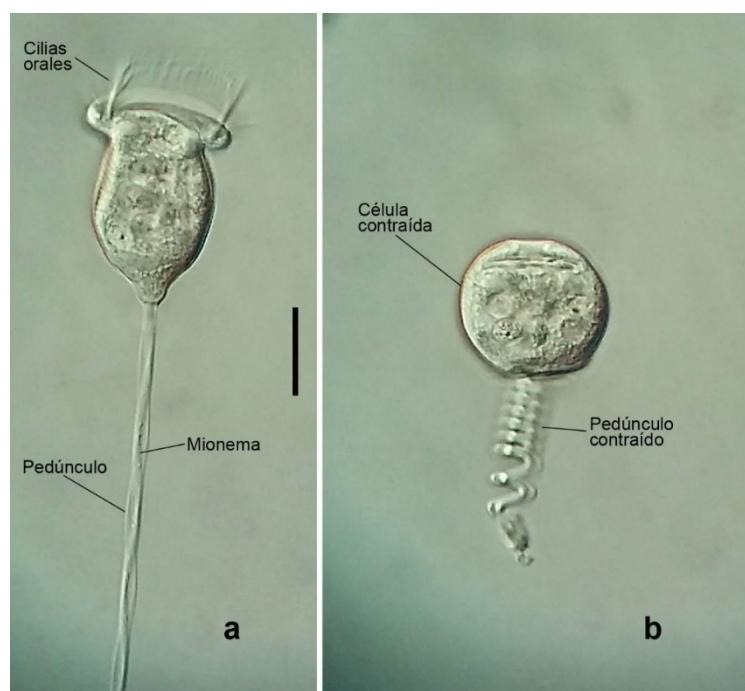


Fig. 3.23. Movimientos contráctiles en *Vorticella* (Oligohymenophorea, Peritrichia). **a.** Célula y pedúnculo extendidos. **b.** Célula y pedúnculo contraídos. a, b, material propio.

Movimientos intracelulares

La **ciclosis** es un movimiento bidireccional, resultante de corrientes citoplasmáticas. En él está implicado el sistema de actina y miosina del citoesqueleto y permite el movimiento de vesículas, orgánulos, vacuolas digestivas, etc.

Alimentación

Los ciliados, en general, obtienen la energía a partir de compuestos orgánicos complejos, es decir que son **heterótrofos**. La mayoría incorpora materiales sólidos por fagocitosis y este tipo de alimentación se denomina **fagótrofa u holozoica**. Algunas especies (principalmente parásitas o comensales) incorporan nutrientes orgánicos e inorgánicos disueltos, por ósmosis a través de la membrana plasmática y su alimentación es de tipo **osmótrofa o saprozoica**. Existen especies **mixótrofas** que combinan la fagotrofia con la fotosíntesis, debido a que alojan en su citoplasma algas endosimbiontes o porque retienen temporalmente los plástidos funcionales de las algas de las que se alimentan.

Salvo pocas excepciones, los ciliados poseen una región especializada del córtex para la ingestión y para la egestión por exocitosis, la región oral y el citopigio o citoprocto, respectivamente.

Adquisición del alimento

Los ciliados acceden al alimento por filtración o por intercepción directa.

Los **filtradores** generan una corriente de agua y las partículas de alimento quedan retenidas en un filtro. Las cílias orales son las responsables de generar esta corriente y de actuar como tamices, seleccionando el tamaño del alimento que va a ser ingerido. La eficiencia de filtración es mayor en organismos sésiles, que viven permanentemente asociados a un sustrato (*Vorticella*) o temporalmente mientras se alimentan (*Euplotes*, *Pleuronema*). Existen dos tipos de mecanismos de filtración, corriente arriba (*upstream filtration*) y corriente abajo (*downstream filtration*). La **filtración corriente arriba** es característica de Spirotrichea y Colpodea. En estos ciliados, las policinétidas de la zona adoral, ubicadas en la región oral izquierda, no sólo generan las corrientes de agua, sino que también filtran las partículas de alimento. Éstas quedan retenidas entre policinétidas vecinas y se concentran hacia la región del citostoma, a medida que se bombea agua fuera de la cavidad oral. Las partículas de menor tamaño no son retenidas mediante este mecanismo de filtración. En la **filtración corriente abajo**, la corriente de agua es generada también por las policinétidas pero las partículas alimenticias quedan retenidas en la ciliatura paroral que actúa como un filtro. La ciliatura paroral (generalmente compuesta por dicinétidas) está conformada por cílias paralelas muy juntas, ubicadas en el margen derecho de la cavidad oral. Este tipo de filtración es común en Oligohymenophorea (Fig. 3.24).

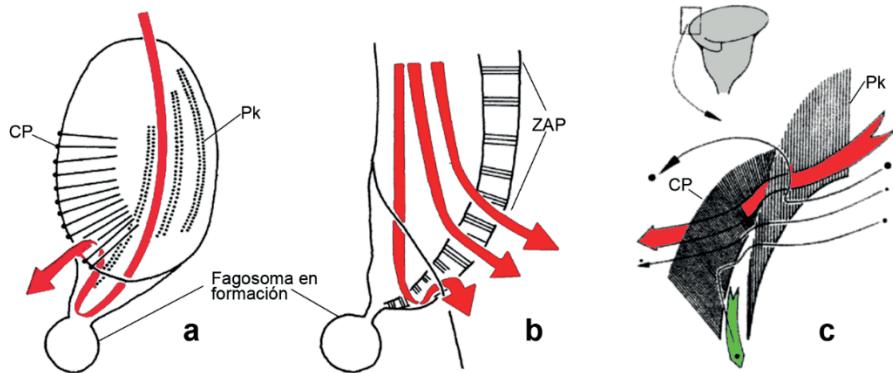


Fig. 3.24. Esquemas sobre mecanismos de filtración. **a.** Filtrador corriente abajo. **b.** Filtrador corriente arriba. **c.** Mecanismo de filtración corriente abajo en Peritrichia (*Oligohymenophorea*), donde las cilias orales seleccionan el tamaño de partículas que serán direccionadas hacia el citostoma.

CP, ciliatura paroral; Pk, policinétidas; ZAP, zona adoral de policinétidas.

Modificado de: a, b, Fenchel (1980); c, Liebsch (1983).

En el tipo de alimentación por **intercepción directa**, a medida que el ciliado se desplaza intercepta el alimento en la superficie celular y luego lo fagocita. Depende, en gran parte, de la movilidad del ciliado y del tamaño de las presas. Ocurre generalmente en ciliados depredadores o raptoriales de las clases Prostomatea y Litostomatea.

Un caso particular es el de los suctorios (*Phyllopharyngea*), que son mayormente sésiles e interceptan a sus presas móviles mediante sus tentáculos.

Diversidad de estructuras orales y estrategias de alimentación

La **región oral** puede ser apical, subapical, ecuatorial e incluso, en algunos casos, situarse en el extremo posterior de la célula. La ingestión del alimento ocurre en un sitio específico, denominado **citostoma-citofaringe**. El citostoma está constituido solamente por una unidad de membrana y es el sitio de formación de la vacuola digestiva. La citofaringe es una estructura microtubular que facilita el paso de la vacuola digestiva hacia el citoplasma. En líneas generales, este complejo citostoma-citofaringe puede ser **superficial** y estar rodeado simplemente por cillas más largas (Figs. 3.25a, 3.26a), puede estar **precedido por una invaginación** libre de cillas o tapizada por cillas con la misma organización que las somáticas (Fig. 3.25b, d), o bien, el citostoma-citofaringe puede estar en el interior de una **cavidad oral** en la que se encuentran cillas especializadas que facilitan la obtención del alimento, como **policinétidas y ciliatura paroral**, generalmente conformada por una hilera de dicinétidas (Figs. 3.25c, e-g, i-k, 3.26g-t). Cuando la ciliatura oral asoma por fuera de la cavidad y se dispone también en la región anterior de la célula, se lo denomina **peristoma** (Figs. 3.25g, i, j, 3.26h, n, p-t).

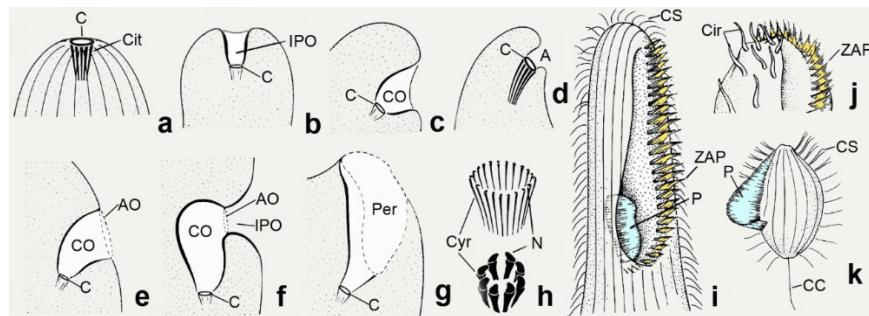


Fig. 3.25. Esquemas de la región oral. **a.** Superficie apical. **b, d.** Precedida por una invaginación preoral, tapizada de cilias somáticas (**b**) o sin cilias (**d**). **c, e-g.** Cavidad oral con cilios especializados, que pueden asomar por fuera de ella y formar un peristoma (**g**). **h.** Cyrtos. **i.** Región oral con zona adoral de policinétidas (izquierda) y ciliatura paroral (derecha). **j.** Región anterior de un hipotrico con policinétidas orales y cirros somáticos. **k.** Región oral con ciliatura paroral muy conspicua. **A**, atrio; **AO**, abertura oral; **C**, citostoma; **Cir**, cirro; **Cit**, cifotaringe; **Cyr**, cyrtos; **CC**, cilia caudal; **CS**, cinetia somática; **CO**, cavidad oral; **IPO**, invaginación preoral; **N**, nematodesmos; **P**, ciliatura paroral; **Per**, peristoma; **ZAP**, zona adoral de policinétidas. Modificado de Corliss (1979).

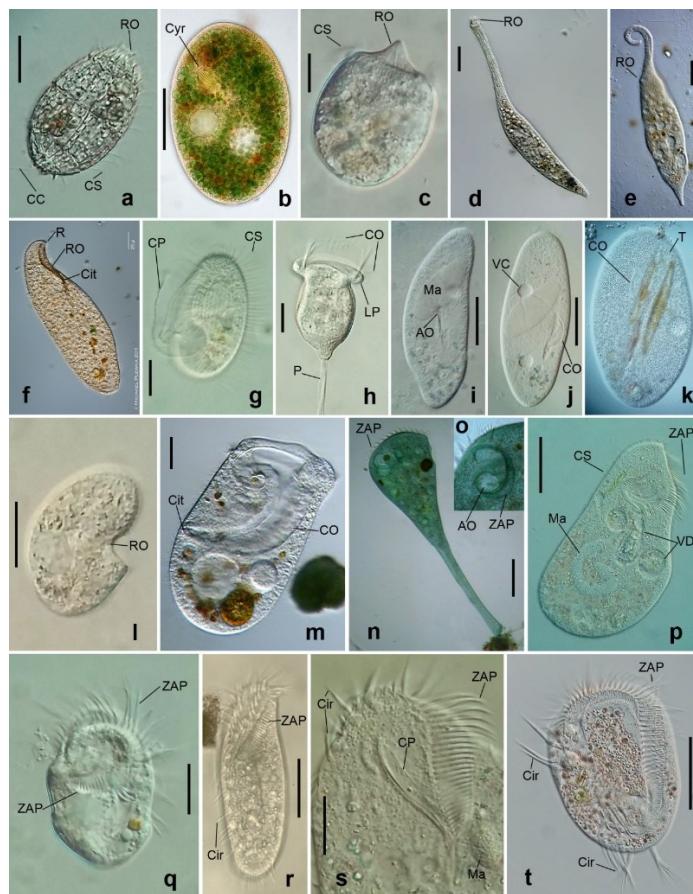


Fig. 3.26. Organización de la región oral en distintos grupos de ciliados. **a.** Coleps (Prostomatea), con región oral apical, bordeada de cilias más largas. **b.** Nassula (Nassophorea), con región oral subapical y cyrtos (cifotaringe reforzada con nematodesmos). **c.** Monodinium (Litostomatea), con probóscide armada con extrusomas ofensivos (toxicistas y pexicistas). **d.** Lacrymaria (Litostomatea), con citostoma en el extremo de una probóscide extensible y retráctil, con extrusomas ofensivos. **e.** Dileptus (Litostomatea), con región oral en la base de una trompa con extrusomas ofensivos. **f.** Loxodes (Karyorelictea), con región oral precedida por un rostro. **g.** Pleuronema (Oligohymenophorea), con ciliatura paroral conspicua en forma de velo. **h.** Vorticella (Oligohymenophorea), con peristoma bordeado por ciliatura oral (haplocinetia y policinética) y cilios somáticos ausentes. **i, j.** Paramecium (Oligohymenophorea), con ciliatura oral que no asoma por fuera de la cavidad oral, precedida por una invaginación tapizada de cilias.

somáticas. **k.** *Frontonia* (*Oligohymenophorea*), con ciliatura oral que no asoma por fuera de la cavidad oral. **l.** *Colpoda* (*Colpodea*), con cavidad oral poco profunda, precedida por una invaginación. **m.** *Bursaridium* (*Colpodea*), con cavidad oral profunda y curvada, con el citostoma en su extremo derecho. **n.** *Stentor* (*Heterotrichaea*), con zona adoral de policinétidas espiralada, que se extiende por fuera de la cavidad oral en la región anterior de la célula (peristoma), y numerosas hileras de cílios somáticas. **o.** Magnificación de la región oral de *Stentor*. **p.** *Climacostomum* (*Heterotrichaea*), con zona adoral de policinétidas, vacuola digestiva en formación en la región citostomial de la cavidad oral y numerosas hileras de cílios somáticas. **q.** *Proicingulum* (*Spirotrichea*), con zona adoral de policinétidas y cílios somáticas reducidas. **r.** *Caudiholosticha* (*Spirotrichea*), con zona adoral de policinétidas e hileras de cirros. **s.** Magnificación de la región oral de *Rigidocortex* (*Spirotrichea*), con zona adoral de policinétidas, ciliatura paroral y cirros somáticos. **t.** *Euplates* (*Spirotrichea*), con zona adoral de policinétidas y grupos de cirros somáticos. AO, abertura oral; Cit, citostoma-citofaringe; Cir, cirros; Cyr, cyrtos; CC, cilia caudal; CO, cílios orales; CP, ciliatura paroral; CS, cílios somáticas; LP, labio peristomial; Ma, macrónucleo; P, pedúnculo; R, rostro; RO, región oral; T, tricocistos; VC, vacuola contráctil; VD, vacuolas digestivas; ZAP, zona adoral de policinétidas. a, c, g-l, p-t: material propio; b, d-f, m-o: con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com). Escalas: 20 µm (a-c, f-h, l, m, q, s), 50 µm (d, e, i-k, p, r, t), 200 µm (n).

Entre los ciliados con una región oral simple, se pueden mencionar a representantes de **Litostomatea** y **Prostomatea** (Fig. 3.26a, c-e), en los que cada hilera de cílios somáticas presenta una dicinética en la región anterior. Uno de los cinetosomas de esta dicinética porta una cilia más larga, de modo que la región oral queda rodeada por un anillo de cílios largas. También presentan cílios periorales en forma de alfiler, que probablemente intervienen en la percepción del alimento. La citofaringe (o *rhabdos*) está, además, soportada por microtúbulos adicionales (bandas de microtúbulos transversos en Litostomatea y de microtúbulos postciliares en Prostomatea). Los ciliados con este tipo de ciliatura oral simple suelen presentar extrusomas especializados en inmovilizar y capturar a las presas, como toxicistas, y son depredadores de otros ciliados, flagelados, pequeños metazoos y algas (Fig. 3.26c-e). El tipo de alimentación raptorial es característico de Litostomatea. La relación depredador-presa puede ser específica, es decir, que el depredador reconoce y selecciona a la presa (por ejemplo, *Didinium nasutum* y varias especies de *Paramecium*), o no específica cuando el depredador se alimenta de presas al azar (por ejemplo, *Lacrymaria olor*). Una de las estrategias más complejas se da entre *Didinium nasutum* y *Paramecium*. *Didinium* presenta una probóscide con un aparato faríngeo complejo, equipado con dos tipos de extrusomas, poxicistas y toxicistas. Los poxicistas adhieren e inmovilizan a la presa mientras que los toxicistas la matan y comienzan la citólisis. La presa, en este caso, tiene un tamaño mucho mayor que el depredador. El aparato faríngeo de *Didinium* se ensancha y engloba a *Paramecium* de forma “plegada” para incorporarlo en una vacuola digestiva (Fig. 3.27). Más detalle sobre la captura e ingestión de *Paramecium* por parte de *Didinium* puede consultarse en Wessenberg & Antipa (1970).

Algunos prostomados, como *Coleps*, son histiófagos (Fig. 3.26a). Es un tipo de alimentación raptorial en la cual el ciliado se alimenta de tejidos de organismos moribundos o muertos.

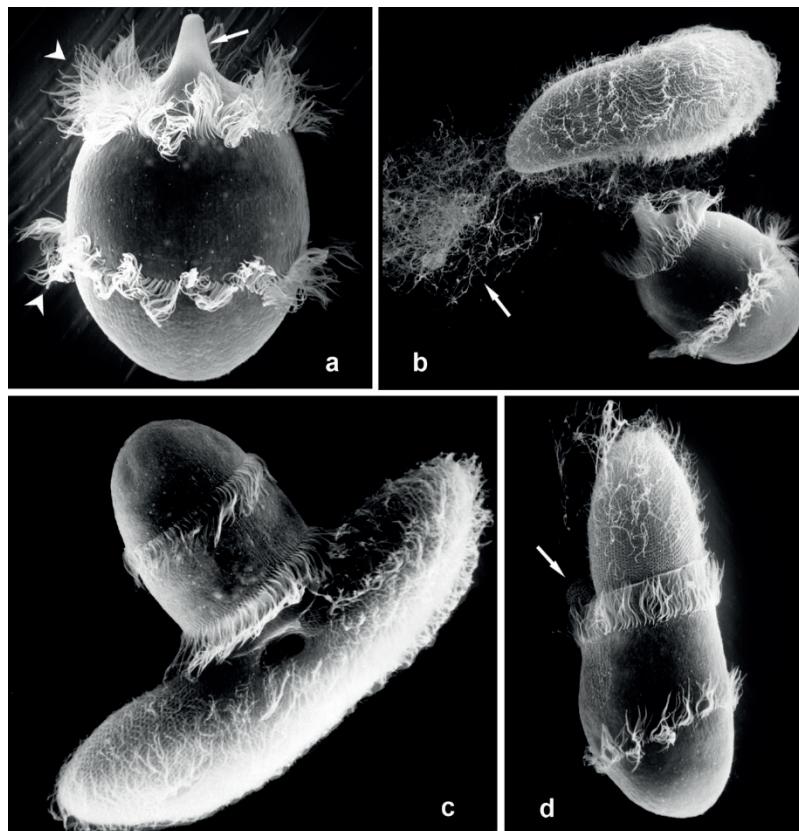


Fig. 3.27. Imágenes de *Didinium nasutum* alimentándose de *Paramecium sp.*, con microscopía electrónica de barrido **a.** *D. nasutum*, con dos bandas de cílios somáticos (puntas de flecha) y probóscide cargada de extrusomas ofensivos (flecha). **b.** *D. nasutum* ataca a *Paramecium sp.*, que descarga sus tricocistos defensivos (flecha). **c.** Inicio de la ingestión de *Paramecium sp.* por parte de *D. nasutum*. **d.** La probóscide de *D. nasutum* se expande y *Paramecium sp.* es incorporado de forma “plegada” (flecha) en una vacuola digestiva en formación. Modificado de fotografías originales de G. Antipa <http://www.cellimagelibrary.org/images/39251>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/22781>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/39247>, <http://www.cellimagelibrary.org/images/21995>.

En **Nassophorea** se encuentran policinétidas periorales y en microtorácidos y nasúlidos, particularmente, la citofaringe es una estructura más compleja que está soportada por varillas de microtúbulos o **nematodesmos** con una disposición particular. Suelen alimentarse de diatomeas y filamentos de algas y cianobacterias, que ingieren y fragmentan mediante el complejo aparato faríngeo (Figs. 3.26b, 3.28).

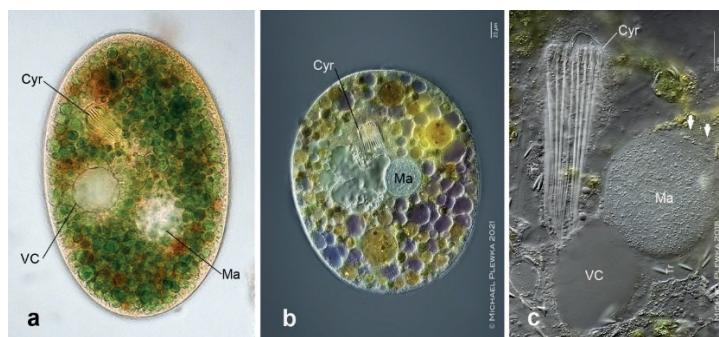


Fig. 3.28. Región oral de *Nassula* (Phyllopharyngea). **a, b.** Célula con vacuolas digestivas repletas de algas, lo cual le otorga su coloración particular. **c.** Magnificación de la citofaringe o cyrtos. Cyr, cyrtos; Ma, macrónucleo; VC, vacuola contráctil. **a-c,** con permiso de uso de © Michael Plewka, www.plingfactory.com.

Los **Oligohymenophorea** son principalmente filtradores, bacterívoros, en los que el citostoma-citofaringe se encuentra en el interior de una invaginación o cavidad oral que presenta cilias especializadas, conformadas por tres policinétidas y ciliatura paroral (compuesta por dicinétidas). Las policinétidas generan las corrientes de agua y las ciliaturas parorales filtran el alimento (filtradores corriente abajo). Las cilias orales pueden asomar por fuera de la cavidad oral y extenderse por el extremo anterior de la célula, constituyendo un peristoma (Fig. 3.26g-k). Los **peritrichos**, como *Vorticella*, poseen una cavidad oral en forma de embudo (infundíbulo), donde se encuentran el citostoma y tres policinétidas acompañadas de la ciliatura paroral (denominada haplocinética en este grupo en particular). Una de las policinétidas y la ciliatura paroral asoman por fuera de la cavidad y se disponen bordeando la región peristomial. El movimiento de las policinétidas conduce el agua hacia el interior de la cavidad oral y el alimento queda retenido por la ciliatura paroral, de modo que ingresa una suspensión concentrada de partículas de alimento. Estos ciliados están especializados en alimentarse de partículas relativamente pequeñas (menores a 0,3 µm) (Figs. 3.26h, 3.29).

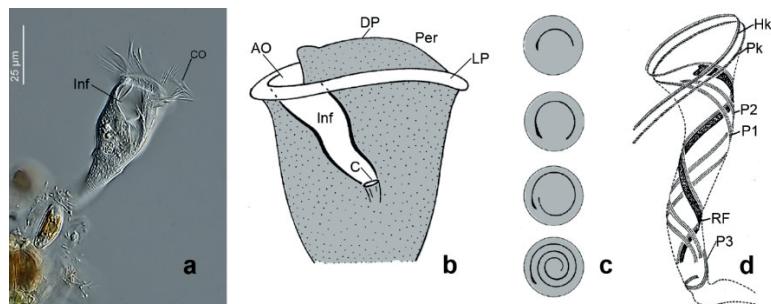


Fig. 3.29. Región oral en Peritrichia (Oligohymenophorea). **a.** *Scyphidia* (Peritrichia, Sessilina) en vivo, con contraste diferencial de interferencia. **b.** Esquema mostrando que el citostoma se encuentra en el interior de una cavidad oral profunda o infundíbulo, con forma de embudo; las cilias orales se ubican en el infundíbulo, asoman por fuera de dicha cavidad y recorren el extremo anterior de la célula, en la región peristomial. **c.** Esquemas en vista apical del disco peristomial, mostrando la complejidad de la ciliatura oral en peritrichos mobilinos. **d.** Esquema general de la infraciliatura en el infundíbulo y región peristomial de peritrichos; la haplocinetia y una policinética (P1) recorren el peristoma de forma paralela. En el interior del infundíbulo, además, se encuentran otras dos estructuras orales (P2, P3). AO, abertura oral; C, citostoma; DP, disco peristomial; FR, retículo filamentoso; Hk, haplocinetia (conformada por dicinétidas); Inf, infundíbulo; P1-P3, policinétidas 1 a 3; Per, peristoma; Pk, policinétidas. **a,** con permiso de uso de © Michael Plewka, www.plingfactory.com; **b-d,** modificado de Corliss (1979).

Los **Spirotrichea** y **Heterotricheea** tienen numerosas policinétidas (más de tres), conformando una **zona adoral de policinétidas**, que se dispone de forma espiralada desde el interior de la cavidad oral donde se encuentra el citostoma y asoman por fuera de la misma, recorriendo el extremo anterior de la célula (peristoma). Las policinétidas están acompañadas por ciliatura paroral, cuya estructura varía entre los distintos grupos. Esta disposición de las cillas orales le da el nombre a la clase Spirotrichea. Los spirotricos y heterotricos son filtradores corriente arriba y utilizan las cillas de las policinétidas para crear las corrientes de agua y para filtrar el alimento, que va desde bacterias y ciliados hasta pequeños metazoos (Fig. 3.26n-t).

Los **Colpodea** son filtradores corriente abajo. Generan las corrientes de agua mediante las cillas orales que se encuentran en la zona izquierda de la cavidad oral y filtran el alimento con las cillas de la región derecha. Algunos géneros como *Bursaria*, presentan una zona adoral de policinétidas similar a la de Spirotrichea, pero la estructura de las policinétidas es diferente (Fig. 3.26l, m).

En **Phyllopharyngea** la región oral es muy diversa, por lo que solo se mencionan algunos ejemplos. Los cirtofóridos, como *Chilodonella* y *Trithigmmostoma*, poseen una citofaringe tubular o **cyrtos**, reforzada por bandas microtubulares (*nematodesmos, phyllae*), similar a la de los nasofóreos. Estos ciliados, por lo general, son dorsoaplanados y la ciliatura está mayormente restringida a la región ventral de la célula. La ciliatura oral es una simple diferenciación en cillas preorales y circumorales (Fig. 3.30a).



Fig. 3.30. Ejemplos de alimentación en la clase Phyllopharyngea, *en vivo*, con contraste diferencial de interferencia. **a.** *Trithigmmostoma* (Cyrtophoria), con citofaringe reforzada por bandas de microtúbulos (*phyllae*), alimentándose de una diatomea pennada. **b.** *Podophrya* (Suctoria), con una presa (otro ciliado) capturada por sus tentáculos capitados (flecha). D, diatomea; Cyr, cyrtos; Ten, tentáculos.

a, b, con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com).

Los suctarios, otro grupo dentro de Phyllopharyngea, carecen de cillas en su estado vegetativo o trofonte y poseen numerosos **tentáculos** con extrusomas en sus extremos capitados, mediante los que capturan e inmovilizan a las presas (Fig. 3.30b). Cuando la presa toma contacto con el tentáculo, los haptocistos se disparan y perforan la membrana de la presa. Se sabe que estos extrusomas contienen fosfatasa ácida y a medida que ocurre fusión de las membranas de la presa y del ciliado, el contenido citoplasmático de la presa fluye a través del tentáculo. Los tentáculos están conformados internamente por un cilindro de dos anillos de microtúbulos y microfilamentos de actina. Cuando la presa es capturada, los microtúbulos se mueven hacia la periferia del tentáculo, ensanchándolo y acortándolo. Al mismo tiempo, una serie de vesículas son transportadas a lo largo de la región periférica del tubo microtubular hacia el extremo del tentáculo, donde se fusionan a su membrana. Este aporte de material permite que la membrana del extremo del tentáculo se invagine por el interior del tubo microtubular y el citoplasma de la presa fluya por el tentáculo. Cuando alcanza la base de éste, la vacuola digestiva se libera en el endoplasma. El transporte del material citoplasmático de la presa a través del tentáculo probablemente se debe a movimientos deslizantes de microtúbulos y no a una

fuerza de succión, como se creía antiguamente. De modo que sería incorrecto describir la alimentación de los suctarios como un proceso de succión. Se considera que los tentáculos de los suctarios son estructuras reminiscentes de canastas citofaríngeas compuestas por cientos de microtúbulos agrupados, conformando una estructura tubular. De este modo, los suctarios presentan múltiples sitios de ingestión de sus presas (polistómicos) (Fig. 3.31).

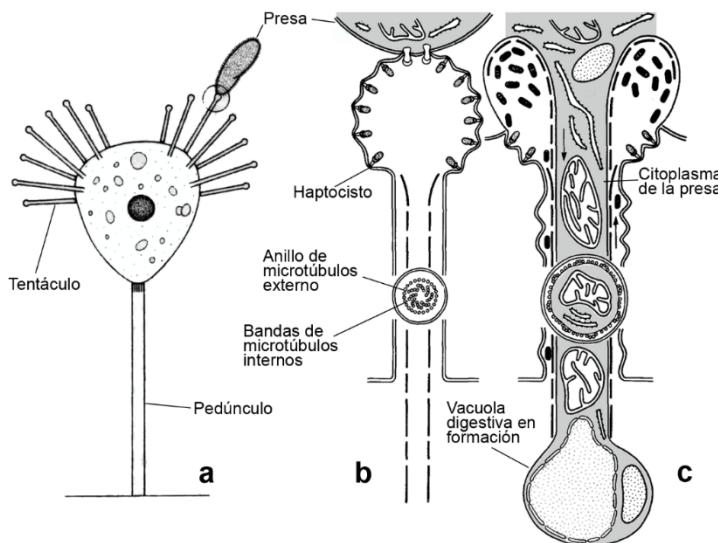


Fig. 3.31. Esquemas de los tentáculos de un suctorio (*Phyllopharyngea*). **a.** Suctorio con una presa capturada por sus tentáculos. **b.** Haptocistos de los tentáculos adhiriendo a la presa. **c.** Citoplasma de la presa (gris) fluyendo por el interior del tentáculo y formación de la vacuola digestiva en su base.

Modificado de: a, Nisbet (1984); b, c, Bardele (1972).

Algunos ciliados, como los **astomados** (Oligohymenophorea), no presentan ningún tipo de región oral. Aparentemente la obtención de nutrientes ocurre en los sacos parasomales por pinocitosis y por transporte activo a través de la membrana plasmática.

Otros ejemplos en cuanto a la diversidad de estructuras orales y la forma en que los ciliados adquieren el alimento, pueden consultarse en Fenchel (1987), Verni & Gualtieri (1997), Hausmann *et al.* (2003), Lynn (2008), Buonano & Ortenzi (2021).

Ingestión, digestión y egestión

La **ingestión** ocurre por endocitosis y por difusión y transporte activo a través de la membrana plasmática que es semipermeable. La **endocitosis**, en general, implica la incorporación de partículas de mayor tamaño y puede darse por pinocitosis o fagocitosis. La **pinocitosis** implica la ingestión de nutrientes disueltos, que se incorporan por invaginación de la membrana plasmática, en pequeñas vesículas o pinosomas que luego en el endoplasma se fusionan a lisosomas. Ocurre en los sacos parasomales. La **fagocitosis** implica la ingestión de material particulado y ocurre específicamente en el citostoma, donde el alimento es incorporado en una vacuola digestiva o fagosoma más voluminoso. Probablemente, el glicocálix interviene en el reconocimiento del alimento y en desencadenar la fagocitosis. Una vez que el alimento es incorporado en el citoplasma, todo el proceso de digestión, absorción y eliminación de desechos ocurre durante el transporte unidireccional de las vacuolas en el citoplasma (ciclosis). En líneas generales, el proceso ocurre de la siguiente manera.

La **vacuola digestiva (VD) o fagosoma** se forma en el citostoma, que es una región del córtex que no presenta alvéolos y solamente está delimitada por una unidad de membrana plasmática. Durante la formación de la vacuola digestiva, se fusionan pequeñas vesículas precursoras a la membrana plasmática en la región citostomial. Estas vesículas provienen del reciclado de vacuolas digestivas que ya han completado la digestión o que sufren alguna

reducción en tamaño durante el proceso de digestión. Una vez que el alimento ha sido incorporado en la vacuola digestiva y ésta se libera en el citoplasma, recibe el nombre de **VDI**. Ocurre una reducción en el volumen de la VDI, por exocitosis de vesículas que reciclan membrana en la región citostomial y, probablemente, también por difusión de agua hacia el citoplasma a través de la membrana de la VDI. Luego se fusionan a la VDI pequeñas vesículas que contienen ácido clorhídrico, denominadas **acidosomas**. La vacuola resultante tiene mayor tamaño y se denomina **fagoacidosoma** o **VDII**. En consecuencia, el pH en el interior de la VDII se reduce considerablemente y proporciona el medio adecuado para que actúen las enzimas líticas de los lisosomas. Esta VDII se reduce en tamaño por exocitosis de vesículas. Posteriormente, se fusionan a la VDII los **lisosomas** que contienen las enzimas líticas y queda conformada la **VDIII**. Esta **VDIII o fagolisosoma** se caracteriza por un rápido aumento de tamaño, hasta alcanzar aproximadamente el diámetro de la VDI y en ella comienza la digestión. Entre las enzimas lisosomales, se han identificado proteasas, lipasas, nucleasas y sacaridasas. En *Paramecium* la digestión se completa en aproximadamente 20 minutos, pero el proceso puede llevar incluso varias horas. A medida que se digiere a la presa, los nutrientes son transportados a distintas partes de la célula. La VDIII se convierte en una **vacuola residual o VDIV** que, una vez que se completan la digestión y la absorción, elimina los desechos al exterior de la célula por exocitosis en un sitio diferenciado del córtex llamado **citopigio** o **citoprocto**. La VDIV se aproxima a esta región, guiada por microtúbulos, y se fusiona con la membrana plasmática a lo largo de una hendidura que no presenta alvéolos corticales, pero está delimitada por una especialización del epiplasma. Una vez que el contenido residual de la VDIV es exocitado, la membrana de la VDIV se incorpora en parte a la membrana plasmática y en parte colapsa en cientos de pequeñas vesículas que son recicladas hacia la región del citostoma (Fig. 3.32).

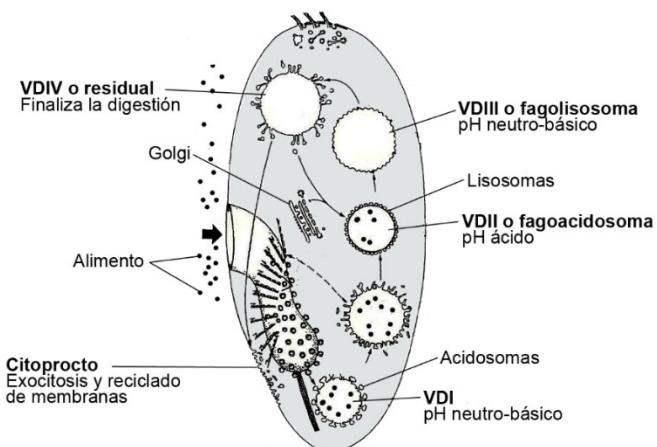


Fig. 3.32. Esquema de la digestión en *Paramecium*. VDI-VDIV, vacuolas digestivas I-IV.
Modificado de Fok & Allen (1993).

La digestión en *Paramecium* puede observarse al microscopio óptico, mediante la tinción de levaduras con Rojo Congo. Este colorante cambia de color con el pH. Las levaduras quedan coloreadas de rojo y al ser incorporadas en las VD de *Paramecium*, las VDI presentan una coloración roja intensa. Al fusionarse los acidosomas que provocan el descenso del pH, el color de la VDII se torna azul intenso. Luego, a medida que ocurre la digestión y la absorción de nutrientes, se tornan grisáceas y finalmente incoloras a medida que los desechos no digeridos son exocitados.

Ciclos de vida y reproducción

Los ciliados se dividen asexualmente, ya sea por fisión binaria, fisión múltiple o gemación. Los procesos sexuales tienen lugar por conjugación o autogamia. Al igual que en otros protistas,

la reproducción y los procesos sexuales son eventos independientes, pudiendo reproducirse durante muchas generaciones asexualmente sin exhibir sexualidad.

Los ciclos de vida de los ciliados presentan tres fases:

-Inmadurez: la población se reproduce asexualmente y las células no son capaces aún de conjugar.

-Madurez: los individuos se encuentran en condiciones de que ocurran procesos sexuales, por conjugación o autogamia, además de dividirse asexualmente. En el caso de que no ocurran procesos sexuales, la población se vuelve senescente y muere.

-Senescencia: la población puede conjugar, pero la descendencia no es viable. Decrece la fecundidad, la conjugación se vuelve rara, la autogamia ocurre frecuentemente y luego de un tiempo no se producen clones viables. Pueden dividirse asexualmente pero luego mueren.

Reproducción asexual

Se trata de un proceso complejo donde la célula no solo se divide en dos o más unidades, sino que además del ADN, todos sus orgánulos y estructuras deben duplicarse antes de cada división. En este sentido, existen diversos patrones de reproducción y del modo en que las estructuras de la célula se dupican o son reemplazadas.

La reproducción asexual puede ocurrir de distintas maneras:

-Fisión binaria: es el tipo más común y es el proceso por el cual se forman dos células hijas a partir una célula progenitora (Fig. 3.33a). Antes de la fisión, la célula parental aumenta de tamaño y comienzan a insinuarse una célula anterior, denominada **proter**, y una posterior u **opisthe**. Las células hijas resultantes pueden ser de igual tamaño o no. En general, los ciliados sésiles se dividen por fisión binaria desigual y una de las células tiene menor tamaño que la otra. Normalmente, la célula hija anterior retiene varias estructuras de la célula parental, como una parte o la totalidad de la región oral y a veces la vacuola contráctil, mientras que la célula posterior debe formar estructuras nuevas.

-Fisión múltiple: se da por la ocurrencia de varias divisiones simultáneas o casi simultáneas de una sola célula, originándose más de dos células a partir de ella. Tiene lugar, comúnmente, en el interior de quistes reproductivos en los colpódeos, que son abundantes y diversos en ambientes terrestres (Fig. 3.33e). Un tipo de fisión múltiple es la palintomía, donde ocurre una secuencia rápida de fisiones binarias dentro de un quiste reproductivo, resultando numerosas células hijas pequeñas. La palintomía ocurre en ciliados parásitos, como *Ichthyophthirius* (Fig. 3.41).

-Gemación: la célula parental se evagina o invagina (dependiendo de los grupos) formando un “brote” (Fig. 3.33b-d). Este brote suele ser una forma de dispersión. Cuando el brote se produce por evaginación, parte de la célula parental protruye y genera uno o más individuos nuevos que se liberan. Cuando el brote se forma por invaginación, una o más células hijas se forman dentro de una especie de cámara de incubación en la célula parental. En un grupo de suctarios, la gemación es de tipo evaginativa, donde se forma una cámara de incubación temporaria que luego se evagina, se completa la citocinesis y se libera la “larva” ciliada.

La gemación es común en los suctarios, que carecen de cilias en el estado trofone. Poseen cilias solo durante la etapa juvenil o “larva” que es la fase de dispersión.

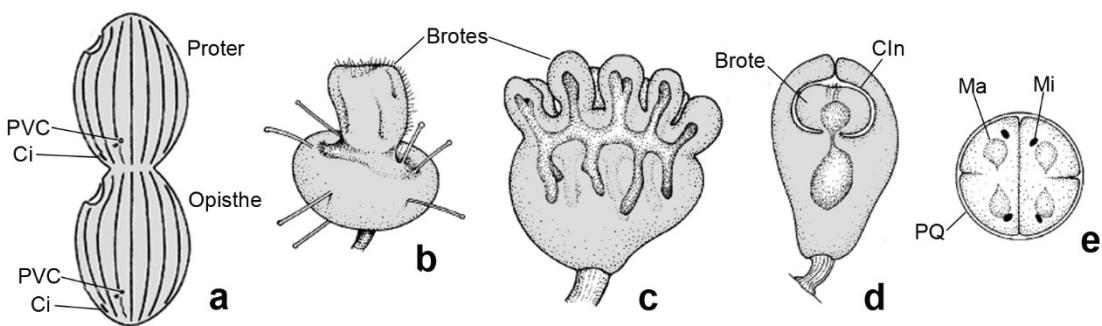


Fig. 3.33. Esquemas de distintos tipos de reproducción asexual en ciliados. a. Fisión binaria. b-d. Gemación en suctarios por evaginación (b), evaginación múltiple (c) e invaginación (d). e. Fisión múltiple en un quiste de reproducción de Colpoda. Ci, citoprocto; Cln, cámara de incubación; Ma, macronúcleo; Mi, micronúcleo; PVC, poros de vacuolas contráctiles; PQ, pared del quiste reproductivo.
a-e, modificado de Corliss (1979).

Se pueden distinguir distintos procesos durante la reproducción asexual: la cariocinesis, la morfogénesis cortical, tanto somática como oral, y la citocinesis.

1. Cariocinesis o división nuclear: varía según se trate del micronúcleo o del macronúcleo. Antes de la cariocinesis ocurre la duplicación del ADN.

a. El **micronúcleo** es diploide y se divide por **mitosis**. Los cromosomas se ensamblan y condensan en la placa metafásica. A medida que se forman los microtúbulos del huso mitótico, el micronúcleo adopta una forma elipsoidal y se alarga cuando se separan los dos sets de cromosomas homólogos por acción de los microtúbulos unidos a los cinetocoros durante la anafase. En este momento, el micronúcleo tiene forma de “pesa” y los microtúbulos del huso conectan los dos sets de cromosomas homólogos hasta que se completa la citocinesis y cada célula hija recibe el o los micronúcleos correspondientes. La membrana micronuclear permanece intacta durante todo el proceso, es una **mitosis cerrada**.

b. El **macronúcleo** es poliploide y la cariocinesis es muy diferente a la del micronúcleo e incluso a la de otros protistas. En algunos grupos de ciliados, durante la duplicación del ADN, se observa una banda de replicación en el macronúcleo (Fig. 3.18b). Por la organización del ADN del macronúcleo, no es posible la formación de la placa metafásica ni del típico huso nuclear. En algunos grupos de ciliados con múltiples macronúcleos, previo a la cariocinesis ocurre la fusión de todos los nódulos en una sola estructura ovoide. Involucra dos fases, elongación y constricción. Aparecen microtúbulos, por fuera o dentro del macronúcleo, que se orientan paralelamente al eje e intervienen en la elongación. Luego ocurre la constricción por un mecanismo que aún no se conoce con claridad.

2. Morfogénesis cortical: la morfogénesis es el conjunto de fenómenos que conducen a la formación o reconstrucción de un individuo, determinando el desarrollo de estructuras u orgánulos. En la **región cortical somática** se dupliquan los cuerpos basales y sus estructuras fibrilares asociadas, poros de vacuolas contráctiles, citoprocto, etc. La formación de la región oral de las células hijas se denomina **estomatogénesis** y es un proceso muy complejo y conservativo, por lo que es utilizado ampliamente para establecer relaciones filogenéticas. La región oral de la célula parental va a formar el aparato oral del proter y puede ser retenida intacta o bien reemplazada parcialmente por nuevos cinetosomas. En algunos grupos, la región oral de la célula hija opisthe se forma *de novo*; en otros, se forma a partir de alguna cinetia somática u oral, o ambas. Corliss (1979), Foissner (1996) y Lynn (2008) describen generalidades y particularidades de la ontogenia o morfogénesis en los distintos grupos de ciliados.

3. Citocinesis: durante la citocinesis, se forma un surco de división en la región ecuatorial de la célula. En esa región, se han detectado microfilamentos de actina y miosina y microtúbulos responsables de la constricción de la célula. En la mayoría, la fisión binaria es **homotetogénica**, es decir que los ejes del proter (célula hija anterior) y del opisthe (célula hija posterior) son coincidentes y la región posterior del proter está en contacto con la región anterior del opisthe.

En este tipo de fisión el surco de división es transverso o levemente oblicuo (Fig. 3.34a-d). En un grupo de ciliados en particular (oligotrópicos y coreotrópicos) la fisión es **enantiotrópica**, con un cambio en el sentido del eje de las células hijas durante la división celular, causando una oposición entre el proter y el opisthe (Fig. 3.34e-h). Otra modificación del modo de división se da en los peritrichos, donde la división es longitudinal y el eje de ambas células hijas es paralelo, probablemente como adaptación al modo de vida sésil.

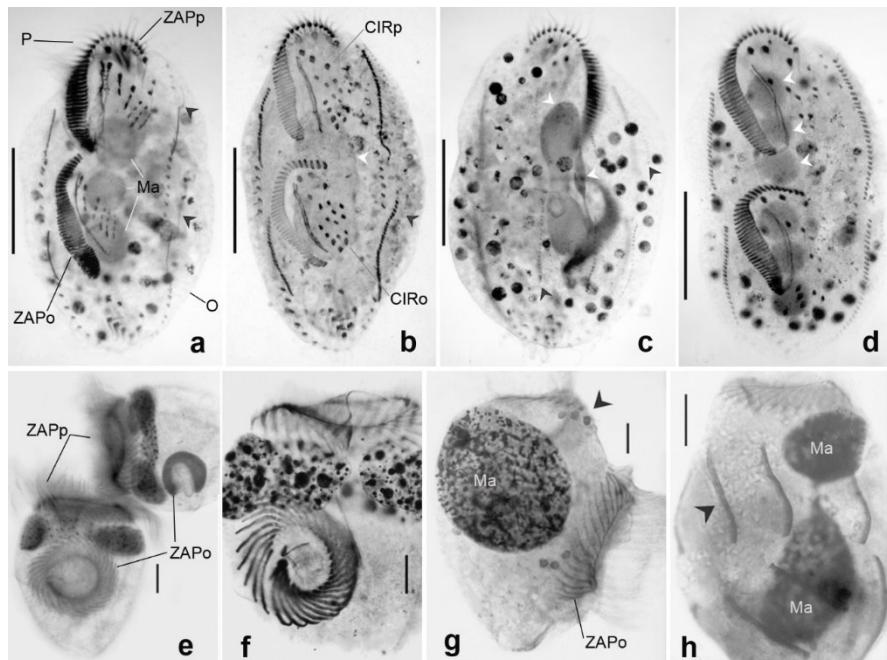


Fig. 3.34. Ejemplos de morfogénesis durante la fisión binaria, luego de impregnación argéntica con Protargol. **a-d.** Fisión homotetogénica en *Parasterkiella thompsoni* (Spirotrichea, Hypotrichia). **e-h.** Fisión enantiotrópica en *Pelagostroblidium wilberti* (Spirotrichea, Choretrichia). **a.** La región oral del opisthe está en proceso de formación; las puntas de flecha indican la formación de una hilera de cílios dorsales. **b.** Los nódulos del macrónúcleo (tres) se fusionan en una sola estructura, la región oral del opisthe y los cirros de ambas células hijas están completamente formados. **c.** Los micronúcleos, de menor tamaño, se dividen por mitosis y el macrónúcleo por elongación y luego constrictión (puntas de flecha). **d.** Cada célula hija presenta tres nódulos macrónucleares (puntas de flecha) resultantes de la división del macrónúcleo parental. **e.** Dos células en distintas etapas de formación de la región oral del opisthe; el macrónúcleo tiene forma de herradura. **f.** Magnificación de la región oral del opisthe completamente formada. **g.** Macrónúcleo en forma de masa ovoide y micronúcleos (punta de flecha) luego de dividirse por mitosis. **h.** El macrónúcleo se dividió por elongación y constrictión y las hileras de cílios somáticas de ambas células hijas se formaron por proliferación de cinetosomas y luego escisión. CIRp, cirros del proter; CIRo, cirros del opisthe; Ma, macrónúcleo; O, opisthe; P, proter; ZAPp, zona adoral de policinétidas del proter; ZAPO, zona adoral de policinétidas del opisthe. Modificado de: a-d, Küppers et al. (2011); e-h, Küppers et al. (2006a). Escalas: 50 µm (a-d) y 10 µm (e-h).

Procesos sexuales

Los procesos sexuales tienen lugar principalmente durante la fase madura de una población, es decir, que ya ha atravesado una serie de divisiones asexuales. Estos procesos se dan por conjugación o autogamia y usualmente están disparados por condiciones ambientales desfavorables, como la falta de alimento o determinadas condiciones de luz y temperatura, o por factores endógenos. La conjugación en sí no es un proceso reproductivo, sino que es un mecanismo que permite la recombinación cruzada. Luego de la separación de las células, cada uno de los exconjugantes va a originar un clon por fisiones binarias sucesivas.

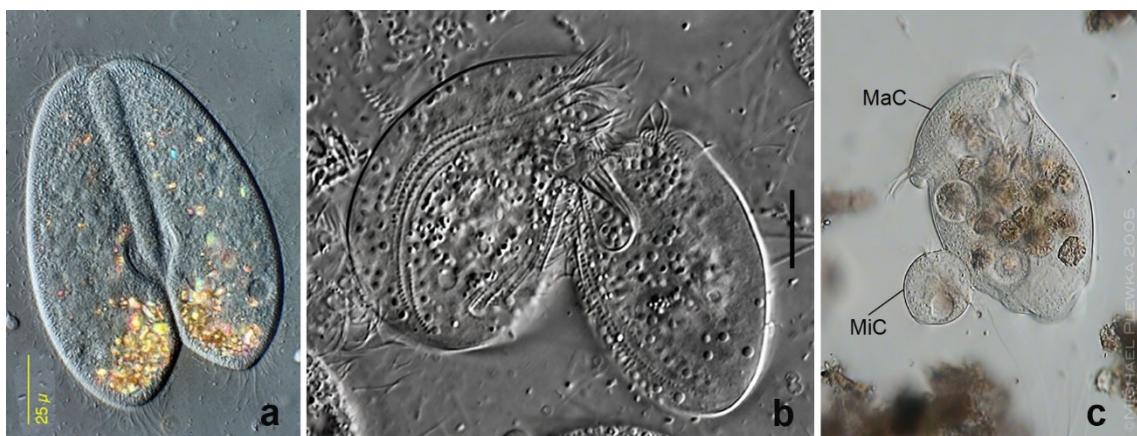


Fig. 3.35. Imágenes de ciliados conjugando *en vivo*, con contraste diferencial de interferencia.

a. *Paramecium* (*Oligohymenophorea*). b. *Chilodonella* (*Phyllopharyngea*). c. *Vorticella* (*Oligohymenophorea*). MaC, macroconjugante; MiC, microconjugante. a-c, con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com). Escala: 10 μm (b).

-Conjugación: es un proceso en el que dos organismos se fusionan temporalmente e intercambian núcleos gaméticos resultantes de la meiosis. Para que dos organismos conjuguen, no solo deben estar en la fase madura del ciclo de vida, sino que también tienen que ser de tipos de apareamientos (*mating types*) complementarios. En este sentido, las células tienen que ser capaces de reconocerse como compatibles, formar pares y luego conjugar (Fig. 3.35).

La **formación de pares** ocurre por interacción directa o indirecta de dos organismos. La interacción directa se da por contacto entre las células y sus superficies celulares se modifican, quedando libres de cílios en los sectores de contacto. Los inductores del apareamiento podrían encontrarse en la membrana plasmática de las cílias. Cuando dos organismos con tipos de apareamiento complementario toman contacto, las cílias de esa región de contacto se aglutan y las células se alinean una con la otra. Luego las cílias de esa región degeneran y las células se fusionan. En otros ciliados, previo a la formación de pares, se da una interacción indirecta a través de la liberación de **gamonas**. Cada tipo de apareamiento secreta una gamona complementaria a un receptor de la superficie celular del otro tipo de apareamiento. Ocurre en ausencia de contacto entre las células y son consideradas como feromonas. También se ha propuesto que cada tipo de apareamiento secreta gamonas que se unen a sus propios receptores de membrana y en ese caso se inhibe la conjugación; si se unen las gamonas del tipo de apareamiento complementario, ocurre conjugación. La formación de pares también puede ser inducida experimentalmente por sustancias químicas, como K^+ , Mg^{2+} y Ca^{2+} .

La conjugación ocurre entre células con un **tipo de apareamiento** opuesto o complementario. Estos tipos de apareamientos pueden ser bipolares, con solo dos tipos, o multipolares con más de dos tipos de apareamientos complementarios. Por ejemplo, en *Styloynchia* existen más de 50 tipos de apareamiento.

El término **singen** refiere a los individuos de una misma especie que pueden entrecruzarse. Los miembros de un singen no pueden diferenciarse morfológicamente, pero sí en sus perfiles de isoenzimas o de secuencias génicas. Cada singen incluye tipos de apareamiento distintos, que difieren genéticamente en dos o más alelos que codifican para componentes de la superficie celular que intervienen en la interacción entre las células durante el proceso sexual. Por ejemplo, *Paramecium caudatum* tiene 16 singenes con dos tipos de apareamiento cada uno.

La conjugación comienza una vez que los tipos de apareamiento complementarios se reconocen y se inicia la formación de pares. Ocurre una fusión de las membranas plasmáticas de las dos células y una considerable diferenciación de estructuras somáticas y orales. Por lo general, la fusión de las células se da en una región específica, por ejemplo, en la región oral. En las zonas de contacto degeneran las cílias y se establece un puente entre las dos células, a través del cual van a intercambiar núcleos gaméticos resultantes de la meiosis. Este proceso

incluye los siguientes eventos, aunque varía de acuerdo con el número de micronúcleos que posea la especie (Fig. 3.36):

El micronúcleo diploide de cada conjugante sufre meiosis y produce cuatro núcleos haploides (n). Tres de ellos degeneran y el restante se divide por mitosis para producir dos núcleos gaméticos n . Uno de estos núcleos gaméticos es migratorio y el otro estacionario. El núcleo migratorio o viajero se transfiere al otro conjugante a través del puente citoplasmático que une a las dos células, por acción de los microtúbulos y microfilamentos que lo conforman. Luego del intercambio de núcleos gaméticos, el núcleo viajero se fusiona al núcleo estacionario de la otra célula y forman un núcleo cigótico $2n$ o **sincarión**.

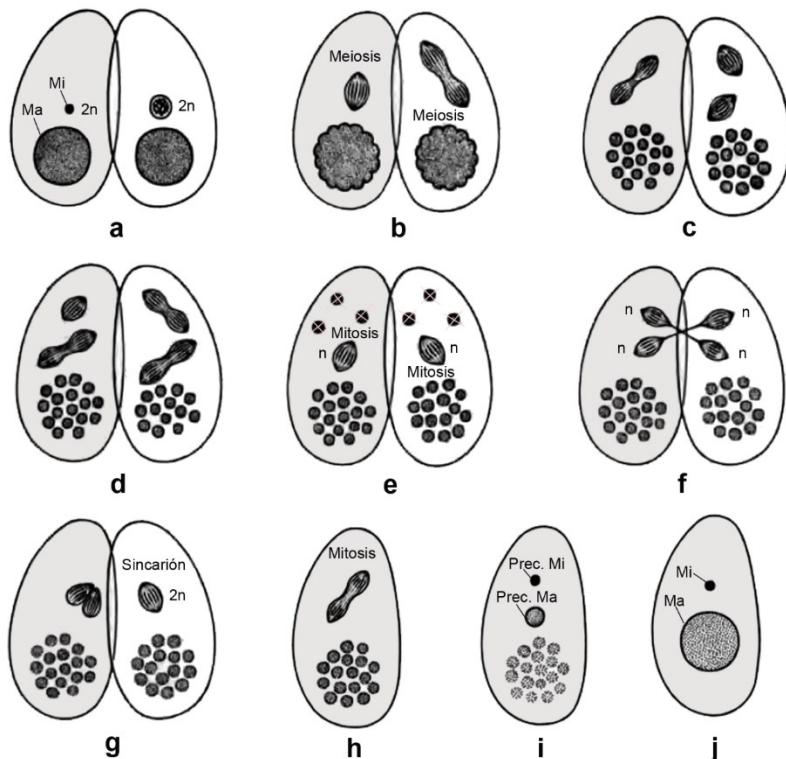


Fig. 3.36. Esquema generalizado de la conjugación en un ciliado con un macronúcleo y un micronúcleo.

a. Formación de pares y fusión de los citoplasmas de dos células con tipos de apareamiento compatibles (complementarios) **b.** El micronúcleo de cada conjugante sufre meiosis y el macronúcleo se fragmenta. **c-e.** Se completa la meiosis y resultan 4 núcleos gaméticos haploides (n), de los cuales 3 degeneran y el restante se divide por mitosis (e). **f.** Los conjugantes intercambian núcleos gaméticos. **g.** En cada conjugante se forma un sincarión ($2n$). **h.** Los conjugantes se separan y el sincarión se divide por mitosis para generar los precursores del macronúcleo y micronúcleo. **i, j.** Diferenciación del macronúcleo y micronúcleo; el viejo macronúcleo fragmentado degenera, luego de intervenir en la diferenciación del nuevo macronúcleo y en la determinación del tipo de apareamiento. Ma, macronúcleo; Mi, micronúcleo; Prec. Ma, precursor del macronúcleo; Prec. Mi, precursor del micronúcleo.

Modificado de Grell (1973).

Durante la conjugación, el macronúcleo de cada conjugante cambia dramáticamente, se fragmenta y se desintegra. Luego de la fecundación, el sincarión ($2n$) sufre varias divisiones, para restituir el número de micronúcleos y macronúcleos característicos de cada especie. De forma generalizada, este sincarión se divide por mitosis originando dos núcleos $2n$, uno de los cuales se diferenciará en el nuevo macronúcleo y el otro quedará como micronúcleo. En algunos casos, la diferenciación de los núcleos requiere varias divisiones celulares.

La **diferenciación del macronúcleo** implica una dramática reorganización del material micronuclear que incluye fragmentación, eliminación de secuencias internas y amplificación de

los cromosomas, ya que el macrónucleo es poliploide. La **fragmentación** ocurre porque los genes precursores del macrónucleo se encuentran separados por regiones no codificantes largas que son eliminadas (IES= *internal eliminated sequences*). También se eliminan intrones y secuencias centroméricas, ya que los cromosomas carecen de centrómeros en el macrónucleo. El viejo macrónucleo, que se fragmenta durante la conjugación, puede actuar como guía para la eliminación de las IES del micronúcleo. Para ello, el ADN o ARN del viejo macrónucleo debe transferirse al nuevo y actuar como molde para la eliminación de IES. Luego ocurre la **poliploidización** del macrónucleo por replicación y amplificación del ADN. Un genoma poliploide permite una síntesis de proteínas más rápida, lo cual es ventajoso para los ciliados que combinan tamaños celulares grandes y tasas de crecimiento muy rápidas. Sin embargo, la poliploidización trae como consecuencia que la mitosis sea imposible. De esta forma, durante la reproducción asexual, la división del macrónucleo ocurre por **amitosis**, proceso en el cual no hay condensación cromosómica, el huso mitótico es intranuclear y no tiene conexión con los cromosomas (no presentan centrómeros ni cinetocoros) e interviene en la elongación mecánica del núcleo. En general, la división resultante es desigual.

Al finalizar la conjugación, las células se separan y cada exconjugante posee idéntico material genético pero distintos citoplasmas. Por último, los exconjugantes deben reorganizar y restituir las regiones corticales que quedaron libres de cilios al fusionarse los citoplasmas de las dos células conjugantes.

En ninguno de los procesos sexuales aumenta el número de individuos, sino que ese aumento ocurre con posterioridad por mitosis y fisión binaria, una vez que se ha reestablecido la constitución nuclear normal. La conjugación reestablece el “reloj biológico” y reinicia la etapa de inmadurez en el ciclo de vida, en la cual las poblaciones continúan dividiéndose asexualmente. Por este motivo, se dice que los procesos sexuales “rejuvenecen” a las poblaciones. Sin embargo, los ciliados no se reproducen asexualmente de forma indefinida, ya que con el tiempo se acumulan mutaciones deletéreas en el ADN del macrónucleo.

Los tipos de apareamientos quedan determinados al formarse un nuevo macrónucleo durante la conjugación. En el control del tipo de apareamiento que se va a expresar intervienen, además de los genes micronucleares, ciertos factores citoplasmáticos.

Existen unas pocas **variantes** de este patrón básico de conjugación. La mayoría se da en formas sésiles, como peritícos y suktorios. En estos casos, los conjugantes pueden diferir en tamaño y hay un macroconjugante y un microconjugante. El microconjugante puede transferir su núcleo y parte de su citoplasma al macroconjugante o bien, ambos conjugantes pueden fusionarse por completo y se dice que la conjugación es total. Esto último es común en los peritícos sésiles (Fig. 3.35c).

-Autogamia: en la autogamia el proceso sexual tiene lugar en un solo organismo, en algunos casos en el interior de quistes. El micronúcleo sufre meiosis y finalmente ocurre autofecundación.

-Citogamia: en algunos casos, los individuos se unen en pares, pero no ocurre la transferencia de núcleos gaméticos y, en su lugar, en cada individuo ocurre autofecundación. Este fenómeno de autogamia en pares se llama citogamia. Los organismos resultantes son homocigotas completas, ya que en ellos se unieron núcleos gaméticos que derivan por mitosis de un solo núcleo meiótico. Puede ocurrir que se fusionen dos núcleos gaméticos provenientes de distintos productos meióticos y en ese caso no serían homocigotas completas.

Formación de quistes

Muchos ciliados de vida libre forman quistes regularmente como parte de sus ciclos de vida, por ejemplo, para la reproducción o durante procesos sexuales, mientras que otros lo hacen como estrategia para sobrevivir bajo condiciones ambientales adversas, con la formación de estructuras de resistencia. La capacidad de formar quistes está determinada genéticamente y consiste en un proceso de citodiferenciación reversible.

-Quistes de resistencia: muchos ciliados resisten condiciones desfavorables, como la desecación del ambiente o la falta de alimento, formando estructuras de resistencia. No todos

tienen la capacidad de formar quistes de resistencia, pero es característico en ciliados de suelo, de ambientes semiterrestres o de cuerpos de agua temporarios que están sujetos a estrés hídrico regularmente. Es característico en colpódeos e hipotricos, que son diversos y abundantes en este tipo de ambientes. En general, los quistes tienen paredes gruesas de varias capas que, en algunos casos, están ornamentadas.

Los estímulos que desencadenan el enquistamiento son reconocidos mediante receptores en la membrana plasmática y aparentemente bloquean la síntesis de ADN. La célula se redondea, la mayoría de los orgánulos celulares se degradan y la vacuola contráctil pulsa con mayor frecuencia, provocando la deshidratación del citoplasma. La pared del quiste se forma por exocitosis de precursores glicoproteicos o de quitina que se depositan en la superficie celular, al menos en algunos ciliados heterotricos y peritricos. Los mucocistos del córtex intervienen en la formación de la pared quística. El enquistamiento involucra cambios morfológicos y fisiológicos drásticos, como cambios en el macronúcleo y la desdiferenciación de estructuras corticales, incluyendo la pérdida total de cílios, cinetosomas e infraciliatura en general. Persisten polisacáridos y lípidos como sustancias de reserva y, en algunos quistes, se han detectado cúmulos de ARNm, probablemente necesarios para la síntesis de moléculas durante el desenquistamiento. Una vez que la actividad metabólica cesa, el ciliado puede sobrevivir durante varios años en este estado de latencia.

No está claro cuáles son las vías de señalización que conducen al **desenquistamiento**. Estudios experimentales con *Colpoda* sugieren que algunos compuestos orgánicos, como ácidos grasos y azúcares, podrían penetrar la pared quística y estimular el desenquistamiento. La edad del quiste también podría influenciar el desenquistamiento, ya que, con el tiempo, es probable que se acumulen y degraden sustancias endógenas que controlan dicho proceso. Durante el desenquistamiento, aumenta la actividad intracelular e ingresa agua por ósmosis. El ciliado emerge por un poro o perforando la pared quística por acción enzimática. Luego ocurren eventos de morfogénesis que restituyen la ciliatura, la infraciliatura, la conformación nuclear y otros orgánulos característicos de la especie.

La viabilidad de los quistes de resistencia varía en relación con el ambiente donde viven los ciliados. Por ejemplo, se sabe que en suelos de regiones desérticas los quistes permanecen viables durante muchos años, mientras que los de suelos de selvas tropicales se vuelven inviables en pocos meses.

Algunos ciliados forman **quistes rítmicos**, como *Strombidium oculatum* que es un oligotrófico que habita pozas o charcos de marea que se forman en el mesolitoral. Este ciliado alterna entre estados enquistados y libres nadadores de acuerdo con el ritmo de las mareas. Cuando la marea está baja (aproximadamente durante seis horas), nada libremente en las pozas de marea. Justo antes de que la marea suba e inunde completamente el mesolitoral, se enquista sobre un sustrato. Vuelve a desenquistarse al día siguiente cuando las pozas están aisladas, durante la marea baja. Este mecanismo temporal y rítmico de enquistamiento incrementa la probabilidad de persistir en una poza de marea durante los eventos de marea alta, cuando todo el mesolitoral queda cubierto por el mar.

Otro ejemplo muy particular es el del colpódeo *Sorogena stoianovitchae*, que forma una estructura similar a un **cuerpo fructífero**, conformado por numerosas células enquistadas. Cuando el alimento es escaso o nulo, cientos de células de este ciliado se agregan en la superficie del agua, se enquistan, desarrollan un pedúnculo y se transforman en un cuerpo fructífero aéreo. Luego de la desecación del ambiente, un leve estímulo mecánico provoca que los quistes de este cuerpo fructífero se dispersen por el aire. Esta fase del ciclo de vida de *Sorogena stoianovitchae* corresponde a un tipo de multicelularidad simple que se origina por agregación (“multicelularidad agregada”) que está presente sólo en unos pocos grupos de protistas (Sharpe et al., 2015; Brunet & King, 2017).

-Quistes reproductivos: los colpódeos y algunos hipotricos forman quistes reproductivos de paredes más delgadas y permeables (Fig. 3.33e). En el interior de estos quistes ocurre fisión múltiple. Luego de varias divisiones, el desenquistamiento es espontáneo y forma parte de un programa genéticamente determinado, independiente de estímulos externos.

Una revisión general sobre estructuras quísticas en ciliados puede consultarse en Gutiérrez *et al.* (2003), Foissner *et al.* (2007) y Verni & Rosatti (2011).

Ciclos polimórficos

Cuando los individuos de una misma especie pueden adoptar distintas morfologías a lo largo de su ciclo de vida, se dice que tienen ciclos polimórficos. Existen varios ejemplos de ciliados polimórficos, solo se mencionarán algunos ilustrativos.

En algunos casos, el polimorfismo se da por una disminución o aumento considerables del tamaño celular ante la falta de alimento apropiado. *Blepharisma* puede desarrollar formas gigantes si ocurre un cambio en el tipo de alimento disponible, por ejemplo, si las bacterias son reemplazadas por organismos más grandes. Este alimento más grande puede corresponder a otros ciliados, que incluso pueden ser de la misma especie y, entonces, se convierten en caníbales (Fig. 3.37a). Esta situación puede revertirse cuando vuelven a estar disponibles las bacterias como fuente de alimento principal. En otros ciliados el cambio de tamaño puede darse solo a nivel de las estructuras orales, desarrollando formas microstómicas con una región oral pequeña, y macrostómicas con una región oral de mayor tamaño que lo normal para la especie.

Algunas especies de *Euplates* cambian su morfología ante la presencia de depredadores, desarrollando proyecciones del córtex como alas, rebordes o espinas. El depredador secreta una sustancia que induce a la formación de estas estructuras en el córtex de *Euplates*.

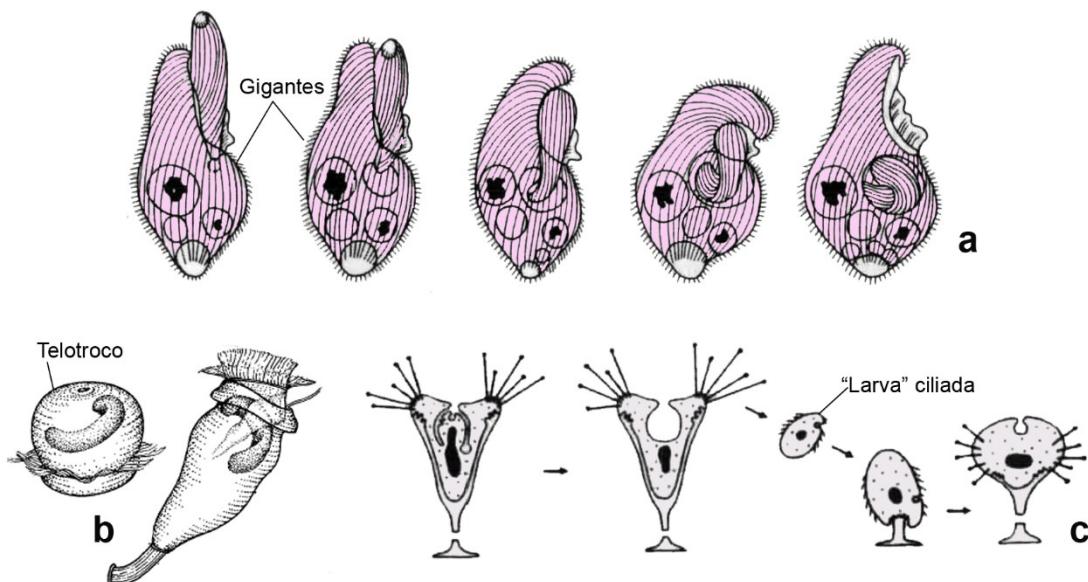


Fig. 3.37. Esquemas de algunos ciliados con ciclos polimórficos.

a. Forma gigante de *Blepharisma* (*Spirotrichea*) alimentándose de organismos normales de la misma especie. **b.** *Epistylis* (*Oligohymenophorea*, *Peritrichia*) y su forma de dispersión, denominada telotroco.

c. *Acineta* (*Phyllopharyngea*, *Suctoria*) dividiéndose por gemación, generando una “larva” ciliada que luego se fija al sustrato, pierde las cillas y forma los tentáculos característicos del grupo.

Modificado de: a, c, Hausmann *et al.* (2003); b, Corliss (1979).

En otros grupos de ciliados estos cambios de morfología representan estados regulares y estables en el ciclo de vida. Generalmente se relacionan a cambios de hábitats y son comunes en las especies parásitas cuando pasan, por ejemplo, de la fase infectiva en el ambiente a la fase parásita dentro de otro organismo. Entre los ciliados de vida libre, el cambio en la morfología está vinculado a mecanismos de dispersión. Ciertos peritricos, como *Vorticella* o *Epistylis*, viven adheridos a un sustrato por un pedúnculo y carecen de cillas somáticas; ante determinadas condiciones, la célula desarrolla un anillo de cillas en su extremo posterior, se libera del

pedúnculo y nada libremente. Estas formas de dispersión se denominan telotrocos (Fig. 3.37b). En la mayoría de los peritricos sésiles, previo a la conjugación, se generan microconjugantes de menor tamaño, por fisión binaria. Cada microconjugante se desprende del pedúnculo y se dispersa hasta encontrar a su tipo de apareamiento complementario (macroconjugante sésil, de mayor tamaño), al cual se fusiona completamente (conjugación total). Los suctarios son en general sésiles, poseen tentáculos y carecen de cílios en su estado “adulto”. Durante la reproducción asexual por gemación se forma una “larva” ciliada que, luego de un tiempo de dispersión, pierde sus cílios, desarrolla tentáculos y se fija a un sustrato (Fig. 3.37c).

Los ejemplos de ciclos de vida polimórficos en especies parásitas (*Ichthyophthirius multifiliis* y *Balantidium coli*) se detallan en la sección de simbiosis.

Regeneración y reorganización fisiológica

Experimentalmente se ha observado que los ciliados pueden regenerar y reconstruir partes dañadas de la célula. Por ejemplo, existen estudios que documentan la regeneración de la zona oral, la zona de fijación y estructuras corticales en individuos de *Stentor* que han sido lesionados (Marshall, 2021; Sood *et al.*, 2022). Sin embargo, solo las células que contienen fragmentos del macrónucleo pueden reconstituir células completas, capaces de dividirse.

La **reorganización fisiológica** se define como un proceso morfogenético que re establece estructuras ciliares, además de la reorganización nuclear, en un organismo que no se está dividiendo. Generalmente está desencadenada como respuesta a condiciones ambientales desfavorables como, por ejemplo, la falta de alimento.

Tanto en la regeneración como en la reorganización fisiológica ocurren eventos de morfogénesis similares a los que tienen lugar durante la división celular.

Sensibilidad a estímulos externos

La respuesta a un estímulo, en general, conlleva tres pasos: la percepción del estímulo, el procesamiento de la señal y la respuesta motora. La percepción del estímulo ocurre mediante receptores ubicados en la membrana plasmática de la célula y, en algunos casos, también existen orgánulos que intervienen en la percepción. En los ciliados, un estímulo mayormente genera una respuesta de locomoción no orientada o **quinesis** (*kinesis*), que puede traducirse en cambios de la velocidad de natación o de la frecuencia de giro al nadar, o de ambos. En algunos casos, también ocurre una respuesta de locomoción orientada hacia un estímulo o **taxis**. Además, los ciliados reaccionan a cambios bruscos en la intensidad de un estímulo con una respuesta temporal de tipo **fóbica** o **shock**. Por otra parte, también presentan **acostumbramiento** a un estímulo repetido, con el cese de la respuesta de locomoción aun teniendo la capacidad de moverse.

Los ciliados son sensibles a una gran variedad de estímulos mecánicos, químicos, lumínicos, gravitacionales, de temperatura e, incluso, al movimiento del agua.

Mecanorrecepción

La mechanorreception está vinculada a procesos de polarización y despolarización de la membrana plasmática, mediada por canales de Ca^{2+} y modulada por bombas de Na^+ y K^+ . La despolarización está causada por el ingreso de Ca^{2+} a la célula que interactúa con los componentes del axonema de las cílios, provocando un cambio en la orientación del batido ciliar. El potencial de membrana retorna a la normalidad una vez que los canales de Ca^{2+} se cierran (generalmente dependientes de la concentración interna de Ca^{2+}) y los de K^+ se abren (estimulados por la concentración de Ca^{2+} intracitoplasmático), liberándose K^+ al exterior de la

célula para balancear el ingreso de Ca^{2+} . En una **reacción de escape**, la frecuencia del batido ciliar se incrementa y ocurre una rotación en el ángulo del batido efectivo de la cilia. Este fenómeno está acompañado por una hiperpolarización de la membrana plasmática, inducida por la actividad ciliar. Inicialmente, está generada por la apertura de canales iónicos de K^+ , que es bombeado al exterior de la célula, provocando un potencial de membrana negativo. Se desconoce el mecanismo por el cual la hiperpolarización de la membrana inducida por K^+ influye sobre la frecuencia del batido ciliar y la orientación del golpe efectivo. En *Paramecium*, la reacción de evasión o shock al colisionar con algún obstáculo mientras nada, está desencadenada por una despolarización mecánica de la membrana plasmática. Si *Paramecium* recibe un choque o roce en la parte posterior de la célula, ocurre una reacción de escape, con un aumento en la frecuencia del batido ciliar, desencadenado por la hiperpolarización de la membrana plasmática (Fig. 3.21b).

En *Stentor*, que suele vivir adherido a un sustrato y presenta mionemas contráctiles, los receptores que inducen la despolarización de la membrana plasmática provocan la contracción de los mionemas y, por ende, de la célula.

En otros ciliados se cree que ciertas cillas intervendrían en la percepción del estímulo. Los hipotrópicos son generalmente dorsoaplanados y se desplazan mediante cirros que se disponen en la región ventral de la célula. En la superficie dorsal poseen hileras de cillas rígidas y cortas (cerdas dorsales) que no intervienen en la locomoción y que probablemente son sensibles a los disturbios que ocurren en el agua, por ejemplo, ante la presencia de un depredador.

Georrecepción

La mayoría de los ciliados responde a la **gravedad** mediante geoquinesis (movimiento no orientado) o geotaxis (movimiento orientado respecto a la gravedad) positiva o negativa. El género *Loxodes* (Karyorelictea) presenta unos orgánulos receptores de la gravedad, llamados **vesículas de Müller** (Fig. 3.38). Estas vesículas contienen al cuerpo de Müller, que consiste en cristales de sales de bario englobados en una vacuola. El cuerpo de Müller está suspendido en la vesícula sobre un pedúnculo que incluye microtúbulos postciliares de una dicinétida somática adyacente. El movimiento de este cuerpo de Müller en el interior de la vesícula cuando el ciliado nada, deforma los canales iónicos de la membrana plasmática, causando una corriente iónica y modulando el movimiento de la célula. Esto también ocurre según la concentración de oxígeno disuelto en el agua. *Loxodes* nada más rápido hacia arriba cuando el ambiente es anóxico, o hacia abajo cuando está saturado de oxígeno.

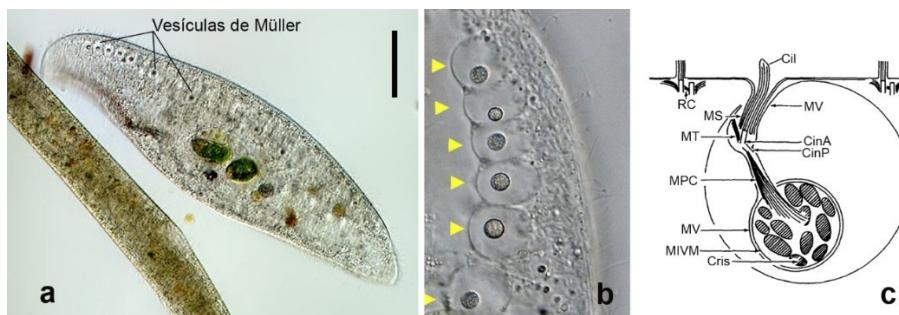


Fig. 3.38. Vesículas de Müller en *Loxodes* (Karyorelictea). **a.** Hfila de vesículas. **b.** Magnificación de las vesículas (puntas de flecha), en vivo con contraste diferencial de interferencia. **c.** Esquema de una vesícula de Müller. Cil, cilios; CinA, cinetosoma anterior; CinP, cinetosoma posterior; Cris, cristales; MPC, microtúbulos postciliares; MS, microtúbulos superficiales; MT, microtúbulos transversos; MIVM, membrana interna de la vesícula de Müller; MV, membrana de la vesícula; RC, raíz ciliar. a, b, con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com); c, modificado de Fenchel & Finlay (1986). Escala: 100 μm .

Termorrecepción

En *Paramecium* se han realizado estudios sobre termorrecepción que muestran que este ciliado reacciona a la temperatura con respuestas similares a las desencadenadas por estímulos mecánicos. Existen termorreceptores dependientes de Ca^{2+} en el extremo anterior de la célula, que inducen una despolarización de la membrana plasmática, y termorreceptores dependientes de K^+ en el extremo posterior de la célula, que provocan la hiperpolarización de la membrana plasmática.

Quimiorrecepción

Ocurre durante la conjugación para reconocer el tipo de apareamiento (*mating type*) específico y está mediada por inductores o sustancias de atracción. También interviene la quimiorrecepción para la identificación de un ambiente tóxico, para encontrar alimento, para detectar presas, depredadores o huéspedes, para identificar el sustrato apropiado para asentarse, etc. Durante la locomoción, los organismos encuentran en el ambiente concentraciones variadas de diversas sustancias químicas. Por lo general, reaccionan mediante respuestas de locomoción no orientadas y mediante respuestas celulares como:

- a. cambios en la concentración de iones que modifican directamente el potencial de membrana;
- b. unión de moléculas orgánicas de señalización y de O_2 a proteínas receptoras en la membrana plasmática, que desencadenan el transporte activo de iones;
- c. adaptación frente a un estímulo, mientras la célula se mueve en un gradiente de concentración.

Un ejemplo que ya se ha mencionado en secciones anteriores es el de *Didinium*, que se alimenta específicamente de *Paramecium*. El depredador toma contacto con la presa mientras nada y la identifica. La primera respuesta ante el reconocimiento de la presa es la descarga de los pexicistas y luego la de los toxicistas (extrusomas) de la probóscide de *Didinium*. Por su parte, *Paramecium* descarga sus tricocistas (extrusomas defensivos mecánicos), que parecen no tener efecto sobre el depredador. Aparentemente, luego de la colisión, la descarga de extrusomas de *Didinium* establece un reconocimiento molecular de la superficie de *Paramecium*.

Durante la conjugación, ocurre un reconocimiento mutuo del tipo de apareamiento adecuado mediante moléculas de señalización que son incorporadas en las membranas ciliares (caso de *Paramecium*) o liberadas al medio para inducir quimioquinesis en el conjugante adecuado (caso de *Blepharisma* y *Euplotes*). Luego del reconocimiento de los conjugantes, ocurre la inactivación de cílios y la fusión de los citoplasmas en una determinada región de la célula, generalmente en la región oral.

Fotorrecepción

La fotorrecepción se da principalmente en formas pigmentadas o que alojan algas endosimbiontes y responden tanto a la longitud de onda como a la intensidad lumínica. Se ha propuesto la existencia de pigmentos fotorreceptores en varios ciliados que han sido estudiados y la respuesta ante distintas intensidades lumínicas es similar a la que ocurre frente a otros estímulos. Es decir que se traduce en cambios en la natación, ya sea por fotoquinesis, fototaxis o fotoshock. En la fotoquinesis ocurre un movimiento no orientado, al azar, independiente de la dirección de la que proviene la luz. En la fototaxis positiva, los ciliados se mueven en dirección a la fuente de luz, mientras que en la fototaxis negativa, se mueven en sentido contrario a la fuente de luz.

Los heterotícos, como *Stentor* y *Blepharisma*, poseen **gránulos corticales** (pigmentocistos) incoloros, rosados, azules, verdes, etc. (Fig. 3.39a-c), que contienen un pigmento fotorreceptor del tipo de las hipericinas. Se trata de cromoproteínas denominadas estentorina (en *Stentor*) y

blefarismina (en *Blepharisma*). Es probable que la hipericina libere protones que son traslocados al citoplasma y provoquen la apertura de canales de Ca^{2+} , con la consecuente despolarización de la membrana plasmática, causando una respuesta fotofóbica transitoria. Algunas especies de *Blepharisma* y de *Stentor* evitan zonas muy iluminadas y se agregan en lugares sombreados. Las especies que poseen algas endosimbiontes, por el contrario, se ubican en zonas con una iluminación óptima para que las algas fotosinteticen. En *Loxodes* (Karyorelictea), el pigmento fotorreceptor contenido en los gránulos corticales es del tipo de las flavinas.

En *Paramecium bursaria*, que aloja al alga *Chlorella* como endosimbionte, y en otras especies que carecen de simbiontes, se han descripto fotorreceptores del tipo de las rodopsinas en la membrana plasmática de las cílias y de la célula en general. Ante intensidades lumínicas muy elevadas, *P. bursaria* incrementa su velocidad de natación y se agrega en zonas de sombra, mientras que, a intensidades óptimas, reducen la velocidad de natación o se quedan quietos.

Algunos ciliados, como *Nassula* (Nassophorea) o *Chlamydodon mnemosyne* (Phyllopharyngea), poseen cientos de **vesículas** color naranja debajo de la membrana plasmática en la región anterior izquierda de la célula, **similares a un estigma** (Fig. 3.39d, e). Probablemente actúan como un dispositivo de sombreado o que refleja luz, como ocurre en los protistas autótrofos que poseen estigma (por ejemplo, *Euglena*), y el fotorreceptor se localiza en sus cercanías. En *C. mnemosyne* el fotorreceptor se encuentra en o debajo de la membrana plasmática en la zona del estigma y posiblemente esté compuesto por flavinas. Estos ciliados se alimentan principalmente de cianobacterias (Fig. 3.39d). Cuando las células están hambrientas, presentan fototaxis positiva, mientras que ésta se invierte a fototaxis negativa cuando están bien alimentadas y el citoplasma está repleto de vacuolas digestivas coloreadas por las algas de las que se alimenta. El tamaño de este “estigma” varía en las distintas especies y en relación con el estado nutricional de la célula.

En *Ophryoglena* (Oligohymenophorea), un ciliado incoloro, histiófago y con un ciclo de vida polimórfico, el tipo de fototaxis cambia de positiva a negativa según las distintas fases del ciclo. En la región oral de *Ophryoglena* se encuentra un orgánulo llamado “**vidrio de reloj**” (orgánulo de Lieberkühn o *watchglass organelle*), que probablemente está involucrado en la percepción de la dirección de la luz. Este orgánulo es reniforme, refringente y está unilateralmente asociado a cristales y gránulos que absorben la luz.

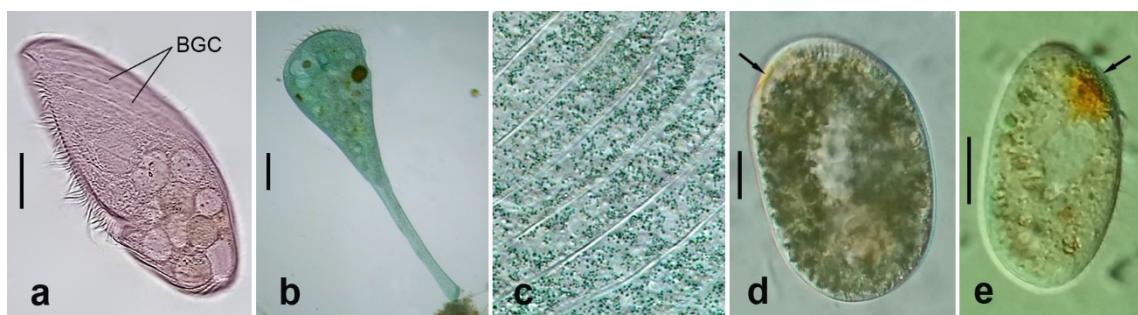


Fig. 3.39. Estructuras fotorreceptoras en algunos ciliados. a. *Blepharisma* (Heterotrichaea), con bandas de gránulos corticales rosados. b, c. *Stentor* (Heterotrichaea), con bandas de gránulos corticales azules (c, magnificación). d. *Chlamydodon* (Phyllopharyngea), con “estigma” (flecha). e. *Nassula* (Nassophorea), con “estigma” (flecha). BGC, bandas de gránulos corticales. a-c, con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com); d, e, material propio. Escalas: 20 μm (a, d, e), 200 μm (b).

Otros ejemplos o información más detallada sobre la sensibilidad a diversos estímulos externos pueden consultarse en Kuhlmann (1998), Selbach & Kuhlmann (1999), Cadetti *et al.* (2000), Hausmann *et al.* (2003), Lobban *et al.* (2007), Lynn (2008), Krause *et al.* (2010).

Simbiosis

El término simbiosis, en sentido amplio, hace referencia a todo tipo de relaciones interespecíficas, como mutualismo, comensalismo o parasitismo. En los protistas, estas relaciones pueden ser temporarias o permanentes, obligadas o facultativas, o restringidas a determinada fase del ciclo de vida. La literatura sobre este tema es extensa por lo que solo se mencionan algunos ejemplos.

Ciliados como simbiontes

Algunos periticos y suctarios sésiles son **comensales epibiontes**, es decir que viven adheridos a la superficie de otros organismos, generalmente invertebrados. Si estos organismos son móviles, el ciliado se beneficia con una dispersión más eficiente y a mayores distancias.

Los entodiniomorfidos son **comensales endobiontes**, que se encuentran en los estómagos de los mamíferos rumiantes. Estos ciliados están involucrados en la descomposición del material vegetal que ingieren los rumiantes, ya que poseen enzimas que degradan celulosa e incluso quitina. Los polisacáridos resultantes se almacenan como amilopectina, ya sea en forma de placas esqueletales o de forma libre en el citoplasma. Algunas especies degradan específicamente el almidón y mantienen estable el pH del rumen, evitando la rápida fermentación del almidón por parte de bacterias. Los ciliados del rumen pasan de la madre a las crías con la saliva o con el agua que beben. La mayoría de los ciliados quedan retenidos en el rumen, contribuyendo poco al metabolismo del rumiante, y la actividad celulolítica bacteriana puede reemplazar por completo a la de los ciliados. Por otra parte, los entodiniomorfidos poseen bacterias metanogénicas epibiontes y uno de los impactos más notorios de la eliminación de los ciliados del rumen es que se reduce considerablemente la emisión de metano por parte del rumiante. En distintas regiones del mundo, el ganado adulto puede producir cantidades muy elevadas de metano por día, siendo una importante fuente de emisión de este gas de efecto invernadero.

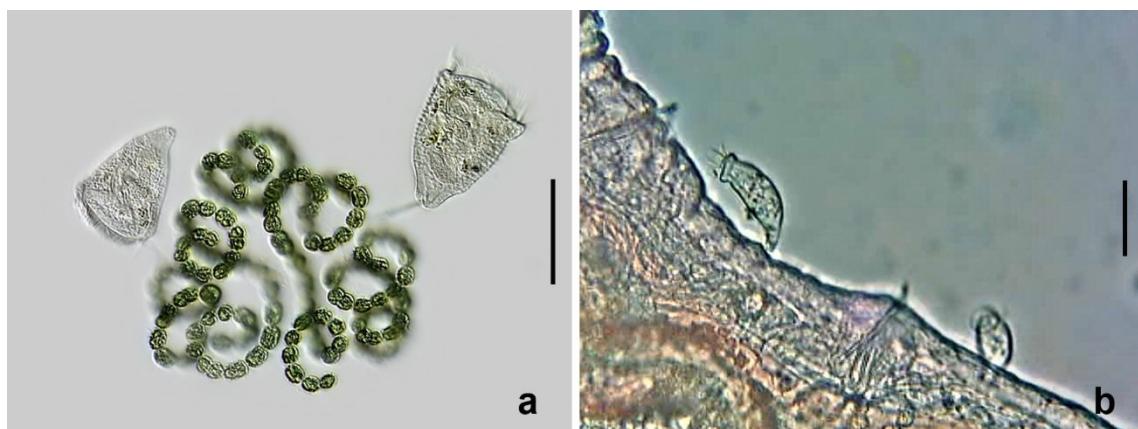


Fig. 3.40. Ejemplos de peritricos (*Oligohymenophorea*) epibiontes. **a.** *Pseudohaplocaulus* sobre una cianobacteria. **b.** *Rhabdostyla* sobre un anélido oligoqueto. **a, b,** con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com). Escalas: 50 µm.

Ichthyophthirius multifiliis es uno de los pocos ciliados **parásitos** de vertebrados, responsable de la enfermedad del “punto blanco” en los peces. Este ciliado tiene un ciclo de vida polimórfico, con una fase de dispersión o teronte y una de reproducción o tomonte. El teronte se origina por fisión múltiple del tomonte en quistes reproductivos en la epidermis y branquias del pez (punto blanco). Los terontes rompen la pared quística, se dispersan y nuevamente se enquistan en la epidermis de otro pez.

Balantidium coli es el único ciliado patógeno para el ser humano, como parásito intestinal.

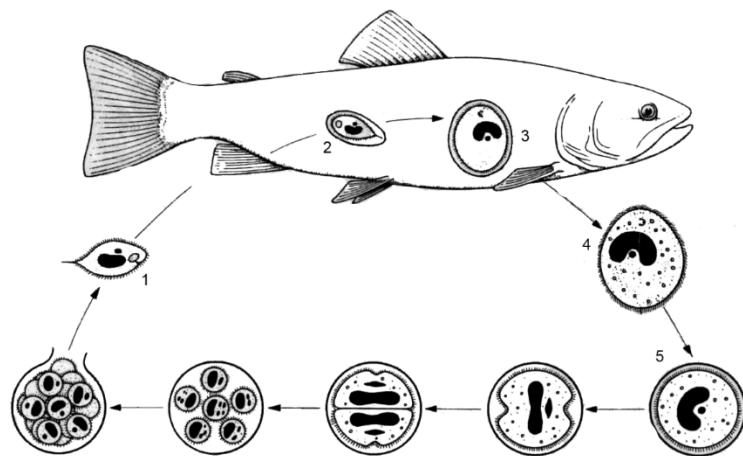


Fig. 3.41. Ciclo de *Ichthyophthirius multifiliis* (Oligohymenophorea). 1, teronte; 2, enquistamiento en tejidos del hospedador; 3, tomonte enquistado; 4, liberación del tomonte; 5, enquistamiento del tomonte en sedimentos para reproducirse por fisión múltiple y originar los terontes.

Modificado de Mehlhorn (2001).

Ciliados como hospedadores

Los ciliados presentan relaciones simbióticas tanto con organismos eucariotas como procariotas. Solo se van a mencionar algunos ejemplos notorios, ya que es una temática extensa e incluso poco estudiada en algunos casos.

Numerosas especies de ciliados alojan a otros protistas como endosimbiontes, principalmente algas verdes (zooclorelas) o dinoflagelados (zooxantelas). Las **algas verdes** en general pertenecen a los géneros *Chlorella* o *Trebouxia* (Fig. 3.42). Estos ciliados tienen un tipo de alimentación mixotrófica, combinando la fagotrofia con la fotosíntesis. Las algas pueden presentar algunas adaptaciones a la vida endosimbiótica, o bien, pueden vivir independientemente del ciliado hospedador. Se establece una relación mutualista, con múltiples beneficios para ambas partes. Uno de los beneficios más aceptados es el incremento de la eficiencia trófica, con mayor supervivencia frente a la falta de alimento y a nutrientes limitados. Una de las relaciones más estudiadas es la de *Paramecium bursaria* y *Chlorella* (Fig. 3.42a). En la naturaleza, *P. bursaria* aloja cientos de células de *Chlorella*, cada una rodeada por una vacuola perialgal. En condiciones de laboratorio, *P. bursaria* puede crecer sin simbiontes, incubando los cultivos en oscuridad con bacterias como alimento. En estas circunstancias, el alga no se multiplica y a través de múltiples generaciones, se pierde como simbionte. El alga también puede vivir libremente fuera del hospedador y el hospedador puede volver a adquirir sus simbiontes por fagotrofia. En la relación mutualista que se establece, el ciliado transfiere compuestos inorgánicos al alga y ésta, los productos de la fotosíntesis al ciliado. Las algas liberan carbohidratos que son utilizados por el ciliado para mantener su metabolismo, quien puede incluso dejar de depender del suministro externo de alimento. Por su parte, el ciliado provee al alga del CO₂ que resulta de su respiración, el cual puede ser fijado fotosintéticamente por el alga. Cuando la luz es suficiente como para saturar el aparato fotosintético del alga, la demanda de O₂ por parte del ciliado queda totalmente cubierta por el alga e incluso se libera al exterior de la célula. En ambientes oligotróficos, tanto los nutrientes inorgánicos necesarios para los fotoautótrofos como las presas para los heterótrofos son escasos, de modo que el hábito mixotrófico representa una adaptación que les permite explotar este tipo de ambientes. Sin embargo, existen numerosos ejemplos de ciliados mixotróficos en todo tipo de ambientes, lo que sugiere la existencia de otros beneficios en esta relación mutualista. Algunos estudios de laboratorio muestran que las poblaciones de *P. bursaria* con *Chlorella* simbiontes son menos susceptibles frente a depredadores que las poblaciones que carecen de simbiontes. Se desconoce el mecanismo por el cual son menos vulnerables, pero se ha sugerido que las

poblaciones con simbiontes desarrollan mayores velocidades de natación y reacción de escape. Para el alga, la relación con su hospedador representa un refugio físico, que reduce su mortalidad, por ejemplo, por virus que están ampliamente distribuidos en ambientes acuáticos. Por otra parte, para que el alga simbionte fotosintetice, el ciliado debe exponerse a radiaciones solares que pueden ser nocivas, causando daños en el ADN, proteínas, pigmentos, membranas, o al generar especies reactivas del oxígeno. La exposición de los organismos a elevadas radiaciones solares es más pronunciada en ambientes acuáticos poco profundos y/o transparentes, como los oligotróficos o ultraoligotróficos. Algunos experimentos que han testeado la sensibilidad de poblaciones de *P. bursaria* con y sin simbiontes a distintas radiaciones UV (UVR), muestran que los que carecen de *Chlorella* tienen una mortalidad significativamente mayor. Asimismo, se han aislado aminoácidos del tipo de las micosporinas en ciliados con algas simbiontes, tanto marinos como de agua dulce. Estos aminoácidos actúan como pantallas solares protectoras frente a elevadas UVR y, hasta ahora, se sabe que son sintetizados por algas, hongos y virus. Otro fenómeno que se ha observado al exponer a *P. bursaria* contenido *Chlorella* frente a UVR+PAR (radiación fotosintéticamente activa), es que los ciliados se agregan en las zonas iluminadas por fotoacumulación y las algas se dislocan y se mueven hacia la región posterior de *P. bursaria*. Al suprimir la UVR, las algas se redistribuyen nuevamente en todo el citoplasma de *P. bursaria* y éste se dispersa. Las algas se disponen en la célula justo por debajo de la membrana plasmática, en la periferia de la célula, cerca del núcleo y de la región oral. Es probable que la presencia de varias “capas” de algas actúe como pantalla que protege del daño por UVR mediante un mecanismo de sombreado. Lo mismo ocurre cuando *P. bursaria* se “fotoagrega” y provoca el autosombreado. Este mecanismo de sombreado protege contra elevadas radiaciones solares tanto al alga como al ciliado. Información más detallada y otros ejemplos sobre este tema pueden consultarse en Sonntag *et al.* (2007, 2011, 2017), Summerer *et al.* (2008, 2009), Esteban *et al.* (2010) y Sonntag & Sommaruga (2020).

Otros ciliados mixótrofos digieren a las algas que ingieren, pero retienen sus cloroplastos funcionales por un período de tiempo corto. Estos cletoplástidos son constantemente renovados a medida que el ciliado continúa con la fagotrofia (Fig. 3.42e).



Fig. 3.42. Ejemplos de ciliados que alojan algas endosimbiontes (a-d) o que mantienen cletoplástidos de las algas de las que se alimentan (e, f). **a.** *Paramecium bursaria* (*Oligohymenophorea*). **b.** *Didinium chlorelligerum* (*Litostomatea*). **c.** *Euplotes daidaleos* (*Spirotrichea*). **d.** *Stichotricha secunda* (*Spirotrichea*). **e.** *Pelagostrombidium fallax* (*Spirotrichea*). **f.** *Mesodinium rubrum* (*Litostomatea*). a-d, f, con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com); e, material propio. Escalas: 20 µm.

Una de las relaciones simbióticas más espectaculares se da entre el litostomado marino ***Mesodinium rubrum*** y una criptofita (Fig. 3.42f). Este ciliado es un mixótrofo obligado que se alimenta de criptofitas para nutrirse y de las que retiene varios orgánulos funcionales, como cloroplastos (cletoplástidos) y núcleos. Las explosiones poblacionales de *M. rubrum* son la causa de una coloración rojiza que se observa en el mar, llamada también “marea roja no tóxica”. Luego de ingerir a las criptofitas, el ciliado retiene en el interior de una vacuola a los cloroplastos, mitocondrias y varios núcleos algales. La fotosíntesis adquirida por *M. rubrum* utilizando este consorcio es muy eficiente, puede durar varios meses y el ciliado prácticamente no necesita alimentarse por fagotrofia. El éxito en la habilidad fotosintética reside en la retención del núcleo de la criptofita transcripcionalmente activo (cariocleptía). No se sabe con exactitud en qué medida el núcleo secuestrado regula la actividad de los cletoplástidos, pero estos pueden dividirse dentro del ciliado y aclimatarse a distintas condiciones lumínicas. La diferencia entre la tasa de división del ciliado y la de los cloroplastos, junto con la degeneración de los núcleos de la criptofita con el tiempo, han sido sugeridos como factores que limitan la duración de la cleptoplastia. La relación entre *M. rubrum* y esta criptofita constituye un modelo para estudiar los pasos evolutivos que llevan al establecimiento permanente e integración genética de los cloroplastos en organismos heterótrofos. Los trabajos de Gustafson *et al.* (2000), Hansen & Fenchel (2006), Hansen *et al.* (2012) y Kim *et al.* (2016) explican con mayor detalle esta compleja relación simbiótica.

Los ciliados también alojan **simbiontes procariotas**, que no fotosintetizan pero que son esenciales para la supervivencia del ciliado. Se conocen numerosas bacterias endobiontes de *Paramecium*, que fueron nombradas con letras griegas antes de saber que se trataba de bacterias (partículas kappa, lamda, sigma, pi, mu). La reproducción de las bacterias está regulada por el núcleo del ciliado y las poblaciones de *Paramecium* no son viables sin sus simbiontes. Se ha demostrado que lambda provee al ciliado de ácido fólico esencial. Las bacterias kappa viven en las “poblaciones asesinas” de *P. aurelia*. Estas son capaces de “asesinar” a las poblaciones de *P. aurelia* carentes de kappa, llamadas “poblaciones sensibles”. Algunas kappa presentan una estructura similar a un extrusoma (cuerpo R), mientras que otras no la presentan y se dividen rápidamente. Cuando las “poblaciones asesinas” de *P. aurelia* liberan las bacterias kappa con cuerpos R al medio, las “poblaciones sensibles” se alimentan de éstas y el cuerpo R se descarga en el interior de sus vacuolas digestivas. De esta manera, la membrana de la vacuola digestiva se rompe y las enzimas líticas se liberan al citoplasma, junto a virus contenidos en el cuerpo R. Finalmente, las “poblaciones sensibles” de *P. aurelia* mueren.

Existen numerosos ejemplos de bacterias endosimbiotas de ciliados, aunque muchos de ellos aún están poco estudiados y no se sabe si esas bacterias realmente juegan algún papel importante en la vida del hospedador. Se las ha observado libres en el citoplasma, en el carioplasma, en el retículo endoplasmático, en la envoltura nuclear e incluso en los alvéolos corticales. Más información sobre este tema puede consultarse en Fenchel (1987) y Hausmann *et al.* (2003).

Diversidad de ciliados en la Argentina

La diversidad, ecología y patrones de distribución de ciliados de vida libre, tanto en ecosistemas de agua dulce, como marinos y terrestres (suelo, asociados a briofitas y líquenes, fitotelmáticos) han sido poco investigados en la Argentina. Entre los motivos por los que estos protistas han sido escasamente estudiados, se pueden mencionar: la falta de especialistas en el tema, la dificultosa metodología empleada para identificar y cuantificar a las especies, la falta de soluciones fijadoras adecuadas para su preservación a largo tiempo, la pobre representación en colecciones científicas y, en algunos casos, la falta de caracteres morfológicos que permitan delimitar a las especies (Küppers *et al.*, 2020).

En el ecosistema marino, existen estudios sobre diversidad, biogeografía, filogenia y ecología de ciliados planctónicos, principalmente tintínidos. Estas investigaciones, tienen sus inicios en los trabajos de Balech (Akselman & Cardella, 2008, lista de publicaciones), continuando con los de Boltovskoy & Alder (1989, 1992), Boltovskoy *et al.* (1990), Alder & Boltovskoy (1991) y, más

recientemente, con los de Thompson *et al.* (1999, 2001, 2005), Santoferrara & Alder (2009a, b, 2012) y Santoferrara *et al.* (2011-2015).

Los ciliados de ambientes salobres fueron estudiados por Souto (1974), Pettigrosso *et al.* (1997), Pettigrosso (2003), Pettigrosso & Popovich (2009), Barría de Cao (1992) y Barría de Cao *et al.* (1997, 2013) en la zona estuarial del Río de la Plata y en el estuario de Bahía Blanca.

Los ciliados de agua dulce han sido menos investigados que los marinos, considerando la heterogeneidad ambiental de nuestro país, y los ciliados terrestres prácticamente no han sido explorados (Küppers & Claps, 2012, 2016). Inicialmente, fueron estudiados mediante técnicas tradicionales de observación en vivo, tinciones supravitales y otras tinciones como eosina-hematoxilina, hematoxilina férrica y, en pocos casos, con nitrato de plata. De la Rua (1911) fue el primero en realizar un trabajo de tesis y un atlas sobre protozoos ciliados de los alrededores de Buenos Aires. Luego Balech (1941) describió una especie nueva de agua dulce de Capital Federal y Santa Fe. Aproximadamente 20 años después, algunos investigadores comenzaron a publicar trabajos sobre nuevos registros y una especie nueva de ciliados (Ringuelet, 1960; Cela, 1972; Dioni, 1972; Vucetich, 1972; Souto, 1973; Vucetich & Escalante, 1979; Claps & Modenutti, 1984, 1988; Modenutti & Claps, 1984, 1986; Pettigrosso & Cazzaniga, 1987; Modenutti, 1988; Claps & Sampóns, 1994; Foggetta & Boltovskoy, 1995; Zaleski & Claps, 1999, 2001; Modenutti & Pérez, 2001; Peso *et al.*, 2015). Luego de varios años, se implementaron las técnicas de impregnación argéntica con Protargol de forma sistematizada para el estudio de ciliados de agua dulce y edáficos, con la descripción de varias especies nuevas y el registro de nuevas citas para el país (Küppers *et al.*, 2006a, b, 2011, 2019, 2020; Küppers, 2008, 2020; Küppers & Claps, 2010, 2012, 2016). Entre los trabajos ecológicos en agua dulce, se pueden mencionar los de Foggetta (1987), Modenutti (1997), Diéguez & Balseiro (1998), Modenutti *et al.* (1998, 2000, 2004, 2005, 2008, 2017); Queimaliños *et al.* (1999), Balseiro *et al.* (2001); Modenutti & Balseiro (2002, 2020); Küppers & Claps (2012); Quiroga *et al.* (2013, 2022); Küppers *et al.* (2016, 2022); José de Paggi *et al.* (2022 en prensa). La gran mayoría de los trabajos citados fueron realizados en cuerpos de agua lóticos y lóticos de la provincia de Buenos Aires, en embalses de la provincia de Córdoba, en cuerpos de agua de la provincia de Santa Fe, en lagos ultraoligotróficos andino-patagónicos y en lagunas de turbera en Tierra del Fuego. Foggetta (1995) provee una clave de géneros de ciliados de la Argentina, Küppers & Claps (2012, 2016) realizaron recopilaciones de los ciliados de agua dulce citados para el país, Küppers *et al.* (2020) proporcionaron claves taxonómicas de los géneros de ciliados registrados en la región Neotropical y Antártida y José de Paggi *et al.* (2022 en prensa) realizaron una revisión taxonómica del zooplancton de agua dulce de la Argentina, donde se incluyó a los protistas heterótrofos.

Los ciliados de suelo fueron investigados por Küppers *et al.* (2007a, b, 2009), Küppers & Claps (2010, 2013) y Küppers (2014), principalmente describiendo especies nuevas para la ciencia en la provincia de Buenos Aires. Actualmente se está trabajando en diversidad y ecología de ciliados edáficos y asociados a briofitas y líquenes de la provincia de Misiones.

Entre los ciliados simbiontes, en sentido amplio, puede mencionarse el trabajo de Fistolera-Mallie (1946) sobre *Ichthyophthirius multifiliis*. Los peritricos del género *Trichodina* fueron estudiados por Martorelli *et al.* (2008), Marcotequi & Martorelli (2009), Marcotequi *et al.* (2016, 2018) e Islas-Ortega *et al.* (2020).

Origen y relaciones evolutivas

Los ciliados se originaron probablemente en la era Precámbrica. No existen fósiles que lo documenten, pero según se estima mediante relojes moleculares, podrían haberse originado hace 2.000 millones de años. El registro fósil data del período Ordovícico de la era Paleozoica (400-450 millones de años) y está representado principalmente por lorigas de tintínidos (Spirotrichea). Estos fósiles son muy abundantes en sedimentos de los períodos Jurásico y Cretácico de la era Mesozoica. Existen registros de otros grupos de ciliados loricados fósiles, como foliculínidos (Heterotrichaea) y peritricos (Oligohymenophorea) del Triásico inferior. También se han documentado fósiles de ciliados no loricados, entre ellos una especie de *Paramecium* y

varios colpódeos, provenientes de depósitos de ámbar del Cretácico tardío (ca. 90 millones de años) del sur de Alemania (Schönborn *et al.*, 1999). Recientemente, se ha descripto una especie de hipotrico (*Spirotrichea*) preservado en ámbar del Cretácico inferior (125-145 millones de años) de Brasil (Paiva & Carvalho, 2021).

En base a estudios de filogenia molecular, no caben dudas de que los ciliados se originaron de un ancestro flagelado. Existen algunas hipótesis sobre el origen de un ciliado ancestral, que principalmente se centran en la evolución del córtex de los ciliados y del dualismo nuclear. Lynn (2008) expone estas hipótesis con más detalle.

Grupos taxonómicos

El esquema de clasificación propuesto por Lynn (2008, 2017) se basa principalmente en la estructura de las cinétidas somáticas (que son muy conservadas) y en secuencias génicas. Las estructuras orales, que antiguamente se utilizaban para clasificar a los ciliados, presentan una gran variabilidad dentro de cada taxón y actualmente no tienen tanto peso para diferenciar grandes grupos de ciliados.

Clasificación del *phylum* Ciliophora adaptado de Lynn (2008, 2017):

***Phylum CILIOPHORA* Doflein, 1901**

- POSTCILIODESMATOPHORA** Gerassimova & Seravin, 1976
 - KARYORELICTEA** Corliss, 1974
 - Protostomatida Small & Lynn, 1985
 - Loxodida Jankowski, 1978
 - Protoheterotrichida Nouzarède, 1977
 - HETEROTRICHIA Stein, 1859**
 - Heterotrichida Stein, 1859
 - INTRAMACRONUCLEATA** Lynn, 1996
 - SPIROTRICHIA Bütschli, 1889**
 - Protocruziidia de Puytorac, Grain & Mignot, 1987
 - Phacodiniidia Small & Lynn, 1985
 - Protohypotrichia Shi *et al.*, 1999
 - Lincophoria Corliss, 1957
 - Euplotia Jankowski, 1979
 - Choreotrichia Small & Lynn, 1985
 - Hypotrichia Stein, 1859
 - Oligotrichia Bütschli, 1887
 - ARMOPHOREA Jankowski, 1964 ‡**
 - Armophorida Jankowski, 1964
 - Clevelandellida de Puytorac & Grain, 1976
 - LITOSTOMATEA Small & Lynn 1981**
 - Haptoria Corliss, 1974
 - Haptorida Corliss, 1974
 - Pleurostomatida Schewiakoff, 1896
 - Cyclotrichiida Jankowski, 1980 *incertae sedis*
 - Rhynchostomatia Jankowski, 1980
 - Trichostomatia Bütschli, 1889
 - Vestibuliferida de Puytorac *et al.*, 1974
 - Entodiniomorphida Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929
 - Macropodiniida Lynn, 2008 ‡
 - PHYLLOPHARYNGEA de Puytorac *et al.*, 1974**
 - Synhymenia de Puytorac *et al.* in Deroux, 1978
 - Cyrtophoria Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

-Chlamydodontida Deroux, 1976
-Dysteriida Deroux, 1976
- ...Chonotrichia Wallengren, 1895
-Exogemmida Jankowski, 1972
-Cryptogemmida Jankowski, 1975
- ...Rhynchodia Chatton & Lwoff, 1939
-Hypocomatida Deroux, 1976
-Rhynchodida Chatton & Lwoff, 1939
- ...Suctoria Claparède & Lachmann, 1858
-Exogenida Collin, 1912
-Endogenida Collin, 1912
-Evaginogenida Jankowski in Corliss 1979
- ..NASSOPHOREA Small & Lynn 1981**
- ...Nassulida Jankowski, 1967
- ...Microthoracida Jankowski, 1967
- ...Colpodidiida Foissner, Agatha & Berger, 2002 *incertae sedis*
- ..COLPODEA Small & Lynn 1981**
- ...Platyophryida de Puytorac *et al.*, 1979
- ...Bursariomorphida Fernández-Galiano, 1978
- ...Colpodida de Puytorac *et al.*, 1974
- ...Cytolophosidida Foissner, 1978
- ..PROSTOMATEA Schewiakoff, 1896**
- ...Prostomatida Schewiakoff, 1896
- ...Prorodontida Corliss, 1974
- ..PLAGIOPYLEA Small & Lynn, 1985 ‡**
- ...Plagiopylida Small & Lynn, 1985
- ...Odontostomatida Sawaya, 1940 *incertae sedis*
- ..OLIGOHYMENOPHOREA de Puytorac *et al.*, 1974**
- ...Peniculida Fauré-Fremiet in Corliss, 1956
- ...Scuticociliatia Small, 1967
- ...Hymenostomatia Delage & Hérouard, 1896
- ...Apostomatida Chatton & Lwoff, 1928
- ...Peritrichia Stein, 1859
- ...Astomatida Schewiakoff, 1896

‡ Taxones basados en filogenias moleculares (llamados riboclases / grupos), que carecen de sinapomorfías morfológicas.

Se presentan de forma resumida las características más notorias de cada clase. Lynn (2008) provee un tratamiento más detallado sobre cada grupo, principalmente en cuanto a las estructuras de las cinétidas somáticas, que van más allá del alcance de este capítulo.

KARYORELICTEA Corliss, 1974 (Fig. 3.43a)

Representan el stock ancestral del *phylum*. Presentan dicinétidas somáticas con fibrillas cinetodésmicas y bandas de microtúbulos postciliares que se solapan, formando los llamados “postciliodesmata”. La ciliatura oral es variable y va desde simples cilios circumorales a una compleja ciliatura adoral. El macrónucleo es aproximadamente diploide (Yan *et al.*, 2017) y no se divide, sino que se origina a partir del micronúcleo durante cada división celular. En general, son de gran tamaño, vermiformes, aplanados o muy contráctiles. Se los encuentra comúnmente en el bentos marino, en hábitats intersticiales, entre los granos de arena. *Loxodes* solamente vive en ambientes de agua dulce. Algunos géneros representativos son *Loxodes*, *Trachelocerca*, *Remanella*.

HETEROTRICHEA Stein, 1859 (Fig. 3.43b-f)

Probablemente tienen ancestros dentro de Karyorelictea, por las similitudes de sus cinétidas somáticas. También poseen “postciliodesmata” pero sus fibras cinetodésmicas están poco desarrolladas. La ciliatura somática es uniforme (holotrica). Presentan numerosas policinétidas orales, dispuestas en una espiral que se extiende por fuera de la cavidad oral en el extremo anterior de la célula (peristoma), acompañada por ciliatura paroral. El macrónucleo poliploide se divide por la acción de microtúbulos externos a la membrana nuclear (extramacronucleares). Son de gran tamaño (algunas especies de *Spirostomum* tienen hasta 4.000 µm) y muy contráctiles, por la presencia de mionemas. Muchos de ellos presentan bandas de gránulos corticales de color rosa, verde, azul, negro, etc. o incoloros. Varias especies alojan bacterias y/o algas verdes endosimbiontes. En general son libres nadadores pero algunos géneros, como *Stentor*, pueden adherirse al sustrato temporalmente. También pueden formar quistes de resistencia frente a condiciones adversas del ambiente y lorigas en el caso de los foliculínidos. Algunos géneros representativos son *Stentor*, *Blepharisma*, *Spirostomum*, *Climacostomum*, *Condylostoma*, *Folliculina*.

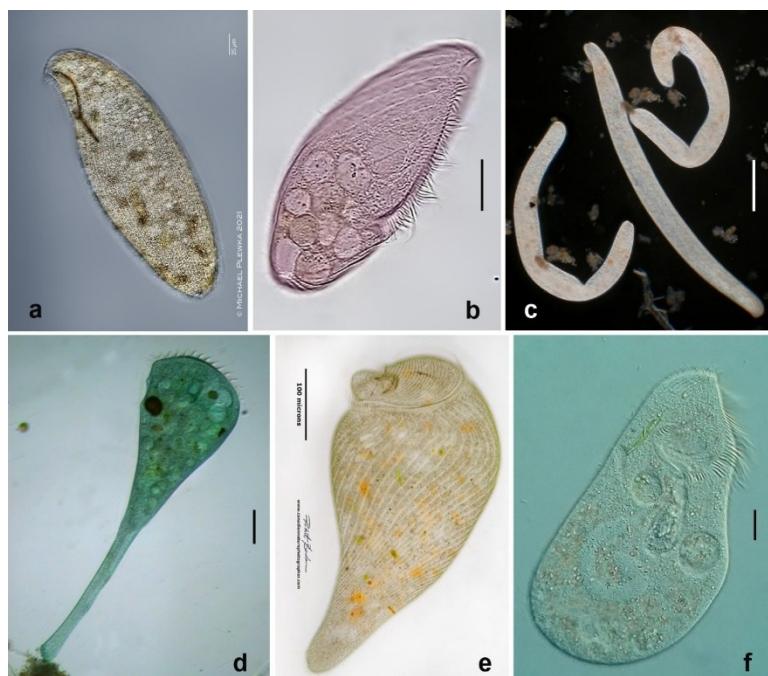


Fig. 3.43. Clases Karyorelictea (a) y Heterotrichea (b-f) en vivo; a, b, d-f, con contraste diferencial de interferencia; c, con campo oscuro.

a. *Loxodes*. b. *Blepharisma*. c. *Spirostomum*. d, e. *Stentor* spp.

f. *Climacostomum*. a-d, con permiso de uso de © Michael Plewka, www.plingfactory.com; e, con permiso de uso de R. Berdan, www.canadiannaturephotographer.com; f, material propio.

Escalas: 20 µm (b, f), 200 µm (c, d).

SPIROTICHEA Bütschli, 1889 (Fig. 3.44)

Es un grupo morfológica y genéticamente diverso. Excepto en *Protocruzia* y *Phacodinium*, se observa una banda de replicación del ADN en el macrónucleo durante la división celular. Pueden presentar ciliatura somática simple o cirros (policinétidas) en el caso de los hipotricos. Poseen numerosas policinétidas en la región oral, formando una zona adoral de policinétidas. Algunos géneros representativos son *Halteria*, *Strobilidium*, *Tintinnidium*, *Codonella* (Choreotrichia),

Limnostrombidium (Oligotrichia), *Stylonychia*, *Oxytricha*, *Urostyla* (Hypotrichia), *Euplates* (Euplotia).

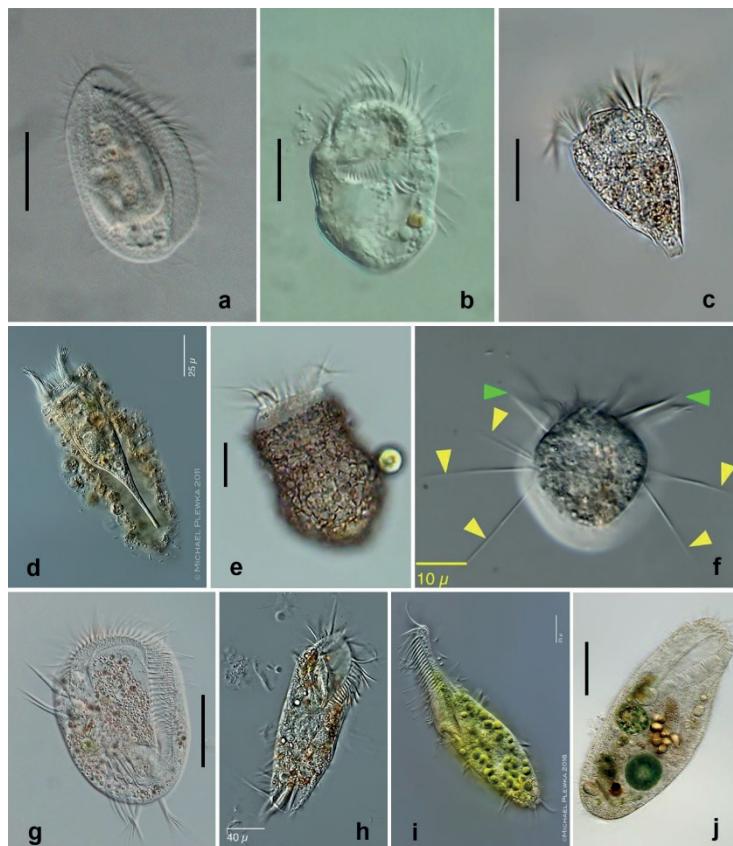


Fig. 3.44. Clase Spirotrichea en vivo, con contraste diferencial de interferencia. **a.** *Phacodinium*. **b.** *Propecingulum*. **c.** *Strobilidium*. **d.** *Tintinnidium*. **e.** *Codonella*. **f.** *Halteria*; las puntas de flecha amarillas indican cerdas somáticas, las blancas indican policinétidas orales. **g.** *Euplates*. **h.** *Stylonychia*. **i.** *Stichotricha*. **j.** *Urostyla*. **a, b, g.** material propio; **c-f, h-j.** con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com). Escalas: 50 μm (a, g, j), 20 μm (b, c, e).

ARMOPHOREA Lynn, 2002 (Fig. 3.45a)

Es una “riboclase”, que ha sido identificada como grupo monofilético en filogenias moleculares, pero que carece de sinapomorfías morfológicas. Antiguamente, se los clasificaba dentro de Heterotrichia. Es un grupo diverso, al igual que Spirotrichea. Típicamente se los encuentra en ambientes anóxicos, tanto de agua dulce como marinos, por lo que son considerados bioindicadores en ambientes pobres o carentes de oxígeno. Presentan hidrogenosomas en lugar de mitocondrias y miles de bacterias metanogénicas (producen metano) endosimbiontes, que utilizan el hidrógeno que generan los hidrogenosomas. Los clevelandélidos son endosimbiontes intestinales de invertebrados (como insectos) y vertebrados (principalmente anfibios). La ciliatura somática puede ser uniforme o reducida y en la región oral presentan numerosas policinétidas. Algunos géneros representativos son *Metopus*, *Brachonella* (Armophorida), *Clevelandella* (Clevelandellida).

LITOSTOMATEA Small & Lynn, 1981 (Fig. 3.45b-h)

Incluye tres grupos diversos de ciliados: los Rhynchostomatia, que son ciliados raptoriales que utilizan una trompa con toxicistas para capturar a sus presas; los Haptoria, que también son ciliados raptoriales, equipados con varios tipos de extrusomas ofensivos que utilizan en la captura de sus presas; y los Trichostomatia, que son endosimbiontes de vertebrados. Rhynchostomatia y Haptoria presentan monocinétidas somáticas y ciliatura oral relativamente simple, constituida por monocinétidas o dicinétidas circumorales. Los Trichostomatia pueden presentar un vestíbulo (invaginación oral) tapizado por cillas somáticas. Algunos géneros representativos son *Dileptus* (Rhynchostomatia), *Spathidium*, *Didinium*, *Lacrymaria* (Haptoria), *Balantidium*, *Entodinium* (Trichostomatia).

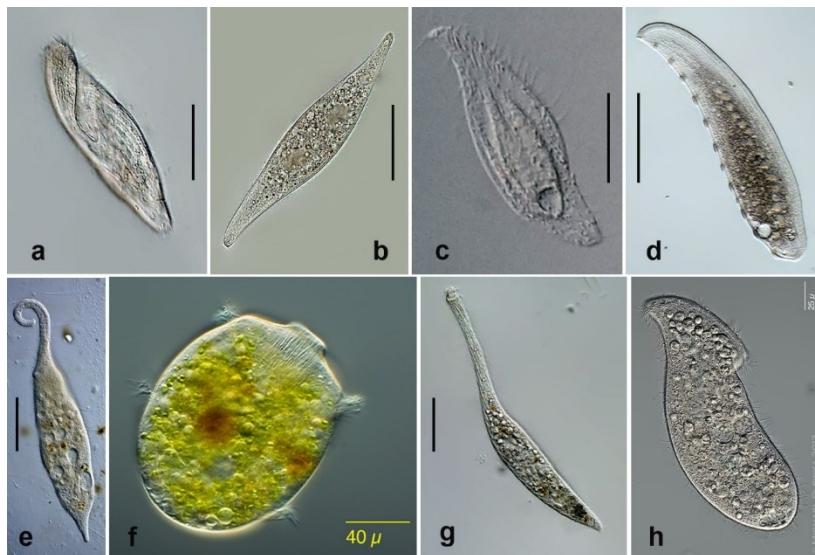


Fig. 3.45. Clase Armophorea (a) y Litostomatea (b-h) en vivo, con contraste diferencial de interferencia.

a. *Metopus*. b. *Amphileptus*. c. *Litonotus*. d. *Loxophyllum*. e. *Dileptus*. f. *Didinium*. g. *Lacrymaria*. h. *Spathidium*. a, b, d-h, con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com); c, material propio. Escalas: 50 μm (a, b), 20 μm (c), 100 μm (d, e, g).

PHYLLOPHARYNGEA de Puytorac et al., 1974 (Fig. 3.46a-g)

Presentan monocinétidas somáticas con fibras cinetodésmicas dirigidas lateralmente y microtúbulos transversos poco desarrollados o ausentes. La citofaringe está rodeada por microtúbulos dispuestos radialmente, denominados *phyllae*. Son generalmente bentónicos, pueden ser sésiles y con ciliatura solo en sus fases de dispersión (Suctoria). Los Chonotrichia son ectosimbiontes de apéndices de crustáceos y los Rhynchodia de las branquias de peces. Algunos géneros representativos son *Trithigmostoma*, *Chilodonella*, *Chlamydodon*, *Pseudochilodonopsis* (Cyrtophoria), *Acineta*, *Tokophrya*, *Podophrya*, *Metacineta* (Suctoria).

NASSOPHOREA Small & Lynn, 1981 (Fig. 3.46h, i)

Presentan ciliatura somática densa, con cinétidas que portan una o dos cillas y un arreglo particular de infraciiliatura. La región oral es variable, pueden presentar policinétidas que se disponen en una banda ventral o que incluso se extienden dorsalmente. Los alvéolos corticales están bien desarrollados. La citofaringe o cyrtos es una “canasta” microtubular compleja, reforzada por bandas de microtúbulos o nematodesmos. Es similar a citofaringe de los

cirtofóreos, aunque presenta particularidades que la diferencian. Se alimentan típicamente de cianobacterias. Algunos géneros representativos son *Nassula* (Nassulida), *Pseudomicrothorax* (Microthoracida).

COLPODEA de Puytorac et al., 1974 (Fig. 3.46j, k)

Las cinétidas (dixinétidas) somáticas de los colpódeos tienen una estructura única e invariable dentro del grupo. Los microtúbulos transversos están muy desarrollados, además de solapados, y forman los llamados “transversodesmas”. Por el contrario, las estructuras orales son muy diversas. Son característicos en el suelo y ambientes terrestres. Generalmente forman quistes de resistencia y reproductivos. Algunos géneros representativos son *Colpoda* (Colpodida), *Bursaria*, *Bursaridium* (Bursariomorphida).

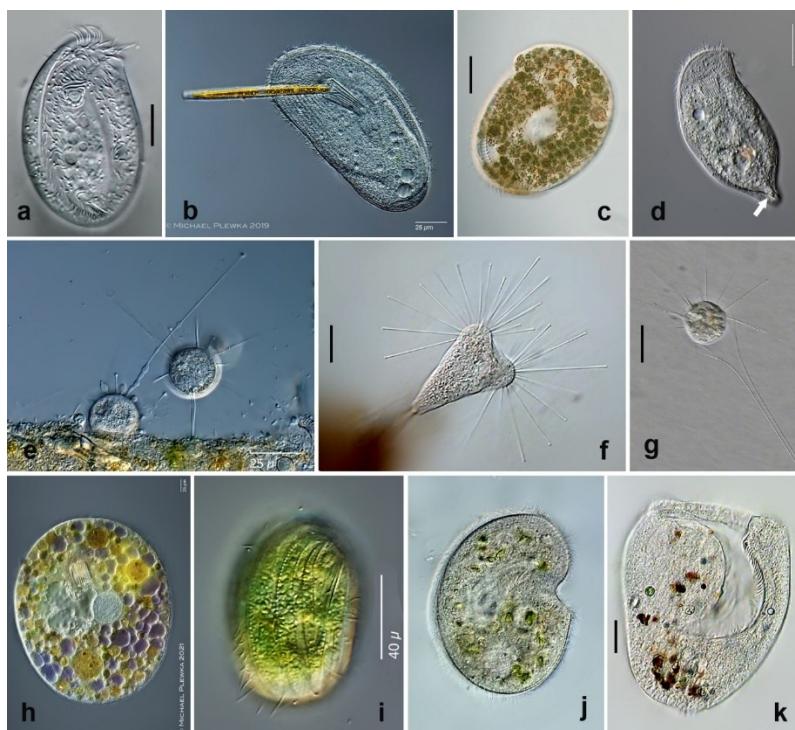


Fig. 3.46. Clase Phyllopharyngea (a-g), Nassophorea (h, i) y Colpodea (j, k) en vivo, con contraste diferencial de interferencia. **a.** Chilodonella. **b.** Tritigmostoma. **c.** Chlamydodon. **d.** Pseudochilodonopsis, la flecha indica una proyección caudal. **e.** Podophrya. **f.** Tokophrya. **g.** Metacineta. **h.** Nassula. **i.** Pseudomicrothorax. **j.** Colpoda. **k.** Bursaridium. a, b, d-k, con permiso de uso de © Michael Plewka, [www.plingfactory](http://www.plingfactory.com); c, material propio. Escalas: 10 µm (a), 20 µm (c, f, g, k).

PROSTOMATEA Schewiakoff, 1896 (Fig. 3.47a-c)

Presentan ciliatura somática uniforme, constituida por monocinétidas, y frecuentemente poseen una o varias cillas caudales más largas. El citostoma es apical o subapical y está rodeado de cillas circumiales más largas. Presentan extrusomas ofensivos, como toxicistas, que utilizan en la captura de sus presas. En general son ovoides o cilíndricos. Algunos géneros representativos son *Coleps*, *Holophrya*, *Prorodon*, *Urotricha* (Prorodontida).

PLAGIOPYLEA Small & Lynn, 1985 (Fig. 3.47d-f)

Se trata de una “riboclase” al igual que Armophorea, que carece de sinapomorfías morfológicas. Los dos grupos que la componen son muy diferentes. Tanto la ciliatura somática como la oral son variables. Son comunes en ambientes anóxicos de agua dulce y marinos, carecen de mitocondrias y poseen hidrogenosomas y bacterias metanogénicas como endo o ectosimbiontes, que aumentan la eficiencia metabólica del ciliado en estos ambientes particulares. Algunos géneros representativos son *Plagiopyla* (Plagiopylida), *Caenomorpha*, *Saprodrinium*, *Discomorphella* (Odontostomatida).

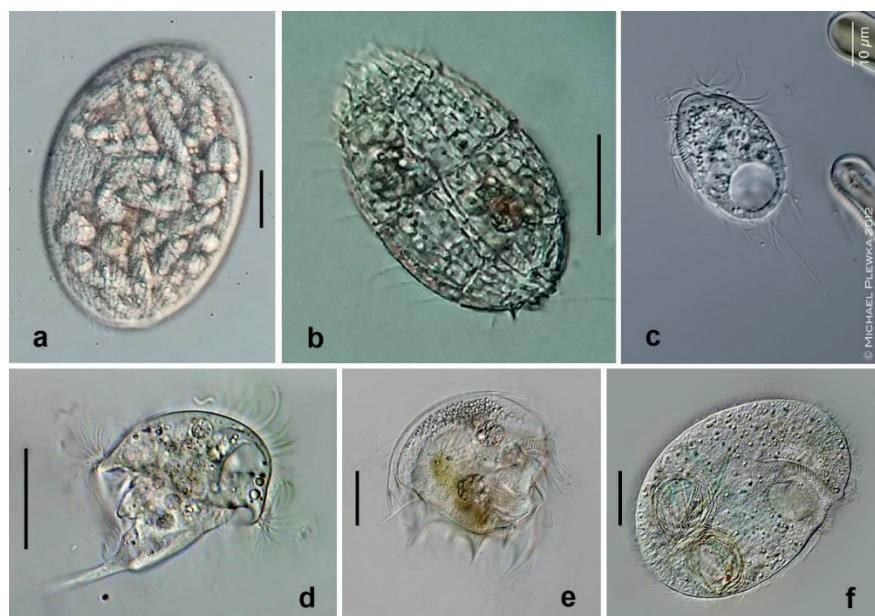


Fig. 3.47. Clase Prostomatea (a-c) y Plagiopylea (d-f) en vivo, con contraste diferencial de interferencia. **a.** *Holophrya*. **b.** *Coleps*. **c.** *Urotricha*. **d.** *Caenomorpha*. **e.** *Saprodrinium*. **f.** *Plagiopyla*. a, b, material propio; c-f, con permiso de uso de © Michael Plewka, www.plingfactory.com. Escalas: 20 µm (a, b, e), 50 µm (d).

OLIGOHYMENOPHOREA de Puytorac et al., 1974 (Fig. 3.48)

Es un grupo diverso que se caracteriza por presentar, en la región oral, ciliatura paroral (compuesta por dicinétidas) a la derecha del citostoma y tres policinétidas a la izquierda. Los Astomatia carecen de estructuras orales. Pueden presentar monocinétidas o dicinétidas somáticas con un arreglo microtubular y de fibrillas asociadas particular. Incluye ciliados simbiontes obligados, como los apostomados de crustáceos y los astomados de anélidos. El himenostomado *Ichthyophthirius* es parásito de peces. Los Peritrichia son mayormente sésiles y carecen de cillas somáticas, excepto durante sus fases de dispersión (telotrocos). Algunos géneros representativos son *Paramecium*, *Frontonia*, *Urocentrum* (Penicullia), *Cyclidium*, *Pleuronema* (Scuticociliatia), *Tetrahymena* (Hymenostomatia), *Vorticella*, *Carchesium*, *Epistylis*, *Campanella*, *Thuricola*, *Cothurnia*, *Platycola*, *Astylozoon* (Peritrichia).

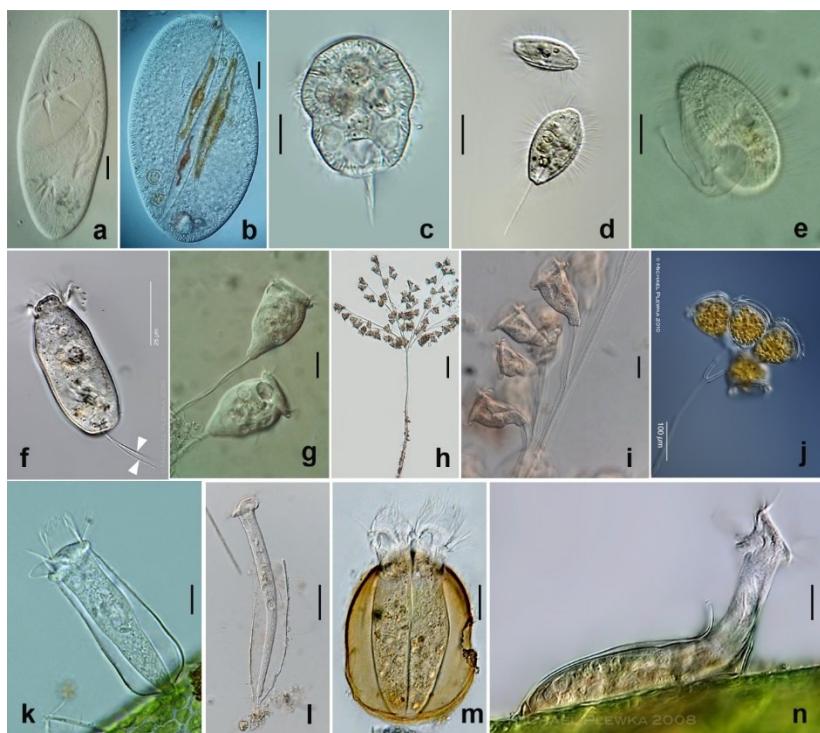


Fig. 3.48. Clase Oligohymenophorea en vivo, con contraste diferencial de interferencia.

a. *Paramecium*. b. *Frontonia*. c. *Urocentrum*. d. *Cyclidium*. e. *Pleononema*. f. *Astylozoon*, las puntas de flecha indican cilias caudales (*Peritrichia*, *Mobilina*). g. *Vorticella*. h. i. *Zoothamnium*. j. *Campanella*. k. *Cothurnia*. l. *Thuricola*. m, n. *Platycola* en vista dorsal (m) y lateral (n). a, b, e, g-i, l, material propio; c, d, f, j, k, m, n, con permiso de uso de © Michael Plewka, www.plingfactory.com. Escalas: 20 µm (a-c, e, g, i, m, n), 10 µm (d, k), 200 µm (h), 50 µm (l).

Métodos de recolección, observación y mantenimiento

Los métodos de recolección varían según el tipo de comunidad que se quiera estudiar. Para los ciliados planctónicos se utilizan botellas muestreadoras, como van Dorn o Niskin, y también se los puede concentrar utilizando redes de plancton con abertura de malla de 15-20 µm. Las muestras de bentos se obtienen mediante un corer o cilindro con un diámetro determinado. Para obtener muestras de perifiton, existen varios métodos mediante el uso de sustratos artificiales como, por ejemplo, dispositivos que sostienen portaobjetos que van a ser colonizados. Las muestras edáficas se obtienen con un corer que se introduce en los primeros 10 cm del suelo y, generalmente, se integran varias submuestras a lo largo de una transecta definida.

La observación puede realizarse a partir de la muestra viva recién traída del campo y también pueden establecerse cultivos naturales, simplemente enriqueciendo dicha muestra con infusiones de granos, o bien, aislando especies de interés y manteniéndolas en distintos medios de cultivo (con agregado de alimento apropiado, en condiciones controladas de luz y temperatura).

Para identificar a las especies, es imprescindible observar los ciliados en vivo y luego de aplicar técnicas citológicas que permitan revelar la infraciliatura, los núcleos y otras estructuras celulares. Pueden aislarse bajo la lupa y luego se los observa al microscopio óptico, montados en un portaobjetos con cubreobjetos. Algunas características como la forma, el tamaño y el color de la célula, el número y posición de las vacuolas contráctiles, la presencia, su color y la disposición de gránulos corticales, etc., deben registrarse en vivo. Para la observación en vivo es ideal contar con un microscopio que posea accesorios de contraste diferencial de interferencia (DIC).

La tinción con verde de metil pironina es comúnmente empleada para observar algunas estructuras celulares de forma transitoria, es decir, que no se obtienen preparados permanentes.

Este colorante tiñe los núcleos de color azul brillante y el citoplasma de rosa intenso (Fig. 3.49a). También pueden colorearse extrusomas, como mucocistos, y provocar la descarga de tricocistos.

Las técnicas de impregnación argéntica son las más utilizadas para estudiar a los ciliados. El Protargol o proteinato de plata impregna cillas, infraciliatura, núcleos y, a veces, extrusomas (Fig. 3.49b). El nitrato de plata revela las llamadas “líneas de plata” o argiroma, que en algunos ciliados son importantes desde el punto de vista taxonómico. El argiroma corresponde a zonas de contacto entre alvéolos corticales, las cuales son argentofílicas.

Existen varias soluciones fijadoras para conservar a los ciliados. Entre las más utilizadas, se pueden mencionar al Bouin que es apropiado para fijarlos antes de realizar impregnaciones argénticas, y al Lugol, que es apropiado para conservar muestras destinadas a recuentos celulares. Para emplear técnicas de microscopía electrónica, se utiliza glutaraldehído y tetróxido de osmio.

El recuento de los ciliados en muestras de agua puede llevarse a cabo en cámaras de sedimentación, por ejemplo, siguiendo la metodología de Utermöhl (1958) en el microscopio invertido. Los ciliados de suelo pueden contarse siguiendo el protocolo del Protargol cuantitativo (Montagnes & Lynn 1993), o bien, mediante diluciones del material edáfico y recuentos directos al microscopio óptico.

Mayor detalle sobre métodos de estudio de los protistas ciliados puede consultarse en Foissner (1987, 1991, 2014), Aesch & Foissner (1992), Bamforth (1992), Finlay & Guhl (1992), Montagnes & Lynn (1993), entre otros. Los métodos de cultivo de algunas especies están compilados en Lee & Soldo (1992).

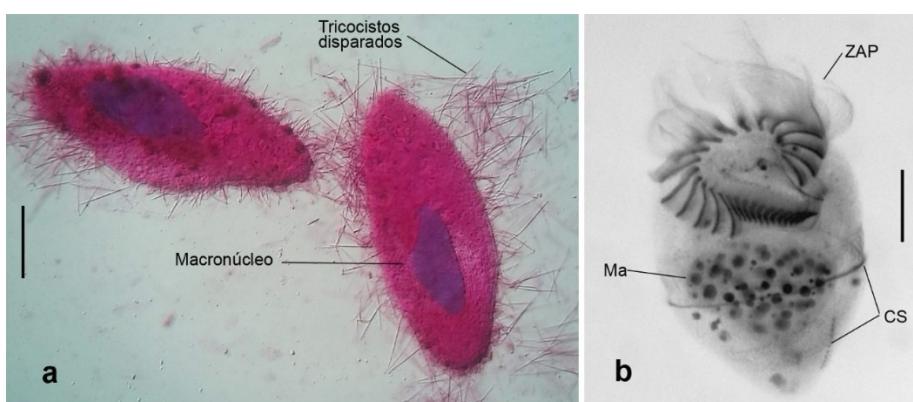


Fig. 3.49. *Paramecium* (*Oligohymenophorea*) teñido con verde de metil pironina (a) y *Limnostrombidium* (*Spirotrichea*) impregnado con Protargol (b). CS, cinétidas somáticas; Ma, macronúcleo; ZAP, zona adoral de policinétidas. a, material propio; b, modificado de Küppers et al. (2006a). Escalas: 50 µm (a), 20 µm (b).

Glosario

Abertura oral: abertura externa o distal de la cavidad oral.

Acidosoma: vesícula de contenido ácido, que se fusiona con la vacuola digestiva durante la digestión del alimento.

Alvéolos corticales: vesículas o sacos aplastados, delimitados por una membrana simple, localizados justo por debajo de la membrana plasmática y por encima del epiplasma.

Amitosis: división nuclear que resulta en una distribución desigual de cromosomas. Ocurre en el macronúcleo poliploide.

Argiroma o sistema de líneas de plata: estructuras argentofílicas corticales que quedan reveladas al utilizar técnicas de impregnación con nitrato plata. Pueden indicar puntos o líneas de contacto entre membranas de alvéolos corticales. No es idéntico a la infraciliatura, aunque comparten algunas estructuras como los cinetosomas.

Atrio: invaginación oral carente de cillas, que precede al citostoma.

Autogamia: proceso sexual de autofecundación. Puede ocurrir con la formación de pares (citogamia) y en cada individuo del par ocurre meiosis y autofecundación. Incrementa la longevidad de las poblaciones y luego tiene lugar la reproducción asexual.

Axonema: estructura interna de la cilia, conformada por un par de microtúbulos centrales y 9 dobletes microtubulares periféricos.

Banda de replicación: banda transversal que recorre el macronúcleo de Spirotrichea antes de su fisión, implicada en la replicación del ADN y en la síntesis de histonas.

Blefarisma: pigmento fotosensible que se encuentra en los pigmentocistos (extrusomas) del heterotípico *Blepharisma*.

Canales colectores: canales citoplasmáticos que transportan fluido desde el espongioma hacia la vacuola contráctil.

Cerdas dorsales: cillas inmóviles, probablemente de función sensitiva, dispuestas en hileras en la superficie dorsal de los hipotípicos (Spirotrichea).

Cilia: orgánulo cilíndrico que se origina en un cinetosoma o cuerpo basal y se proyecta desde la superficie celular, rodeado por la membrana plasmática. Internamente está recorrida por el axonema.

Ciliatura endoral: ciliatura oral compuesta por dos hileras de cinetosomas paralelos, localizada en el interior de la cavidad oral de muchos Spirotrichea (hipotípicos) y algunos Armophorea. Todos sus cinetosomas son cilíferos (portan cillas). También se la llama membrana endoral.

Ciliatura holotípica: ciliatura somática que se dispone uniformemente en toda la superficie celular.

Ciliatura paroral: ciliatura oral localizada en el margen o borde derecho de la región oral. Este conjunto de cillas puede tener el aspecto de láminas o velos ondulantes. Existen distintos tipos según el patrón de su infraciiliatura, probablemente no homólogos. Por su localización y función, se incluye en este tipo de ciliatura a la haplocinetia de Oligohymenophorea y las tradicionalmente llamadas membranas ondulantes. También recibe otros nombres, como membrana paroral o simplemente paroral.

Cinetia: hilera de cinétidas somáticas, dispuestas longitudinalmente. Puede estar conformada por mono, di o policinétidas.

Cinética: unidad ciliar elemental que se dispone repetitivamente en el córtex y que está constituida por un cinetosoma (o en algunos casos dos), sus fibras asociadas y la cilia propiamente dicha (axonema más membrana plasmática o ciliar), soliendo incluirse en este complejo también los alvéolos y paquetes de microtúbulos.

Cinetodesmos: fibrillas subpeliculares estriadas periódicamente, que se originan cerca de la base de un cinetosoma somático y se disponen a la derecha de la cinetia, considerado el eje anteroposterior de la célula. Las fibrillas que se originan cerca de un cinetosoma pueden solaparse con las del cinetosoma contiguo, formando un manojo de fibrillas.

Cinetosoma o cuerpo basal: cilindro cortical compuesto por 9 tripletes de microtúbulos periféricos. Da origen a la cilia.

Cirro: ciliatura somática compuesta (policinética), típica de los hipotípicos y euplótidos (Spirotrichea). Las cillas que los componen actúan como una unidad.

Citocinesis: división del citoplasma.

Citoesqueleto: red de microtúbulos y microfilamentos proteicos inmersos en el citoplasma, que le dan forma y mantienen la estructura de la célula.

Citofaringe: estructura microtubular que permite el pasaje de la vacuola digestiva, formada en el citostoma, hacia el citoplasma.

Citogamia: autogamia por pares. Ver también **autogamia**.

Citopigio o citoprocto: abertura permanente del córtex, en forma de hendidura y ubicada generalmente en el extremo posterior de la célula, por donde se exocitan los desechos no digeridos. Es una estructura soportada por microtúbulos, que puede evidenciarse mediante impregnación con plata y que tiene importancia taxonómica en algunos grupos.

Citoprocto: ver **citopigio**.

Citostoma: sitio de la célula libre de alvéolos y delimitado por una membrana simple, donde comienza la ingestión del alimento, con la formación de la vacuola digestiva. Puede localizarse

superficialmente en la célula, estar precedido por una invaginación o ubicarse en el interior de la cavidad oral. La citofaringe es continua al citostoma, por lo que se dice que constituyen un complejo citostoma-citofaringe.

Complejo vacuolar contráctil: vacuola(s) contráctil(es) y sistema de túbulos y canales colectores que intervienen en la osmorregulación celular.

Conjugación: proceso sexual por el que dos individuos intercambian núcleos gaméticos (resultantes de la meiosis y luego mitosis de sus micronúcleos) para que ocurra la fecundación.

Córtex: parte más externa de la célula, que comprende la membrana plasmática, los alvéolos, el epiplasma, microtúbulos epiplasmáticos y la infraciliatura.

Cuerpo basal: ver **cinetosoma**.

Cyrtos: citofaringe tubular, a veces curvada, reforzada por microtúbulos longitudinales o nematodesmos, derivados de cinetosomas circumoriales, y tapizada por extensiones de microtúbulos postciliares. No está asociada a toxicistas. Típico de Phyllopharyngea y Nassophorea. Es similar al *rhabdos* de Litostomatea, pero este último tipo de citofaringe es menos compleja, no está curvada, frecuentemente se asocia a toxicistas y está tapizada por microtúbulos transversos.

Diástole: se dice que la vacuola contráctil está en diástole cuando se encuentra dilatada, cargada de líquido. Ver también sístole.

Dicinética: cinética compuesta por dos cinetosomas y sus estructuras fibrilares asociadas. Ver también monocinética y policinética.

Disco peristomial o epistomial: región central abultada, carente de cílias y retráctil del peristoma de peritricos sésiles (Oligohymenophorea).

Dualismo nuclear: presencia de dos tipos distintos de núcleos, el macronúcleo y el micronúcleo.

Epiplasma: capa proteica fibrilar o filamentosa, ubicada por debajo de los alvéolos corticales.

Espasmonema: haz de proteínas contráctiles, predominantemente espasmina, del pedúnculo de peritricos sésiles (Oligohymenophorea). Se origina y se continúa con microfilamentos del zooide o célula en forma de campana, típica de los peritricos sésiles.

Espongioma: sistema de túbulos secretores, ubicados en las cercanías de la vacuola contráctil, que intervienen en la osmorregulación.

Estentorina: pigmento citoplasmático azul, contenido en los pigmentocistos (extrusomas) del córtex de algunas especies de *Stentor*.

Estomatogénesis: formación de la región oral antes y/o durante la fisión binaria. Existen distintos modos de estomatogénesis, característicos de determinados grupos de ciliados. También ocurre durante otros eventos de morfogénesis, como en la reorganización fisiológica.

Extrusomas: orgánulos de descarga rápida, rodeados por una membrana simple, que se localizan en el córtex y se forman en el aparato de Golgi. Existen distintos tipos y la descarga ocurre ante estímulos químicos o mecánicos.

Fagoacidosoma: vacuola digestiva a la que se han fusionado vesículas con contenido ácido (acidosomas), que proveen el medio para que actúen las enzimas lisosomales.

Fagolisosoma: vacuola digestiva a la que se han fusionado los lisosomas, que proveen las enzimas que intervienen en la digestión del alimento.

Fagosoma: ver **vacuola digestiva**.

Fisión binaria: división asexual de una célula parental en dos células hijas, el proter, o célula hija anterior, y el opisthe, o célula hija posterior.

Fisión enantiotrópica: fisión homotetogénica inversa. Durante la división ocurre una rotación en el eje de la célula hija anterior (proter) y en el de la célula hija posterior (opisthe), de modo que tienen una polaridad aproximadamente opuesta. Se da en Choreotrichia y Oligotrichia (Spirotrichea).

Fisión homotetogénica: fisión transversal o perquinetal, donde hay una correspondencia punto por punto en las estructuras de las células hijas resultantes. El plano de fisión es perpendicular a la orientación de las cinetas o hileras de cílias.

Fisión múltiple: división asexual de una célula parental en varias células hijas. El núcleo se divide varias veces por mitosis. Los núcleos resultantes se separan rodeados de citoplasma y

membrana para dar origen a varias células hijas. Por lo general ocurre en el interior de quistes reproductivos. Es común en Colpoda.

Gamona: sustancia soluble (generalmente una glicoproteína) que induce el apareamiento y la conjugación.

Gemación: reproducción asexual por fisión binaria o múltiple, en la que se forma un organismo de menor tamaño y generalmente ciliado, que representa una fase de dispersión. Existen distintos tipos y puede ser exógena (la "larva" ciliada se forma como una evaginación superficial o "yema" de la célula parental), endógena (formación de una cámara de incubación temporaria desde la cual se libera la "larva" ciliada por un poro) o evaginativa (formación de una cámara de incubación temporaria que luego se evagina y la "larva" ciliada se libera después de la citocinesis). Es común en Suctoria y Chonotrichia (*Phyllopharyngea*).

Gránulos corticales: vesículas (extrusomas) que pueden contener un pigmento coloreado. Se localizan en el córtex o en el citoplasma. Ver pigmentocistos.

Haplocinetia: ciliatura oral compuesta por una doble hilera de cinetosomas, dispuestos en zig-zag, de la cual solo la hilera de cinetosomas más externa porta cillas. Este término se utiliza para referir a la ciliatura paroral de Oligohymenophorea.

Haptocisto: extrusoma presente en los tentáculos de suctores, que probablemente contiene enzimas líticas que permiten la captura de presas.

Heterocariótico: que presenta dos o más tipos de núcleos. En ciliados se refiere a que poseen macro y micronúcleo. Ver también dualismo nuclear.

Hidrogenosoma: orgánulo citoplasmático de origen mitocondrial, involucrado en la síntesis de ATP y la producción de hidrógeno. Se encuentra en ciliados que viven en ambientes anóxicos, como representantes de Armophorea y Plagiopylea.

Infraciliatura: arreglo de cinetosomas y estructuras microfibrilares o microfilamentosas y microtúbulos asociados a los cinetosomas, tanto somáticos como orales.

Infundíbulo: región posterior o interna de la cavidad oral de algunos ciliados, principalmente peritricos (Oligohymenophorea). Generalmente tiene forma de embudo, es profundo y contiene parte de la ciliatura oral y su infraciliatura.

Labio peristomial o epistomial: reborde cortical en la región anterior de la célula, que se superpone a las cillas orales. Es común en los peritricos (Oligohymenophorea).

Líneas de plata: ver argiroma.

Loriga: cubierta extracelular, de naturaleza proteica o mucopolisacáridica, con partículas aglutinadas del medio en algunos casos. Puede estar adherida a un sustrato o no y el organismo puede ocuparla temporal o permanentemente. Por lo general tiene una sola abertura, aunque puede estar abierta en ambos extremos en algunos casos. Está presente en foliculínidos y tintínidos (Spirotrichea) y en algunos peritricos (Oligohymenophorea).

Macroconjugante: individuo de un par de células que van a conjugar, que tiene mayor tamaño. Se da en peritricos (Oligohymenophorea). Ver también microconjugante.

Macronúcleo: núcleo vegetativo, transcripcionalmente activo, que controla el fenotipo celular. Puede encontrarse como una estructura única o múltiple y tiene mayor tamaño que el micronúcleo. Típicamente poliploide, con numerosos nucléolos. Se divide por amitosis y se desorganiza durante el proceso sexual. Ver también **micronúcleo**.

Macrostómico: estadio en ciclos de vida polimórficos, en el que la región oral tiene mayor tamaño que lo normal y el ciliado puede alimentarse de presas más grandes, típicamente otros ciliados, incluso de la misma especie. Este cambio en la región oral se produce por mecanismos morfogenéticos ante determinadas condiciones. Ver también microstómico.

Membrana ondulante: ver ciliatura paroral.

Membranelas: estructura oral formada por numerosas cillas (policinétida), cuyos movimientos se acoplan y funcionan como una unidad. Generalmente, se ubican en la región oral izquierda y pueden ser 3 (Oligohymenophorea) o numerosas (Spirotrichea) conformando una zona adoral de membranelas o policinétidas. Ver también **policinétida**.

Microconjugante: individuo de un par de células que van a conjugar, que tiene menor tamaño. Se da en peritricos (Oligohymenophorea). Ver también **macroconjugante**.

Microfilamentos: fibrillas proteicas de entre 3 y 7 nm.

Micronúcleo: núcleo generativo, transcripcionalmente inactivo. Puede ser una estructura única o múltiple y tiene menor tamaño que el macrónucleo. Es diploide y carece de nucleolos. Interviene en los procesos sexuales de conjugación y autogamia. Se divide por mitosis y meiosis e interviene en la formación del macrónucleo. Ver también **macrónucleo**.

Microstómico: estadio en ciclos de vida polimórficos, en el que la región oral tiene menor tamaño que lo normal y solo puede ingerir presas de tamaño pequeño, como bacterias. Este cambio en la región oral se produce por mecanismos morfogenéticos ante determinadas condiciones. Ver también macrostómico.

Microtúbulo: estructura cilíndrica hueca de ca. 20-25 nm de diámetro, conformada por subunidades de tubulina.

Microtúbulos basales: grupo de microtúbulos que se extienden adyacentes y a lo largo de una cinetia somática. Se encuentran en algunos Oligohymenophorea.

Microtúbulos postciliares: microtúbulos asociados al triplete 9 de los cinetosomas, que se extienden en dirección posterior de cada cinética. Los microtúbulos postciliares de una cinetia pueden solaparse y formar bandas de postciliodesmata, que intervienen en la extensión de la célula luego de la contracción. Ver **postciliodesmata**.

Microtúbulos subepiplásmicos: microtúbulos ubicados por debajo del epiplasma, que se extienden de forma paralela a la superficie celular. Ver también microtúbulos suprapiplásmicos.

Microtúbulos supraepiplásmicos: microtúbulos ubicados por encima del epiplasma, que se extienden de forma paralela a la superficie celular. Ver también microtúbulos subepiplásmicos.

Microtúbulos transversos: microtúbulos que se originan en la región anterior izquierda del cinetosoma, cerca de los tripletes 3, 4 y a veces 5, y se extienden hacia la izquierda, en dirección del cinetosoma de una cinetia adyacente. En Litostomatea conforman la citofaringe o *rhabdos*. En Colpodea se solapan y conforman transversodesmata. Ver **transversodesmata**.

Mionema: estructura fibrilar o filamentosa, proteica, responsable de la contracción de la célula o pedúnculos en el caso de algunos Peritrichia. Ver también **espasmonema**.

Monocinética: cinética compuesta por un cinetosoma y sus estructuras fibrilares asociadas. Ver también **dicinética y policinética**.

Morfogénesis: transformación morfológica que acompaña al crecimiento y diferenciación u ontogenia de un organismo. Reúne todos los procesos que llevan a la formación de un nuevo individuo, manteniendo un patrón y arquitecturas celulares determinados. Ocurre durante la fisión, enquistamiento, regeneración y reorganización fisiológica. Los patrones morfogenéticos tienen importancia taxonómica y filogenética.

Mucocisto: extrusoma cortical rodeado de membrana, en forma de saco o bastón, que contiene una estructura paracristalina que se extruye de forma amorfa, tipo “mucosa”. Involucrados en la formación de las paredes quísticas y de las lorigas.

Nematodesmos: manojo de microtúbulos paralelos, generalmente con un patrón hexagonal y paracristalino en sección transversal, asociados a cinetosomas. Junto a otros microtúbulos, refuerzan la citofaringe de Litostomatea (*rhabdos*) y Nassophorea (*cyrtos*), aunque también se los encuentra en otros grupos.

Ondas metacronales: ondas sincrónicas de batido ciliar entre cillas de hileras adyacentes, combinadas con el batido secuencial de cillas dentro de cada hilera. El movimiento está coordinado por un acoplamiento hidrodinámico de las cillas.

Opisthe: célula hija posterior, resultante de la fisión binaria de una célula parental. Ver también **proter**.

Orgánulo de Lieberkühn: estructura lenticular, refringente, que se encuentra en la región izquierda cerca o dentro de la cavidad oral de Ophryoglenida (Oligohymenophorea) e interviene en la fototaxis.

Orgánulo “vidrio de reloj”: ver **orgánulo de Lieberkühn**.

Palintomía: secuencia rápida de fisones binarias, generalmente dentro de un quiste reproductivo, que resulta en la producción de numerosas células hijas pequeñas o tomitos. Característico de varios ciliados parásitos, como *Ichthyophthirius* (Oligohymenophorea).

Pedúnculo: estructura de adhesión a un sustrato en ciliados sésiles. Puede ser contráctil, como en el peritrico *Vorticella*, o ramificado en organismos coloniales. Se encuentra en Chonotrichia y Suctoria (Phyllopharyngea) y en Peritrichia sésiles (Oligohymenophorea).

Peristoma: región oral en la que la ciliatura emerge por fuera de la cavidad y se extiende en gran parte de la región anterior de la célula. Se da en Peritrichia (Oligohymenophorea), Heterotrichia y varios Spirotrichea.

Poxicisto: tipo de extrusoma similar a un toxicisto, que adhiere a la presa. Característico de algunos Haptorida (Litostomatea), como *Didinium*.

Phylla (pl. phyllae): bandas microtubulares que se disponen de forma radial en la región oral de Phyllopharyngea. Ver también **tentáculo** (Suctoria).

Pigmentocisto: ver **gránulos corticales**.

Podito: proyección cortical cónica en la región posterior de algunos Cyrtophoria (Phyllopharyngea), que secreta una sustancia “mucosa” para adherirse temporalmente a un sustrato.

Policinétida: cinética compuesta por tres o más cinetosomas y sus fibrillas asociadas. Ver también dicinética y policinética.

Polistómico: que tiene numerosos sitios de ingestión del alimento, por ejemplo, en Suctoria (Phyllopharyngea) con sus múltiples tentáculos.

Postciliodesmata: ver **microtúbulos postciliares**.

Protargol o proteinato de plata: técnica de impregnación con plata. La plata se reduce y se deposita en estructuras argentofilicas como núcleos, ciliatura e infraciliatura.

Proter: célula hija anterior, resultante de la fisión binaria de una célula parental. Ver también **opisthe**.

Raíces ciliares: estructura fibrilar o microtubular que se origina de un cinetosoma o en sus cercanías, y se extiende desde la región cortical hacia el citoplasma.

Región oral: región de la célula donde se encuentran las estructuras orales. Se utiliza en sentido amplio.

Reorganización fisiológica: proceso de morfogénesis que reestablece estructuras ciliares y nucleares, en un organismo que no se está dividiendo. Ocurre ante condiciones desfavorables.

Rhabdos: citofaringe tubular reforzada por nematodesmos y tapizada longitudinalmente por microtúbulos transversos, derivados de cinetosomas circumorales y otros haces de microtúbulos de origen indeterminado. Puede estar asociada a toxicistas. Se da en Litostomatea y Prostomatea. Ver también **cyrtos**.

Rostro: proyección anterior de la célula, con forma de pico.

Saco parasomal: pequeña invaginación de la membrana plasmática, localizada a la derecha de cada cinetosoma cilífero (portador de cilia). Constituyen sitios de pinocitosis y exocitosis.

Sincarión: núcleo que resulta de la fusión de dos núcleos gaméticos o pronúcleos durante la conjugación o autogamia. Sus productos de división se diferencian en micronúcleo y macronúcleo.

Singen: complejo de dos o más tipos de apareamiento sexualmente compatibles.

Sístole: se dice que la vacuola contráctil está en sístole cuando ha descargado el líquido al exterior de la célula, a través del poro vacuolar. Ver también **diástole**.

Telotroco: “larva” ciliada o forma de dispersión en peritricos (Oligohymenophorea) sésiles.

Tentáculo: proyección tubular de la superficie celular.

Teronte: forma de dispersión en ciliados con ciclos de vida polimórficos, principalmente parásitos o histiófagos. Resulta de la transformación de un tomonte y, una vez que encuentra un nuevo hospedador o el alimento apropiado, se transforma en un trofone. Ver también **tomonte** y **trofone**.

Tipo de apareamiento: estado fisiológico de la forma madura del ciclo de vida de un ciliado que le permite conjugar. Está determinado genéticamente o epigenéticamente (cuando intervienen factores citoplasmáticos, por ejemplo).

Tomonte: forma de pequeño tamaño, libre nadadora y que no se alimenta, en ciliados parásitos o histiófagos con ciclos de vida polimórficos. Se divide por fisión binaria o múltiple,

generalmente en el interior de un quiste reproductivo. Las células resultantes (llamadas tomitos) se transforman en terontes o trofontes, según la especie. Ver también **teronte** y **trofone**.

Toxicisto: extrusoma tubular característico de ciliados depredadores (Haptoria, Litostomatea). Generalmente son más numerosos en la región oral. Probablemente, contienen enzimas paralizantes y proteolíticas. Al descargarse, penetran la membrana de la presa, la inmovilizan y comienza la citólisis.

Transversodesmata: ver **microtúbulos transversos**.

Tricocisto: extrusoma defensivo del córtex somático de ciliados penicúlidos (Oligohymenophorea), como *Paramecium*. En forma de huso, con un extremo puntiagudo y un “cuerpo” cilíndrico que contiene material paracristalino de naturaleza proteica. Al descargarse, la matriz proteica se expande y presenta una estriación periódica característica.

Trofone: forma madura, vegetativa y que se alimenta, del ciclo de vida de cualquier ciliado. El término se utiliza más comúnmente en ciliados parásitos o histiófagos con ciclos de vida polimórficos. Es un estadio del ciclo de vida entre teronte y tomonte. Ver también **teronte** y **tomonte**.

Vacuola contráctil: orgánulo osmorregulador que se llena de líquido (diástole), el cual luego es expulsado al exterior de la célula (sístole) a través de uno o más poros vacuolares permanentes.

Vacuola digestiva: vacuola que se forma en la parte distal de la citofaringe y contiene alimento particulado o disuelto. La digestión ocurre luego de que se le fusionan vesículas como acidósomas y lisosomas, que proveen el medio adecuado y las enzimas líticas, respectivamente. Ver también **fagosoma**.

Vesícula de Müller: vacuola pequeña que contiene concreciones minerales e interviene en la recepción de la gravedad. Característica de algunos Karyorelictea, como *Loxodes*.

Vestíbulo: invaginación oral ciliada, que conduce directa o indirectamente a la cavidad oral.

Zona adoral de membranelas o policinétidas: tres o más policinétidas dispuestas en serie, típicamente en la región oral izquierda. Esta disposición ha evolucionado convergentemente en Spirotrichea, Heterotrachea y Colpodea.

Zooclorelas: algas verdes (clorofitas) endosimbiontes, generalmente del género *Chlorella*, aunque a veces se extiende el término para otras algas verdes endosimbiontes (*Tetraselmis*, *Carteria*, etc.).

Zooxantelas: algas endosimbiontes “no clorofitas”, típicamente dinoflagelados, criptofitas y crisofitas.

Agradecimientos

Queremos agradecer especialmente a Michael Plewka, www.plingfactory.de, por darnos permiso para utilizar sus espectaculares fotografías de ciliados, que han enriquecido y mejorado las figuras de este capítulo. A Juan F. Saldarriaga, *University of British Columbia*, por el permiso de uso del esquema de la figura 3.9b y a Robert Berdan, www.canadiannaturephotographer.com, por el permiso de uso de la microfotografía de *Stentor* (Fig. 3.43e). A la Dra. María Cristina Claps, por su apoyo incondicional. Financiamiento por parte de la ANPCyT Préstamo BID PICT 2015-1244 y del CONICET PUE-MACN 098/16.

Referencias

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., et al. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66, 4-119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Aesch, E. (2001). Catalogue of the generic names of ciliates (Protozoa, Ciliophora). *Denisia*, 1, 1-350.
- Aesch, E. & Foissner, W. (1992). Enumerating active soil ciliates by direct counting. En J. J. Lee & A. T. Soldo (Eds.), *Protocols in Protozoology* (B-7.1). Lawrence, Kansas: Society of Protozoologists, Allen Press, Inc.
- Agatha, S. & Bartel, H. (2022). A comparative ultrastructural study of tintinnid loricae (Alveolata, Ciliophora, Spirotricha) and a hypothesis on their evolution. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 69, e12877. <https://doi.org/10.1111/jeu.12877>
- Agatha, S., Laval-Peuto & M. Simon, P. (2012). The Tintinnid Lorica. En J. R. Dolan, D. J. S. Montagnes, S. Agatha, D. W. Coats & D. K. Stoecker (Eds.), *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates* (pp. 17-41). <https://doi.org/10.1002/9781118358092.ch2>
- Akselman-Cardella, R. (2008). In Memoriam Enrique Balech. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 19, 81-88.
- Alder, V. & Boltovskoy, D. (1991). The ecology and biogeography of tintinnid ciliates in the Atlantic Sector of the Southern Ocean. *Marine Chemistry*, 35, 337-346.
- Allen, R. D. (1967). Fine structure, reconstruction and possible functions of components of the cortex of *Tetrahymena pyriformis*. *Journal of Protozoology*, 14, 553-565. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1967.tb02042.x>
- Aubusson-Fleury, A., Briceux, G., Damaj, R., Lemullois, M., Coffe, G., Donnadieu, F., et al. (2013). Epiplasmins and eiplasm in *Paramecium*: The building of a submembraneous cytoskeleton. *Protist*, 164, 451-469. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2013.04.003>
- Balech, E. (1941). *Neobursaridium gigas*, n. gen., n. sp. *Physis*, 19, 29-35.
- Balseiro, E. G., Modenutti, B. E. & Queimaliños, C. P. (2001). Feeding of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Calanoida) on ciliates and phytoflagellates in an ultraoligotrophic Andean lake. *Journal of Plankton Research*, 23, 849-857. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.8.849>
- Bamforth, S. S. (1992). Sampling and enumerating soil protozoa. En J. J. Lee & A. T. Soldo (Eds.), *Protocols in Protozoology* (B5). Lawrence, Kansas: Society of Protozoologists, Allen Press Inc.
- Bardele, C. H. (1972). A microtubule model for ingestion and transport in the suctorian tentacle. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 126, 116-134. <https://doi.org/10.1007/BF00306784>
- Barría de Cao, M. S. (1992). Abundance and species composition of tintinnina (Ciliophora) in Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 34, 295-303. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(05\)80085-X](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(05)80085-X)
- Barría de Cao, M. S., López-Abbate, C., Pettigrosso, R. & Hoffmeyer, M. S. (2013). The planktonic ciliate community and its relationship with the environmental conditions and water quality in two bays of the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93, 1753-1760. <https://doi.org/10.1017/S0025315413000349>
- Barría de Cao, M. S., Pettigrosso, R. E. & Popovich, C. (1997). Planktonic ciliates during a diatom bloom in Bahía Blanca Estuary, Argentina. II. Tintinnids. *Oebalia*, 23, 21-31.
- Boltovskoy, D. & Alder, V. (1989). Summer Weddell Sea microplankton: assemblage structure, distribution and abundance, with special emphasis on the Tintinnina. *Polar Biology*, 9, 447-456. <https://doi.org/10.1007/BF00443232>
- Boltovskoy, D. & Alder, V. (1992). Microzooplankton and tintinnid species-specific assemblage structures: patterns of distribution and year-to-year variations in the Weddell Sea (Antarctica). *Journal of Plankton Research*, 14, 1405-1423. <https://doi.org/10.1093/plankt/14.10.1405>
- Boltovskoy, D., Dinofrio, E. & Alder, V. (1990). Environmental influence on intraspecific variability in Antarctic tintinnids: *Cymatocylis affinis convallaria* in Weddell Sea waters. *Journal of Plankton Research*, 12, 403-413.

- Brunet, T. & King, N. (2017). The origin of animal multicellularity and cell differentiation. *Developmental Cell*, 43, 124-140. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2017.09.016>
- Buonanno, F. & Ortenzi, C. (2021). Predator-prey interactions in ciliated protists. En A. Najjari, A. Cherif, H. Sghaier & H. I. Ouzari (Eds.), *Extremophilic microbes and metabolites - Diversity, bioprospecting and biotechnological applications* (pp. 1-28). IntechOpen. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.78622>
- Cadetti, L., Marroni, F., Marangoni, R., Kuhlmann, H. W., Gioffré, D. & Colombetti, G. (2000). Phototaxis in the ciliated protozoan *Ophryoglena flava*: dose-effect curves and action spectrum determination. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, 57, 41-50. [https://doi.org/10.1016/s1011-1344\(00\)00075-0](https://doi.org/10.1016/s1011-1344(00)00075-0)
- Cela, A. M. (1972). Algunos ciliados vinculados a la vegetación flotante. *Physis*, 31, 559-577.
- Claps, M. C. & Modenutti, B. E. (1984). Contribución al conocimiento de los ciliados (Ciliophora Peritricha) dulceacuícolas de Argentina. II. *Limnobios*, 2, 581-585.
- Claps, M. C. & Modenutti, B. E. (1988). Ciliados dulceacuícolas de Argentina. IV. Suctores del río Luján. *Iheringia (Zoología)*, 67, 127-136.
- Claps, M. C. & Sampóns, M. R. (1994). First record of *Lagenophrys discoidea* Kellicott (Ciliophora, Peritricha, Lagenophryidae), ectocommensal of argentinian ostracods. *Iheringia (Zoología)*, 76, 167-170.
- Corliss, J. O. (1979). *The Ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature*, 2nd ed. Oxford: Pergamon Press.
- de la Rua, J. M. (1911). Contribución al estudio de la microfauna de la Argentina. Protozoos. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Diéguez, M. C. & Balseiro, E. G. (1998). Predation of *Paradileptus elephantinus* on rotifers. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 27, 2992-2995. <https://doi.org/10.1080/03680770.1998.11898223>
- Dioni, W. (1972). Un nuevo género de Folliculinidae de agua dulce: *Botticula ringueleti* nov. gen. nov. sp. del río Paraná medio. *Acta Zoológica Lilloana*, 29, 304-313.
- Dobell, C. 1932. Antony van Leeuwenhoek and his "Little Animals": being some account of the father of protozoology and bacteriology and his multifarious discoveries in these disciplines. Harcourt: Brace and company. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/13350949>
- Esteban, G. F., Fenchel, T. & Finlay, B. J. (2010). Mixotrophy in ciliates. *Protist*, 161, 621-641. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2010.08.002>
- Fenchel, T. (1980). Suspension feeding in ciliated protozoa: Structure and function of feeding organelles. *Archiv für Protistenkunde*, 123, 239-260.
- Fenchel, T. (1987). *Ecology of Protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists*. Madison: Science Technical Publishers.
- Fenchel, T. & Finlay, B. J. (1986). The structure and function of Müller vesicles in Loxodid ciliates. *Journal of Protozoology*, 33, 69-76.
- Finlay, B. J. & Guhl, B. E. (1992). Plankton sampling – Freshwater, B-1.1. En J. J. Lee & A. T. Soldo (Eds.), *Protocols in Protozoology* (B-1.1). Lawrence, Kansas: Society of Protozoology, Allen Press.
- Fistolera-Mallié, A. L. (1946). Observaciones sobre *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 42, 59-90.
- Foggetta, M. (1987). *Prorodon taeniatus* (Ciliophora Gymnostomata): distribución espacio-temporal en el embalse Río Tercero. *Limnobios*, 2(9), 689-694.
- Foggetta, M. (1995). Ciliophora. En E. C. Lopretto & G. Tell (Dirs.), *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo II* (pp. 557-581). La Plata: Ediciones Sur.
- Foggetta, M. & Boltovskoy, A. (1995). Ciliated Protozoa from oxygen depleted waters from Cassaffousth reservoir (Córdoba, Argentina). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 26, 25-31.
- Foissner, W. (1977). Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Lage und Natur des Silberliniensystems von *Paramecium*. *Mikroskopie (Wien)*, 33, 260-276.

- Foissner, W. (1987). Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators and guide to the literature. *Progress in Protistology*, 2, 69-212. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(96\)01142-5](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01142-5)
- Foissner, W. (1991). Basic light and scanning electron microscopic method for taxonomic studies of ciliated protozoa. *European Journal of Protistology*, 27, 313-330. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(11\)80248-8](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(11)80248-8)
- Foissner, W. (1996). Ontogenesis in ciliated protozoa with emphasis on stomatogenesis. En K. Hausmann & P. C. Bradbury (Eds.), *Ciliates. Cells as organisms* (pp. 95-177). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Foissner, W. (2014). An update of 'basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa'. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 64, 271-292. <https://doi.org/10.1099/ijss.0.057893-0>
- Foissner, W., Chao, A. & Katz, L. A. (2008). Diversity and geographic distribution of ciliates (Protista: Ciliophora). *Biodiversity and Conservation*, 17, 345-363. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9254-7>
- Foissner, W., Müller, H. & Agatha, S. (2007). A comparative fine structural and phylogenetic analysis of resting cysts in oligotrich and hypotrich Spirotrichea (Ciliophora). *European Journal of Protistology*, 43, 295-314. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2007.06.001>
- Fok, A. K. & Allen, R. D. (1993). Membrane flow in the digestive cycle of *Paramecium*. En H. Plattner (Ed.), *Advances in biochemistry and biology of membranes*, Vol. 2. *Membrane traffic in protozoa*. Greenwich: JAI Press.
- Grell, K. G. (1973). *Protozoology*. Berlin, New York: Springer-Verlag.
- Gustafson, D. E. Jr, Stoecker, D. K., Johnson, M. D., Van Heukelom, W. F. & Sneider, K. (2000). Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*. *Nature*, 405, 1049-1052. <https://doi.org/10.1038/35016570>
- Gutiérrez, J. C., Díaz, S., Ortega, R. & Martín-González, A. (2003). Ciliate resting cyst walls: A comparative review. *Recent Research Developments in Microbiology*, 7, 361-379.
- Hansen, P. J. & Fenchel, T. (2006). The bloom-forming ciliate *Mesodinium rubrum* harbours a single permanent endosymbiont. *Marine Biology Research*, 2, 169-177. <https://doi.org/10.1080/17451000600719577>
- Hansen, P. J., Moldrup, M., Tarangkoon, W., Garcia-Cuetos, L. & Moestrup, Ø. (2012). Direct evidence for symbiont sequestration in the marine red tide ciliate *Mesodinium rubrum*. *Aquatic Microbial Ecology*, 66, 63-75. <https://doi.org/10.3354/ame01559>
- Hausmann, K., Hülsmann, N. & Radek, R. (2003). *Protistology*. Berlin, Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Islas-Ortega, A. G., Marcotegui, P. S., Basson, L. & Aguilar-Aguilar, R. (2020). A checklist of trichodinid species (Ciliophora: Trichodinidae) on tilapia fishes (Cichlidae), with new records from Mexico and the first data from Argentina. *Zootaxa*, 4896(4), zootaxa.4896.4.1. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4896.4.1>
- José de Paggi, S. B., Marinone, M. C., Küppers, G. C., Claps M. C. & Paggi J. C. (2022). Taxonomic diversity of the freshwater zooplankton in Argentina: a review. *Limnologica*, en prensa. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2022.126029>
- Kahl, A. (1935). Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 4. Peritricha und Chonotricha; Nachtrag I. En F. Dahl (Ed.), *Die Tierwelt Deutschlands* 30 (pp. 651-886). Jena: Gustav Fischer.
- Kim, G. H., Han, J. H., Kim, B., Han, J. W., Nam, S. W., Shin, W., et al. (2016). Cryptophyte gene regulation in the kleptoplastidic, karyokleptic ciliate *Mesodinium rubrum*. *Harmful Algae*, 52, 23-33. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.004>
- Krause, M., Bräucker, R. & Hemmersbach, R. (2010). Gravikinesis in *Stylonychia mytilus* is based on membrane potential changes. *Journal of Experimental Biology*, 213, 161-71. <https://doi.org/10.1242/jeb.030940>

- Kuhlmann, H.-W. (1998). Do phototactic ciliates make use of directional antennas to track the direction of light? *European Journal of Protistology*, 34, 244-253. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(98\)80050-3](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(98)80050-3)
- Küppers, G. C. (2008). Ciliados (Protozoa, Ciliophora) de un ambiente temporario subtropical pampásico: Taxonomía y ecología. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Küppers, G. C. (2014). Morphology of a new hypotrichous ciliate, *Clapsiella magnifica* gen. n, sp. n., with a curious dorsal ciliary pattern. *European Journal of Protistology*, 50, 373-381. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2014.05.003>
- Küppers, G. C. (2020). A new species of *Uronychia* (Spirotrichea: Euplotida) from Argentina. *European Journal of Protistology*, 75, 125706. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2020.125706>
- Küppers, G. C., Bazzuri, M. E., Neschuk, N. & Claps, M. C. (2022). Impact of El Niño-Southern Oscillation on plankton ciliates from a saline lowland river in South America. *Aquatic Microbial Ecology*, 88, 43-59. <https://doi.org/10.3354/ame01980>
- Küppers, G. C. & Claps, M. C. (2010). Morphology and notes on morphogenesis during cell division of *Deviata polycirrata* n. sp. and of *Deviata bacilliformis* (Gelei, 1954) Eigner, 1995 (Ciliophora: Kahliellidae) from Argentina. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 57, 273-284. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2010.00474.x>
- Küppers, G. C. & Claps, M. C. (2012). Freshwater ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Argentina: an annotated and updated compilation. En D. Thangadurai, C. A. Busso, L. G. Abarca-Arenas & S. Jayabalan (Eds.), *Frontiers in Biodiversity Studies* (pp. 61-100). New Delhi, India: IK International Publishing.
- Küppers, G. C. & Claps, M. C. (2013). Hypotrichous ciliates (Protozoa: Ciliophora) from a temporary pond in Argentina, with redescription of *Apoamphisiella hymenophora* (Stokes, 1886) Berger, 1999. *Zootaxa*, 3626, 55-76. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3626.1.2>
- Küppers, G. C. & Claps, M. C. (2016). Diversity of freshwater ciliates (Protista) from Argentina. *Revista Brasileira de Zoociências*, 17, 63-76.
- Küppers, G. C., Claps, M. C. & Lopretto, E. C. (2007a). Description of *Notohymena pampasica* n. sp. (Ciliophora, Stichotrichia). *Acta Protozoologica*, 46, 221-227.
- Küppers, G. C., Claps, M. C. & Lopretto, E. C. (2009). Ciliates (Protozoa) from dried sediments of a temporary pond from Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 581-592. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.003.152>
- Küppers, G. C., Claps, M. C., Paiva, T. da Silva, Borges, B. do Nascimento & Alfaro, E. R. (2019). A new oligotrich (Ciliophora, Oligotrichia) from Argentina, with redefinition of *Arcostrombidium* Jankowski and *Novistrombidium* Song and Bradbury. *European Journal of Protistology*, 69, 20-36. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2019.02.006>
- Küppers, G. C., Garraza, G. G., Quiroga, M. V., Lombardo, R., Marinone, M. C., Vinocur, A. & Mataloni, G. (2016). Drivers of highly diverse planktonic ciliate assemblages in peat bog pools from Tierra del Fuego (Argentina). *Hydrobiologia*, 773, 117-134. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2686-x>
- Küppers, G. C., Kosakyan, A., Siemensma, F., Claps, M. C., Paiva, T. da Silva, Fernández, L., et al. (2020). Protozoa. En C. Damborenea, C. D. Rogers & J. H. Thorp (Eds.), *Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*, 4th edition. Vol. V (pp. 10-77). Amsterdam, Boston: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/C2015-0-01546-5>
- Küppers, G. C., Lopretto, E. C. & Claps, M. C. (2006a). *Pelagostrobilidium wilberti* n. sp. (Oligotrichida, Choretotrichida): Morphology and morphogenesis. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 53, 477-484. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00129.x>
- Küppers, G. C., Lopretto, E. C. & Claps, M. C. (2006b). Morphological aspects and seasonal changes of some planktonic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from a temporary pond, Buenos Aires province, Argentina. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 1, 74-90.
- Küppers, G. C., Lopretto, E. C. & Claps, M. C. (2007b). Description of *Deviata rositae* n. sp., a new ciliate species (Ciliophora, Stichotrichia) from Argentina. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 54, 443-447. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2007.00284.x>

- Küppers, G. C., Paiva, T. da Silva, Borges, B. do Nascimento, Harada, M. L., González-Garraza, G. & Mataloni, G. (2011). An Antarctic ciliate, *Parasterkiella thompsoni* (Foissner) nov. gen., nov. comb., recorded in Argentinean peat-bogs: morphology, morphogenesis, and molecular phylogeny. *European Journal of Protistology*, 47, 103-123. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2011.01.002>
- Lee, J. J. & Soldo, A. T. (Eds.) (1992). *Protocols in protozoology*. Lawrence, Kansas: Society of Protozoologists.
- Liebsch, H. (1983). *Die Nahrungsaufnahme bei peritrichen Ciliaten. Filtrationsmechanismus, quantitative und ökologische Aspekte, unter besonderer Berücksichtigung von Carchesium polypinum L. (Peritrichia, Ciliata)*. Dissertation, Universität Hamburg.
- Lobban, C. S., Hallam, S. J., Mukherjee, P. & Petrich, J. W. (2007). Photophysics and multifunctionality of hypericin-like pigments in heterotrich ciliates: a phylogenetic perspective. *Photochemistry and Photobiology*, 83, 1074-1094. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2007.00191.x>
- Lynn, D. H. (2008). *The Ciliated Protozoa. Characterization, Classification, and Guide to the Literature*, 3rd ed. Dordrecht, The Netherlands: Springer. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4020-8239-9>
- Lynn, D. H. (2017). Ciliophora. En J. M. Archibald, A. G. B. Simpson & C. H. Slamovits (Eds.), *Handbook of the Protists*, 2nd ed. (pp. 679-730). Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0_23
- Lynn, D. H. & Corliss, J. O. (1991). Ciliophora. En F. W. Harrison (Ed.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates* (pp. 333-467). New York, Chichester: Wiley-Liss.
- Lynn, D. H. & Small, E. B. (2000). Phylum Ciliophora, Doflein, 1901. En J. J. Lee, G. F. Leedale & P. C. Bradbury (Eds.), *The illustrated guide to the protozoa* (pp. 371-656). Kansas, USA: Society of Protozoologists, Lawrence.
- Machemer, H. & de Peyer, J. E. (1977). Swimming sensory cells: electrical membrane parameters, receptor properties and motor control in ciliated protozoa. *Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 1977, 86-110.
- Marcotegui, P. S., Basson, L. & Martorelli, S. R. (2016). Trichodinids (Ciliophora) of *Corydoras paleatus* (Siluriformes) and *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes) from Argentina, with description of *Trichodina corydori* n. sp. and *Trichodina jenynsii* n. sp. *Acta Protozoologica*, 55, 249-257. <https://doi.org/10.4467/16890027AP.16.027.6096>
- Marcotegui, P. S. & Martorelli, S. R. (2009). Trichodinids (Ciliophora: Peritrichida) of *Mugil platanus* (Mugiliformes: Mugilidae) and *Micropogonias furnieri* (Perciformes: Sciaenidae) from Samborombón Bay, Argentina, with the description of a new species. *Folia Parasitologica*, 56, 167-172. <http://dx.doi.org/10.14411/fp.2009.020>
- Marcotegui, P. S., Montes, M. M., Barneche, J., Ferrari, W. & Martorelli, S. R. (2018). Geometric morphometric on a new species of Trichodinidae. A tool to discriminate trichodinid species combined with traditional morphology and molecular analysis. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 7, 228-236. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2018.06.004>
- Marshall, W. F. (2021). Regeneration in *Stentor coeruleus*. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 9, 753625. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.753625>
- Martorelli, S., Marcotegui, P. S. & Alda, M. (2008). *Trichodina marplatensis* n. sp. (Ciliophora: Trichodinidae) from combjelly, *Mnemiopsis mccradyi* (Mayer, 1900) in Argentine Sea. *Acta Protozoologica*, 47, 257-261.
- Mehlhorn, H. (Ed.) (2001). *Encyclopedic Reference of Parasitology*. Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/3-540-29834-7_702
- Modenutti, B. E. (1988). Presencia de *Ophrydium naumannii* Pejler (Ciliophora, Peritrichida) en lagos andinos rionegrinos. *Neotrópica*, 36, 99-103.
- Modenutti, B. E. (1997). Distribución de los ciliados planctónicos *Ophrydium naumannii* y *Stentor araucanus* en lagos oligotróficos andinos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 47, 79-83.

- Modenutti, B. E. & Balseiro, E. G. (2002). Mixotrophic ciliates in an Andean lake: dependence on light and prey of an *Ophrydium naumanni* population. *Freshwater Biology*, 47, 121-128. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00783.x>
- Modenutti, B. E. & Balseiro, E. G. (2020). Mixotrophic ciliates in North-Patagonian Andean lakes: stoichiometric balances in nutrient limited environments. *Limnetica*, 36, 263-274. <https://doi.org/10.23818/limn.39.17>
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G., Callieri, C. & Bertoni, R. (2008). Light vs food supply as factors modulating niche partitioning in two pelagic mixotrophic ciliates. *Limnology and Oceanography*, 53, 446-455. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.2.0446>
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G., Callieri, C., Bertoni, R. & Queimaliños, C. P. (2005). Effects of UV-B and different PAR intensities on the primary production of the mixotrophic planktonic ciliate *Stentor araucanus*. *Limnology and Oceanography*, 50, 864-871. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.3.0864>
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G., Callieri, C., Queimaliños, C. P. & Bertoni, R. (2004). Increase in photosynthetic efficiency as a strategy of planktonic organisms exploiting deep lake layers. *Freshwater Biology*, 49, 160-169. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01169.x>
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G. & Queimaliños, C. P. (2000). Ciliate community structure in two South Andean lakes: the effect of lake water on *Ophrydium naumanni* distribution. *Aquatic Microbial Ecology*, 21, 299-307. <http://dx.doi.org/10.3354/ame021299>
- Modenutti, B. E. & Claps, M. C. (1984). Contribución al conocimiento de los ciliados dulceacuícolas de Argentina. I (Ciliophora Suctoria). *Neotrópica*, 30, 121-124.
- Modenutti, B. E. & Claps, M. C. (1986). Ciliados dulceacuícolas de la Argentina, III: Ciliophora-Peritricha. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 17, 71-78.
- Modenutti, B. E. & Pérez, G. L. (2001). Planktonic ciliates from an oligotrophic south Andean lake, Moreno lake (Patagonia, Argentina). *Brazilian Journal of Biology*, 61, 389-395. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842001000300007>
- Modenutti, B. E., Wolinski, L., Souza, M. S. & Balseiro, E. G. (2018). When eating a prey is risky: Implications for predator diel vertical migration. *Limnology and Oceanography*, 63, 939-950. <https://doi.org/10.1002/lnco.10681>
- Montagnes, D. J. S. & Lynn, D. H. (1991). Taxonomy of choreotrichs, the major marine planktonic ciliates, with emphasis on the alorate forms. *Marine Microbial Food Webs*, 5, 59-74.
- Mulisch, M., Barthlott, W. & Hausmann, K. (1981). Struktur und Ultrastruktur von *Eufolliculina* spec. Schwärmer und sessiles Stadium. *Protistologica*, 17, 285-312.
- Nisbet, B. (1984). *Nutrition and feeding strategies in Protozoa*. Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-6555-6>
- Paiva, T. da Silva & de Souza Carvalho, I. (2021). A putatively extinct higher taxon of Spirotrichea (Ciliophora) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Scientific Reports*, 11, 19110. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97709-2>
- Peso, J. G., Meichtry de Zaburlín, N. R., Vogler, R. E. & Molina, M. J. (2015). First record of *Ophrydium versatile* (Müller, 1786) Ehrenberg, 1838 (Protista: Peritrichida: Ophrydiidae) from the High Paraná River influence area (Misiones province, Argentina). *Check List*, 11, 1967. <https://doi.org/10.15560/11.4.1697>
- Pettigrosso, R. E. (2003). Planktonic ciliates Choretrichida and Strombidiida from the inner zone of Bahía Blanca estuary, Argentina. *Iheringia*, 93, 117-126. <http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212003000200001>
- Pettigrosso, R. E., Barría de Cao, M. S. & Popovich, C. A. (1997). Planktonic ciliates during a diatom bloom in Bahía Blanca Estuary, Argentina. I Alorate. *Oebalia*, 23, 21-31.
- Pettigrosso, R. E. & Cazzaniga, N. J. (1987). Registro de tres especies de *Aspidisca* (Ciliophora: Hypotrichida) en la Argentina. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 18, 5-12.
- Pettigrosso, R. E. & Popovich, C. A. (2009). Phytoplankton-alorate ciliate community in the Bahía Blanca Estuary (Argentina): seasonal patterns and trophic groups. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57, 215-227. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-87592009000300005>

- Queimaliños, C. P., Modenutti, B. E. & Balseiro, E. (1999). Symbiotic association of the ciliate *Ophrydium naumanni* with *Chlorella* causing a deep chlorophyll a maximum in an oligotrophic South Andes lake. *Journal of Plankton Research*, 21, 167-178. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.1.167>
- Quiroga, M. V., Casa, V., García, P. E., Küppers, G. C. & Mataloni, G. (2022). Diversity patterns across aquatic communities from peat bogs in changing environmental scenarios. En G. Mataloni & R. D. Quintana (Eds.), *Freshwaters and Wetlands of Patagonia: Ecosystems and socioecological aspects. Natural and Social Sciences of Patagonia* (pp. 117-135). Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-031-10027-7_6
- Quiroga, M. V., Unrein, F., González-Garaza, G., Küppers, G., Lombardo, R., Marinone, M. C., et al. (2013). The plankton communities from peat bog pools: structure, temporal variation and environmental factors. *Journal of Plankton Research*, 35, 1234-1253. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt082>
- Radek, R. & Hausmann, K. (1996). Phagotrophy of Ciliates. En K. Hausmann & P. C. Bradbury (Eds.), *Ciliates. Cells as Organisms* (pp. 197-219). Stuttgart: Fischer.
- Ringuelet, R. A. (1960). Sobre Folliculíndos de agua dulce de la Argentina. *Physis B*, 21, 315.
- Rosati, G. & Modeo, L. (2003). Extrusomes in ciliates: diversification, distribution, and phylogenetic implications. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 50, 383-402. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2003.tb00260.x>
- Ruppert, E. E. & Barnes, R. D. (1996). *Zoología de los invertebrados*, 6ta ed. México: McGraw-Hill Interamericana.
- Santoferrara, L. & Alder, V. A. (2009a). Abundance trends and ecology of planktonic ciliates of the south-western Atlantic (35-63° S): A comparison between neritic and oceanic environments. *Journal of Plankton Research*, 31, 837-851. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp033>
- Santoferrara, L. & Alder, V. A. (2009b). Morphological variability, spatial distribution and abundance of *Helicostomella* species (Ciliophora, Tintinnina) in relation to environmental factors (Argentine shelf; 40-55°). *Scientia Marina*, 73, 701-716. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.2009.73n4701>
- Santoferrara, L. & Alder, V. A. (2012). Abundance and diversity of tintinnids (planktonic ciliates) under contrasting levels of productivity in the Argentine Shelf and Drake Passage. *Journal of Sea Research*, 71, 25-30. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.04.002>
- Santoferrara, L. F., Gómez, M. I. & Alder, V. A. (2011). Bathymetric, latitudinal and vertical distribution of protozooplankton in a cold temperate shelf (southern Patagonian waters) during winter. *Journal of Plankton Research*, 33, 457-468. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbq128>
- Santoferrara, L. F., McManus, G. B. & Alder, V. A. (2012). Phylogeny of the Order Tintinnida (Ciliophora, Spiroticchea) Inferred from Small- and Large-Subunit rRNA Genes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59, 423-426. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00627.x>
- Santoferrara, L. F., McManus, G. & Alder, V. A. (2013). Utility of genetic markers and morphology for species discrimination within the order Tintinnida (Ciliophora, Spiroticchea). *Protist*, 164, 23-36. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.12.002>
- Santoferrara, L., Grattepanche, J.-D., Katz, L. A. & McManus, G. B. (2014). Pyrosequencing for assessing diversity of eukaryotic microbes: analysis of data on marine planktonic ciliates and comparison with traditional methods. *Environmental Microbiology*, 16, 2752-2763. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12380>
- Santoferrara, L. F., Tian, M., Alder, V. A. & McManus, G. B. (2015). Discrimination of closely related species in tintinnid ciliates: new insights on crypticity and polymorphism in the genus *Helicostomella*. *Protist*, 166, 78-92. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2014.11.005>
- Schönborn, W., Dörfelt, H., Foissner, W., Krientz, L. & Schäfer, U. (1999). A fossilized microcenosis in Triassic amber. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46, 571-584. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb05133.x>
- Selbach, M. & Kuhlmann, H. W. (1999). Structure, fluorescent properties and proposed function in phototaxis of the stigma apparatus in the ciliate *Chlamydodon mnemosyne*. *Journal of Experimental Biology*, 202, 919-927. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.8.919>

- Sharpe, S., Eme, L., Brown, M. & Roger, A. (2015). Timing the origins of multicellular eukaryotes through phylogenomics and relaxed molecular clock analyses. En I. Ruiz-Trillo & A. Nedelcu (Eds.), *Evolutionary Transitions to Multicellular Life* (pp. 3-29). Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9642-2_1
- Small, E. B. & Lynn, D. H. (1985). Phylum Ciliophora, Doflein, 1901. En J. J. Lee, S. H. Hutner & E. C. Bovee (Eds.), *An illustrated guide to the protozoa* (pp. 393-575). Kansas, USA: Society of Protozoologists, Lawrence.
- Sonntag, B., Kammerlander, B. & Summerer, M. (2017). Bioaccumulation of ultraviolet sunscreen compounds (mycosporine-like amino acids) by the heterotrophic freshwater ciliate *Bursaridium* living in alpine lakes. *Inland Waters*, 7, 55-64. <https://doi.org/10.1080/20442041.2017.1294348>
- Sonntag, B. & Sommaruga, R. (2020). Effectiveness of photoprotective strategies in three mixotrophic planktonic ciliate species. *Diversity*, 12, 252. <https://doi.org/10.3390/d12060252>
- Sonntag, B., Summerer, M. & Sommaruga, R. (2007). Sources of mycosporine-like amino acids in planktonic *Chlorella*-bearing ciliates (Ciliophora). *Freshwater Biology*, 52, 1476-1485. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01778.x>
- Sonntag, B., Summerer, M. & Sommaruga, R. (2011). Are freshwater mixotrophic ciliates less sensitive to solar UV radiation than heterotrophic ones? *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 58, 196-202. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2011.00540.x>
- Sood, P., Lin, A., Yan, C., McGillivray, R., Diaz, U., Makushok, T., et al. (2022). Modular, cascade-like transcriptional program of regeneration in *Stentor*. *eLife*, 11, e80778. <https://doi.org/10.7554/eLife.80778>
- Souto, S. (1973). Contribución al conocimiento de los tintínidos de agua dulce de la República Argentina. I. Río de la Plata y delta del Paraná. *Physis B*, 32, 249-254.
- Souto, S. (1974). Tintínidos del río de la Plata y su zona de influencia (Protozoa, Ciliata). *Physis B*, 33, 201-205.
- Summerer, M., Sonntag, B., Hörtndl, P. & Sommaruga, R. (2009). Symbiotic ciliates receive protection against UV damage from their algae: A test with *Paramecium bursaria* and *Chlorella*. *Protist*, 160, 233-243. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2008.11.005>
- Summerer, M., Sonntag, B. & Sommaruga, R. (2008). Ciliate-symbiont specificity of freshwater endosymbiotic *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Journal of Phycology*, 44, 77-84. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00455.x>
- Teunis, P. F. & Machemer, H. (1994). Analysis of three-dimensional ciliary beating by means of high-speed stereomicroscopy. *Biophysical Journal*, 67, 381-94. [https://doi.org/10.1016/s0006-3495\(94\)80493-x](https://doi.org/10.1016/s0006-3495(94)80493-x)
- Thompson, G. A. & Alder, V. A. (2005). Patterns in tintinnid species composition and abundance in relation to hydrological conditions of the southwestern Atlantic during austral spring. *Aquatic Microbial Ecology*, 40, 85-101. <http://dx.doi.org/10.3354/ame040085>
- Thompson, G., Alder, V. & Boltovskoy, D. (2001). Tintinnids (Ciliophora) and other net microzooplankton (>30 µm) in southwestern Atlantic Shelf Break waters. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 22, 343-355. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1439-0485.2001.01723.x>
- Thompson, G., Alder, V., Boltovskoy, D. & Brandini, F. (1999). Abundance and biogeography of Tintinnids (Ciliophora) and associated microzooplankton in the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Plankton Research*, 21, 1265-1298. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/21.7.1265>
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 9, 1-38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
- Verni, F. & Gualtieri, P. (1997). Feeding behaviour in ciliated protists. *Micron*, 28, 487-504. [https://doi.org/10.1016/S0968-4328\(97\)00028-0](https://doi.org/10.1016/S0968-4328(97)00028-0)
- Verni, F. & Rosatti, G. (2011). Resting cysts: A survival strategy in Protozoa Ciliophora. *Italian Journal of Zoology*, 78, 134-145. <https://doi.org/10.1080/11250003.2011.560579>

- Vucetich, M. C. (1972). Presencia en la Argentina de *Ascobius latus* Henneguy (Ciliata, Folliculinidae). *Neotrópica*, 18, 91-93.
- Vucetich, M. C. & Escalante, A. H. (1979). Peritrichos loricados de ambientes lenticos del área platense (Ciliata, Peritrichida). *Neotrópica*, 25, 187-194.
- Wessenberg, H. & Antipa, G. (1970). Capture and ingestion of *Paramecium* by *Didinium nasutum*. *Journal of Protozoology*, 17, 250-270. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1970.tb02366.x>
- Yan, Y., Rogers, A. J., Gao, F. & Katz, L. A. (2017). Unusual features of non-dividing somatic macronuclei in the ciliate class Karyorelictea. *European Journal of Protistology*, 61, 399-408. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2017.05.002>
- Zaleski, M. & Claps, M. C. (1999). First records of epiphytic limnetic ciliates from Argentina. *Natura Neotropicalis*, 30, 77-84.
- Zaleski, M. & Claps, M. C. (2001). First record of some peritrichs ciliates for San Miguel del Monte pond (Buenos Aires, Argentina). *Gayana*, 65, 39-49. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382001000100007>

CAPÍTULO 4

Acantharia y Polycystina (Rhizaria) y Phaeodaria (Cercozoa)

Demetrio Boltovskoy

Nancy Correa

Introducción

Históricamente, en la clase Radiolaria se incluyeron tres grupos de protistas exclusivamente marinos y planctónicos, en su gran mayoría provistos de esqueleto: Acantharia, Polycystina y Phaeodaria (Haeckel, 1887). Si bien a partir de la década de 1950 la tendencia dominante fue excluir a los acantarios de esta clase, estudios filogenéticos recientes basados en evidencias moleculares indican que Acantharia y Polycystina tienen un mismo origen, mientras que Phaeodaria están más distanciados (Adl *et al.*, 2019; Sandin *et al.*, 2019; Biard, 2022) (ver **Taxonomía** más adelante).

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

Existen varios trabajos de referencia general sobre acantarios. Las revisiones de Schewiakoff (1926) y Reshetnjak (1981) constituyen los tratados más exhaustivos sobre el grupo. Más recientemente, varios trabajos resumieron la información disponible sobre su biología, ultraestructura, taxonomía y distribución (Febvre, 1990; Bernstein *et al.*, 1999; Boltovskoy y Correa, 2014; Decelle y Not, 2015).

Para los Polycystina existen varios libros dedicados exclusivamente al grupo (Anderson, 1983a; De Wever *et al.*, 2001; Afanasieva *et al.*, 2005; Lazarus *et al.*, 2021), así como numerosos capítulos de libros que sumarizan diferentes aspectos de la biología y citología, identificación, ecología y distribución geográfica de estos protistas y/o Phaeodaria (Hollande y Enjumet, 1960; Reshetnjak, 1966; Kling, 1978; Goll y Merinfeld, 1979; Nigrini y Moore, 1979; Anderson, 1980; Boltovskoy, 1981; Petrushevskaya, 1986; Cachon *et al.*, 1990; Boltovskoy, 1999; Kling y Boltovskoy, 1999; Anderson *et al.*, 2000; Takahashi y Anderson, 2000; Lazarus, 2007; Boltovskoy y Pujana, 2008; Boltovskoy *et al.*, 2010; Suzuki y Not, 2015; Boltovskoy *et al.*, 2017). Una fuente de información importante sobre los Polycystina es el portal de internet <http://www.radiolaria.org/>, con información taxonómica, distributiva, estratigráfica, biológica, etc.

Morfología celular y ultraestructura

El tamaño de la célula de estos protistas oscila entre unos 30 y 300 μm , aunque algunas formas coloniales de Polycystina pueden llegar a más de 3 metros de largo. Los tres taxones tratados comparten varias características estructurales (Fig. 4.1), como la posesión de esqueleto (aunque también hay formas sin esqueleto, o con estructuras esqueléticas aisladas en forma de espículas), la división del citoplasma en dos regiones: endoplasma (más denso y conteniendo la mayoría de los orgánulos, como Golgi, retículo endoplasmático, mitocondrias, núcleos, etc.) y ectoplasma (o calymma), más esponjoso y vacuulado, separadas por una membrana proteica perforada, frecuentemente de color vivo, la cápsula central. Sin embargo, también tienen importantes diferencias.

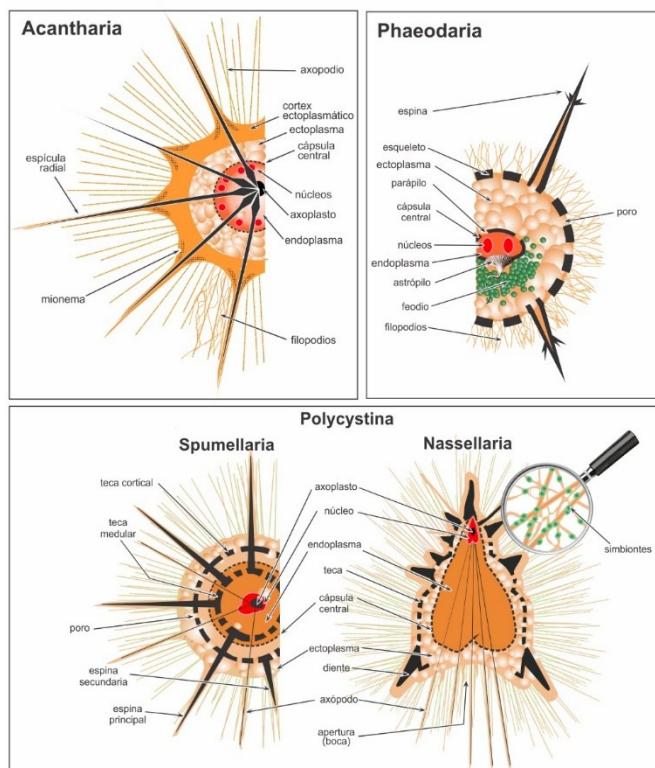


Fig. 4.1. Esquema de la ultraestructura de una célula de *Acantharia*, de *Phaeodaria* y de *Polycystina*. El detalle magnificado muestra la ubicación de las algas simbióticas (círculos verdes).
Modificado de Boltovskoy et al. (2017).

En *Acantharia* se observan dos tipos de seudopodios: los axopodios, rectos y largos, con un eje central rígido compuesto de microfibrillas, y los filopodios, que forman una red intrincada con numerosos puntos de unión entre sí y a los axopodios. La capa externa de la célula es más densa y fibrosa (el córtex citoplasmático). En los puntos donde las espinas emergen de la célula se observan los mionemas, microfibrillas contráctiles que permiten expandir y contraer en citoplasma usando las espinas como anclaje (Figs. 4.1, 4.2). Los elementos esqueléticos son de sulfato de estroncio (SrSO_4).

En *Polycystina* también hay axopodios y filopodios y una cápsula central multiporada. Sin embargo, el esqueleto (cuando existe), es de sílice amorfo (Figs. 4.1, 4.3, 4.4).

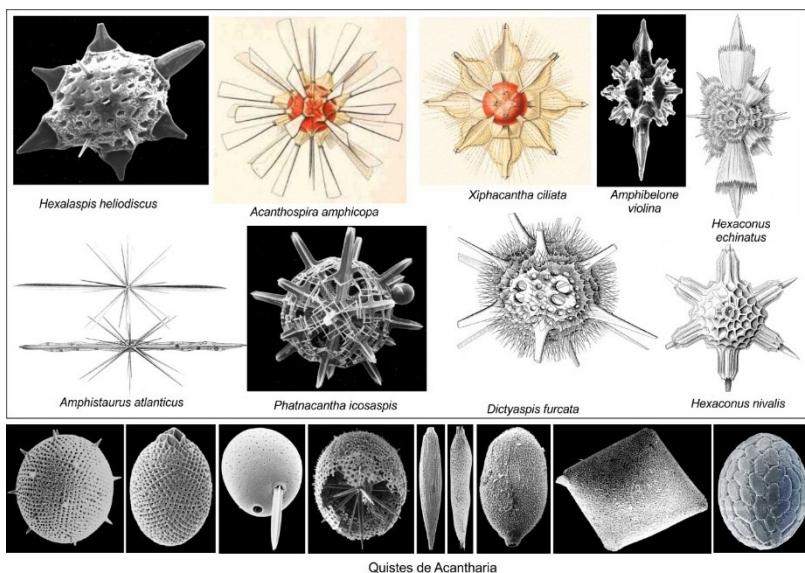


Fig. 4.2. Ejemplos de esqueletos y quistes de Acantharia. Imágenes de Haeckel (1887), Popofsky (1906a, b), Schewiakoff (1926), Reshetnjak (1981), Spindler y Beyer (1990) y Bernstein et al. (1999).

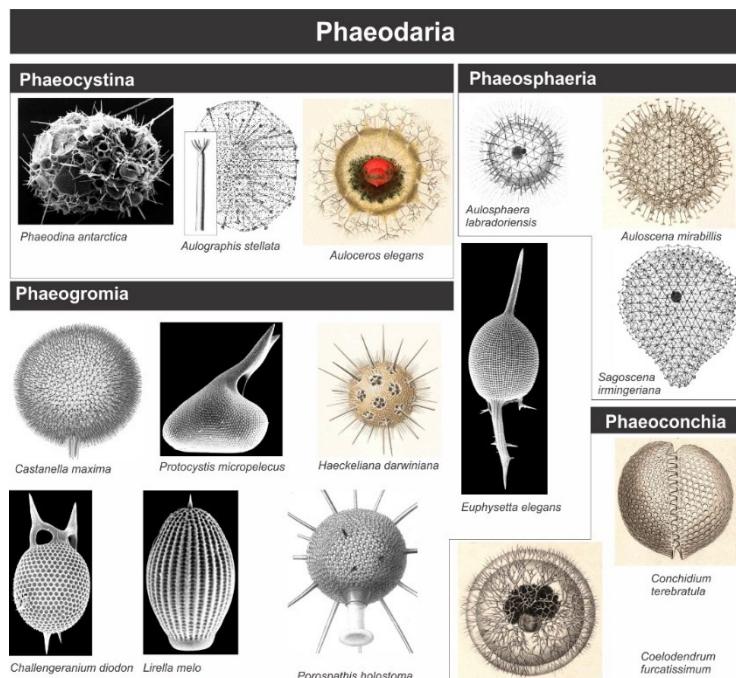


Fig. 4.3. Ejemplos de morfotipos de Phaeodaria (los taxones indicados son órdenes según Haeckel (1887). De Boltovskoy y Pujana (2008); imágenes de Haeckel (1887), Haecker (1908), Schmidt (1908), Borgert (1910), Reshetnjak (1966), Kling y Boltovskoy (1999) y cortesía de M. Gowing.

El citoplasma de Phaeodaria también está dividido en dos regiones, pero la cápsula central que marca el límite entre ambas tiene solamente tres perforaciones (una mayor, el astrápilo, y dos menores, los paráfilos). Esta cápsula central tiene una estructura diferente a la de los otros dos grupos y probablemente no sea homóloga a aquéllas. Los Phaeodaria no tienen axopodios, sino solamente una red compleja de filopodios. Una característica particular de este grupo es la presencia de feodio en el ectoplasma, una masa granular de color pardo-verdoso que representa restos no digeridos de alimento (Fig. 4.1). El esqueleto de los feodarios (presente en casi todas las especies) también es de sílice amorfa (o, en una familia, de partículas aglutinadas), pero éste se deposita sobre una matriz de materia orgánica, de manera que muy raramente se preserva en los sedimentos del fondo marino. Este esqueleto puede estar representado por algunas

espículas aisladas dispersas en el citoplasma, o formar cuerpos complejos esféricos, sacciformes, o bivalvados (Fig. 4.3). Las barras y espinas de este esqueleto generalmente son huecas (y no macizas, como en *Polycystina*).

El esqueleto es, probablemente, una de las estructuras en las que más se diferencian los tres grupos. En *Acantharia* el esqueleto (de sulfato de estroncio) nunca se preserva en los sedimentos, y ni siquiera lo hace en las muestras de plancton fijadas, a menos que a éstas se agregue cloruro de estroncio para impedir su disolución. La arquitectura general del esqueleto sigue la denominada “ley de Müller”, con 20 espinas o espícululas radiales (o 10 diametales) dispuestas en cinco verticilos: dos polares (a 60° con respecto al ecuador de la célula), dos tropicales (a 30°) y uno ecuatorial (Fig. 4.4). El tamaño de estas espinas puede ser muy desigual, y también puede haber grandes diferencias en el desarrollo de otros elementos esqueletarios accesorios, como esferas, trabéculas, barras, etc., de manera que la diversidad de formas es muy grande (Fig. 4.2). Las espinas pueden estar aisladas entre cruzándose en la célula, o pueden estar fusionadas en el centro más o menos firmemente.

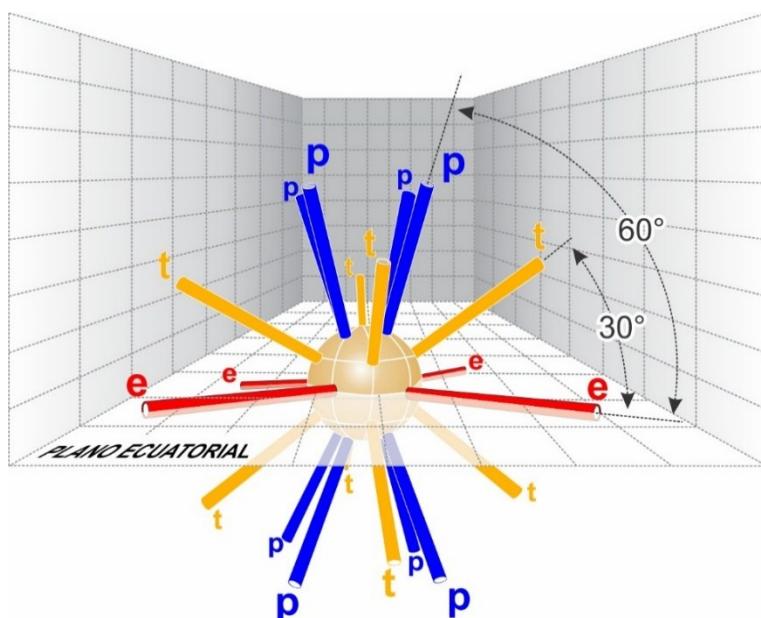


Fig. 4.4. Esquema de la disposición de las 20 espinas radiales (o 10 diametales) en *Acantharia* según la “ley de Müller”, con ocho espinas polares (p), ocho tropicales (t) y cuatro ecuatoriales (e).
Modificado de Boltovskoy y Correa (2014).

En *Polycystina* (todos los *Polycystina* tienen esqueleto, con excepción de algunos géneros de *Collodaria*) el esqueleto es de sílice amorfo prácticamente sin componentes orgánicos (Fig. 4.3). Este esqueleto frecuentemente se preserva como fósil en el fondo marino, y su diversidad morfológica es extraordinaria (Fig. 4.6). En los *Polycystina* recientes se diferencian tres grupos: *Collodaria*, *Spumellaria* y *Nassellaria* (Figs. 4.5, 4.6). *Collodaria* son los únicos que pueden carecer de esqueleto, y también los únicos que pueden formar colonias. Tanto en éstos, como en *Spumellaria*, la simetría del esqueleto es esférica, radial, o una derivada de éstas, o más compleja (espiral u otras). El esqueleto puede consistir en esferas concéntricas, discos biconvexos, placas cuadrangulares o trirradiadas, etc. En *Nassellaria* el esqueleto casi siempre cuenta con un eje heteropolar, generalmente con uno o más segmentos o cámaras dispuestos a lo largo del mismo (Figs. 4.5, 4.6). En el extremo proximal, que es donde comienza el crecimiento, está el primero de estos segmentos, o céfalo, luego le sigue el tórax (segundo segmento), el abdomen (tercero), y finalmente puede haber segmentos postabdominales (Fig. 4.5). El último segmento generalmente está abierto distalmente mediante una abertura o boca. En algunos *Nassellaria* este esqueleto está reducido a una serie de espinas y arcos de conexión solamente.

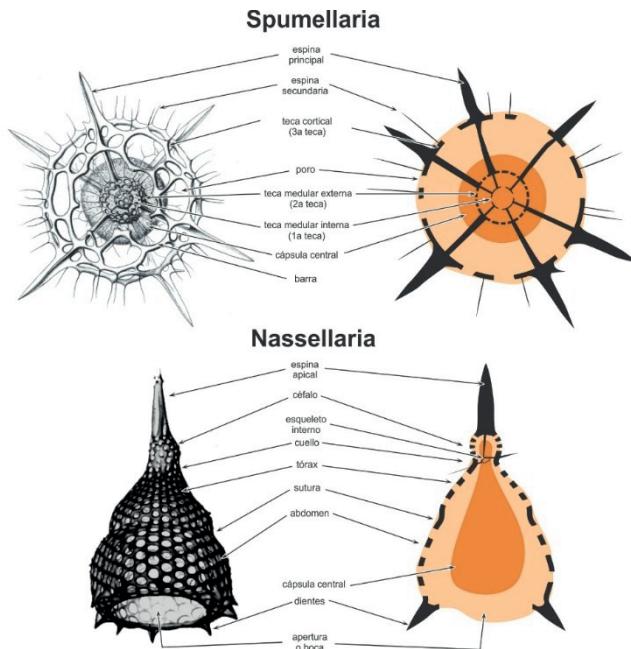


Fig. 4.5. Esquema de la organización de la célula y el esqueleto de *Spumellaria* y de *Nassellaria*, y nomenclatura de los componentes más importantes. Modificado de Boltovskoy et al. (2017); imágenes de Hollande y Enjumet (1960) y Paverd (1995).

Phaeodaria tienen algunas especies totalmente desprovistas de esqueleto, especies con un esqueleto representado por espículas aisladas dispersas en el citoplasma (Fig. 4.3B, C), especies cuyo esqueleto es producto de la aglutinación de partículas de diverso origen (Fig. 4.5A), y finalmente (la mayoría) especies con esqueleto (Fig. 4.3D-O). Este esqueleto también es de sílice, aunque muy raramente se preserva como fósil. También aquí existe una gran variedad de formas, en la mayoría de los casos más o menos globosas (Fig. 4.3).

Reproducción y desarrollo

Los tres grupos son muy difíciles de mantener en condiciones de laboratorio, hecho que dificulta el estudio de sus características biológicas, incluyendo el ciclo de vida. En consecuencia, la información disponible es muy incompleta.

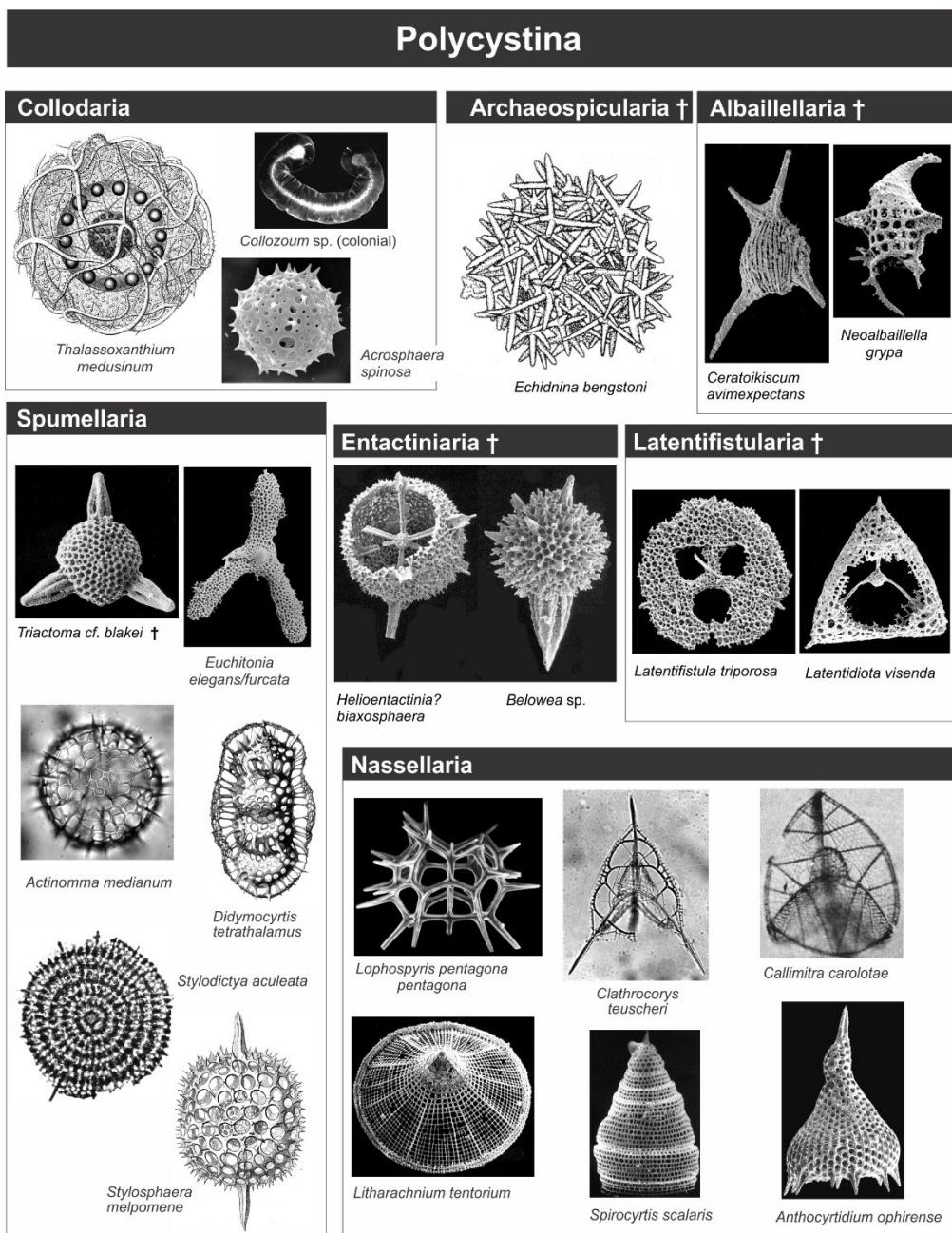


Fig. 4.6. Ejemplos de morfotipos de Polycystina. Las cruces indican grupos fósiles exclusivamente. Modificado de Boltovskoy y Pujana (2008); imágenes de Haeckel (1887), Popofsky (1913), Goll (1972), Swanberg (1979), Matsuoka (1993), Paverd (1995), Boltovskoy (1999) y De Wever et al. (2001).

Muchos Acantharia tienen en su ciclo de vida dos estadios diferentes: el trofone (estadio no reproductivo) y el gamonte (estadio reproductivo), que puede tener el mismo aspecto que el trofone o ser diferente, típicamente en forma de quiste (Fig. 4.2). Estos quistes sedimentan en la columna de agua y producen miles de isogametos biflagelados que son liberados por el progenitor y, supuestamente, se fertilizan dando lugar a un nuevo individuo (Decelle et al., 2013). La formación de quistes parece estar restringida a algunos taxones de acantarios, mientras que en otros los isogametos son producidos por el estadio vegetativo directamente, aunque probablemente también a cierta distancia de la superficie.

En Polycystina se documentó reproducción asexual por gemación y por división binaria. En algunas especies de Polycystina y Phaeodaria se ha observado la producción de cuerpos biflagelados; sin embargo, no se sabe aún si éstos representan gametos móviles o propágulos

asexuales (Anderson, 1983a). En Phaeodaria se ha sugerido la existencia de polimorfismo asociado a estadios reproductivos (Kling, 1971).

En líneas generales, el crecimiento del esqueleto tiene sentido centrífugo: primero se forman los elementos esqueléticos más internos y de éstos van partiendo los restantes, más externos, aunque este proceso es complejo y difiere entre especies (Hori *et al.*, 2021). En Nassellaria primero se forman las espinas y arcos del esqueleto cefálico interno (Fig. 4.5), y más tarde el esqueleto externo, comenzando desde el segmento más “superior” (cefálo) y siguiendo con los ubicados más distalmente.

La longevidad de estos protistas se estima en un par de semanas a más de un mes, pero estos datos están basados en evidencias indirectas y ensayos de laboratorio que normalmente se inician con células ya parcialmente desarrolladas, de manera que puede ser mayor (Anderson, 1983a; Sugiyama y Anderson, 1997; Hori *et al.*, 2021).

Taxonomía

Si bien la primera mención de los radiolarios data de 1834 (Meyen, 1834) y desde principios del siglo 19 ya varios autores europeos (principalmente el alemán C. G. Ehrenberg) habían producido numerosos trabajos sobre el grupo, la piedra fundamental de su estudio fue la obra monumental en tres tomos de Ernst Haeckel (2.750 páginas y 140 láminas con ilustraciones), basada principalmente en las colecciones de la corbeta inglesa Challenger que circunnavegó el mundo entre 1873 y 1876 (Haeckel, 1887). En esta monografía Haeckel incluyó 4.318 especies de Acantharia, Polycystina y Phaeodaria, 3.508 de ellas como especies nuevas (Aita *et al.*, 2009). Sin embargo, estudios posteriores mostraron que la clasificación de Haeckel es artificial (algo que fue reconocido por E. Haeckel mismo, quien destacó que “...*systematic arrangements [...] are] artificial, and all their divisions [are] subjective abstractions, and hence I shall be guided in the establishment of such groups as subclasses, legions, orders, etc. by purely practical considerations, especially by the desire to give as ready a survey as possible of the complex multitude of forms.*”), ya que no concuerda con las relaciones filogenéticas establecidas más tarde sobre la base de análisis paleontológicos y moleculares. Además, una fracción muy importante de las especies descriptas no fue ilustrada, los rasgos morfológicos utilizados para distinguirlas son de validez dudosa y muy frecuentemente no contemplan las variaciones intraespecíficas, tanto las “normales” en individuos adultos, como las debidas a las distintas etapas de crecimiento y las derivadas de diferentes grados de preservación (en los sedimentos). Se estima que del total de 6.898 especies de Polycystina del Cenozoico erigidas desde 1834 (O’Doherty *et al.*, 2022), menos de 20% son válidas (Lazarus *et al.*, 2015).

En consecuencia, si bien un porcentaje muy alto de los nombres específicos usados en la actualidad reconocen a Haeckel como autor, sobre todo para las especies vivientes, su esquema de clasificación supragénérica se utiliza sólo parcialmente. Desde mitades del siglo 19 hasta la actualidad se han propuesto varias decenas de sistemas de clasificación, la mayoría basados sobre el esqueleto solamente y su registro fósil (De Wever *et al.*, 2001), algunos sobre aspectos de la ultraestructura de la célula viva (Petrushhevskaya *et al.*, 1976), los más recientes usando datos moleculares (Cavalier-Smith *et al.*, 2018; Stern *et al.*, 2018; Adl *et al.*, 2019; Biard, 2022), y unos pocos intentando compatibilizar la taxonomía clásica, basada en morfoespecies, con los datos genéticos (Sandin *et al.*, 2019; Suzuki *et al.*, 2021).

Desde los trabajos pioneros de fines del siglo pasado (Amaral-Zettler *et al.*, 1997; Amaral-Zettler *et al.*, 1998, 1999; Anderson *et al.*, 1999), la información proveniente de la genética molecular fue creciendo en importancia en los últimos 20 años. Sin embargo, estos ensayos estuvieron principalmente orientados a analizar las relaciones filogenéticas entre taxones superiores, y en mucho menor medida a nivel de género y especie. Actualmente, para Acantharia y Phaeodaria, la tendencia general es el uso de variantes más o menos modificadas de los esquemas heredados de Haeckel (Decelle y Not, 2015; Nakamura *et al.*, 2015). Para Polycystina, el sistema aún más utilizado es el propuesto por Riedel (1971), aunque éste solamente cubre el Cenozoico (según De Wever *et al.*, 2001, de las 131 familias registradas desde el Cámbrico,

solamente unas 35 existen en la actualidad). La taxonomía a nivel de especie también seguramente se modificará a medida que se realicen nuevos estudios moleculares. A juzgar por lo que ha ido ocurriendo en los últimos años en otros grupos de protistas, como los cocolitofóridos y los foraminíferos, es probable que muchas de las especies conocidas, descriptas sobre la base de características morfológicas, resulten complejos de varias entidades taxonómicas diferentes, a veces con rangos de distribución disímiles (de Vargas *et al.*, 1999; de Vargas *et al.*, 2004), aunque también morfoespecies diferentes o con diferentes rangos de distribución pueden resultar siendo genéticamente indiferenciables (Ishitani y Takishita, 2015).

Es importante destacar que, si bien la genética molecular ha demostrado ser una herramienta de enorme utilidad, al igual que la taxonomía clásica tiene limitaciones (Decelle *et al.*, 2014; Bucklin *et al.*, 2016). La gran mayoría de los estudios faunísticos y paleontológicos, donde las identificaciones moleculares de miles de ejemplares, frecuentemente desprovistos de citoplasma, son inviables, siguen utilizando identificaciones basadas en la morfología. Sin embargo, en el caso de Polycystina en particular (el grupo más estudiado), en estos trabajos de las ca. 1.000 especies supuestamente válidas, solo 30-40 a, excepcionalmente, 300 son utilizadas en forma habitual (Lazarus *et al.*, 2021), en gran parte porque la identificación de las restantes es dudosa y no permite el uso de información previa. En resumen, la taxonomía de estos protistas es actualmente muy inestable.

El esquema de clasificación que se detalla a continuación está principalmente basado sobre la propuesta de Adl *et al.* (2019) que deliberadamente omite el uso de categorías taxonómicas formales; las asignadas tentativamente en este listado son a título ilustrativo y siguen algunos de los esquemas sugeridos.

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

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

Thecofilosea. Generalmente con teca extracelular robusta.

Phaeodarea (=Tripylea) (superorden). Probablemente cerca de 400 especies.

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

Radiolaria (*infraphylum*)

Acantharea (clase o subclase). Alrededor de 150 especies descriptas.

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

Polycystina (clase, subclase o superorden). Probablemente alrededor de 1.000 especies válidas vivientes descriptas y varios miles de formas fósiles.

Collodaria (orden). Solitarios o coloniales, con o sin esqueleto silíceo o con esqueleto representado por espículas aisladas dispersas en el ectoplasma. La mayoría de aguas cálidas. Aprox. 80 especies vivientes descriptas.

Spumellaria (orden). Solitarios, con esqueleto de simetría casi siempre esférica, radial o una derivada de éstas (espiralado, discoidal o lenticular biconvexo, triaxónico, cuadrangular, etc.) o asimétrico, enrejado o esponjoso. Probablemente aprox. 400 especies vivientes válidas descriptas.

Nassellaria (orden). Solitarios. Esqueleto formado por varias espículas y/o arcos fusionados, por un anillo en forma de D y espinas asociadas, o por estructuras más elaboradas, mono- o multiloculares enrejadas. La simetría del esqueleto está caracterizada por la presencia de un eje heteropolar. Probablemente aprox. 450 especies vivientes válidas descriptas.

Archaeospicularia, **Albaillellaria**, **Latenfistularia**, **Entactiniaria** (órdenes). Fósiles exclusivamente.

Otros autores propusieron para los radiolarios esquemas algo diferentes. Por ejemplo, su división en seis órdenes: Acantharia, Taxopodida, Spumellaria, Nassellaria, Collodaria y

Orodaria, con los cuatro últimos integrando la clase Polycystina (Suzuki y Not, 2015; Sandin *et al.*, 2019; Nakamura *et al.*, 2021; Biard, 2022).

Relaciones tróficas

Los tres grupos se alimentan principalmente de partículas en suspensión en el agua, incluyendo bacterias, otros protistas (diatomeas, dinoflagelados, foraminíferos, tintínidos, ciliados desnudos) y también metazoos, con frecuencia mucho mayores en tamaño que ellos mismos (copépodos larvales y adultos, larvas nauplii en general, apendicularias, etc. (Anderson, 1983a; Caron y Swanberg, 1990). En el caso de los crustáceos, el protista inmoviliza a la presa con sus seudopodios, la rodea con ellos y penetra en el cuerpo blando a través de las zonas más débiles del exoesqueleto. En el interior, los seudopodios desprenden trozos de tejido y los incluyen en vacuolas digestivas que son movilizadas hacia el cuerpo del radiolario por flujo citoplasmático (Anderson, 1983a).

Los acantarios y muchos Polycystina son mixotróficos, reteniendo las algas capturadas vivas o sus plástidos en vacuolas especializadas (los simbiosomas) de su ectoplasma. Los simbiontes involucrados cubren un espectro muy amplio, incluyendo cianofitas, clorofitas, criptofitas, bacilarofitas, dinofitas, euglenofitas, haptofitas, rodofitas y otras (Anderson, 1983b; Stoecker *et al.*, 2009; Bråte *et al.*, 2012; Yuasa *et al.*, 2016; Villar *et al.*, 2018; Decelle *et al.*, 2019; Bachy *et al.*, 2022) (Fig. 4.7). Estos simbiontes son muy activos fotosintéticamente, transfiriendo parte de los compuestos orgánicos generados al hospedador (del cual obtienen protección y nutrientes, en forma de productos de desecho del metabolismo). En condiciones de estrés alimentario estos simbiontes pueden ser digeridos por el hospedador (Anderson, 1983a).

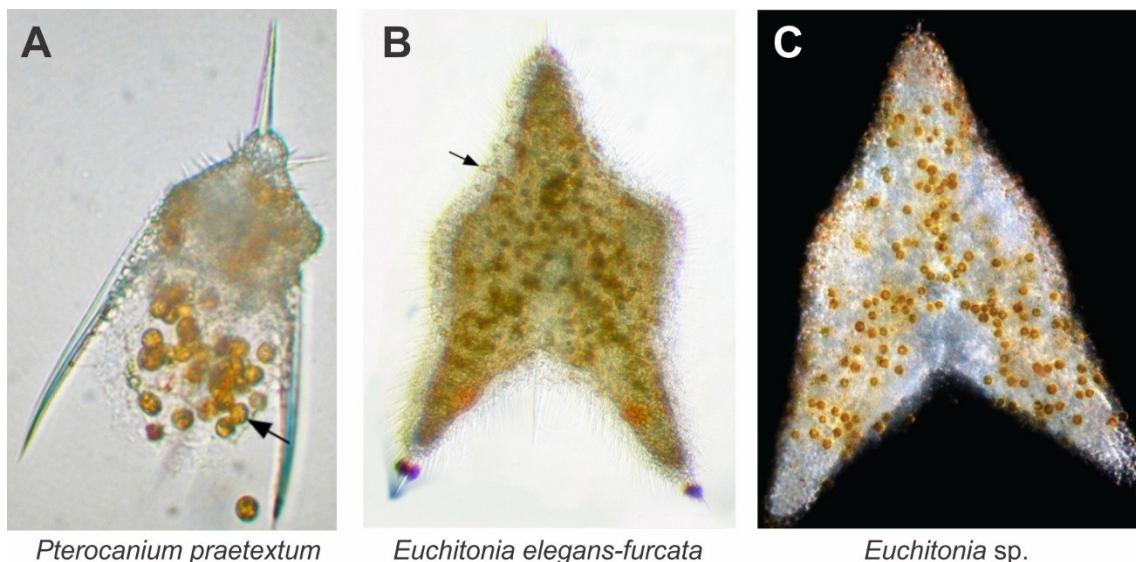


Fig. 4.7. Polycystina con algas simbóticas en su ectoplasma (esferas amarillas, flechas).

A, B: de Yuasa *et al.* (2016); C: de Stoecker *et al.* (2009).

Muchos animales marinos filtradores y predadores se alimentan de radiolarios y acantarios, incluyendo otros protistas (foraminíferos), tunicados, copépodos, eupáusidos, peneídos, anfípodos, etc. (Biard, 2022). En Polycystina y Phaeodaria se han descripto dinoflagelados parásitos (Anderson, 1983a).

Ecología y distribución

Todos los Acantharia, Polycystina y Phaeodaria son planctónicos durante la totalidad de su ciclo vital (holoplanctónicos) y, casi sin excepciones, típicos de áreas pelágicas, alejadas de la

costa. Solamente en las regiones donde la plataforma continental es muy estrecha y baja abruptamente (como, por ejemplo, en las costas chilenas, o en los fiordos de Noruega), la cercanía del océano abierto hace que se encuentren radiolarios muy cerca de la costa (Swanberg y Bjørklund, 1986). Además de su generalmente baja profundidad, que limita el rango vertical disponible, en las aguas costeras la salinidad frecuentemente está disminuida debido a aportes continentales de agua dulce, y estos protistas, al igual que la gran mayoría de los pláncteres pelágicos, no soportan salinidades inferiores a 30-32‰. Por el mismo motivo tampoco habitan muchos mares interiores o marginales, como el Mar Negro, Mar de Azov, Mar Caspio, Mar Blanco, Mar Báltico y otros. La única excepción conocida hasta hoy es la especie *Lophophphaena rioplatensis* (Polycystina, Nassellaria), que se ha registrado en muy altas densidades en aguas costeras bonaerenses y estuariales del Río de La Plata a salinidades de hasta 15,4‰ (Boltovskoy *et al.*, 2003).

Al igual que para la mayoría de los zoopláncteres marinos, los dos atributos de las asociaciones de estos protistas -abundancia y composición específica- son regulados por factores diferentes. Con excepción de las zonas costeras o de salinidad disminuida recién mencionadas, las abundancias dependen del alimento disponible y, por ende, de la productividad primaria. La composición específica y la diversidad, por otro lado, dependen principalmente de la temperatura del agua.

Distribución cuantitativa

Los tres grupos están presentes a todas las latitudes, desde el ecuador hasta los polos, aunque Acantharia son preferentemente de aguas cálidas. Las densidades usuales para Polycystina y Acantharia son de alrededor de un ejemplar por litro, pero Phaeodaria normalmente son unas 5-10 veces menos abundantes. En zonas productivas (por ejemplo, Pacífico Ecuatorial este, Corriente de California, Corriente de Benguela) las abundancias pueden ser significativamente más altas, llegando a decenas y hasta centenares de células por litro (Caron y Swanberg, 1990). Curiosamente, para Polycystina, que muy raramente se encuentran en aguas costeras, las densidades más altas reportadas son las de poblaciones monoespecíficas de *Lophophphaena rioplatensis* frente a Mar del Plata, llegando a 394 células por litro (Boltovskoy *et al.*, 2003).

Al morir, estos pláncteres sedimentan en la columna de agua, frecuentemente incluidos en los agregados fecales de sus predadores. El estudio de este proceso mediante el uso de trampas de sedimento brinda información de interés sobre la productividad, acoplamiento de ciclos de producción y consumo, exportación de carbono hacia las capas oceánicas profundas y sus efectos sobre la concentración de CO₂ en la atmósfera (“bomba biológica”), condiciones de fosilización, etc. (Lange y Boltovskoy, 1995; Boltovskoy, 1996). Las cantidades de Polycystina que sedimentan en la columna de agua llegan a más de 200.000 individuos por metro cuadrado y por día (Boltovskoy, 2017b). Los flujos más altos ocurren en las áreas más productivas, en particular en zonas de afloramiento.

Los esqueletos de Phaeodaria muy raramente se preservan en los sedimentos y generalmente se disuelven antes de llegar al fondo (Takahashi y Honjo, 1981), mientras que los de Acantharia se disuelven inmediatamente después de que el animal muere. Los de Polycystina, por el contrario, frecuentemente sí se preservan, de manera que hay grandes extensiones de fondo marino tapizadas con decenas a miles de metros de espesor de sus esqueletos, en densidades que pueden exceder el medio millón de tecas por gramo de sedimento seco (Boltovskoy *et al.*, 2010). La distribución de estas áreas ricas en radiolarios refleja no solamente su abundancia y productividad en las aguas correspondientes, sino también los procesos de preservación y fosilización.

La distribución vertical en la columna de agua difiere entre los tres grupos. Los Acantharia son organismos típicamente superficiales, con clara preferencia por el estrato de los primeros 5-10 m de agua, sobre todo durante el día (Michaels *et al.*, 1995). Esta ubicación se mantiene mientras las condiciones son calmas y sin lluvia. Al aumentar la turbulencia superficial, y/o bajar la salinidad por aporte de agua de lluvia, los acantarios descienden rápidamente a profundidades

de 50-200 m, para regresar a la superficie una vez que las condiciones adecuadas se restablecen (Michaels, 1988).

La gran mayoría de los Polycystina también se concentran en las aguas superficiales, aunque los picos de abundancia son más comunes a 25-100 m. En aguas polares, sin embargo, las mayores concentraciones se observan a unos 200-400 m, en coincidencia con la posición de estratos de aguas más cálidas que las superficiales (Boltovskoy, 2017a). Es importante destacar que los perfiles verticales de abundancia de Polycystina reportados frecuentemente están sesgados porque en las muestras profundas la gran mayoría de los ejemplares no están representados por individuos vivos, que efectivamente habitan ese estrato, sino por células muertas en proceso de sedimentación. En la mayoría de los estudios los ejemplares vivos no se diferencian de los muertos en el momento de la captura, y cuando se hace los métodos utilizados son de cuestionable validez (Boltovskoy, 2017a). Acantharia y Phaeodaria están menos afectados por este sesgo porque sus esqueletos son mucho más frágiles.

A diferencia de los anteriores, Phaeodaria generalmente habitan estratos más profundos, con máximos de densidad por debajo de los 100-300 m y, frecuentemente, a más de 500-1.000 m.

Diversidad y biogeografía

Acantharia

Históricamente, los acantarios han sido uno de los grupos de protistas más relegados en su estudio; en consecuencia, los datos de distribución y biogeografía existentes son muy incompletos. De las aproximadamente 150 especies de Acantharia descriptas, solamente una (*Coleaspis obscura*) se encontró hasta ahora en áreas polares exclusivamente; todas las demás fueron registradas solamente en los trópicos y subtrópicos, o en éstos y aguas antárticas (13 especies), o árticas (19 especies), generalmente en áreas influenciadas por corrientes provenientes de las latitudes bajas (Reshetnjak, 1981; Bernstein *et al.*, 1999). La figura 4.8 detalla las cantidades de especies de acantarios registrados en los tres océanos mayores.

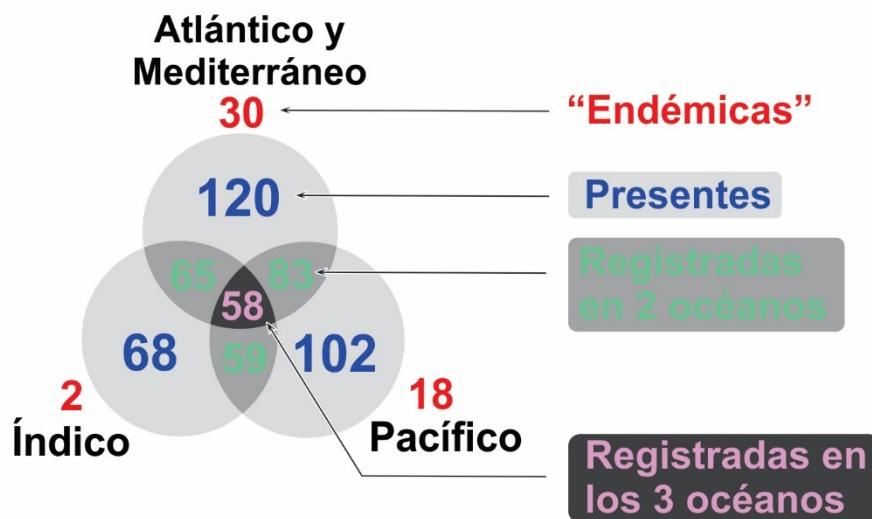


Fig. 4.8. Cantidad totales de especies de Acantharia registradas en los tres océanos mayores (total: 141 especies), especies “endémicas” y especies registradas en más un océano. La mayoría de los supuestos “endemismos” se deben a la información fragmentaria. La cobertura de los tres océanos es muy desigual, a falta de datos recientes proviene de fuentes antiguas y, por ende, estos valores seguramente son sesgados. Modificado de Boltovskoy y Correa (2014), basado sobre datos de Schewiakoff (1926) y Reshetnjak (1981).

Polycystina

La biogeografía de Polycystina está íntimamente ligada con la temperatura de las aguas superficiales; en consecuencia, la ubicación y límites de las provincias o regiones definidas sobre la base de la presencia/ausencia o de las relaciones porcentuales entre las especies que componen sus taxocenosis dependen principalmente de la temperatura del agua. Estas provincias son cinturones circumglobales simétricos a ambos lados del ecuador, con dos zonas polares, dos subpolares, dos de transición, dos subtropicales y una tropical o ecuatorial (Fig. 4.9), tal como se ha descripto para muchos otros pláncteres oceánicos (Boltovskoy y Correa, 2016). A diferencia de muchos otros organismos del plancton y necton marinos, cuyos picos de riqueza de especies suelen ocurrir a ambos lados del ecuador (unos 5-20° de latitud S y N), en Polycystina la riqueza es máxima en el ecuador, disminuyendo drásticamente hacia los polos (Boltovskoy y Correa, 2017). La cantidad de especies que habitan las aguas cálidas y templadas es de varios centenares, mientras que en las árticas y antárticas baja a 40-60 (Boltovskoy *et al.*, 2010; Boltovskoy y Correa, 2017). También la equitabilidad (o grado de homogeneidad de distribución de individuos entre las especies) disminuye con la latitud: en aguas polares es común que una o unas pocas formas sean ampliamente dominantes sobre el resto, mientras que en los trópicos la distribución numérica de individuos por especie es mucho más pareja (Boltovskoy *et al.*, 2010).

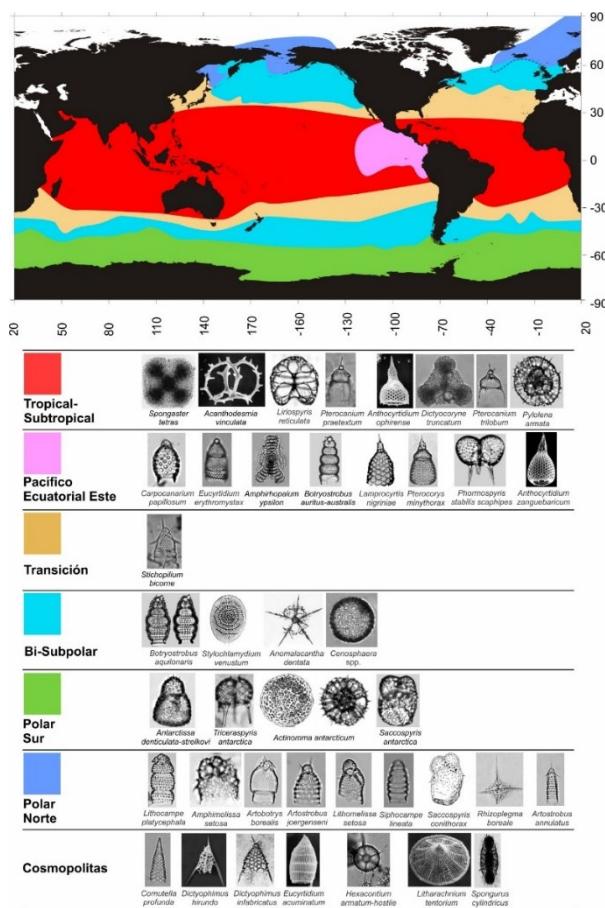


Fig. 4.9. División biogeográfica del Océano Mundial sobre la base de las taxocenosis de Radiolaria Polycystina en muestras de sedimentos, y algunas de las especies más representativas de cada región (la mayoría de estas no están restringidas a las regiones indicadas, pero son más abundantes en ellas).

Modificado de Boltovskoy *et al.* (2017); basado en Boltovskoy y Correa (2016).

Como en muchos otros pláncteres pelágicos, los endemismos son poco frecuentes: la gran mayoría de las especies habita todos los océanos mayores en los mismos rangos de temperatura, con excepción de varias especies polares, que pueden estar restringidas a uno de los hemisferios. Existen excepciones, pero muchas de ellas pueden deberse a inconsistencias taxonómicas, y a los diferentes volúmenes de información disponible para los distintos océanos (Boltovskoy y Correa, 2016).

Phaeodaria

Debido a que habitan principalmente las aguas subsuperficiales y profundas, la biogeografía de los feodarios frecuentemente no refleja la distribución de las propiedades de las aguas superficiales. En consecuencia, las provincias definidas sobre la base de sus asociaciones específicas están más claramente segmentadas por las cuencas oceánicas (Fig. 4.10). Sin embargo, esta regionalización está basada sobre información escasa, y con grandes áreas muy pobemente cubiertas. Investigaciones más recientes usando un amplio espectro de animales sugieren que la zona mesopelágica (200 a 1.000 m de profundidad) puede ser particionada en más de 30 ecorregiones, también caracterizadas por bandas asociadas con las isotermas (Sutton et al., 2017).

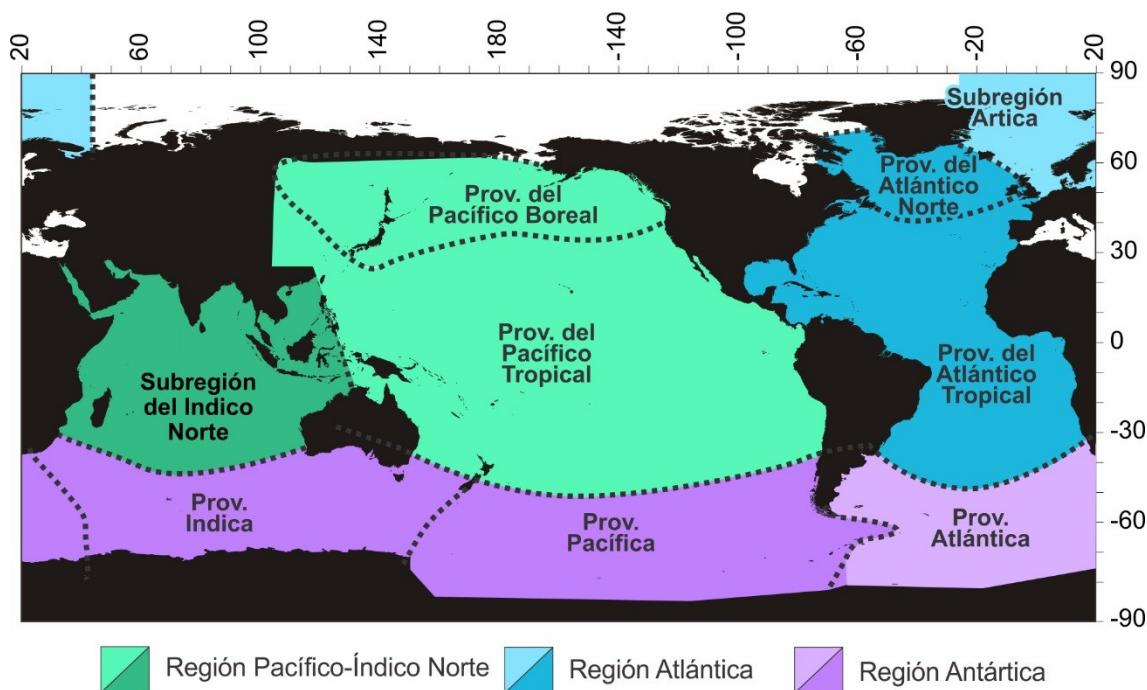


Fig. 4.10. Divisiones biogeográficas del Océano Mundial basadas sobre la fauna de *Phaeodaria*.

Basado en Reshetnjak (1966).

Al igual que en otros zoopláncteres, en muchas especies criófilas de Polycystina y Phaeodaria la profundidad que habitan depende de la latitud. Este fenómeno, conocido como “submersión isotérmica”, se debe a que estas especies siguen un rango de temperaturas (bajas) preferido, cuya ubicación aumenta en profundidad con la distancia al ecuador. En consecuencia, muchas de las especies que viven cerca de la superficie en las áreas polares y subpolares, también lo hacen a profundidades de hasta 1.000 m o más en los trópicos y subtrópicos, y hay algunas,

llamadas bipolares, que tienen poblaciones en ambos polos conectadas entre sí mediante poblaciones en profundidad (Boltovskoy, 1988; Darling *et al.*, 2000; Stepanjants *et al.*, 2004; Stepanjants *et al.*, 2006; Boltovskoy, 2017a).

Métodos

El método más comúnmente utilizado para recolectar acantarios y radiolarios vivos son las redes de plancton. Estos organismos son relativamente frágiles, no muy abundantes (especialmente los feodarios) y pequeños; la combinación de talla escasa y densidad baja complica su obtención porque no permite usar redes de poro grande, y las de poro adecuado para retenerlos se colmatan rápidamente. Las recolecciones con botellas (tipo Niskin y otras) y bombas de succión se han utilizado con éxito y tienen la ventaja de preservar mejor el material delicado (frecuentemente resultando en estimaciones de abundancia mucho más elevadas (Bernstein *et al.*, 1999), pero sus volúmenes muestrales son frecuentemente muy bajos. Entre las redes, las más adecuadas son las de boca y superficie filtrante grandes, permitiendo procesar volúmenes importantes sin colmatarse (Harris *et al.*, 2000). El diámetro de poro más comúnmente utilizado es de alrededor de 60 µm; estas mallas retienen gran parte de los ejemplares adultos, aunque la mayoría de los juveniles, generalmente indetectables, no son retenidos. En consecuencia, si se requieren cuantificaciones precisas deben utilizarse mallas de poro menor a 40 µm de lado. La recolección de las formas más delicadas, como muchos Acantharia y los Polycystina coloniales, así como las colectas destinadas a ensayos de laboratorio con organismos vivos, deben ser llevadas a cabo con botellas, o lances de red muy lentos y breves o, mejor aún, por buceadores autónomos (Swanberg, 1979). En los últimos años se ha utilizado la fotografía y filmación *in situ* mediante sumergibles autónomos, que permite la obtención de gran cantidad de información. Sin embargo, las imágenes son aún de muy baja calidad, y no permiten identificaciones confiables, frecuentemente ni siquiera a niveles de clase u orden (Dennett *et al.*, 2002; Biard y Ohman, 2020).

Los tres grupos están compuestos por organismos delicados y frágiles que se deterioran con facilidad durante las colectas y manipulaciones ulteriores. Por eso se recomienda extremar los cuidados evitando la presión excesiva del agua sobre la malla (lances lentos y breves), la agitación de las muestras, la filtración a presión, etc.

Un problema recurrente en el estudio de los radiolarios, en particular Polycystina, es que en las muestras no superficiales se recogen conjuntamente los individuos que efectivamente habitan el estrato cubierto y los organismos muertos que están sedimentando desde profundidades menores hacia el fondo. A diferencia de muchos otros pláncteres, en Polycystina la identificación está basada sobre el esqueleto inorgánico que normalmente se preserva después de la muerte del animal, de manera que estos individuos muertos son incorrectamente interpretados como miembros de las asociaciones profundas. Este sesgo afecta sensiblemente los cálculos de *standing stock* y de diversidad en perfiles verticales, al punto de sugerir que no hay diferencias entre las cantidades de especies que viven entre la superficie y los estratos de más de 200 m de profundidad (Kling y Boltovskoy, 1995; Boltovskoy, 2017a). Una alternativa para evitar este problema es la tinción del citoplasma (con Rosa de Bengala, Negro de Sudán B o eosina); sin embargo, el citoplasma puede permanecer asociado al esqueleto hasta más de 90 días después de muerto el organismo (Boltovskoy y Lena, 1970; Bernhard, 1988), lapso muy superior al que tarda un radiolario muerto en descender al fondo (Takahashi y Honjo, 1983). En consecuencia, la utilidad de este método es cuestionable. Este sesgo se evita utilizando tinciones de los ácidos nucleicos (DAPI, naranja de acridina), aunque el proceso es más complejo (Nöthig y Gowing, 1991).

Un sistema de muestreo muy útil son las trampas de sedimento (Lange y Boltovskoy, 1995). Estos dispositivos se instalan a diferentes profundidades en la columna de agua y recogen el flujo vertical de partículas que sedimentan en la columna de agua, incluyendo los organismos planctónicos muertos. Las trampas más utilizadas son aquéllas que trabajan de manera autónoma durante períodos largos (12-18 meses o más), recogiendo 10-20 o más muestras discretas cada una de las cuales contiene lo sedimentado durante un período acotado

(generalmente 15-30 días). Estos materiales contienen radiolarios (Polycystina, Phaeodaria) en excelente estado y son particularmente útiles para analizar la estacionalidad en la producción, composición específica, etc. (Boltovskoy, 2017a).

A diferencia de la mayoría de los otros protistas, los Polycystina (pero no Acantharia y Phaeodaria) pueden ser muy abundantes en los sedimentos marinos. Un gramo de sedimento seco puede contener hasta más de medio millón de esqueletos en excelente estado de preservación. En realidad, esta fuente de información ha sido históricamente mucho más intensamente utilizada que las muestras de plancton o las trampas de sedimento. Hay muchos tipos de muestreadores que se utilizan para obtener muestras del fondo oceánico; los más comunes para estudios biogeográficos y micropaleontológicos son los extractores de testigos (*corers*) a pistón, de gravedad, Karsten, de caída libre y otros (Kennett, 1982). Sin embargo, estos muestreadores tienden a perturbar la estratificación natural del sedimento, especialmente las capas más superficiales. Para recuperar columnas de sedimentos menos perturbadas (aunque más cortas) se utilizan los *box corers* (Blomqvist *et al.*, 2015) y los *multicorers* (<https://www.awi.de/en/science/geosciences/marine-geology/tools/sea-going-equipment/multi-corer.html>) (Bett *et al.*, 1994; Montagna *et al.*, 2017).

Es importante destacar que las muestras obtenidas con redes, trampas de sedimentos y de los sedimentos superficiales en el mismo lugar geográfico pueden contener asociaciones de especies totalmente diferentes. Hay un sinnúmero de factores que modifican y distorsionan las taxocenosis vivientes durante y luego de la muerte de los organismos y su sedimentación (Boltovskoy, 1994).

Las muestras de plancton normalmente se preservan con formaldehído (formol a 5-7%), sin neutralizar. Para Polycystina el pH de las soluciones es conveniente que sea neutro o levemente ácido (pero ello destruye el material calcáreo). Las de sedimento también se pueden preservar con el mismo fijador, aunque normalmente las columnas de sedimento, o “testigos”, no son preservados con fijadores, aunque se almacenan en frío. La preservación de los acantarios requiere cuidados especiales ya que el agua de mar está muy subsaturada con estroncio, de manera que sus esqueletos de celestita (sulfato de estroncio) se disuelven rápidamente (horas a días) una vez que la célula ha muerto. Sin el esqueleto, no solamente es imposible identificar las especies, sino que la masa sin forma de citoplasma remanente no se reconoce como un acantario. Para evitar este problema, se agrega estroncio a la muestra (además de formaldehído), generalmente en forma de cloruro de estroncio ($\text{SrCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) a una concentración final de Sr de 80 mg/L (Michaels, 1991). Para fines específicos suelen utilizarse otros preservadores, como la solución de Bouin, gluteraldehído, etc. (Alder y Morales, 2007).

El estudio e identificación de los ejemplares puede realizarse observando la muestra tal como llegó del campo, sin procesamiento alguno, bajo microscopio invertido o común. Sin embargo, dado que estas muestras “crudas” contienen mucho material orgánico e inorgánico que tapa y enmascara a los radiolarios, muy raramente permiten identificaciones y conteos confiables. En algunos casos es necesario separar a los individuos, uno por uno, de la muestra húmeda por medio de una micropipeta (por ejemplo, para el estudio de los integrantes coloniales de Collodaria). La separación manual y/o observación en la muestra sin procesar también suele ser necesaria para el estudio de Acantharia y Phaeodaria, demasiado delicados para soportar los tratamientos *in toto* que normalmente se usan con Polycystina. Pero este procedimiento es muy trabajoso y lento, y raramente se utiliza, recurriendo en cambio a tratamientos de la muestra total tendientes a separar y/o eliminar el material acompañante (Boltovskoy *et al.*, 1983; Sanfilippo *et al.*, 1985; Locker, 1996; De Wever *et al.*, 2001; Lazarus *et al.*, 2021).

En las muestras de plancton y de trampas de sedimentos este material acompañante es principalmente orgánico. Dado que los Polycystina tienen esqueletos de sílice, que son los utilizados para las identificaciones, el material orgánico es eliminado mediante oxidación o calcinado sin afectar significativamente los esqueletos. La oxidación puede llevarse a cabo con peróxido de hidrógeno, preferiblemente en caliente (90°C), luz ultravioleta, o con KMnO_4 y ácidos. Alternativamente, se puede calentar la muestra (a 500°C durante 3-4 horas). El escaso material orgánico que suelen contener las muestras de sedimentos también puede ser eliminado con peróxido de hidrógeno. Para desagregar sedimentos compactados y eliminar la arcilla que suele

llenar el interior de los caparazones provenientes del fondo marino se trata el material con pirofosfato tetrasódico (dispersante), peróxido de hidrógeno, solventes orgánicos (querosén, thinner), amoníaco, solución débil de hidróxido de sodio, etc., y/o tratándola con ultrasonido. Si la muestra contiene mucho material calcáreo éste es eliminado con HCl. El material remanente es tamizado a través de 30 a 60 µm con abundante agua destilada y montado entre porta- y cubreobjetos usando Bálsamo de Canadá o alguno de los numerosos medios de montaje sintéticos disponibles en el mercado (Pleurax, Naphrax, Hyrax, Norland, Depex, etc.) aunque, a diferencia del Bálsamo de Canadá, muchos de estos últimos tienen una duración limitada y pueden opacarse con el tiempo (Lazarus *et al.*, 2021).

Otra alternativa es filtrar la muestra con un filtro tipo Millipore de 0,45 µm de poro, enjuagar con agua destilada, secar el filtro, montarlo sobre un portaobjetos, transparentarlo (por ejemplo, con el reactivo Cargile tipo B), y finalmente colocar el cubreobjetos (Takahashi y Honjo, 1981).

Una fuente importante de Polycystina fósiles son las rocas sedimentarias; en estos casos se utilizan técnicas especiales más complejas, incluyendo el desgaste, cortes delgados, etc. (Riedel y Sanfilippo, 1977; De Wever *et al.*, 2001).

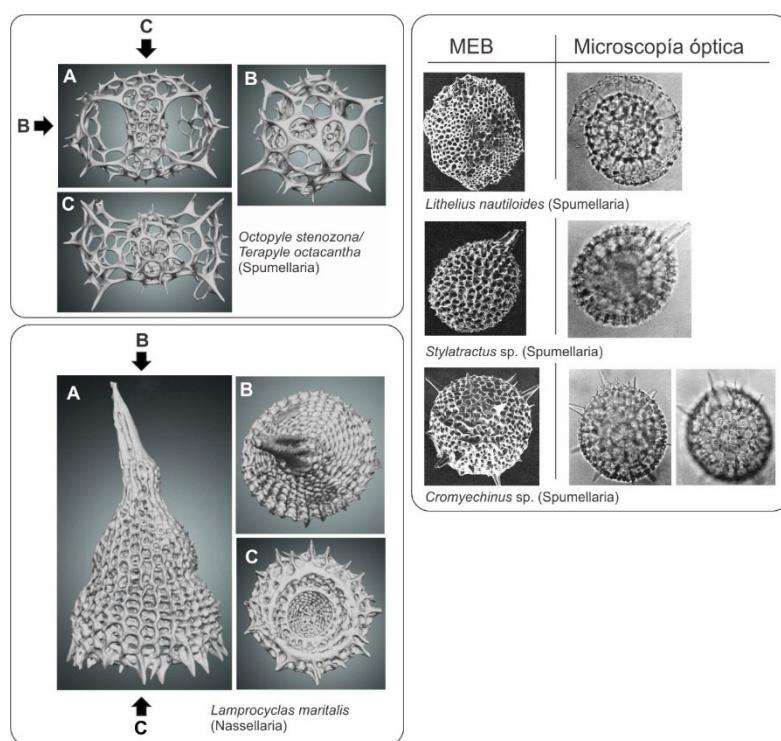


Fig. 4.11. Panel izquierdo: diferentes aspectos del mismo ejemplar dependiendo de su orientación en el preparado microscópico. Las figuras identificadas con la letra A denotan la orientación “normal”; B y C son vistas desde orientaciones alternativas. Imágenes basadas en tomografías por rayos X utilizando MicroXCT-400 Zeiss preparadas por Vladimir Vidal y Martin Tétard (MatriX - CEREGE - OSU PYTHEAS, Aix-Marseille Université). Obtenidas en: <https://sketchfab.com/3d-models/spumellaria-tetrapyle-octacantha-2-358cff31fb1f43d3beeb427d2a3cfac> y <https://sketchfab.com/3d-models/nassellaria-lamprocyclos-maritalis-a4cea5cb40e24d58940810b4b130e5dc> (11 de mayo de 2022).

Panel derecho: imágenes del mismo ejemplar tomadas con microscopía electrónica de barrido (MEB) y con microscopía óptica. Nótese que en las fotografías de MEB no se observa la estructura interna de los organismos. Para *Cromyechinus* sp. se incluyen dos fotografías de microscopio óptico, la primera con foco en la teca interna, y la segunda con foco en la teca externa. De Boltovskoy *et al.* (1983).

El análisis de los preparados se efectúa bajo microscopio óptico. Para la identificación específica aumentos de 500 a 800x son adecuados, pero los conteos se hacen a menos aumento. Para los censos se aconseja identificar al menos 300-700 ejemplares por muestra

(Cortese, 2004; Suzuki y Kida, 2004), y luego recorrer el resto del o los preparados para localizar a las especies menos abundantes. La fotografía óptica es la mejor manera de documentar los materiales analizados ya que, a diferencia de la microscopía electrónica de barrido, permite observar las estructuras internas, aunque esta última puede ser de mucha ayuda para la observación de algunos detalles estructurales (Llopis-Monferrer *et al.*, 2022) (Fig. 4.11). Para algunas formas, sobre todo aquéllas con esqueletos internos concéntricos, frecuentemente es necesario tomar varias fotografías del mismo ejemplar con distancias de foco diferentes, que pueden ser combinadas digitalmente en una sola (Tetard *et al.*, 2020).

En las últimas décadas se han propuesto y ensayado numerosos métodos automáticos para identificar radiolarios (y muchos otros pláncteres) basados en imágenes procesadas digitalmente y analizadas mediante programas de computación usando diferentes principios. También se han “modelado” algunas especies utilizando técnicas mixtas que permiten la visualización detallada de los esqueletos en tres dimensiones, destacando la variedad de aspectos que puede presentar el mismo organismo dependiendo de su orientación en el preparado microscópico (Wagner *et al.*, 2015; Kachovich *et al.*, 2019; Itaki *et al.*, 2020; Tetard *et al.*, 2020) (Fig. 4.11). Si bien algunos resultados son promisorios, el uso de estos métodos es aún muy limitado (Lazarus *et al.*, 2021). Obviamente, el problema de la orientación del ejemplar no es exclusivo de los radiolarios, pero es más complejo que en muchos otros protistas, y se agrava porque en los preparados permanentes el medio de inclusión es sólido y, por ende, no permite modificar la orientación de los esqueletos bajo estudio.

Glosario

- Abdomen:** tercer segmento del esqueleto de la mayoría de los radiolarios Nassellaria.
- Astrópilo:** perforación única de mayor tamaño en la cápsula central (Phaeodaria).
- Axonema:** eje central rígido de los axopodios compuesto de microfibrillas.
- Axopodios:** seudopodios rectos y largos, con un eje central rígido (axonema) compuesto de microfibrillas.
- Bomba biológica:** conjunto de procesos mediante los cuales el carbono inorgánico (principalmente CO₂) es fotosintéticamente transformado en materia orgánica y retirado del ciclo del C atmosférico, por lo general mediante su exportación y retención en las profundidades del océano.
- Calymma:** ver ectoplasma.
- Cápsula central:** membrana proteica perforada que separa el ectoplasma del endoplasma, frecuentemente de color vivo.
- Céfalo:** primer segmento del esqueleto de la mayoría de los radiolarios Nassellaria.
- Celestita:** sulfato de estroncio (material componente de los esqueletos de Acantharia).
- CórTEX citoplasmático:** capa externa más densa y fibrosa de la célula.
- Ectoplasma:** (o calymma), citoplasma externo, más esponjoso y vacuulado que el interno, separado de éste por una membrana proteica perforada, frecuentemente de color vivo.
- Endoplasma:** citoplasma interno, más denso y contenido la mayoría de los orgánulos, como Golgi, retículo endoplásmico, mitocondrias, núcleos, etc.
- Equitabilidad:** medida de la semejanza entre las proporciones de especies diferentes en una taxocenosís o comunidad.
- Esqueleto cefálico interno:** conjunto de arcos y espinas que forman el esqueleto incluido en el céfalo de la mayoría de los radiolarios Nassellaria.
- Filopodios:** seudopodios delgados que forman una red intrincada con numerosos puntos de unión entre sí y a los axopodios.
- Gamonte:** estadio reproductivo de Acantharia.
- Holoplancton:** organismos que permanecen en el plancton durante todo su ciclo de vida.
- Ley de Müller:** modelo de la distribución espacial de las 20 espinas de los esqueletos de Acantharia.

Mionemas: microfibrillas contráctiles que permiten expandir y contraer el citoplasma usando las espinas como anclaje, ubicadas en los puntos donde las espinas emergen de la célula (Acantharia).

Mixotróficos: organismos que se alimentan de los productos de la fotosíntesis de los simbiontes incluidos en su citoplasma y de material orgánico particulado.

Paráfilos: dos perforaciones de menor tamaño en la cápsula central (Phaeodaria).

Retículopodios: filopodios entrelazados formando una red.

Simbiosomas: vacuolas especializadas del ectoplasma que retienen algas vivas o sus plástidos.

Submersión isotérmica: proceso mediante el cual las especies de aguas frías, siguiendo su rango de temperaturas del agua preferidas, habitan estratos más profundos en latitudes más bajas que más cerca de los polos.

Tórax: segundo segmento del esqueleto de la mayoría de los radiolarios Nassellaria.

Trampas de sedimento: dispositivos que se instalan en los cuerpos de agua (generalmente océanos) a diferentes profundidades por tiempos acotados (horas a años), y que interceptan el material que sedimenta en la columna de agua.

Trofonte: estadio no reproductivo de Acantharia.

Referencias

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., et al. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66, 4-119. doi:10.1111/jeu.12691
- Afanasieva, M. S., Amon, E. O., Agarkov, Y. V., & Boltovskoy, D. (2005). Radiolarians in the geological record. *Paleontological Journal*, 39, 135-340.
- Aita, Y., Suzuki, N., Ogane, K., Sakai, T., Lazarus, D., Young, J., & Tanimura, Y. (2009). Haeckel Radiolaria collection and the H.M.S. Challenger plankton collection. En Y. Tanimura, & Y. Aita (Eds.), *Joint Haeckel and Ehrenberg Project: Reexamination of the Haeckel and Ehrenberg microfossil collections* (pp. 35-45). Tokyo (Japan): National Museum of Natural History, Monograph 40.
- Alder, V. A., & Morales, C. E. (Eds.) (2007). *Manual de métodos para el estudio de sistemas planctónicos marinos*. Buenos Aires (Argentina): EUDEBA.
- Amaral-Zettler, L. A., Anderson, O. R., & Caron, D. A. (1998). Insights on the diversity within a “species” of *Thalassicolla* (Spumellarida) based on 16S-like ribosomal RNA gene sequencing. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 45(5), 488-496. doi:10.1111/j.1550-7408.1998.tb05105.x
- Amaral-Zettler, L. A., Anderson, O. R., & Caron, D. A. (1999). Towards a molecular phylogeny of colonial spumellarian radiolaria. *Marine Micropaleontology*, 36, 67-79. doi:10.1016/S0377-8398(98)00028-0
- Amaral-Zettler, L. A., Sogin, M. L., & Caron, D. A. (1997). Phylogenetic relationships between the Acantharea and the Polycystinea: A molecular perspective on Haeckel’s Radiolaria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(21), 11411-11416. doi:10.1073/pnas.94.21.11411
- Anderson, O. R. (1980). Radiolaria. En M. Levandowsky, & S. H. Hutner (Eds.), *Biochemistry and physiology of Protozoa* (pp. 1-42). New York (USA): Academic Press.
- Anderson, O. R. (1983a). *Radiolaria*. New York (USA): Springer.
- Anderson, O. R. (1983b). The radiolarian symbiosis. En L. G. Goff (Ed.), *Algal Symbiosis* (pp. 69-89). Cambridge (USA): Cambridge University Press.
- Anderson, O. R., Gastrich, M. D., & Amaral-Zettler, L. A. (1999). Fine structure of the colonial radiolarian *Collozoum serpentinum* (Polycystinea: Spumellaria) with a reconsideration of its taxonomic status and re-establishment of the genus *Collophidium* (Haeckel). *Marine Micropaleontology*, 36(2-3), 81-89. doi:10.1016/S0377-8398(98)00029-2

- Anderson, O. R., Nigrini, C., Boltovskoy, D., Takahashi, K., & Swanberg, N. R. (2000). Class Polycystinea. En J. Lee, G. F. Leedale, & P. Bradbury (Eds.), *An illustrated guide to the Protozoa* (pp. 994-1022). Kansas (USA): Society of Protozoologists.
- Bachy, C., Hehenberger, E., Ling, Y. C., Needham, D. M., Strauss, J., Wilken, S., & Worden, A. Z. (2022). Marine protists: a hitchhiker's guide to their role in the marine microbiome. En L. Stal, & M. S. Cretoiu (Eds.), *The Marine Microbiome* (pp. 159-241). Switzerland: Springer.
- Bernhard, J. M. (1988). Postmortem vital staining in benthic Foraminifera: duration and importance in population and distributional studies. *Journal of Foraminiferal Research*, 18(2), 143-146.
- Bernstein, R., Kling, S. A., & Boltovskoy, D. (1999). Acantharia. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (pp. 75-147). Leiden (The Netherlands): Backhuys Publishers.
- Bett, B. J., Vanreusel, A., Vincx, M., Soltwedel, T., Pfannkuche, O., Lambsead, P. J. D., et al. (1994). Sampler bias in the quantitative study of deep-sea meiobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 104, 197-203. doi:10.3354/meps104197
- Biard, T. (2022). Diversity and ecology of Radiolaria in modern oceans. *Environmental Microbiology*, 24(5), 2179-2200. doi:10.1111/1462-2920.16004
- Biard, T., & Ohman, M. D. (2020). Vertical niche definition of test-bearing protists (Rhizaria) into the twilight zone revealed by in situ imaging. *Limnology and Oceanography*, 65(11), 2583-2602. doi:10.1002/limo.11472
- Blomqvist, S., Ekeroth, N., Elmgren, R., & Hall, P. O. J. (2015). Long overdue improvement of box corer sampling. *Marine Ecology Progress Series*, 538, 13-21. doi:10.3354/meps11405
- Boltovskoy, D. (1981). Radiolaria. En D. Boltovskoy (Ed.), *Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino* (pp. 261-316). Mar del Plata (Argentina): Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero.
- Boltovskoy, D. (1988). Equatorward sedimentary shadows of near-surface oceanographic patterns. *Speculations in Science and Technology*, 11(3), 219-232.
- Boltovskoy, D. (1994). The sedimentary record of pelagic biogeography. *Progress in Oceanography*, 34(2-3), 135-160. doi:10.1016/0079-6611(94)90006-X
- Boltovskoy, D. (1996). Calentamiento global, el océano y el plancton. *Ciencia e Investigación*, 47, 4-15.
- Boltovskoy, D. (1999). Radiolaria Polycystina. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (pp. 149-212). Leiden (The Netherlands): Backhuys Publishers.
- Boltovskoy, D. (2017a). Seasonality in the vertical flux and species composition of Radiolaria Polycystina (Protista): patterns and drivers. *Marine Ecology Progress Series*, 578, 51-72. doi:10.3354/meps12229
- Boltovskoy, D. (2017b). Vertical distribution patterns of Radiolaria Polycystina (Protista) in the World Ocean: living ranges, isothermal submersion, and settling shells. *Journal of Plankton Research*, 39(2), 330-349. doi:10.1093/plankt/fbx003
- Boltovskoy, D., Anderson, O. R., & Correa, N. (2017). Radiolaria and Phaeodaria. En J. M. Archibald, A. G. B. Simpson, & C. H. Slamovits (Eds.), *Handbook of the protists Vol. 1* (pp. 731-763). Cham (Switzerland): Springer. doi:10.1007/978-3-319-28149-0_19
- Boltovskoy, D., Bender-Kotzian, S., & Pedrozo, F. L. (1983). Some new techniques for the preparation and illustration of Polycystina (Radiolaria). *Micropaleontology*, 29, 382-390.
- Boltovskoy, D., & Correa, N. (2014). Radiolaria (Acantharia, Polycystina y Phaeodaria). En J. Calcagno (Ed.), *Los invertebrados marinos* (pp. 35-47). Buenos Aires (Argentina): Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Boltovskoy, D., & Correa, N. (2016). Biogeography of Radiolaria Polycystina (Protista) in the World Ocean. *Progress in Oceanography*, 149, 82-105. doi:10.1016/j.pocean.2016.09.006
- Boltovskoy, D., & Correa, N. (2017). Planktonic equatorial diversity troughs: fact or artifact? Latitudinal diversity gradients in Radiolaria. *Ecology*, 98(1), 112-124. doi:10.1002/ecy.1623
- Boltovskoy, D., Kling, S. A., Takahashi, K., & Bjørklund, K. (2010). World atlas of distribution of Recent Polycystina (Radiolaria). *Palaeontologia Electronica*, 13, 1-229.
- Boltovskoy, D., Kogan, M., Alder, V. A., & Mianzán, H. (2003). First record of a brackish radiolarian (Polycystina): *Lophophphaena rioplatensis* n. sp. in the Río de la Plata estuary. *Journal of Plankton Research*, 25(12), 1551-1559. doi:10.1093/plankt/fbg107

- Boltovskoy, D., & Pujana, I. (2008). Radiolaria. En H. H. Camacho, & M. I. Longobucco (Eds.), *Los invertebrados fósiles Tomo I* (pp. 101-132). Buenos Aires (Argentina): Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Vazquez Mazzini Editores.
- Boltovskoy, E., & Lena, H. A. (1970). On the decomposition of the protoplasm and the sinking velocity of the planktonic foraminifers. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 55(5), 797-804.
- Borger, A. (1910). Die Tripyleen Radiolarien Plankton-Expedition. Porospathidae und Cadiidae. *Plankton-Expedition Humboldt-Stiftung, Ergebnisse*, Vol. 3, No. 10 (pp. 383-415).
- Bráte, J., Krabberød, A. K., Dolven, J. K., Ose, R. F., Kristensen, T., Bjørklund, K. R., & Shalchian-Tabrizi, K. (2012). Radiolaria associated with large diversity of marine alveolates. *Protist*, 163(5), 767-777. doi:10.1016/j.protis.2012.04.004
- Bucklin, A., Lindeque, P. K., Rodriguez-Ezpeleta, N., Albaina, A., & Lehtiniemi, M. (2016). Metabarcoding of marine zooplankton: prospects, progress and pitfalls. *Journal of Plankton Research*, 38(3), 393-400. doi:10.1093/plankt/fbw023
- Cachon, J., Cachon, M., & Estep, K. W. (1990). Phylum Actinopoda. Classes Polycystina (=Radiolaria) and Phaeodaria. En L. Margulis, J. Corliss, M. Melkonian, & D. J. Chapman (Eds.), *Handbook of Protocista* (pp. 334-346). Boston (USA): Jones and Bartlett.
- Caron, D. A., & Swanberg, N. R. (1990). The ecology of planktonic sarcodines. *Aquatic Sciences*, 3(2/3), 147-180.
- Cavalier-Smith, T., Chao, E. E., & Lewis, R. (2018). Multigene phylogeny and cell evolution of chromist infrakingdom Rhizaria: contrasting cell organisation of sister phyla Cercozoa and Retaria. *Protoplasma*, 255, 1517-1574. doi:10.1007/s00709-018-1241-1
- Cortese, G. (2004). The 300 species problem. *Radiolaria*, 22, 13-18.
- Darling, K. F., Wade, C. M., Steward, I. A., Kroon, D., Dingle, R., & Brown, A. J. L. (2000). Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifers. *Nature*, 405, 43-47. doi:10.1038/35011002
- de Vargas, C., Norris, R., Zaninetti, L., Gibb, S. W., & Pawlowski, J. (1999). Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 2864-2868. doi:10.1073/pnas.96.6.2864
- de Vargas, C., Sáez, A. G., Medlin, L. K., & Thierstein, H. R. (2004). Super-Species in the calcareous plankton. En H. R. Thierstein, & J. R. Young (Eds.), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact* (pp. 251-298). Berlin (Germany): Springer. doi:10.1007/978-3-662-06278-4_11
- De Wever, P., Dumitrica, P., Caulet, J., Nigrini, C., & Caridroit, M. (2001). *Radiolarians in the Sedimentary Record*. Amsterdam (The Netherlands): Gordon and Breach.
- Decelle, J., Martin, P., Paborstava, K., Pond, D. W., Tarling, G., Mahe, F., et al. (2013). Diversity, ecology and biogeochemistry of cyst-forming acantharia (Radiolaria) in the oceans. *PLoS ONE*, 8(1), e53598. doi:10.1371/journal.pone.0053598
- Decelle, J., & Not, F. (2015). Acantharia. *eLS*, 1-10. doi:10.1002/9780470015902.a0002102.pub2
- Decelle, J., Romac, S., Sasaki, E., Not, F., & Mahe, F. (2014). Intracellular diversity of the V4 and V9 regions of the 18S rRNA in marine protists (radiolarians) assessed by high-throughput sequencing. *PLoS One*, 9(8), e104297. doi:10.1371/journal.pone.0104297
- Decelle, J., Stryhanyuk, H., Gallet, B., Veronesi, G., Schmidt, M., Balzano, S., et al. (2019). Algal remodeling in a ubiquitous planktonic photosymbiosis. *Current Biology*, 29(6), 968-978. doi:10.1016/j.cub.2019.01.073
- Dennett, M. R., Caron, D. A., Michaelas, A. F., Gallager, S. M., & Davis, C. S. (2002). Video plankton recorder reveals high abundances of colonial Radiolaria in surface waters of the central North Pacific. *Journal of Plankton Research*, 24(8), 797-805. doi: 10.1093/plankt/24.8.797
- Febvre, J. (1990). Phylum Actinopoda, Class Acantharia. En L. Margulis, J. O. Corliss, M. Melkonian, & D. J. Chapman (Eds.), *Handbook of Protocista* (pp. 363-379). Boston (USA): Jones and Bartlett.
- Goll, R. M. (1972). Leg 9 synthesis, Radiolaria. En J. D. Hays, H. E. Cook, D. G. Jenkins, F. M. Cook, J. T. Fuller, R. M. Goll, E. D. Milow, & W. N. Orr (Eds.), *Initial reports of the Deep Sea Drilling Project, Leg 9 of the cruises of the Drilling Vessel "Glomar Challenger", Papete, Tahiti to Balboa*,

- Panama, December 1969-January 1970* (Vol. 9, pp. 947-1058). Washington DC (USA): U.S. Government Printing Office.
- Goll, R. M., & Merinfeld, E. G. (1979). Radiolaria. En R. W. Fairbridge, & D. Jablonski (Eds.), *Encyclopaedia of Paleontology* (pp. 673-684). Stroudsburg (USA): Dowden, Hutchinson & Ross.
- Haeckel, E. (1887). *Report on Radiolaria collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Reports of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger 1873-76. Zoology Vol. 18*. London.
- Haecker, V. (1908). Tiefsee-Radiolarien *Wissenschaften Ergebnisse Deutsche Tiefsee-Expedition Dampfer "Valdivia", 1898-1899*, 14, Vols. 1, 2 (pp. 1-476, 477-706).
- Harris, R. P., Wiebe, P. H., Lenz, J., Skjoldal, H. R., & Huntley, M. (Eds.) (2000). *ICES Zooplankton methodology manual*. San Diego (USA): Academic Press.
- Hollande, A., & Enjumet, M. (1960). Cytologie, évolution et systématique des Spharoidés (Radiolaires). *Archives du Museum National d'Histoire Naturelle*, 7, 7-132.
- Hori, R. S., Shinki, T., Iwakiri, A., Matsuoka, A., Suzuki, N., Ogane, K., & Tuji, A. (2021). Growth pattern of the siliceous skeletons of living Spumellaria (Radiolaria) from the Kuroshio Current, offshore southwestern Shikoku Island, Japan. *Revue de Micropaleontologie*, 71, 100504. doi:10.1016/j.revmic.2021.100504
- Ishitani, Y., & Takishita, K. (2015). Molecular evidence for wide vertical distribution of the marine planktonic protist *Larcopyle buetschlii* (Radiolaria) in a semi-enclosed marginal sea. *Journal of Plankton Research*, 37(5), 851-856. Recuperado de <http://plankt.oxfordjournals.org/content/early/2015/08/05/plankt.fbv065.abstract>
- Itaki, T., Taira, Y., Kuwamori, N., Maebayashi, T., Takeshima, S., & Toya, K. (2020). Automated collection of single species of microfossils using a deep learning-micromanipulator system. *Progress in Earth and Planetary Science*, 7(1), 7-19. doi:10.1186/s40645-020-00332-4
- Kachovich, S., Sheng, J., & Aitchison, J. C. (2019). Adding a new dimension to investigations of early radiolarian evolution. *Scientific Reports*, 9(1), 6450. doi:10.1038/s41598-019-42771-0
- Kennett, J. P. (1982). *Marine geology*. Englewood Cliffs (USA): Prentice-Hall.
- Kling, S. A. (1971). *Dimorphism in Radiolaria*. Paper presented at the Proceedings of the II Planktonic Conference, Roma (Italy).
- Kling, S. A. (1978). Radiolaria. En B. U. Haq, & A. Boersma (Eds.), *Introduction to marine micropaleontology* (pp. 203-244). New York: Elsevier.
- Kling, S. A., & Boltovskoy, D. (1995). Radiolarian vertical distribution patterns across the southern California Current. *Deep-Sea Research*, 42(2), 191-231. doi:10.1016/0967-0637(94)00038-T
- Kling, S. A., & Boltovskoy, D. (1999). Radiolaria Phaeodaria. En D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton* (pp. 213-264). Leiden (The Netherlands): Backhuys Publishers.
- Lange, C. B., & Boltovskoy, D. (1995). Trampas de sedimento. En K. Alveal, M. E. Ferrario, E. C. Oliveira, & E. Zar (Eds.), *Manual de métodos ficológicos* (pp. 93-118). Concepción (Chile): Universidad de Concepción.
- Lazarus, D. (2007). Radiolarians and silicoflagellates. En S. A. Elias (Ed.), *Encyclopedia of quaternary science* (pp. 1682-1691): Elsevier.
- Lazarus, D. B., Suzuki, N., Caulet, J.-P., Nigrini, C., Goll, I., Goll, R., et al. (2015). An evaluated list of Cenozoic-Recent radiolarian species names (Polycystinea), based on those used in the DSDP, ODP and IODP deep-sea drilling programs. *Zootaxa*, 3999(3), 301-333. doi:10.11646/zootaxa.3999.3.1
- Lazarus, D., Suzuki, N., Ishitani, Y., & Takahashi, K. (2021). *Paleobiology of the polycystine Radiolaria*: Wiley (Hoboken, USA).
- Llopis-Monferrer, N., Foulon, V., & Elies, P. (2022). Enhanced scanning electron microscopy images using muscovite mica, an example with Rhizaria. *Microscopy Research and Technique*, 85(7):2748-2751. doi:10.1002/jemt.24095
- Locker, S. (1996). Quantitative radiolarian slides prepared from soft marine sediments. *Micropaleontology*, 42(4), 407-411.
- Matsuoka, A. (1993). Living radiolarians around the Sesoko Island, Okinawa Prefecture. *Fossils*, 54, 1-9.
- Meyen, F. (1834). Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde. Über das Leuchten des Meeres und Beschreibung einiger Polypen und anderer niederer Tiere [On starfish and a

- description of some polyps and other inferior animals]. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*, 16, 125-216.
- Michaels, A. F. (1988). Vertical distribution and abundance of Acantharia and their symbionts. *Marine Biology*, 97, 559-569. doi:10.1007/BF00391052
- Michaels, A. F. (1991). Acantharian abundance and symbiont productivity at the VERTEX seasonal station. *Journal of Plankton Research*, 13(2), 399-418. doi:10.1093/plankt/13.2.399
- Michaels, A. F., Caron, D. A., Swanberg, N. R., Howse, F. A., & Michaels, C. M. (1995). Planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda: Abundance, biomass and vertical flux. *Journal of Plankton Research*, 17(1), 131-163. doi:10.1093/plankt/17.1.131
- Montagna, P. A., Baguley, J. G., Hsiang, C.-Y., & Reuscher, M. G. (2017). Comparison of sampling methods for deep-sea infauna. *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(2), 166-183. doi:10.1002/lom3.10150
- Nakamura, Y., Imai, I., Yamaguchi, A., Tuji, A., Not, F., & Suzuki, N. (2015). Molecular phylogeny of the widely distributed marine protists, Phaeodaria (Rhizaria, Cercozoa). *Protist*, 166(3), 363-373. doi:10.1016/j.protis.2015.05.004
- Nakamura, Y., Tuji, A., Kimoto, K., Yamaguchi, A., Hori, R. S., & Suzuki, N. (2021). Ecology, morphology, phylogeny and taxonomic revision of giant radiolarians, Orodaria ord. nov. (Radiolaria; Rhizaria; SAR). *Protist*, 172(3), 125808. doi:10.1016/j.protis.2021.125808
- Nigrini, C. A., & Moore, T. C. (1979). *A guide to Modern Radiolaria*. Washington, D.C. (USA): Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 16.
- Nöthig, E. M., & Gowing, M. M. (1991). Late winter abundance and distribution of phaeodarian radiolarians, other large protozooplankton, and copepod nauplii in the Weddell Sea, Antarctica. *Marine Biology*, 111, 473-484. doi:10.1007/BF01319421
- O'Doherty, L., Suzuki, N., Caulet, J. P., & Dumitrica, P. (2022). Inventory of Cenozoic radiolarian species (Class Polycystinea) – 1834-2020. *Geodiversitas*, 44(5), 75-205. doi:10.5252/geodiversitas2022v44a5
- Paverd, P. J. (1995). *Recent Polycystine Radiolaria from the Snellius-II expedition*. (Ph. D. Thesis), Vrije Universiteit (Amsterdam), Amsterdam (Netherlands).
- Petrushevskaya, M. G. (1986). *Radiolaryarievyi analiz [Radiolarian analysis]*. Leningrad (USSR): Nauka.
- Petrushevskaya, M. G., Cachon, J., & Cachon, M. (1976). Sravnitelno-morfologicheskoye izuchenie radiolarii - osnovy novoi sistematiki [Comparative-morphological study of radiolarians: foundations of new taxonomy]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 55(4), 485-496.
- Popofsky, A. (1906a). Die Acantharia der Plankton Expedition *Plankton-Expedition Humboldt-Stiftung, Ergebnisse*, Vol. 3 (pp. 1-158).
- Popofsky, A. (1906b). Über Acanthometriden des indischen und atlantischen Ozeans. *Archiv für Protistenkunde*, 7, 345-394.
- Popofsky, A. (1913). Die Nassellarien des Warmwassergebietes *Deutsche Südpolar-Expedition, 1901-1903* (Vol. 14 (Zool. 6), pp. 217-416).
- Reshetnjak, V. V. (1966). *Fauna SSSR. Radialyarii [Fauna of the USSR. Radiolarians]* (Vol. 94). Leningrad (USSR): Nauka.
- Reshetnjak, V. V. (1981). *Fauna SSSR. Akantarii [Fauna of the USSR. Acantharians]* (Vol. 123). Moskva (SSSR): Nauka.
- Riedel, W. R. (1971). Systematic classification of polycystine Radiolaria. En W. R. Riedel, & B. M. Funnell (Eds.), *The micropaleontology of oceans* (pp. 649-660). Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Riedel, W. R., & Sanfilippo, A. (1977). Cenozoic Radiolaria. En A. T. S. Ramsay (Ed.), *Oceanic Micropaleontology* (pp. 847-912). London (UK): Academic Press.
- Sandin, M. M., Pillet, L., Biard, T., Poirier, C., Bigeard, E., Romac, S., et al. (2019). Time calibrated morpho-molecular classification of Nassellaria (Radiolaria). *Protist*, 170(2), 187-208. doi:10.1016/j.protis.2019.02.002

- Sanfilippo, A., Westberg-Smith, M. J., & Riedel, W. R. (1985). Cenozoic Radiolaria. En H. M. Bolli, J. B. Saunders, & K. Perch-Nielsen (Eds.), *Plankton Stratigraphy* (pp. 631-712). Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Schewiakoff, W. (1926). Die Acantharia des Golfes von Neapel. *Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 31, 1-755.
- Schmidt, W. J. (1908). Die Tripyleen Radiolarien Plankton-Expedition. Castanellidae. *Plankton-Expedition Humboldt-Stiftung, Ergebnisse*, Vol. 3, No. 6 (pp. 235-279).
- Spindler, M., & Beyer, K. (1990). Distribution, abundance and diversity of Antarctic acantharian cysts. *Marine Micropaleontology*, 15, 209-218. doi:10.1016/0377-8398(90)90011-A
- Stepanjants, S. D., Cortese, G., Kruglikova, S. B., & Bjørklund, K. R. (2006). A review of bipolarity concepts: History and examples from Radiolaria and Medusozoa (Cnidaria). *Marine Biology Research*, 2(3), 200-241. doi:10.1080/17451000600781767
- Stepanjants, S. D., Kruglikova, S. B., Bjørklund, K. R., & Cortese, G. (2004). The bipolar distribution of marine organisms with emphasis on Radiolaria and Cnidaria: A step forward. En A. I. Kafanov (Ed.), *Main Problems in Marine Biogeography. In memory of the academician O.G. Kussakin* (pp. 132-181). Vladivostok (Russia): Dalnauka.
- Stern, R., Kraberg, A., Bresnan, E., Kooistra, W. H. C. F., Lovejoy, C., Montresor, M., et al. (2018). Molecular analyses of protists in long-term observation programmes - current status and future perspectives. *Journal of Plankton Research*, 40, 519-536. doi:10.1093/plankt/fby035
- Stoecker, D. K., Johnson, M. D., deVargas, C., & Not, F. (2009). Acquired phototrophy in aquatic protists. *Aquatic Microbial Ecology*, 57, 279-310. doi:10.3354/ame01340
- Sugiyama, K., & Anderson, O. R. (1997). Experimental and observational studies of radiolarian physiological ecology, 6. Effects of silicate-supplemented seawater on the longevity and weight of spongiose radiolarians *Spongaster tetras* and *Dictyocoryne truncatum*. *Marine Micropaleontology*, 29, 159-172. doi:10.1016/S0377-8398(96)00011-4
- Sutton, T. T., Clark, M. R., Dunn, D. C., Halpin, P. N., Rogers, A. D., Guinotte, J., et al. (2017). A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep-Sea Research*, 126, 85-102. doi:10.1016/j.dsr.2017.05.006
- Suzuki, N., & Kida, S. (2004). How many radiolarians should be counted? A method of estimating the relative abundance in the parent populations. *News of Osaka Micropaleontologists, Special Volume 13*, 221-227.
- Suzuki, N., & Not, F. (2015). Biology and ecology of Radiolaria. En S. Ohtsuka, T. Suzuki, T. Horiguchi, N. Suzuki, & F. Not (Eds.), *Marine protists. Diversity and dynamics* (pp. 179-222). Tokyo (Japan): Springer. doi:10.1007/978-4-431-55130-0_8
- Suzuki, N., O'Doherty, L., Caulet, J. P., & Dumitrica, P. (2021). A new integrated morpho- and molecular systematic classification of Cenozoic radiolarians (Class Polycystinea) – suprageneric taxonomy and logical nomenclatorial acts. *Geodiversitas*, 43(15), 405-573. doi:10.5252/geodiversitas2021v43a15
- Swanberg, N. R. (1979). *The ecology of colonial radiolarians: their colony morphology, trophic interactions and associations, behavior, distribution, and the protosynthesis of their symbionts*. (Ph. D. Thesis), Massachusetts Institute of Technology and Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole (USA).
- Swanberg, N. R., & Bjørklund, K. R. (1986). The radiolarian fauna of western Norwegian fjords: patterns of abundance in the plankton. *Marine Micropaleontology*, 11(1-3), 231-241. doi:10.1016/0377-8398(86)90017-4
- Takahashi, K., & Anderson, O. R. (2000). Class Phaeodarea. En J. Lee, G. F. Leedale, & P. Bradbury (Eds.), *An Illustrated Guide to the Protozoa* (pp. 981-994). Kansas (USA): Society of Protozoologists.
- Takahashi, K., & Honjo, S. (1981). Vertical flux of Radiolaria: a taxon-quantitative sediment trap study from the western tropical Atlantic. *Micropaleontology*, 27(2), 140-190.
- Takahashi, K., & Honjo, S. (1983). Radiolarian skeletons: size, weight, sinking speed, and residence time in tropical pelagic oceans. *Deep-Sea Research*, 30(5), 543-568. doi: 10.1016/0198-0149(83)90088-2

- Tetard, M., Marchant, R., Cortese, G., Gally, Y., de Garidel-Thoron, T., & Beaufort, L. (2020). A new automated radiolarian image acquisition, stacking, processing, segmentation, and identification workflow. *Climate of the Past*, 16, 2415-2429. doi:10.5194/cp-2020-76
- Villar, E., Dani, V., Bigeard, E., Linhart, T., Mendez-Sandin, M., Bachy, C., et al. (2018). Symbiont chloroplasts remain active during bleaching-like response induced by thermal stress in *Collozoum pelagicum* (Collodaria, Retaria). *Frontiers in Marine Science*, 5 (Art. 387), 1-11. doi:10.3389/fmars.2018.00387
- Wagner, R. C., Jungck, J. R., & Van Loo, D. (2015). Sub-micrometer X-ray tomography of radiolarians: computer modeling and skeletonization. *Microscopy Today*, 23(5), 18-23. doi:10.1017/S1551929515000747
- Yuasa, T., Horiguchi, T., Mayama, S., & Takahashi, O. (2016). *Gymnoxanthella radiolariae* gen. et sp. nov. (Dinophyceae), a dinoflagellate symbiont from solitary polycystine radiolarians. *Journal of Phycology*, 52(1), 89-104. doi:10.1111/jpy.12371

CAPÍTULO 5

Foraminifera

Lydia Calvo Marcilese

"Mi querido Dr. Carpenter ... El caso de las tres especies de protozoos que aparentemente seleccionan granos de arena de distinto tamaño, etc., es casi el hecho más maravilloso del que he oído hablar. Uno no puede creer que tengan el poder mental suficiente para hacerlo, y cómo cualquier estructura o tipo de viscosidad puede llevar a este resultado, escapa a toda comprensión"

Charles Darwin, en una carta escrita a W. B. Carpenter en 1872, hablando de los foraminíferos aglutinados que utilizan otras partes de organismos y sedimentos para construir sus caparazones.

Introducción

¿Qué son los foraminíferos?

El nombre Foraminifera proviene del latín “foramen” (abertura) y “fero” (portar), es decir organismo portador de abertura, tal como fue propuesto por d’Orbigny en 1826, esto se debe a que las cámaras que conforman la conchilla están separadas por septos, pero mantienen su conexión debido a la presencia de perforaciones denominadas forámenes (Lipps *et al.*, 2011).

Los foraminíferos constituyen el grupo más diverso de microorganismos con conchilla de los océanos modernos, hoy ocupan prácticamente todos los nichos ecológicos, desde marinos marginales hasta los fondos oceánicos, y desde los polos hasta el Ecuador (Fig. 5.1). Son organismos unicelulares, portadores de seudopodios, con testas o conchillas que constan de una o más cámaras interconectadas. Las paredes de la conchilla pueden ser de naturaleza orgánica, aglutinada, calcárea o raramente silícea (Sarawasti y Srinivasan, 2016).



Fig. 5.1. Foraminíferos modernos del margen continental argentino. Fotografías con lupa binocular estereoscópica. Escala: 100 µm. Colección L. Calvo Marcilese.

La mayoría son marinos y estenohalinos, pero ciertos grupos puede vivir en condiciones hipersalinas o incluso en ambientes dulceacuícolas. Algunas especies prefieren aguas con baja salinidad y ocurren con frecuencia en lagunas salobres y estuarios. Se han descripto cerca de 50.000 especies, de las cuales más de 4.000 viven en la actualidad.

Tienen un extraordinario registro geológico que se remonta al Precámbrico (Chai *et al.*, 2021) y han mostrado diferentes patrones de evolución y extinción, que han despertado un gran interés por su significado biológico y geológico. Debido a su sensibilidad al cambio ambiental, los foraminíferos representan organismos muy útiles para la reconstrucción de las condiciones ecológicas del pasado y las fluctuaciones del nivel del mar, la evaluación de la calidad ambiental y el impacto antrópico (eutrofización, polución y minería de arenas). También son ampliamente utilizados en estudios aplicados a la industria del petróleo, son excelentes proxy para el monitoreo de modificaciones en los patrones de biodiversidad y barreras biogeográficas producto del calentamiento global (Langer *et al.*, 2012). Han sido y son utilizados por los científicos para la resolución de multiplicidad de problemas dentro de las Ciencias de la Tierra (Sen-Gupta, 1999). Por estas razones los foraminíferos tradicionalmente han sido estudiados por paleontólogos, micropaleontólogos específicamente, constituyendo uno de los grupos de microfósiles más valiosos tanto para su aplicación en bioestratigrafía como en reconstrucción paleoambiental (Fig. 5.2). Sin embargo, el estudio de estos microorganismos también posee un inmenso valor biológico y el estudio de su rol en los ecosistemas marinos actuales se encuentra en auge (Lipps, 1993).



Fig. 5.2. Foraminíferos bentónicos fósiles del Maastrichtiano de Argentina. Fotografías con lupa binocular estereoscópica. Escala: 100 µm. Colección L. Calvo Marcilese.

Los estudios micropaleontológicos basados en foraminíferos y realizados a lo largo de la costa de Argentina comprenden los trabajos pioneros de d'Orbigny (1839), Cushman y Parker (1931), Heron Allen y Earland (1932) y Boltovskoy *et al.* (1980). Estos estudios se realizaron sobre muestras de sedimento y de agua provenientes de áreas costeras, estuarios, *lagoons* y de testigos provenientes de mar abierto, a partir de material recolectado por buques oceanográficos. En este contexto, es importante destacar la labor científica del Dr. Esteban Boltovskoy quien, con sus estudios de avanzada, generó la mayoría del conocimiento sobre estos microorganismos a nivel local y regional. Contribuyó proponiendo esquemas biogeográficos, caracterizó las masas de agua en función de su contenido microfaunístico y estableció relaciones entre la distribución, abundancia y diversidad de la microfauna y los rasgos ambientales. En el año 1980 publicó el primer atlas de foraminíferos bentónicos de la plataforma continental argentina, constituyendo este último una obra de referencia para la comunidad científica (Boltovskoy *et al.* 1980).

En las últimas décadas se han incrementado los estudios enfocados en los ambientes marinos costeros. La exploración de recursos naturales renovables y no renovables ha aumentado considerablemente en las áreas de la plataforma continental y también en las profundidades marinas, generando una creciente preocupación de la comunidad internacional por estimar con mayor detalle la biodiversidad local, regional y global con el fin de conocer y preservar las especies y sus hábitats (Boltovskoy *et al.*, 1980; Cimerman y Langer, 1991; Hayward *et al.*, 2010; Trevisan-Disaró *et al.*, 2014, entre otros). De allí se desprende la necesidad de ampliar el conocimiento sobre los microorganismos que integran los ecosistemas del Mar Argentino, para generar políticas de conservación y manejo de los recursos naturales; impulsar innovaciones tecnológicas aplicables a la exploración-explotación sostenible de los recursos y al desarrollo de las industrias vinculadas al mar.

BIOLOGÍA

Morfología celular

El citoplasma de los foraminíferos está diferenciado en dos porciones, una cubierta externa o ectoplasma y una cubierta interna o endoplasma. El ectoplasma forma una película delgada y extremadamente móvil alrededor de la conchilla y da lugar a la aparición de los seudopodios, proyecciones del citoplasma que cumplen diversas funciones a nivel celular y que pueden extenderse entre dos y diez veces el diámetro de la conchilla (Armstrong y Brasier, 2005; Náñez y Malumián, 2008) (Fig. 5.3). A diferencia del ectoplasma, el endoplasma está siempre protegido por la conchilla y posee dos regiones, una externa que cumple funciones alimenticias y una interna que incluye al núcleo o núcleos celulares (Molina, 2004) (Fig. 5.4). El endoplasma de algunas formas bentónicas y planctónicas puede contener diatomeas, dinoflagelados y otros tipos de algas simbiontes (Sarawasti y Srinivasan, 2016). Para definiciones de términos básicos dirigirse al apartado **Glosario**.

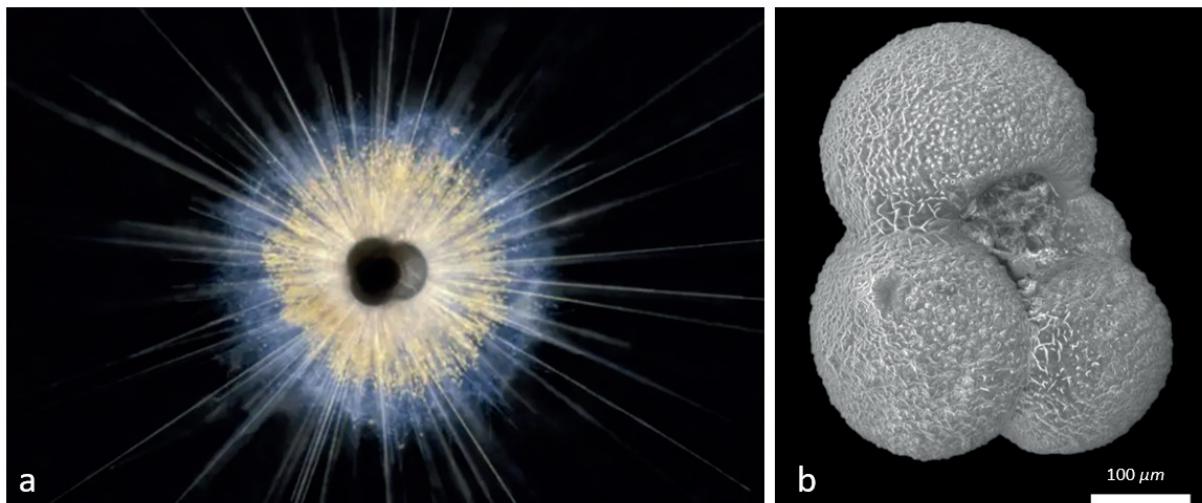


Fig. 5.3. a. Foraminífero planctónico vivo. Detalle de conchilla con espinas de calcita y seudopodios. Cortesía: National Science Foundation. b. Microfotografía con microscopio electrónico de barrido de *Globigerina bulloides*. Tomado de Calvo-Marcilese y Pérez-Panera (2021).

Calvo-Marcilese y Pérez-Panera (2021).

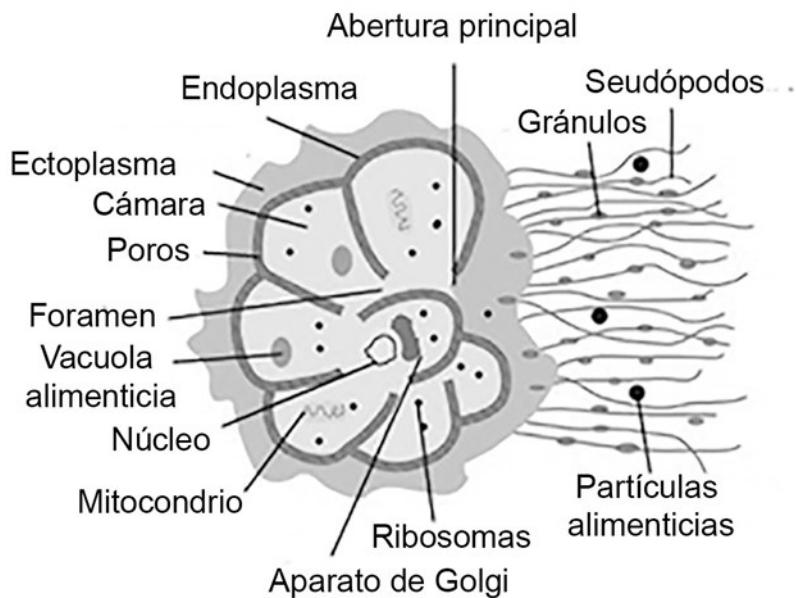


Fig. 5.4. Diagrama esquemático de la estructura celular de un foraminífero multilocular.

Modificado de <https://www.wikiwand.com/en/Foraminifera>

Los foraminíferos son portadores de seudopodos al igual que otros protozoos como las amebas y los radiolarios pero, a diferencia de éstos, sus seudopodos son del tipo gránulorreticulopodio. Éstos contienen gránulos de proteínas y mitocondrios, que se mueven llevados por corrientes citoplasmáticas hacia el cuerpo celular y hacia el exterior. El interior de estas estructuras está finamente granulado, constituyendo proyecciones delgadas, filamentosas y generalmente ramificadas. Su expansión y retracción se genera debido a la presencia de un flujo bidireccional de gránulos citoplasmáticos, que pueden colaborar en la fijación del organismo, intervenir en la captura del alimento, en la locomoción, intercambio gaseoso, expulsión de deshechos y construcción de la conchilla. Los foraminíferos imperforados proyectan los seudopodos por la abertura y los perforados por todos los orificios de la conchilla; éstos, además extienden una película protoplasmática que contiene a toda la conchilla (Boltovskoy, 1965; Lipps, 1981; Molina, 2004).

Alimentación

En cuanto a mecanismos tróficos y alimentación, algunos foraminíferos se nutren de materia orgánica en suspensión, otros ingieren diatomeas y otras algas, silicoflagelados, copépodos, bacterias, moluscos, nematodes y larvas de invertebrados (Fig. 5.5), mientras que también se han registrado algunas pocas formas parásitas. Tanto para la captura de otros organismos como para la de partículas orgánicas, utilizan los seudopodos, acercando el alimento a la conchilla y luego expulsando los residuos a través de vacuolas de deshecho (Lipps, 1993; Armstrong y Brasier, 2005; Sarawasti y Srinivasan, 2016).

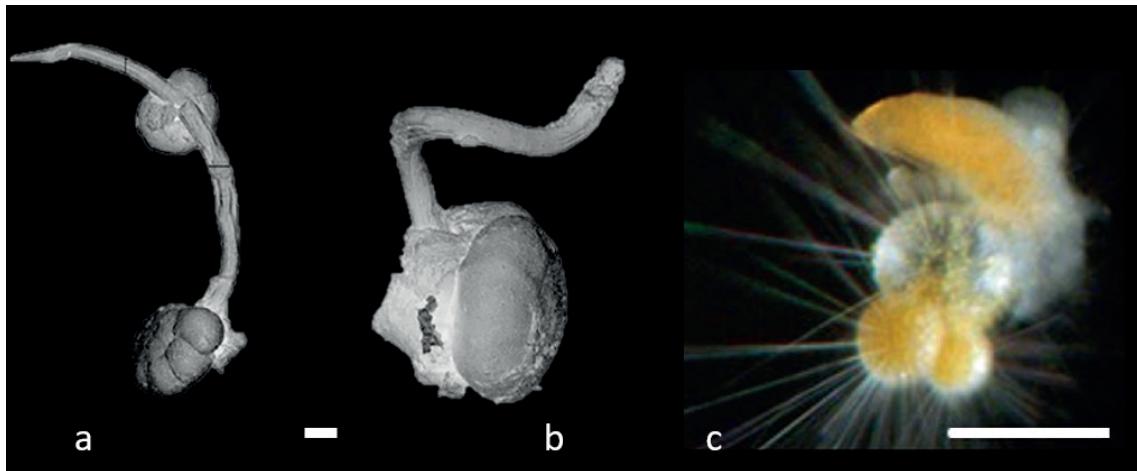


Fig. 5.5. a. Foraminíferos ingiriendo un nematode. b. Detalle del desarrollo de un quiste de predación en el área umbilical del foraminífero. Escala: 100 μm . Modificado de Dupuy et al. (2010). c. *Globigerinoides ruber* capturando una larva de *Artemia sp.* Escala: 500 μm . Modificado de Kimoto (2015).

Dentro de la diversidad de estrategias de alimentación y de comportamiento que poseen los foraminíferos (heterotrofía, autotrofía y mixotrofía), es interesante mencionar la presencia del fenómeno de cleptoplastia en algunas especies (Jesus et al., 2021). Se trata de la habilidad que poseen algunos organismos heterótrofos de preservar los cloroplastos provenientes de las algas de las que se alimentan (Pillet et al., 2011). Se considera que la cleptoplastia o adquisición de cloroplastos a partir de organismos fotosintéticos ingeridos (cleptoplastos), es un factor clave en la determinación de los requerimientos tróficos y la mineralización del carbono de los foraminíferos influyendo, consecuentemente, en su ecología, evolución y calcificación. Esta amplia gama de estrategias de alimentación aumenta su capacidad para ocupar diferentes nichos ecológicos, permitiendo que los foraminíferos se encuentren en la mayoría de los ambientes marinos. Los mecanismos celulares mediante los cuales los cleptoplastos se mantienen funcionales en el citoplasma de los foraminíferos son aún desconocidos (Tsuchiya et al., 2020).

Reproducción

El ciclo de vida de los foraminíferos bentónicos se caracteriza por la alternancia de una fase reproductiva asexual (esquizogonia) y una sexual (gamogonia). Los individuos haploides uninucleados producidos asexualmente se denominan gamontes y los diploides multinucleados producidos sexualmente son los agamontes (Fig. 5.6).

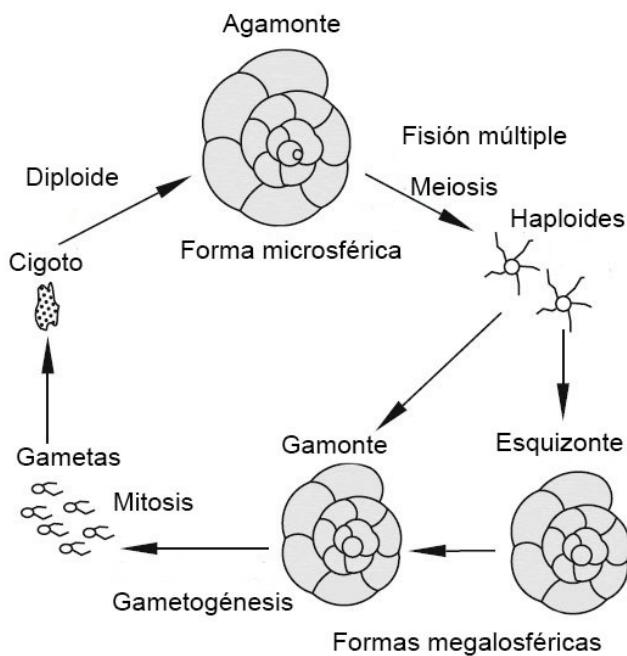


Fig. 5.6. Ilustración del ciclo de vida de los foraminíferos con alternancia de generaciones.
Modificada de Sarawasti y Srinivasan (2016).

Las conchillas adultas pueden ser morfológicamente idénticas o ser muy diferentes: las de la generación gamonte por lo común tienen un prolóculo relativamente grande y se denominan megalosféricas, mientras que las que son producto de la generación sexual o agamontes, poseen un prolóculo pequeño, son las formas microsféricas (Náñez y Malumián, 2008). En el caso de los foraminíferos “grandes” (*larger foraminifera*) se ha observado la existencia de un ciclo reproductivo diferente, denominado trimórfico. En este contexto, una especie puede presentar dos formas megalosféricas, el gamonte (monocucleado haploide) y sumar una generación esquizonte (plurinucleado diploide) al ciclo de vida clásico (Figs. 5.6, 5.7). Publicaciones posteriores, reportaron modificaciones en el esquema clásico de alternancia de generaciones. Algunas especies presentan ciclos asexuales sucesivos, incluyendo la tercera generación asexuada (esquizonte) y en otras, la reproducción asexual se produce sólo por fisión simple y fragmentación de la conchilla, entre otras variantes (Langer *et al.*, 2009 y referencias allí citadas).

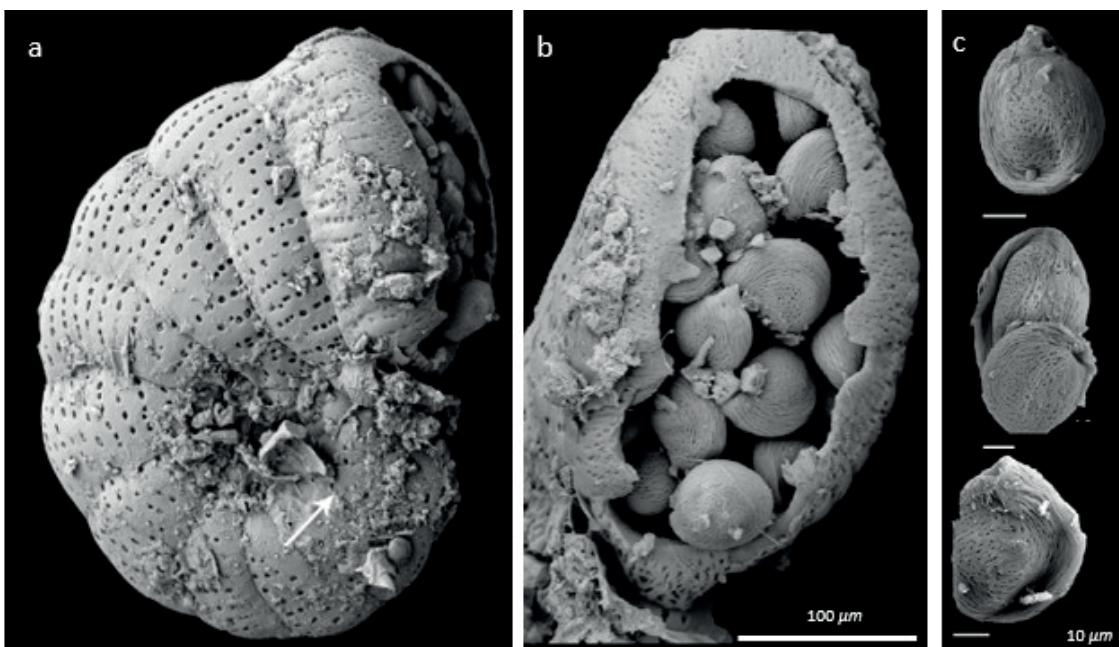


Fig. 5.7. Microfotografías con microscopio electrónico de barrido del foraminífero bentónico *Peneroplis* sp. **a.** Vista lateral de individuo adulto. **b.** Detalle de conchilla que contiene juveniles dentro de la última cámara. **c.** Formas megalosféricas (juveniles) extraídas de la última cámara del ejemplar adulto.
Modificada de Langer et al. (2009).

En las formas planctónicas se asumió durante años que sólo existía la reproducción sexual, pero estudios recientes han demostrado que los foraminíferos planctónicos también poseen una fase de reproducción asexual (Kimoto, 2015; Davis et al., 2020) (Fig. 5.8).

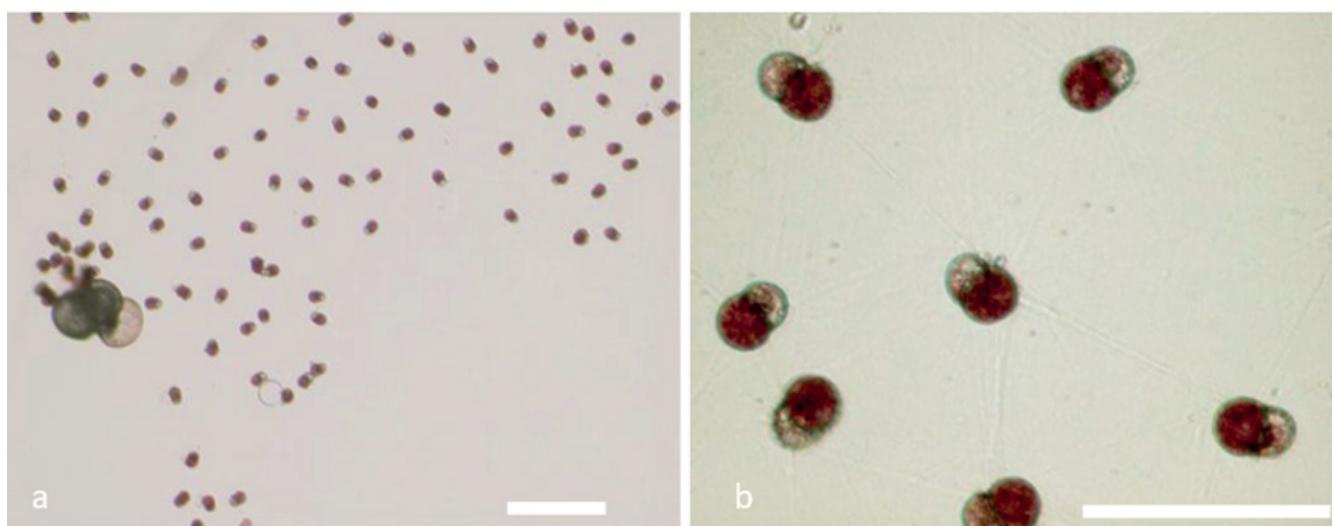


Fig. 5.8. Reproducción asexual en el foraminífero planctónico *Neogloboquadrina incompta*. **a.** Imagen luego de la reproducción, se observan 138 gamontes (escala: 200 μm). **b.** Juveniles (gamontes) con lupa binocular estereoscópica (escala: 100 μm). Modificado de Kimoto (2015).

Crecimiento de la conchilla

El crecimiento comienza luego de la reproducción, si las condiciones ambientales son favorables. Al ser los foraminíferos organismos que pueden vivir entre un mes y varios años, han desarrollado estrategias que les permitan agrandar sus conchillas. El proceso de formación de las cámaras y, en consecuencia, el crecimiento de las conchillas, ha sido descripto para formas planctónicas y bentónicas, registrándose pequeñas variaciones en función del organismo en estudio (Lipps, 1993; Armstrong y Brasier, 2005).

En general, la conchilla de los foraminíferos puede crecer de manera continua o periódica. Si el crecimiento tiene lugar de manera continua se generan conchillas no divididas o uniloculares (solo una cámara), mientras que, si el crecimiento se produce en etapas, de manera periódica, se generan conchillas multiloculares (más de una cámara interconectada) (Molina, 2004). En el caso de las formas uniloculares, se dice que poseen un crecimiento “contenido”, debido a que la capacidad de acrecentar el tamaño de la conchilla es limitada y sólo pueden crecer aumentando su tamaño (Armstrong y Brasier, 2005).

Los foraminíferos multiloculares, por su parte, crecen adicionando nuevas cámaras. Para esto el organismo proyecta los seudopodios por la abertura y produce un quiste protector sobre el área donde se formará la nueva cámara; luego, los seudopodios se retraen y originan una membrana que a continuación se calcifica cubriendo la nueva cámara y el resto de la conchilla (Náñez y Malumián, 2008). Los iones de calcio y carbonato utilizados en la calcificación son, con frecuencia, tomados del agua de mar, aunque algunas especies ya poseen estos iones en su citoplasma (Lipps, 1993).

CONCHILLA

Las conchillas de los foraminíferos son altamente variables, estimándose que reducen el estrés físico, químico y biológico al que están sometidos estos microorganismos, siendo su unidad morfológica básica la cámara. Entre los riesgos físicos se encuentran la turbulencia de las olas, la interacción con partículas de sedimento, la abrasión y la acción de las radiaciones UV, particularmente dañinas para el protoplasma. Como factores de estrés químico es posible mencionar las fluctuaciones de la salinidad, pH, CO₂, O₂ y la presencia de toxinas en el agua. Dentro de los factores biológicos se incluye la acción de depredadores, la infección de la conchilla por ataque de parásitos y la ingestión casual por parte de peces, crustáceos o gastrópodos que toman su alimento del sustrato marino (Sen-Gupta, 1999; Armstrong y Brasier, 2005).

Otras ventajas adicionales están relacionadas con la capacidad de flotación en las formas planctónicas, la adherencia al sustrato en formas bentónicas y la protección del organismo permitiendo el intercambio con el medio externo a través de los seudopodios (Armstrong y Brasier, 2005).

Morfología general

Los aspectos morfológicos de la conchilla son de singular importancia, sobre todo desde el punto de vista taxonómico, ya que en base a sus atributos se realiza la identificación de los organismos.

Como fuera mencionado antes, las conchillas de los foraminíferos presentan diversidad de formas y están compuesta por una o más cámaras (Fig. 5.9). En general su tamaño es menor al

milímetro, aunque se han registrado especies actuales bastante más grandes. Entre ellas se destacan *Stannophyllum zonarium* (190 mm) y *Protobellina cylindrica* (120 mm), mientras que entre las formas fósiles se encuentran *Nummulites gizehensis* (110 mm) y *Lepidocyclina gigas* (120 mm). También se han registrado otras formas paleozoicas de gran tamaño y complejidad como los fusulínidos (Boltovskoy, 1965).

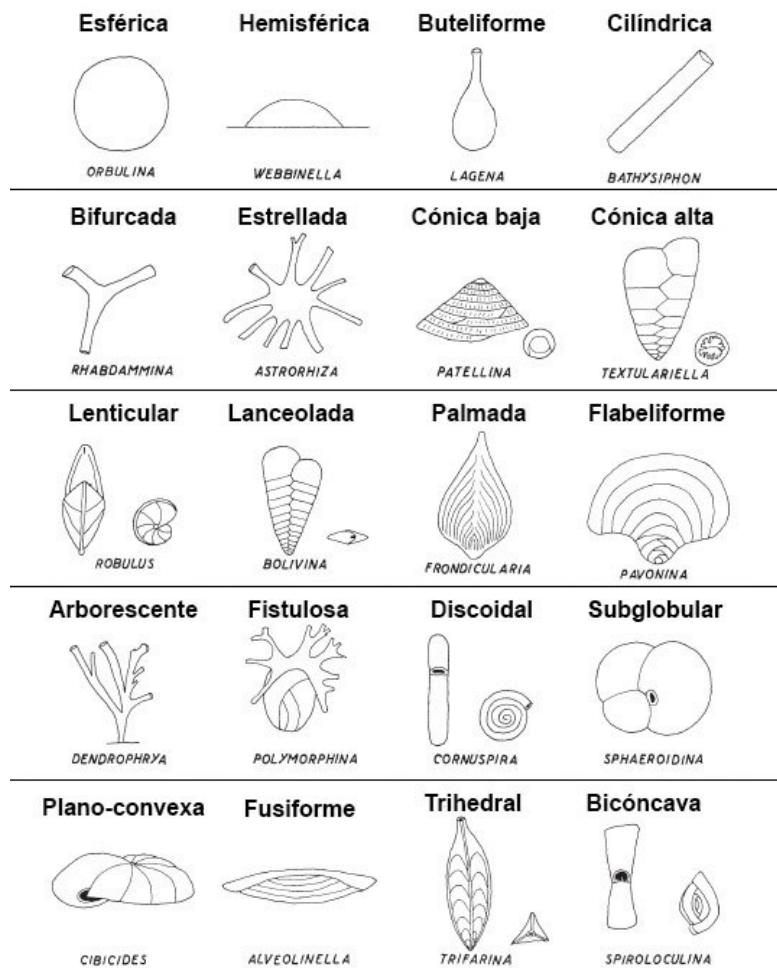


Fig. 5.9. Principales formas de conchillas en foraminíferos.
Modificada de Boltovskoy y Wright (1976).

En el caso de las formas uniloculares, el tipo más simple y antiguo es aquel conformado por un saco oval portador de una abertura, mientras que, en las formas multiloculares, la primera cámara es pequeña y se denomina cámara primordial o prolóculo. Las cámaras siguientes están separadas entre sí debido a la presencia de tabiques o septos y conectadas a través de perforaciones o forámenes. Desde el exterior, los septos o tabiques pueden observarse y se denominan suturas. Todos los foraminíferos poseen una abertura principal por donde se proyecta el protoplasma (Sarawasti y Srinivasan, 2016).

En líneas generales, las cámaras de las formas multiloculares pueden organizarse en series que generan conchillas uniseriales, biserials o triseriales, pueden enroscarse alrededor de un eje en un plano (planoespirales), enroscar en diferentes planos a lo largo del eje de enroscamiento (trocoespirales) o enroscar en diferentes planos al mismo tiempo que varía la posición del eje de enroscamiento (estreptospirales). En el caso de las conchillas planoespriales o trocoespriales el enroscamiento puede ser involuto -donde sólo las cámaras de la última vuelta son visibles- o evoluto si todas las cámaras son visibles. Puntualmente, en las conchillas trocoespriales el lado evoluto es llamado lado espiral, mientras que el lado involuto es denominado umbilical. En algunos grupos, las cámaras se enrollan siguiendo una espiral, pero ubicándose en posiciones fijadas por un determinado número de ejes (144°, 120° y 180°), cada

una generando un tipo particular de enrollamiento típico del grupo de los miliolídos, denominado miliolínido (Molina, 2004; Sarawasti y Srinivasan, 2016). El enroscamiento polimorfínido, por su parte, es semejante al miliolínido, pero presenta un desplazamiento a lo largo del eje de enroscamiento, lo que permite ver todas las cámaras de la conchilla (Fig. 5.10).

Es común ver la combinación de diferentes tipos de enroscamiento en una misma conchilla: algunas pueden tener un crecimiento inicial planoespiral y luego continuar biserial, o comenzar triserial para luego pasar a biserial, de modo que las combinaciones son múltiples (Náñez y Malumián, 2008).

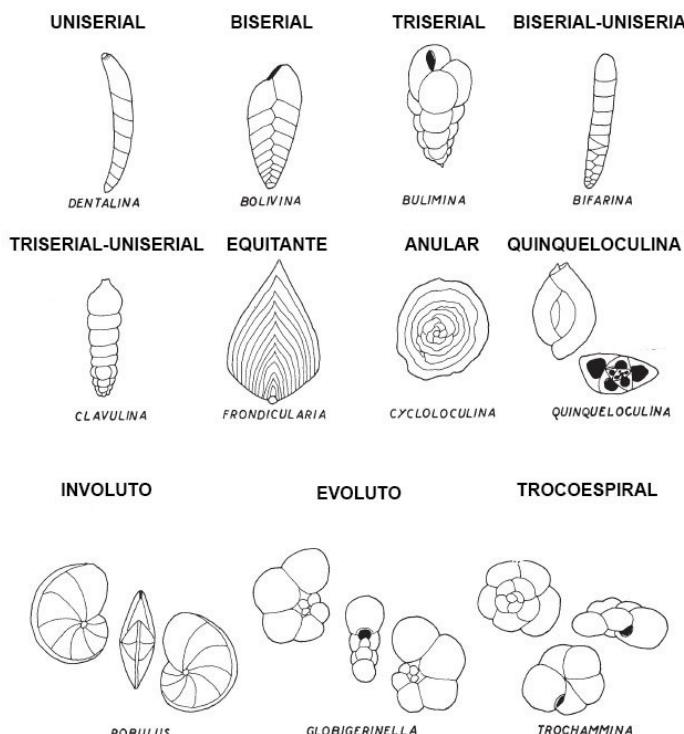


Fig. 5.10. Disposición de las cámaras en conchillas multiloculares.
Modificada de Boltovskoy y Wright (1976).

A continuación, se verán en detalle otras estructuras y rasgos morfológicos que permiten describir con precisión las características de cada uno de los integrantes de este grupo.

Elementos que conforman la conchilla

Abertura

La conchilla puede presentar una o múltiples aberturas, orificios por los cuales puede proyectarse el citoplasma y estar en contacto con el exterior permitiendo el pasaje de los alimentos, de las vacuolas contráctiles y la liberación de las células hijas, entre otras funciones celulares (Armstrong y Brasier, 2005; Náñez y Malumián, 2008). Las aberturas pueden clasificarse en función de su forma, ubicación y número y son muy importantes desde el punto de vista de las relaciones filogenéticas. La forma de las aberturas es extremadamente variable (redondeadas, radiadas, dendríticas, cribadas, en forma de U, en forma de ranura, etc.) y pueden estar modificadas por la presencia de estructuras suplementarias como dientes, placas, labios, rebordes, bullas, tegillas, etc. (Fig. 5.11). En general, la abertura es considerada un rasgo morfológico de gran estabilidad e importancia taxonómica, ya que su posición se mantiene

relativamente constante a lo largo de la ontogenia, aunque puede haber excepciones en algunos géneros (Boltovskoy, 1965; Náñez y Malumián, 2008).

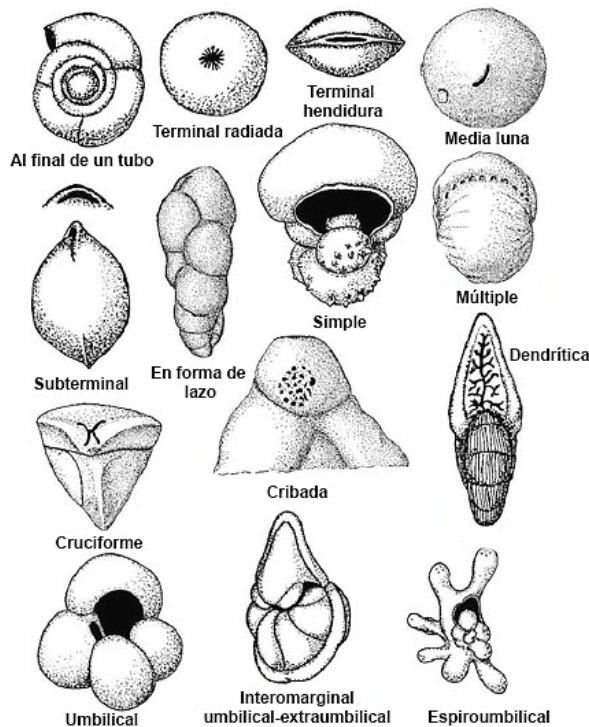


Fig. 5.11. Tipos de aberturas primarias en foraminíferos. Modificada de Sarawasti y Srinivasan (2016).

Las aberturas pueden ser primarias o secundarias. En los casos en los que la conchilla presenta varias aberturas, una de ellas es la principal o primaria y las restantes son secundarias o suplementarias, suelen tener diversas formas, posiciones y a veces ser múltiples. En las formas uniloculares, la abertura principal es la primaria, mientras que en las formas multiloculares la abertura primaria es la que se ubica en la última cámara. Las aberturas secundarias pueden ser suplementarias o accesorias. Las suplementarias comunican directamente con la cavidad de la cámara, asociadas a carenas o suturas; mientras que las aberturas accesorias no comunican con la cavidad de la cámara sino con las cavidades formadas por las modificaciones de la abertura, como la bulla o tegilla y se describen generalmente para las formas planctónicas (Náñez y Malumián, 2008) (Fig. 5.12).

Cuando se genera una nueva cámara, la cara apertural (lado de la última cámara que porta la abertura principal), pasa a ser interna y se convierte en un septo. La “vieja” abertura, ahora interna, permanece abierta y se denomina foramen, permitiendo la comunicación entre cámaras sucesivas (Náñez y Malumián, 2008).

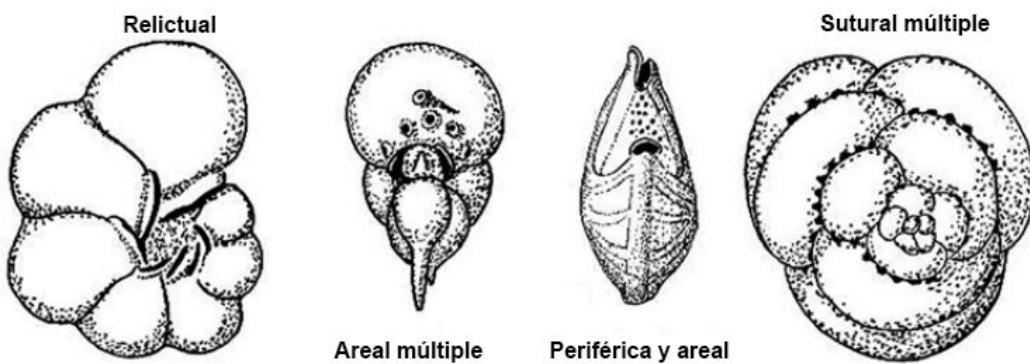


Fig. 5.12. Tipos de aberturas suplementarias en foraminíferos.
Modificada de Sarawasti y Srinivasan (2016).

Ornamentación

Las conchillas de los foraminíferos a menudo son lisas, pero también es frecuente que muchas especies presenten en su exterior formaciones estructurales o ciertos elementos morfológicos que constituyen la ornamentación. Esta es propia de las conchillas calcáreas y su presencia es extremadamente rara en formas aglutinadas (Boltovskoy, 1965; Molina, 2004). Entre los elementos de la ornamentación más conspicuos se encuentran las espinas, costillas, carenas, estrías, botones, gránulos y superficies reticuladas, siendo su función muy variada (Fig. 5.13). En el caso de las formas planctónicas, la presencia de espinas estaría relacionada con la flotación, mientras que en las formas bentónicas su función sería de protección frente a depredadores. Es evidente que en muchos casos la ornamentación refuerza y da robustez a la conchilla, aunque también se han documentado casos en los que aumentan su fragilidad (Boltovskoy, 1965; Sarawasti y Srinivasan, 2016).

A nivel taxonómico, la utilización de estos rasgos estructurales para la identificación de géneros y especies debe ser tomado con cautela, ya que se producen grandes variaciones a lo largo de la ontogenia y la ornamentación puede variar de manera considerable aún dentro de los límites de una subespecie (Armstrong y Brasier, 2008).

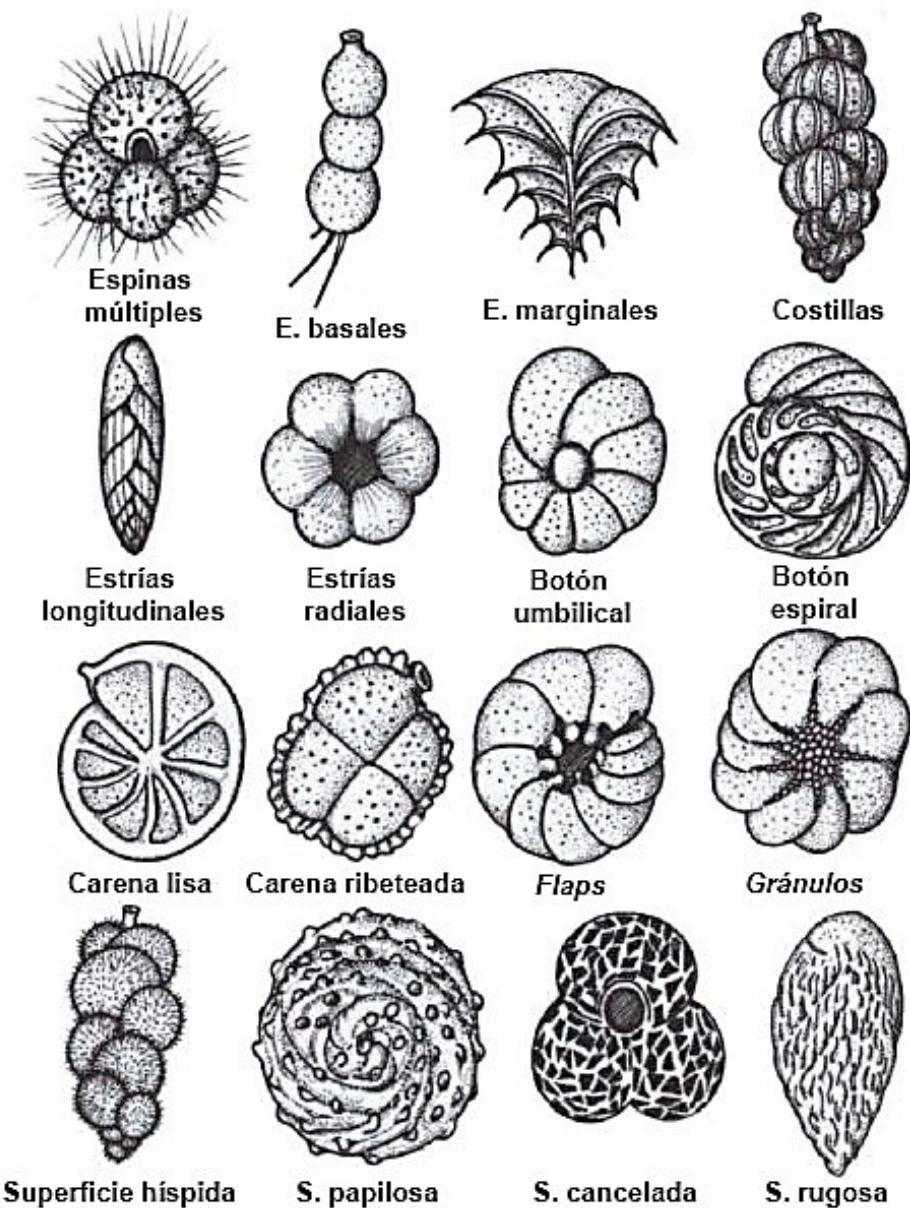


Fig. 5.13. Tipos de ornamentación en foraminíferos. Modificada de Acosta-Herrera (2004).

Composición y ultraestructura de la pared

La composición y morfología de la pared constituyen las bases para la clasificación de los foraminíferos. Existen tres tipos principales de pared: orgánica, aglutinada y mineralizada (Fig. 5.14). Las formas con pared orgánica son consideradas las más primitivas y habrían dado origen a las paredes aglutinadas y calcíticas (Molina, 2004; Náñez y Malumián, 2008; Sarawasti y Srinivasan, 2016).

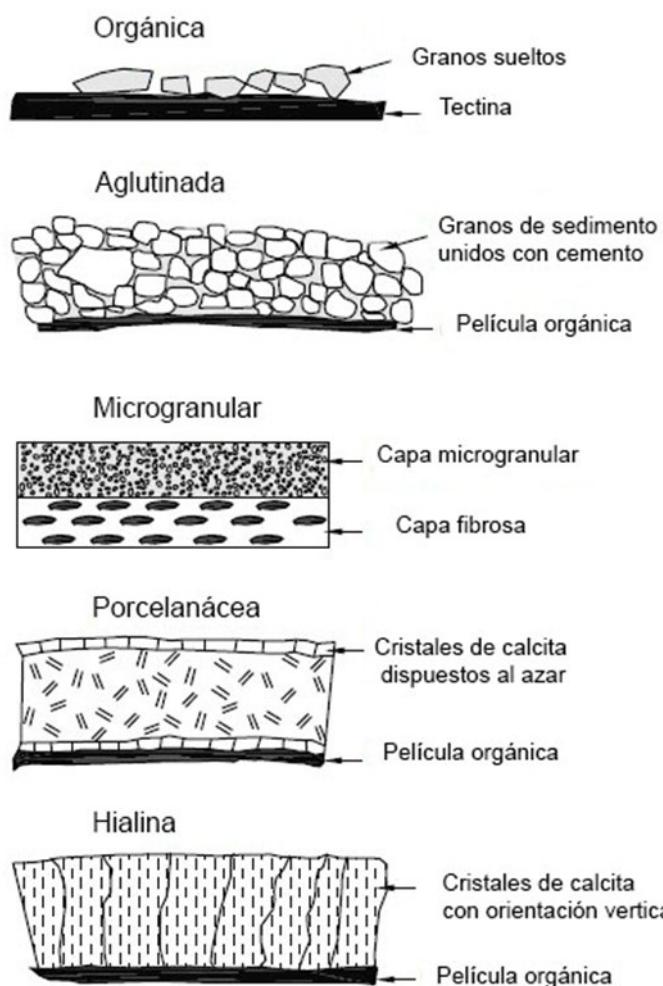


Fig. 5.14. Tipos de pared en Foraminifera. Modificada de Sarawasti y Srinivasan (2016).

• Pared orgánica

Se trata de un tipo de pared constituido por un mucopolisacárido proteico que le otorga a la conchilla un aspecto delicado y flexible. En su mayoría las formas portadoras son uniloculares y debido a su composición no suelen fosilizar, por lo que el registro fósil es muy pobre, esporádico y discontinuo. Este tipo de pared es propio del orden Allogromiida (Lipps, 1993; Molina, 2004; Armstrong y Brasier, 2005; Náñez y Malumián, 2008).

• Pared aglutinada

Es un tipo de pared constituido por material exógeno, tomado del medio circundante, donde las partículas se adhieren entre sí gracias a la presencia de un cemento orgánico, calcáreo, silíceo o ferruginoso secretado por el mismo organismo (Sarawasti y Srinivasan, 2016). Algunos foraminíferos seleccionan cuidadosamente el tipo de material que conformará su conchilla, mientras que otros no son selectivos y utilizan variedad de materiales dependiendo de la disponibilidad. Entre los materiales utilizados se encuentran restos de moluscos, equinodermos, espículas de esponja, láminas de mica y variedad de minerales. También hay formas que aglutan otros microorganismos como diatomeas, cocolitos, microforaminíferos e infinidad de partículas clásicas y bioclásicas (Molina, 2004; Armstrong y Brasier, 2005). Este tipo de pared es típico de los órdenes Astrorhizida, Lituolida, Trochamminida y Textulariida (Sen-Gupta, 1999; Náñez y Malumián, 2008).

- **Pared mineralizada**

Es el tipo más común dentro del grupo. Estas conchillas mineralizadas pueden estar compuestas por calcita, aragonita o sílice.

✓ **Calcárea.** Se trata de conchillas compuestas por microcristales de calcita secretados por el organismo, es decir de naturaleza endógena. Dentro de las paredes calcáreas, se reconocen tres tipos principales: microgranular, porcelanácea y hialina.

- **Calcárea microgranular.** Pared constituida por superposición de gránulos de calcita subesféricos, equidimensionales, menores a 5 µm y sin cementación. Los gránulos pueden disponerse en una capa externa de manera desordenada y una capa interna con gránulos alineados perpendicularmente a la superficie. Este tipo de pared es característico del orden Fusulinida.

- **Calcárea porcelanácea.** Es un tipo de pared formado por diminutos cristales de calcita magnesiana sin orientación preferencial, aunque algunas formas pueden presentar una capa externa con cristales orientados en forma paralela a la superficie. Se trata de una pared imperforada, es decir, sin poros, y es típica del orden Miliolida.

- **Calcárea hialina.** También llamada vítrea, se caracteriza por su aspecto transparente en conchillas con paredes finas o blanca translúcida en paredes gruesas. En función de la disposición de los cristales de calcita, se reconocen en corte delgado y al microscopio petrográfico con nícoles (polarizadores) cruzados, dos patrones: **microestructura de pared radial** y de **pared granular**. La microestructura radial está formada por finos cristales orientados de manera perpendicular u oblicua a la superficie de la conchilla, mientras que en las paredes con microestructura granular, los cristales se disponen de manera desordenada (Náñez y Malumián, 2008).

Las paredes de los foraminíferos pueden tener una estructura no-lamelar o lamelar. En las formas no-lamelares no existe solapamiento entre la pared de las cámaras previas y la pared de la nueva cámara, en tanto en las formas lamelares, mientras se forma una nueva cámara, se añade una capa de material sobre las cámaras previas (Sarawasti y Srinivasan, 2016). Las conchillas de pared hialina suelen ser “**lamelares**”, es decir, a medida que se origina una nueva cámara, el organismo cubre con una capa de calcita la superficie de las cámaras ya formadas. Las paredes en estas formas son gruesas y están constituidas por una sucesión de “**lamelas**” diferentes. Si las paredes de la última cámara están formadas por una sola lamela que recubre toda o parte de la conchilla previa, se trata de conchillas “**monolamelares**”, típicas del orden Lagenida. Por su parte, si la conchilla está constituida por dos lamelas, una externa y una interna separadas por una membrana orgánica, se habla de paredes “**bilamelares**”. La capa interna puede recubrir la cara apertural de la cámara anterior y formar una “**lámina septal**”. Las conchillas bilamelares son características de los órdenes Buliminida, Rotaliida y Globigerinida. También existen conchillas multilamelares, en cuyo caso la pared de las nuevas cámaras posee más de dos lamelas (Náñez y Malumián, 2008).

✓ **Aragonítica**

Este tipo de pared está presente en formas hialinas con pared radial, compuestas únicamente por aragonita. Dentro de las formas aglutinadas, algunas presentan un cemento aragonítico que se extiende en parte o en la totalidad de la conchilla. Este tipo de pared es característico de los órdenes Involutinida y Robertinida.

✓ **Silícea**

Se trata de conchillas formadas por sílice. Sólo se conocen escasos ejemplos entre formas de aguas profundas. Aún no está claro el origen de la sílice, si se trata de una secreción del organismo o si es producto del reemplazo del material original. Es un tipo de pared presente en el orden Silicocoloculinida.

ECOLOGÍA

Los foraminíferos como grupo, presentan una amplia tolerancia ecológica a la salinidad, a la profundidad y a la temperatura de las aguas. Las especies (o géneros), sin embargo, suelen tener una distribución ecológica estrecha y la combinación de estos atributos hace que sean muy útiles en la interpretación paleoambiental, permitiendo estimar paleobatimetrías, paleotemperaturas, flujo orgánico, niveles de oxigenación y contaminación ambiental entre otros parámetros. Algunas especies son abundantes en las grandes profundidades marinas, mientras que otras habitan ambientes marino-marginales como estuarios, *lagoons* y manglares.

El análisis de la paleoecología de los foraminíferos incluye, aparte de la autoecología, parámetros tales como diversidad, abundancia, relación planctónicos/bentónicos, microhabitats y otros índices con aplicación directa en este grupo (Murray, 2006).

Los foraminíferos bentónicos viven en la superficie de los sedimentos o en la porción superior, hasta una profundidad de 15 cm. La mayoría de estos organismos unicelulares prefieren el agua salina (25 a 40 ppm) y sólo algunas formas especializadas son capaces de vivir en agua salobre o incluso en agua dulce, como es el caso del protista carente de conchilla *Reticulomyxa* (Murray, 2006; Náñez y Malumián, 2008). Algunos son epifaunales, otros epífitos y se han hallado formas infaunales enterradas en el sustrato a profundidades de alrededor de 15 cm. En su mayoría son organismos libres capaces de movilizarse a través del uso de seudopodios, pero existen formas sésiles que se adhieren y cementan sobre rocas o conchillas de otros organismos (Boltovskoy, 1965). Por su parte las formas planctónicas poseen una distribución bipolar limitada por la latitud, donde la temperatura ejerce un papel importante como factor limitante. Otros parámetros que afectan su distribución incluyen la salinidad, turbidez del agua, disponibilidad de luz, de nutrientes y la hidrodinámica de las masas de agua. Las formas planctónicas son abundantes en áreas de talud, alejadas de la costa, y en áreas oceánicas abiertas (Sarawasti y Srinivasan, 2016).

Existen diferentes estrategias de dispersión que permiten a los foraminíferos bentónicos colonizar nuevos ambientes. La comprensión de estos mecanismos es de suma importancia para reconstruir patrones biogeográficos y de biodiversidad (Alve y Goldestein, 2010). Se trata de mecanismos activos y pasivos, donde la dispersión activa es aquella que depende de la movilidad del organismo y opera sólo a cortas distancias, mientras que los métodos pasivos son aquellos en los que los gametos, cigotos, propágulos o 'juveniles' se transportan en suspensión a través de la columna de agua y están sujetos a la acción de las corrientes y de las olas (Murray, 2006). En la actualidad la hipótesis de dispersión de los propágulos (individuos juveniles de tamaño <32 µm) de algunos foraminíferos es muy aceptada, y se ha demostrado que estos pueden sobrevivir (sin crecer) hasta dos años en espera de las condiciones apropiadas para su crecimiento y reproducción (Alve y Goldestein, 2010).

METODOLOGÍA

Obtención del material fósil y moderno

Muestras de afloramiento. Son aquellas que se obtienen a través del uso de herramientas geológicas o paleontológicas a lo largo de un perfil geológico. Una vez seleccionada la sección de interés, se procede a limpiar la superficie del afloramiento y a extraer muestras de roca fresca a intervalos regulares (Fig. 5.15). Esto es esencial para evitar la contaminación del material con microrganismos modernos o de otras edades geológicas. Las muestras deben ser cuidadosamente rotuladas y etiquetadas para el procesamiento posterior en el laboratorio. El objetivo principal de este tipo de muestreo, redonda en la obtención de datos representativos en función del estudio que se pretenda realizar.



Fig. 5.15. Extracción de muestras de afloramiento. Colección L. Calvo Marcilese.

Muestras subsuperficiales (pozos y testigos). Son aquellas que se obtienen de la perforación del lecho marino o continental utilizando diversos métodos. En su mayoría se trata de pozos realizados para la extracción de petróleo y/o agua, ya sea en mar abierto o en el continente. En el caso de los pozos, los métodos de perforación suelen triturar las rocas introduciendo líquido y expulsando el material (*cutting*) al exterior, metodología que produce la mezcla de los sedimentos por lo que se debe tener cautela al momento de la interpretación. En el caso de los testigos, se trata de la extracción de columnas continuas de sedimento (*cores*) que respetan la estratigrafía y poseen un grado de contaminación menor, siendo más confiables para el análisis micropaleontológico (Fig. 5.16).



Fig. 5.16. Testigos Corona. Material extraído en el Margen Continental Argentino a través del uso de Gravity corer. Colección L. Calvo Marcilese.

Muestras superficiales modernas. Se obtienen de la utilización de dispositivos como dragas, rastras, saca testigos tubulares (*gravity corers*) o de caja (*box corers*) (Figs. 5.17, 5.18). Las muestras resultantes son de superficie o bien un testigo continuo de sedimento de profundidad variable. El extremo superior de los testigos (*top*) registra los sedimentos modernos o recientes y puede contener fauna viviente (biocenosis). También puede recolectarse en forma manual realizando buceo y tomando material del fondo marino. Por su parte la recolección de muestras para análisis de foraminíferos planctónicos vivos, debe realizarse utilizando redes de plancton o tomando muestras de agua en botellas especialmente diseñadas.



Fig. 5.17. Recolección de muestras en ambientes costeros. Tomado de Calvo Marcilese, 2011.



Fig. 5.18. Draga para recolección de muestras de sedimento. Tomado de Calvo Marcilese, 2011.

La diversidad de métodos de muestreo está descripta en Boltovskoy y Wright (1976) y en Murray (2006). Es importante mencionar que, en función del objetivo de estudio y si el interés está orientado al análisis de los organismos *in vivo*, deben utilizarse técnicas que permitan determinar si los foraminíferos se encontraban vivos al momento del muestreo. La utilización de colorantes como el Rosa de Bengala, método introducido por Walton (1952), tiene como finalidad identificar los ejemplares vivientes durante el muestreo, produciéndose la coloración de los microorganismos por absorción del colorante a través del protoplasma. El uso del Rosa de Bengala es una técnica ampliamente utilizada y aceptada, si bien se conocen algunos casos en los que material indudablemente muerto resultó coloreado (Boltovskoy, 1965). Son más las ventajas que desventajas en la utilización de este método ya que no se requieren equipamientos especiales (Murray, 2006; Schonfeld *et al.*, 2012).

Procesamiento del material

Procesamiento del material

Consiste en la separación de los caparazones del sedimento o de la roca sedimentaria y consta de varias fases. El uso de una técnica determinada dependerá del tipo y edad de la roca a analizar. Cuando se trata del procesamiento de material fósil la preparación comienza con la desagregación del material, luego con el lavado, tamizado y secado. Si la roca es compacta se procede a la obtención de fragmentos de aproximadamente 1 cm que serán hervidos en una solución de agua oxigenada y agua corriente; mientras que, si se trata de sedimento suelto, la desagregación se obtiene de poner en remojo el material por algunas horas. A continuación, se realiza el lavado del material desagregado utilizando un tamiz de 63 µm de abertura de malla. Este tamiz retiene a la mayoría de los microfósiles y a los juveniles, dejando pasar solo el sedimento fino. Luego, el material lavado puede secarse a temperatura ambiente en vasos de precipitado, o utilizando una plancha calefactora de laboratorio. Los foraminíferos presentes en la muestra de sedimento son separados mediante la técnica de *picking* y ordenados en portamicrofósiles para su estudio utilizando lupa binocular estereoscópica (Fig. 5.19).

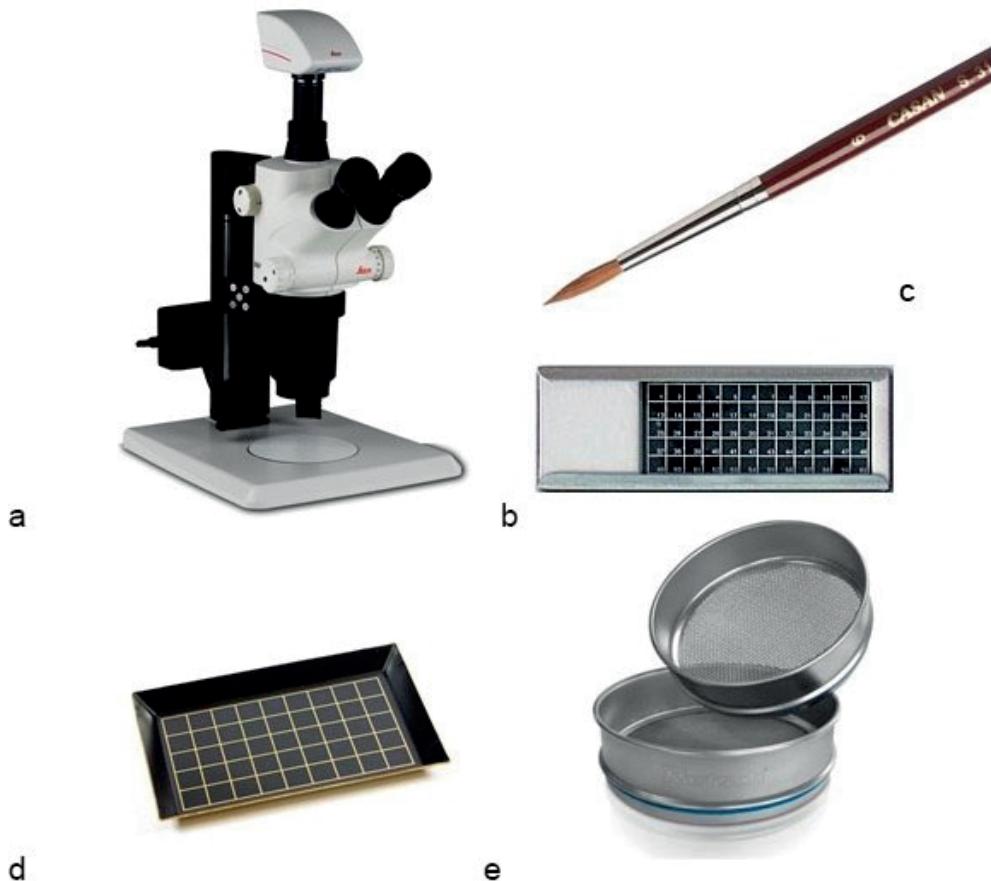


Fig. 5.19. Elementos para procesamiento y análisis de microfósiles. a) lupa binocular estereoscópica; b) portamicrofósiles; c) pincel para picking; d) bandeja de picking; e) tamiz de lavado.
Fotografías tomadas por L. Calvo Marcilese.

GRUPOS TAXONÓMICOS

Las clasificaciones no son estáticas, sino que se encuentran en constante cambio en respuesta a la adquisición de nuevos conocimientos y al uso de nuevas tecnologías. En la actualidad, la sistemática de los protistas en general y la de los foraminíferos en particular continúa siendo un tema de debate. La clasificación propuesta por Loeblich y Tappan (1964) ha sido la más aceptada en el ámbito científico durante los últimos sesenta años. Esta clasificación le otorga a los foraminíferos el estatus de orden (Foraminiferida) y sobre la base de la composición y textura de la pared se proponen cinco subórdenes: Allogromiina (orgánica), Textulariina (aglutinada), Fusulinina (microgranular), Miliolina (porcelanácea) y Rotaliina (hialina). Las superfamilias, por su parte, fueron definidas en función del modo de adición de las cámaras y características de las lamelas en las formas hialinas, y por el desarrollo de conchillas uniloculares o multiloculares en las formas aglutinadas y microgranulares (Náñez y Malumán, 2008; Sarawasti y Srinivasan, 2016).

Revisões posteriores elevaron el rango de los foraminíferos de orden a clase -clase Foraminifera- incrementando el número de órdenes a 14 (Loeblich y Tappan, 1987, 1992). Sen-Gupta (1999) retuvo la categoría de clase para el grupo, pero la llamó Foraminifera (no Foraminifera) y reconoció 16 órdenes. Más adelante, Kaminiski (2004) sugirió una nueva modificación dentro del grupo de los aglutinados, eliminando al orden Trochamminida, incluyendo a Carterinida dentro de Trochamminacea y estableciendo un nuevo orden denominado Loftusiida. La clasificación aquí presentada es la más aceptada por los micropaleontólogos en la actualidad (Fig. 5.20).

Hoy en día la biología molecular ha realizado importantes aportes desde el punto de vista sistemático. A pesar de la limitación del método para la caracterización de los foraminíferos fósiles, los datos genómicos de las formas modernas complementan los datos convencionales de la taxonomía basada en la morfología y la filogenia. En ese contexto se propone que los foraminíferos pertenecen al supergrupo Rhizaria, constituyen el *phylum* Foraminifera e incluyen tres grupos principales: clase Globothalamea (agrupa especies multicamerales con cámaras globosas), Tubothalamea (agrupa formas multicamerales con cámaras tubulares) y un grupo parafilético denominado Monothalamea que incluye a todas las especies uniloculares de pared orgánica o aglutinada (Hayward *et al.*, 2022; Sierra *et al.*, 2022). A nivel de orden, la nueva clasificación basada en evidencia molecular es relativamente conservadora. Muchos de los órdenes tradicionales como Rotaliida, Miliolida, Spirillinida y Robertinida se mantienen, aunque su definición ha sido modificada en algunos casos donde la clasificación no puede sostenerse en función de los datos moleculares. A su vez, la información molecular sugiere que protistas sin conchilla como *Reticulomyxa filosa*, son en realidad foraminíferos y por lo tanto la definición del grupo se amplía, incluyendo a todos los organismos portadores de gránulorreticulopodios, independientemente de su hábitat y de la presencia o ausencia de conchilla (Pawlowski y Holzmann, 2002). Los detalles sobre la nueva clasificación supraordinal de los Foraminifera pueden consultarse en Pawlowski *et al.* (2013).

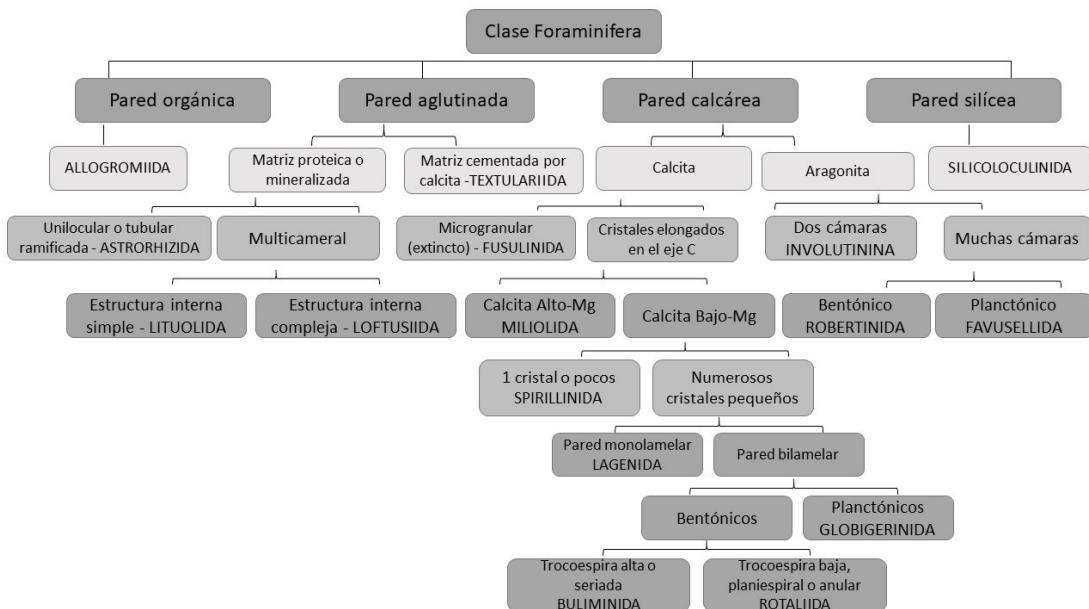


Fig. 5.20. Clasificación de los foraminíferos. Modificada de Sarawasti y Srinivasan, 2016.

Glosario

- Abertura:** comunicación de la cámara con el exterior.
- Aberturas accesorias:** aberturas secundarias que no se comunican con las cámaras.
- Abertura primaria:** principal abertura de la conchilla.
- Aberturas secundarias:** aberturas adicionales de la conchilla; pueden ser suplementarias o accesorias.
- Aberturas suplementarias:** aberturas secundarias que comunican con las cámaras.
- Autótrofo:** organismo que sintetiza moléculas orgánicas ricas en energía a partir de sustancias inorgánicas simples.
- Bentónico:** organismo que vive en el fondo marino, asociado al sustrato.
- Bioestratigrafía:** rama de la estratigrafía que se ocupa del estudio y clasificación de las sucesiones de roca en función de su contenido fósil.
- Biserial:** cámaras dispuestas en dos hileras.
- Bulla:** estructura en forma de saco que cubre la abertura en algunas formas planctónicas.
- Estratigrafia:** estudio de las sucesiones de roca, la correlación de eventos y procesos geológicos en tiempo y espacio.
- Foramen:** perforación.
- Gránulorreticulopodios:** seudopodios filamentosos y ramificados sobre los que se desplazan gránulos en ambas direcciones (distal y apical) y que pueden formar un amplio retículo.
- Heterótrofo:** organismo que debe alimentarse de sustancias orgánicas sintetizadas por otros para obtener energía y pequeñas moléculas estructurales; opuesto a autótrofo.
- Hialino:** transparente.
- Involuto:** en formas enroscadas, las últimas vueltas cubren a las anteriores.
- Lado dorsal:** lado espiral de las formas trocoideas, opuesto al lado ventral.
- Lado espiral:** parte de la conchilla trocoespiral donde se ven todas las vueltas de las cámaras; también se lo conoce como lado dorsal.
- Lado umbilical:** lado involuto de las conchillas trocoespirales donde sólo se ve la última vuelta de las cámaras, también se lo llama lado ventral.
- Lado ventral:** lado umbilical de las formas trocoideas, opuesto al lado dorsal.
- Mixótrofo:** cualquier organismo capaz de existir como autótrofo o heterótrofo.

Ontogenia: estudio del desarrollo de los seres vivos desde la fecundación hasta la vida adulta.

Paleobatimetría: profundidad del mar en el pasado.

Planctónico: organismo que vive flotando, asociado a la columna de agua.

Planoespiral: enrollado en un solo plano.

Prolóculo: primera cámara de la conchilla.

Proxy: dato indirecto a partir del cual se pueden estimar valores de una variable en el pasado geológico.

Seudopodio: proyección del citoplasma con características variables.

Sutura: línea externa de unión de las cámaras.

Tegilla: extensión umbilical de las cámaras en foraminíferos planctónicos, con forma de placa que cubre la abertura primaria.

Triserial: cámaras dispuestas en tres hileras.

Trocospiral: enrollamiento espiral en forma de cono.

Unilocular: que posee una sola cámara.

Uniserial: distribución de las cámaras en una sola hilera.

Referencias

- Acosta-Herrera, N. (2004). *Compendio de foraminíferos de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/51993>.
- Alve, E., & Goldstein, S. T. (2010). Dispersal, survival and delayed growth of benthic foraminiferal propagules. *Journal of Sea Research*, 63(1), 36-51. doi:10.1016/j.seares.2009.09.003
- Armstrong, H. A., & Brasier, M. D. (2005). *Microfossils*. Malden: Blackwell Publishing. doi:10.1002/9781118685440
- Boltovskoy, E. (1965). *Los foraminíferos recientes*. Buenos Aires: Eudeba.
- Boltovskoy, E., Giussani, G., Watanabe, S., & Wright, R. (1980). *Atlas of benthic shelf foraminifera to the southwest Atlantic*. The Hague: W. Junk Publishers. doi:10.1007/978-94-009-9188-0
- Boltovskoy, E., & Wright, R. C. (1976). *Recent Foraminifera*. The Netherlands: Springer. doi:10.1007/978-94-017-2860-7
- Calvo-Marcilese, L. (2011). *Sistemática y paleoecología de los foraminíferos (Protista) del Holoceno del área del estuario de Bahía Blanca, Argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. doi:10.35537/10915/21866
- Calvo-Marcilese, L., & Pérez-Panera, J. P. (2021). Estudio integral del fondo oceánico, sector oriental de la Cuenca del Colorado: SISTEMA AMEGHINO. Informe Bioestratigráfico. YPF TECNOLOGÍA S.A. Inédito.
- Chai, S., Hua, H., Ren, J., Dai, Q., & Cui, Z. (2021). Vase-shaped microfossils from the late Ediacaran Dengying Formation of Ningqiang, South China: taxonomy, preservation and biological affinity, *Precambrian Research*, 352, 1-13. doi:10.1016/j.precamres.2020.105968
- Cimerman, F., & Langer, M. R. (1991). *Mediterranean foraminifera*. Ljubljana: Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti.
- Cushman, J. A., & Parker, F. L. (1931). Recent foraminifera from the Atlantic coast of South America. *Proceedings of the United States National Museum*, 80(3), 1-24. doi:10.5479/si.00963801.80-2903.1
- Davis, C. V., Livsey, C. M., Palmer, H. M., Hull, P. M., Thomas, E., Hill, T. M., et al. (2020). Extensive morphological variability in asexually produced planktic foraminifera. *Science Advances*, 6, 1-7. doi:10.1126/sciadv.abb8930
- d'Orbigny, A. D. (1839). *Voyage dans l'Amérique méridionale, Foraminifères*, 5 (pp. 1-86). Strasbourg: P. Bertrand.
- Dupuy, C., Rossignol, L., Geslin, E., & Pascal, P.-Y. (2010). Predation of mudflat meio-macrofaunal metazoans by a calcareous foraminifer, *Ammonia tepida* (Cushman, 1926). *Journal of Foraminiferal Research*, 40(4), 305-312. doi:10.2113/gsjfr.40.4.305

- Hayward, B. W., Le Coze, F., Vachard, D., & Gross, O. (2022). World Foraminifera Database. <http://www.marinespecies.org/foraminifera>
- Hayward, B. W., Wilson, K., Morley, M. S., Cochran, U. A., Grenfell, H. R., Sabaa, A. T., & Daymond-King, R. (2010). Microfossil record of the Holocene evolution of coastal wetlands in a tectonically active region of New Zealand. *The Holocene*, 20, 405-421. doi:10.1177/0959683609353431
- Heron-Allen, E., & Earland, A. (1932). *Foraminifera. Part 1. The ice-free area of the Falkland Islands and adjacent seas*. 'Discovery' Rep., Cambridge: 4, 291-459.
- Jesus, B., Jauffrais, T., Trampe, E. C. L., Goessling, J. W., Lekieffre, C., Meibom, A., et al. (2022). Kleptoplast distribution, photosynthetic efficiency and sequestration mechanisms in intertidal benthic foraminifera. *The ISME Journal*, 16, 822-832. doi:10.1038/s41396-021-01128-0
- Kaminski, M. A. (2004). The year 2000 classification of the agglutinated foraminifera. En M. Bubik, & M. A. Kaminski (Eds.), *Proceedings of the Sixth International Workshop on Agglutinated Foraminifera, Vol. 8* (pp. 237-255). London, UK: Grzybowski Foundation Special Publication. doi:10.47894/mpal.60.1.09
- Kimoto, K. (2015). *Planktic Foraminifera*. En S. Ohtsuka, T. Suzuki, T. Horiguchi, N. Suzuki, & F. Not (Eds.), *Marine Protists* (pp. 129-178). Tokyo: Springer. doi:10.1007/978-4-431-55130-0_7
- Langer, M. R., Makled, W. D., Pietsch, S. J., & Weinmann, A. E. (2009). Asynchronous calcification in juvenile megalospheres: An ontogenetic window into the life cycle and polymorphism of *Peneroplis*. *Journal of Foraminiferal Research*, 39(1), 8-14. doi:10.2113/gsjfr.39.1.8
- Langer, M. R., Weinmann, A. E., Lötters, S., & Rödder, D. (2012). "Strangers" in paradise: modeling the biogeographic range expansion of the foraminifera *Amphistegina* in the mediterranean sea. *Journal of Foraminiferal Research*, 42, 234-244. doi:10.2113/gsjfr.42.3.234
- Lipps, J. H. (1981). What, if anything, is micropaleontology? *Paleobiology*, 7, 167-199. doi:10.1017/s0094837300003973
- Lipps, J. H. (1993). *Fossil prokaryotes and protists*. Boston, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, Paris, Berlin, Vienna: Blackwell Scientific. doi:10.1016/0031-0182(94)90124-4
- Lipps, J. H., Finger, K. L., & Walker, S. E. (2011). What should we call the foraminifera? *Journal of Foraminiferal Research*, 41(4), 309-313. doi:10.2113/gsjfr.41.4.309
- Loeblich, A. R., & Tappan, H. (1964). Foraminiferal Classification and Evolution. *Journal of The Geological Society of India*, 5, 5-40.
- Loeblich, A. R., & Tappan, H. (1987). *Foraminiferal genera and their classifications*. New York: Van Nostrand Reinhold. doi:10.2113/gsjfr.18.3.271
- Loeblich, A. R., & Tappan, H. (1992). Present status of foraminiferal classification. En Y. Takayanagi, & T. Saito (Eds.), *Studies in Benthic Foraminifera, Proceedings of the Fourth International Symposium on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990 (Benthos '90)* (pp. 93-102). Tokyo, Japan: Tokai University.
- Molina, E. (2004). *Micropaleontología*. Zaragoza: Prensas Universitarias de Zaragoza.
- Murray, J. W. (1991). *Ecology and paleoecology of benthic foraminifera*. New York: Longman, Wiley. doi:10.4324/9781315846101
- Murray, J. W. (2006). *Ecology and Applications of Benthic Foraminifera*. Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/cbo9780511535529
- Náñez, C., & Malumián, N. (2008). *Foraminiferida*. En H. H. Camacho, & M. I. Longobucco (Eds.), *Los invertebrados fósiles Tomo I* (pp. 65-100). Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Vazquez Mazzini Editores.
- Pawlowski, J., Audic, S., Adl, S. M., Bass, D., Belbahri, L., Berney, C., et al. (2012). CBOL Protist Working Group: Barcoding eukaryotic richness beyond the Animal, Plant, and Fungal kingdoms. *PLoS Biology*, 10(11), e1001419. doi:10.1371/journal.pbio.1001419
- Pawlowski, J., Holzmann, M., & Tyszka, J. (2013). New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology. *Marine Micropaleontology*, 100, 1-10. doi:10.1016/j.marmicro.2013.04.002
- Pillet, L., de Vargas, C., & Pawlowski, J. (2011). Molecular identification of sequestered diatom chloroplasts and kleptoplastidyl in foraminifera. *Protist*, 162(3), 394-404. doi:10.1016/j.protis.2010.10.001

- Sarawasti, P. K., & Srinivasan, M. S. (2016). *Micropaleontology. Principles and applications*. Switzerland: Springer International Publishing. doi:10.1007/978-3-319-14574-7
- Schönfeld, J., Alve, E., Geslin, E., Jorissen, F.J., Korsun, S., & Spezzaferri, S. (2012). The FOBIMO (FOraminiferal Blo-Monitoring) initiative — Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies. *Marine Micropaleontology*, 94, 1-13. doi:10.1016/j.marmicro.2012.06.001
- Sen-Gupta, B. K. (Ed.) (1999) *Modern foraminifera*. New York: Kluwer Academic Publ. doi:10.1007/0-306-48104-9
- Sierra, R., Mauffrey, F., Cruz, J., Holzmann, M., Gooday, A. J., Maurer-Alcalá, X., et al. (2022). Taxon-rich transcriptomics supports higher-level phylogeny and major evolutionary trends in Foraminifera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 174, 107546. doi:10.1016/j.ympev.2022.107546
- Trevisan-Disaro, S., Totah, V. I., Watanabe, S., Ribas, E. R., & Pupo, D. V. (2014). *Biodiversidade marinha da bacia potiguar foraminífera*. Rio de Janeiro: Petrobras.
- Tsuchiya, M., Miyawaki, S., Oguri, K., Toyofuku, T., Tame, A., Uematsu, K., et al. (2020). Acquisition, maintenance, and ecological roles of kleptoplasts in *Planoglabratella opercularis* (Foraminifera, Rhizaria). *Frontiers in Marine Science*, 7, 585. doi:10.3389/fmars.2020.00585
- Walton, W. R. (1952). Techniques for recognition of living foraminifera. *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, 3, 56-60.
- Wikiwand. (2023, abril 4). *Foraminifera*. Recuperado de <https://www.wikiwand.com/en/Foraminifera>.

CAPÍTULO 6

Amoebozoa

Estela C. Lopretto

Amebas y protistas ameboides son organismos que emiten proyecciones temporales o pseudopodios para la alimentación y la locomoción, lo que lleva a la falta de una forma celular constante. El nombre “ameba” deriva de una antigua palabra griega que significa, precisamente, “cambiar”. Dependiendo de su forma y estructura, resulta clásico el reconocimiento de amebas lobosas (con lobopodios), filosas (con filopodios) y reticulosas (con retículopodios). Por lo general la célula está desnuda, aunque las hay provistas de tecas o conchillas. Hay formas uni- o multinucleadas y son de nutrición fagótrofa. Reproducción agamética (asexual) por fisión o por plasmotomía; con o sin reproducción sexual; en caso de haberla, presentan estados de desarrollo flagelados o ameboidales. Tienen distribución cosmopolita; la mayoría son libres -ya sea en el medio marino, dulceacuícola o edáfico- y también las hay patógenas y parásitas. En suma, muchos protistas se mueven y se alimentan como ameboides, pero no todos ellos están estrechamente relacionados, por lo cual el vocablo “amebas” no tiene valor filogenético pero sí descriptivo.

Tradicionalmente, las clasificaciones basadas en caracteres morfológicos celulares agrupaban a todos los ameboides en un único gran taxón llamado Rhizopoda o Sarcodina, grupo artificial, no monofilético, que a veces persiste en la literatura de manera informal. Sin embargo, las filogenias moleculares demuestran que las amebas se encuentran en al menos 30 linajes distintos (es decir, cerca de la mitad de todos los linajes eucariotas descriptos) que están dispersos por todo el árbol del dominio Eukarya. La mayoría de estos linajes se agrupan en Amoebozoa y Rhizaria (Adl *et al.*, 2005, 2012; Pawłowski y Burki, 2009). Véase la revisión de Udalov (2022) sobre los sistemas de clasificación de los protistas ameboides desde el siglo diecinueve al presente.

El supergrupo Amoebozoa (Cavalier-Smith, 1998) incluye muchas de las amebas desnudas y las testáceas (ambas tradicionalmente agrupadas en la clase Lobosea) así como, a través de sucesivas modificaciones, pelobiontes, entamébidos y micetozoos. El supergrupo Rhizaria, por su parte, está basado exclusivamente en datos moleculares e incluye foraminíferos, “radiolarios”, una gran variedad de amebas filamentosas y, según los especialistas, varios grupos de amebas testáceas provistas de filopodios (Euglyphida).

Entre la diversidad de los Amoebozoa, también era tradicional reconocer formas desnudas, desprovistas de tecas (Gymnamoebida) de aquellas con teca o conchilla (Testacea). Si bien el uso de nuevas técnicas como la microscopía electrónica y el desarrollo de filogenias moleculares (Kang *et al.*, 2017) ha cambiado por completo los alcances de ambos términos, y con un objetivo exclusivamente didáctico, en este capítulo serán consideradas las amebas desnudas con lobopodios de vida libre y las amebas testáceas.

Amebas desnudas

Las amebas desnudas constituyen un grupo de protistas ameboídes aeróbicos, unificados por la formación de proyecciones citoplasmáticas anchas y lisas (lobopodios), impulsadas por un citoesqueleto de actina-miosina. Cada célula puede adoptar formas muy diferentes, especialmente cuando está estacionaria o se mueve de manera no coordinada, a menudo cambiando la dirección de la locomoción.

La gran mayoría tiene un glicocálix diferenciado y si bien, como su nombre lo indica, carecen de cubierta visible en su superficie, la microscopía electrónica revela que en algunos casos (por ejemplo, *Korotnevella*) la célula está densamente cubierta por escamas auto-elaboradas. Algunas amebas como las especies de *Cochliopodium* tienen escamas más grandes que se pueden ver fácilmente con un microscopio óptico. Tales revestimientos flexibles (*tectum*) protegen las células contra los depredadores.

Morfología celular

Cuando se observa una ameba en un preparado húmedo recién hecho con el microscopio óptico, durante algunos minutos -o incluso durante algunas horas, dependiendo de la especie- realmente no se mueven y tienen una forma irregular redondeada o incluso de estrella. Se abultan, giran o permanecen inmóviles en esta forma estacionaria, también llamada locomoción no dirigida.

Las amebas perturbadas, sea en el medio natural o por su transferencia del frasco de muestra al portaobjetos en el laboratorio, también pueden flotar. Por lo general, tienen un cuerpo más o menos en forma de estrella, con varios seudopodios que irradian desde el cuerpo celular. Estas formas flotantes son características de algunos taxones (por ejemplo, *Polychaos dubium*).

Después de un tiempo, una ameba sea forma estacionaria o forma flotante comienza a moverse y durante esta locomoción direccional continua mantiene su forma hasta que se detiene o cambia de dirección. Durante el movimiento, la forma generalmente experimenta algunos cambios menores, pero la forma locomotora estable de una ameba en movimiento activo y continuo es muy característica y puede usarse como un instrumento taxonómico.

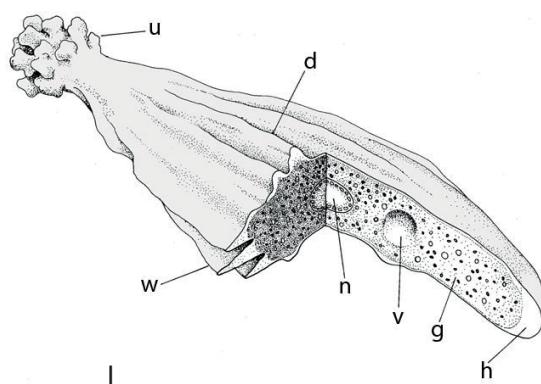


Fig. 6.1. Morfología celular básica de una ameba lobosa desnuda. **d**, pliegue dorsal; **g**, granuloplasma; **h**, hialoplasma; **l**, pliegue lateral; **n**, núcleo; **u**, uroide; **v**, vacuola.

Con permiso de uso de © Ferry J. Siemersma, arcella.nl/what-is-microworld/

Durante la locomoción, la región de la célula que se expande en forma continua a medida que avanza corresponde a un área transparente o hialoplasma. La parte situada más anteriormente forma una media luna hialina conocida como capuchón hialino. La parte más interna del citoplasma, llamada granuloplasma, contiene la mayoría de los orgánulos (núcleo/s, gránulos ópticamente visibles, cristales y otras inclusiones).

Los clásicos términos ecto- y endoplasma se han homologado a los de hialoplasma y granuloplasma, respectivamente. En cuanto al estado coloidal del citoplasma, se ha reconocido un plasmagel y un plasmasol. No se duda de que este último equivale a la porción endoplásmica más interna, pero existen controversias respecto de la correspondencia entre el plasmagel con el ectoplasma. Para algunos autores, éste y la parte más externa del endoplasma se encontrarían en estado de gel, en tanto otros sostienen que sólo lo estaría la superficie de la porción endoplásmica.

Mientras que el capuchón hialino es la parte anterior, el uroide es la parte posterior de una ameba locomotriz, aglutina partículas del medio y sirve para adherirse al sustrato. Según las especies de amebas en locomoción, el uroide tiene una forma característica distintiva, que puede ser bulbosa, morulada, fasciculada, espinosa, bulbo-vellosa (con proyecciones muy cortas, rígidas y finas), plegada, etc. Algunas especies como *Rhizamoeba* muestran filamentos rastreos (o de arrastre) por adhesión del extremo posterior al sustrato. En el curso de la evolución, estas protuberancias tienden a convertirse en formaciones estables.

Algunas amebas desnudas tienen pliegues en la superficie dorsal de la forma locomotora; ciertas amebas grandes pueden tener pliegues o ‘alas’ en su superficie lateral (Fig. 6.1).

Cada célula ameboide contiene al menos un núcleo. Las células más grandes son a menudo multinucleadas. La morfología del núcleo, su tamaño y el número pueden ser caracteres diferenciales útiles. Según la clasificación de los especialistas, entre las amebas se cuentan dos tipos principales de núcleos: los vesiculares con, por lo general, un nucléolo central (y a veces con unos pocos nucléolos adicionales muy pequeños) y los ovulares, con varios o muchos nucleolos pequeños.

Las inclusiones endoplasmáticas más comunes son cristales, cuerpos de glucógeno y glóbulos lipídicos. En las amebas de agua dulce como *Amoeba proteus* y *Polychoa dubium* por lo general es posible ver numerosos cristales contenidos en vacuolas. La mayoría de ellos son cristales bipiramidales de forma ortorrómica compuestos de un producto de desecho del nitrógeno. Algunas amebas grandes tienen reservas de glucógeno esferoides brillantes que, según los autores, reciben el nombre de cuerpos brillantes, *Glanzkörper*, cuerpos refringentes, cuerpos glucógenos o esférulas de glucógeno. Varían en tamaño, forma y número entre las diferentes amebas.

Las amebas de agua dulce cuentan con vacuolas contráctiles, orgánulos osmorreguladores que eliminan activamente el exceso de agua en forma periódica en cualquier punto de la membrana plasmática. Un ciclo dura varios segundos y, al igual que el modo de expulsión, puede variar entre las diferentes especies de amebas. La mayoría tiene una sola vacuola contráctil; en otras hay un complejo de vesículas de número y tamaño variable (vacuoma).

Lobopodios

Un lobopodio está formado por hialoplasma y granuloplasma. Las amebas sin lobopodios suelen recibir el nombre de monopodiales. La célula es cilíndrica o subcilíndrica y se comporta como un gran seudopodio. Puede emitir un lobopodio lateral al cambiar de dirección. El término monotáctico o forma limácida se aplica a las amebas que son consistentemente monopodiales.

Las amebas cilíndricas o subcilíndricas que forman varios seudopodios distintos se llaman polipodiales. Estas células pueden tener forma de mano (palmada), con los lobopodios a modo de “dedos”. Las amebas polipodiales pueden adoptar una forma monopodial cuando están activas, en movimiento rápido. La distinción entre formas monopodiales y polipodiales sólo se puede aplicar a amebas que avanzan en una dirección constante.

La mayoría de las amebas desnudas de tamaño pequeño y mediano no forman seudopodios distintos, sino proyecciones más pequeñas que no tienen ninguna función locomotora y se conocen como subseudopodios. Son completamente hialinos y pueden tener diferentes formas.

Movimiento ameboide

El movimiento ameboide se ha examinado intensamente en las amebas lobosas *Amoeba proteus* y *Chaos chaos*. En la primera está implicado un único lobopodio, grande y tubular, con un casquete hialino en su extremo. Durante la extensión (Fig. 6.2), el citoplasma en la parte central del seudopodio fluye hacia adelante en estado coloidal sol del endoplasma.

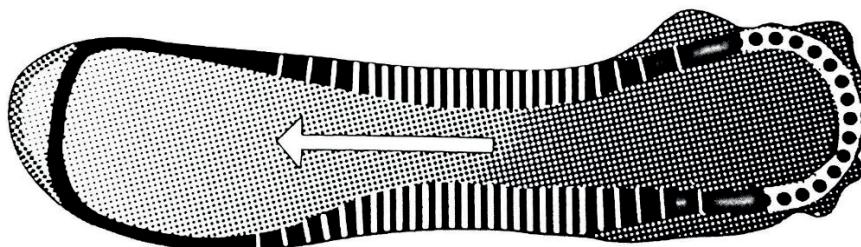


Fig. 6.2. Movimiento ameboide. Flecha blanca: flujo citoplasmático; punteado fino: citoplasma en estado sol; punteado oscuro: citoplasma en estado gel; capa negra sólida: nuevo sistema de microfilamentos formado; capa negra interrumpida: sistema de microfilamentos contraídos; capa negra punteada: sistema de microfilamentos no ensamblado. Modificado de Stockem y Klopocka (1988).

En la región cortical, sin embargo, el citoplasma es estacionario (estado gel del ectoplasma). Cuando el endoplasma en estado sol alcanza la capa hialina, fluye como una fuente hacia el área cortical adyacente donde pasa al estado gel y se convierte en parte del ectoplasma. En el uroide de la ameba, hay una transformación continua del ectoplasma en endoplasma.

La interacción entre la actina y la miosina (ambas proteínas contráctiles por excelencia) es responsable del movimiento del citoplasma más fluido de la célula hacia un extremo “podial”, proporcionando la fuerza motriz responsable de generar corrientes citoplasmáticas. Sin embargo, existe cierta controversia acerca de cómo se logra. Actualmente existen dos hipótesis principales: la hipótesis de la presión hidráulica y la hipótesis de la contracción de la zona frontal. En ambas se supone que el movimiento se produce por la transformación del ectoplasma en endoplasma o del endoplasma en ectoplasma.

La hipótesis de la presión hidráulica (Fig. 6.3) sostiene que existe una red actina/miosina situada por debajo de la membrana plasmática de toda la célula que se contrae en la región intermedia-posterior y genera una presión dirigida anteriormente que impulsa el citoplasma hacia los seudopodios que avanzan. La posibilidad de que esta hipótesis tenga lugar en las amebas desnudas con lobopodios se basa en que la mayor parte de los filamentos de actina se encuentran en la región del uroide, donde la membrana plasmática está muy plegada.

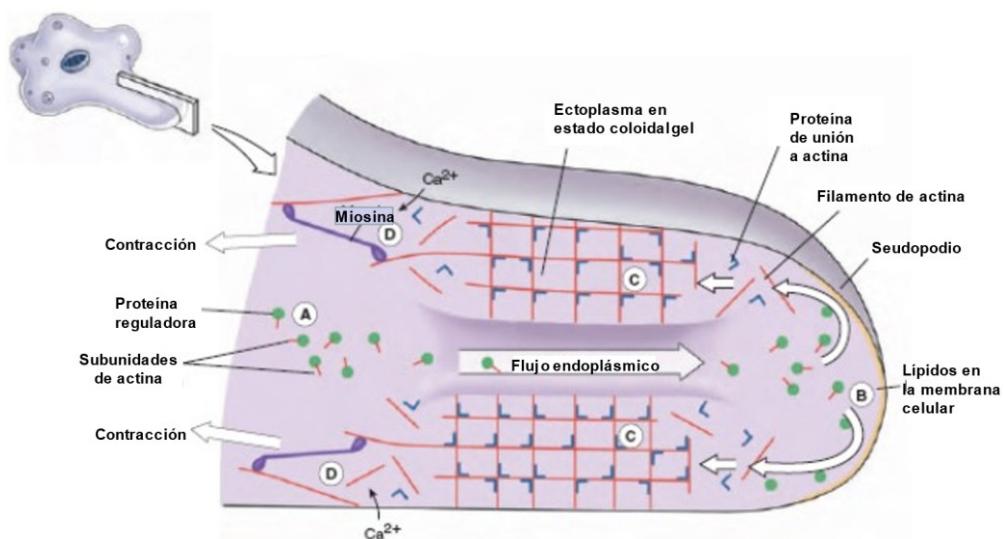


Fig. 6.3. Modelo ultraestructural del flujo citoplasmático. **A**, en el endoplasma, las subunidades de actina se unen a proteínas reguladoras que impiden que se ensamblen. **B**, la fuerza hidrostática lleva las subunidades mediante un flujo endoplásmico hasta la calota hialina; las subunidades de actina son liberadas de las proteínas reguladoras por los lípidos en la membrana celular. **C**, las subunidades se ensamblan rápidamente en filamentos y, tras la interacción con la proteína de unión a actina, forman un ectoplasma en estado coloidal gel. **D**, en el borde posterior, los iones de calcio activan las proteínas que cortan la actina, aflojando la red lo suficiente como para que las moléculas de miosina puedan tirar de ella; las subunidades pasan a través del tubo de ectoplasma para ser reutilizadas. Modificado de https://biocyclopedia.com/index/general_zoology/form_and_function01.php

La hipótesis de la contracción de la zona frontal favorece la idea de que la fuerza motriz para la corriente citoplasmática se produce en la parte frontal del seudopodio que avanza. Se estima que en el extremo del lobopodio, el citoplasma en estado sol cambia al estado gel por un proceso de contracción y que, durante este proceso, se transporta más citoplasma-sol. El ectoplasma permanece en el estado gel (contraído) hasta que alcanza el uroide, donde se transforma nuevamente al estado sol.

Todavía no ha habido una observación experimental que parezca apoyar inequívocamente una u otra de las hipótesis mencionadas, de modo que ambas coexisten.

Cuando se reconocieron los métodos de captura de alimento de las amebas desnudas, éstos fueron clasificados en: (a) por importe o introducción, cuando se incorpora el alimento por simple contacto y con poco movimiento por parte de la ameba; (b) por circunfluencia, cuando el citoplasma fluye alrededor del alimento por toda la periferia y lo engloba (Fig. 6.4); (c) por circunvalación, cuando la ameba forma seudopodios que rodean al alimento y lo ingiere; (d) por invaginación, cuando la ameba toca el alimento, se adhiere a él y el hialoplasma se invagina como un tubo, llevando consigo al alimento hacia el citoplasma interno.



Fig. 6.4. Captura de alimento. A la izquierda y en el centro, la ameba extiende un lobopodio hacia una colonia de flagelados. A la derecha, la ameba rodea la colonia antes de ingerirla por fagocitosis.

Procedencia: https://biocyclopedia.com/index/general_zoology/form_and_function01.php

Reproducción y enquistamiento

Las amebas desnudas se dividen por fisión simple y su ciclo de vida se reduce a la alternancia de las fases vegetativa y quística.

Según el comportamiento de los constituyentes nucleares en el curso de las divisiones mitóticas, éstas pueden clasificarse en tres tipos principales. La división nuclear promitótica es aquella donde tanto el cariosoma -cuerpo intranuclear de cromatina que, previa elongación, se divide en dos masas polares o "mitades"- como la membrana nuclear persisten hasta la anafase. En la mesomitótica, los cariosomas se desintegran completamente en la profase, al igual que la membrana nuclear, dando una figura mitótica similar a la de los organismos superiores, excepto por la ausencia de centríolos. La división metamitótica está caracterizada por la presencia de centrosomas extranucleares con un áster.

No se conocen procesos sexuales; se ha supuesto que en los quistes pueden suceder fenómenos de esa clase, pero ello sólo ha sido comprobado en una especie de vida libre del género *Sappinia* (*S. diploidea*). En efecto: los quistes de *Sappinia diploidea* se forman a partir de dos individuos binucleados que se ponen en contacto y secretan una envoltura quística común, donde sus núcleos se fusionan, al igual que el citoplasma. El quiste sexual, al término de la emisión de cuerpos reduccionales, resulta ser binucleado y, a diferencia de las formas de resistencia de otras especies del mismo género, no pedunculado.

Existen quistes de tres categorías, a saber: quistes de reposo, de digestión y de multiplicación. Todo enquistamiento comporta la existencia de cuatro fenómenos: 1) la depuración citoplasmática, que consiste en la eliminación de cuerpos extraños y residuos de la digestión; 2) la deshidratación, en cuyo transcurso las vacuolas actúan rápida y progresivamente; 3) la elaboración de reservas; 4) la secreción de la envoltura quística. Ésta consta de una membrana externa o ectocisto que contiene lípidos y ácidos nucleicos; la membrana interna o endocisto, en cambio, es proteica y resulta de la condensación del citoplasma periférico. Las amebas de agua dulce forman quistes, pese a que derivarían de formas marinas que no los producen debido al medio homogéneo que habitan.

El desenquistamiento está condicionado a los factores del medio ambiente y puede producirse también por desintegración de la pared o por emergencia del protozoo a través de poros preformados.

Identificación

Las amebas desnudas pueden tener diferentes formas, especialmente cuando están estacionarias o se mueven de manera no coordinada, a menudo cambiando la dirección de la locomoción. Aunque la mayoría de las amebas no tienen caracteres morfológicos estables que sirvan de referencia, hay algunas características observables con microscopio óptico que se pueden utilizar para identificar y describir especies, a saber:

- patrón general y contorno de la ameba en movimiento;
- posición del hialoplasma en la célula locomotora;
- organización del uroide;
- estructura del núcleo;
- presencia y forma de seudopodios y, de haberlos, forma de los subseudopodios;
- formación de quistes y, de haberlos, estructura.

La forma locomotora es posiblemente la característica más útil. Smirnov y Goodkov (1999) distinguen una serie de morfotipos, que son útiles para determinar familias y géneros si bien este sistema no es una clasificación taxonómica. Smirnov y Brown (2004) brindan una excelente guía de la morfología e identificación de amebas desnudas basada, precisamente, en un sistema de clasificación de morfotipos.

En Page (1976, 1988) se encuentran claves para la identificación de amebas desnudas del medio acuático y edáfico. Las más recientes se incluyen en Kosakyan *et al.* (2020) y Siemensma en <https://arcella.nl/what-is-microworld/> mantiene el tema en permanente actualización.

Las metodologías y medios de cultivo para amebas desnudas pueden consultarse en Page (1976, 1981, 1988).

Amebas testáceas

Se trata de amebas envueltas por tecas o conchillas donde los seudopodios se emiten a través de orificios definidos, ya sea que emitan lobopodios (como los Arcellinida) o filopodios en el caso del grupo Euglyphida que, pese a controvertida posición taxonómica actual, se incluye aquí por su condición testácea.

Las amebas testáceas son un conjunto polifilético de protistas primariamente fagótrofos que pertenecen en su gran mayoría a las aguas dulces; unos pocos son marinos; los hay muscícolas, de suelos húmedos y hasta de suelos carbonosos, turberas y mallines.

El tamaño de las amebas testáceas es muy diverso aun dentro de un mismo género y varía de 10 µm a más de 450 µm como en algunas *Diffugia*.

La conchilla tiende a ser esférica, piriforme, lisa o con diferentes ornamentaciones, ya sean escamas, espinas, o elementos esféricos y brillantes llamados “perlas”. Tiene una abertura o seudostoma (sea circular, elíptica, lobada, ondulada, etc.) por la que emiten los seudopodios.

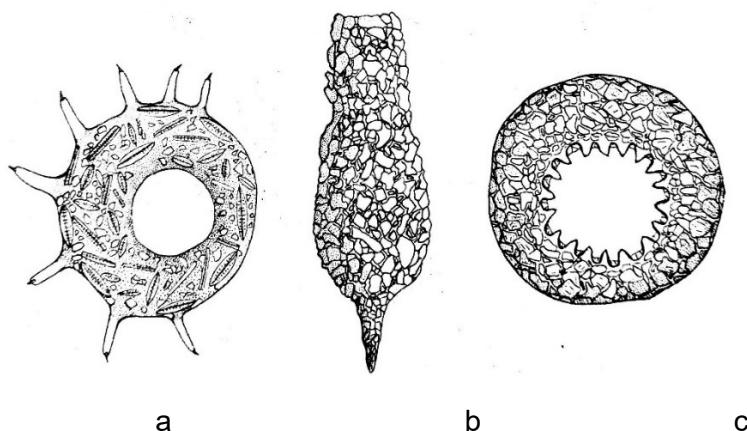


Fig. 6.5. Amebas testáceas de lagunas pampásicas. a, *Centropyxis discoides*; b, *Diffugia acuminata* var. *magna*; c, *Protocucurbitella coroniformis* var. *ecornis*. Modificado de Vucetich (1973b).

En general, la teca está constituida por una matriz o cemento orgánico al que pueden incorporarse elementos silíceos secretados por la misma célula (partículas endógenas o idiosomas) o gránulos minerales del medio ambiente (partículas exógenas o xenosomas). Tanto la matriz orgánica como los idiosomas son de origen glicosómico. De acuerdo con la procedencia de los elementos que la constituyen, se pueden reconocer varios tipos de tecas.

Las hay proteináceas, compuestas sólo por matriz orgánica, de las que existen dos tipos: alveolares y homogéneas. La pared tecal de las primeras está formada por numerosos alvéolos hexagonales, cuyas paredes internas se llenan de sustancias ferruginosas (*Arceilla*) o de manganeso (*Centropyxis*), los que podrían ser usados para reforzar la pared tecal. En las segundas la pared no presenta ninguna estructura firme, como es el caso de representantes del género *Hyalosphenia*.

Otro tipo es el de las tecas aglutinadas; para construirlas, las amebas seleccionan del medio ambiente xenosomas variados tales como partículas minerales, frústulos de diatomeas, espículas de espongiarios (Diffugidae) o, como *Nebela*, aglutan placas tecales obtenidas mediante la depredación sobre otros tecamebianos. Los testáceos tienen también la facultad de formar tecas de origen mixto, integradas por idiosomas y xenosomas o aun sólo por idiosomas.

Existen también tecas compuestas por placas silíceas planas, ovales o circulares, secretadas por la célula. Estas placas se forman en el citoplasma antes de la división celular y quedan como reserva en la vecindad del núcleo hasta el momento de la formación de la célula hija (Euglyphida). Se producen varios tipos de placas o espinas en una misma especie; por ejemplo, en *Euglypha* hay placas bucales dentadas rodeando al seudostoma, ovales que cubren el cuerpo y algunas en forma de espinas. Por último, hay tecas calcáreas propias del género *Paraquadrula* con el revestimiento formado por placas cuadrangulares de calcita.

A partir de la forma esferoide simple, las amebas testáceas se han diversificado notablemente, evidenciando cierta tendencia hacia la adquisición de simetría bilateral (*Centropyxis*, *Plagiopyxidae*, *Certesella*, etc.) y hacia el ocultamiento y el aumento de la complejidad del seudostoma (Vucetich y Lopretto, 1995b).

Las tecas pueden ser deprimidas con el seudostoma ventral central (Arcella, Cyclopyxis), excéntrico (Centropyxis, Fig. 6.5a), ánteroventral (Plagiopyxis) o subterminal. Las hay también comprimidas como varias Euglyphida o con sección transversal circular como la mayoría de las Diffugidae. Tanto en estas últimas como en las comprimidas el seudostoma es terminal.

El ocultamiento del seudostoma o criptostomía predomina en los testáceos que habitan normalmente biotopos con bajo tenor de humedad, tales como diversos tipos de musgos y suelos (Plagiopyxidae y algunas familias exclusivas de la fauna edáfica). Esta condición parece ser una adaptación a las condiciones de vida muy rigurosas que ofrecen dichos ambientes.

El aumento de la complejidad del seudostoma es más evidente en los testáceos acuáticos. Partiendo de una abertura simple, más o menos circular, que pone a la ameba en contacto con el medio ambiente -caso de muchas especies de *Diffugia*- existe una gran variedad de formas de seudostoma. Los hay más o menos profundamente lobulados (*Diffugia*, *Netzelia*), con collarde y diafragma en su base (*Cucurbitella*) e incluso con dentículos cónicos internos. Estas modificaciones del seudostoma podrían proteger eventualmente a la ameba de la acción de pequeños depredadores. El borde del seudostoma puede proyectarse hacia el interior de la teca formando un tubo bucal como en *Arcella* o dar origen a un labio orgánico liso (*Nebela*) o dentado.

La mayoría de los testáceos son unicamerales pero existen algunos con dos cámaras. En el caso de *Lesquerellia*, el enrollamiento de la teca da lugar a un vestíbulo y a una “panza” donde se aloja la ameba. Otro caso de bicameralidad es el de *Nebela* vas en el que la teca se divide en dos regiones mediante una constricción profunda.

Otro carácter frecuente en los testáceos acuáticos es el desarrollo de expansiones de la teca tales como mamelones o tubérculos (*Diffugia corona*), cuernos (*Netzelia correntina*), dientes (*Arcella dentata*) y espinas (*Centropyxis*, Fig. 6.5a).

Las amebas testáceas emiten seudopodios del tipo lobopodios o filopodios. Las amebas con filopodios son de movimiento rápido y, al retraerse, lo hacen en zigzag. Ambos tipos se aplican al reconocimiento taxonómico de los dos grandes grupos de testáceas, Arcellinida (con lobopodios) y Euglyphida (con filopodios). La fijación de la ameba a la teca se hace mediante seudopodios especiales o epipodios (Fig. 6.6) que actúan como discos adhesivos, provocando retracciones bruscas de la célula.

El núcleo es vesiculoso, esférico, contiene un cariosoma (nucleolo) central y cariosomas menores que constituyen caracteres fijos usados en la taxonomía del grupo. Al igual que en las amebas desnudas, entre las tecadas pueden encontrarse amebas que respondan a alguno de los tipos de división mitótica oportunamente descriptos. La promitótica se da en *Arcella*, la mesomitótica en *Diffugia* y la metomitótica en especies de *Centropyxis*. En *Euglypha* se presenta una división de tipo metamitótica.

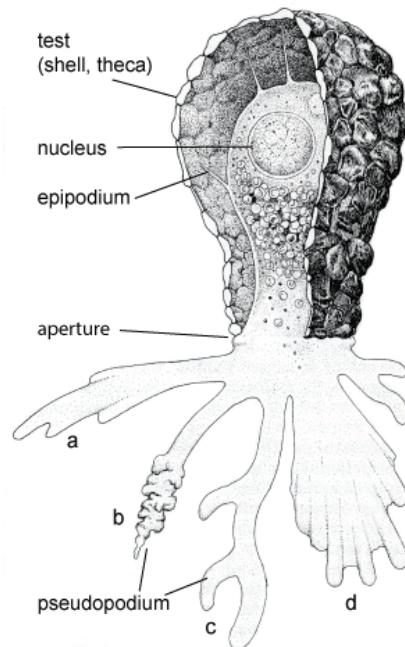


Fig. 6.6. Representación del género *Difflugia*, mostrando las características principales de una ameba testácea; seudopodio en prolongación (a), en retracción (b), ramificado (c) y lamelar (d) en cuyo caso se lo llama lamelipodo. Con permiso de uso de © Ferry J. Siemersma, arcella.nl/what-is-microworld/

Entre las inclusiones citoplasmáticas se cuentan vacuolas digestivas, gránulos de excreción, vacuomas pulsátiles (formadas por un sistema de vacuolas pequeñas), materiales para la elaboración de la teca y formaciones glucogénicas. Se han observado feosomas, cuerpos de color castaño que podría ser considerado como producto de excreción del tipo de los uratos.

Las amebas testáceas son fagótrofas. Las de tamaño pequeño se alimentan principalmente de bacterios y algas. Las especies de grandes dimensiones son depredadoras sobre otros protistas, incluyendo en su dieta, testáceos de menor talla. Se presume que el tamaño de la presa está determinado por el diámetro del seudostoma del depredador.

Muchas especies grandes del género *Difflugia* mantienen una relación simbiótica con algas verdes esféricas, conocidas con el nombre de zooclorelas. Por lo general, estos testáceos viven en ambientes pobres en nutrientes, como las turberas. Los endosimbiontes proporcionan oxígeno y nutrientes útiles a su huésped y también son algo así como “reaseguros de vida” que permiten a *Difflugia* digerir sus endosimbiontes para sobrevivir a períodos de baja disponibilidad de alimento.

Reproducción y enquistamiento

Los testáceos se dividen asexualmente, por fisión longitudinal o transversal, o bien por gemación, habiéndose registrado también casos de división múltiple.

La fisión transversal, donde una de las células hijas conserva la conchilla original y la otra célula forma una nueva teca (Fig. 6.7), parece ser el más común de tales procesos.

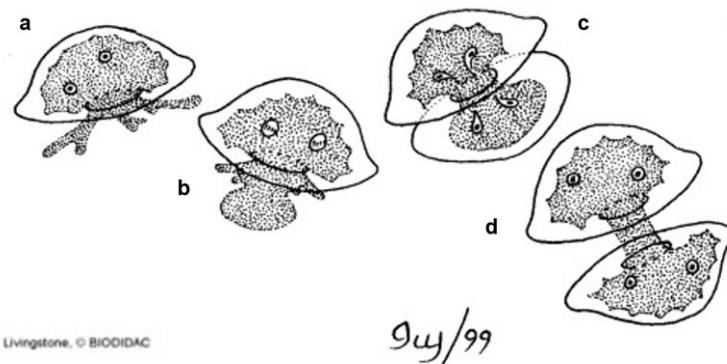


Fig. 6.7. Fisión simple (a-d) de una ameba testácea tipo Arcella.

© Biodidac (Ottawa University). Licencia CC BY-SA 4.0

Previo a la división celular, el volumen de la ameba aumenta hasta ocupar casi la totalidad de la teca. Los materiales que formarán la nueva conchilla se acumulan en el citoplasma. Al iniciarse la reproducción, sale a través del seudostoma la porción citoplásica que corresponde a la nueva célula. Los materiales tecales se disponen en su periferia y en pocos minutos se ordenan según la arquitectura propia de cada especie. Luego que la nueva teca está terminada, se produce la división nuclear y los dos organismos se separan a nivel del seudostoma. Este proceso dura aproximadamente 90 minutos según las especies.

Hay registros de índole molecular referidos a la existencia de meiosis en algunas amebas testáceas, por ejemplo, en tres especies de *Arcella* al detectar recombinación en familias de genes de actina. Los datos contradictorios acerca de una posible cariogamia en *Diffugia lobostoma* se deben a que han sido constatados en líneas de cultivo en laboratorio (Lahr et al., 2011).

El enquistamiento ocurre con cierta frecuencia en numerosas especies acuáticas, si bien es más común en las edáficas y muscícolas. No obstante haberse mencionado la existencia de quistes reproductivos, son más comunes los de resistencia -de diversos tipos- observados en muchas especies. Este fenómeno permite la supervivencia de las amebas testáceas en condiciones adversas del medio ambiente y facilita su dispersión pasiva.

El proceso consiste en acumular reservas (gránulos amiláceos), en la multiplicación de las vacuolas y activación de su función, en la contracción del protoplasma deshidratado y en la formación de un tapón que obstruya el seudostoma. La secreción de una a tres membranas es normal. Algunos quistes pueden tener pared de escamas silíceas; tal el caso de *Euglypha*, género en el que se ha comprobado la producción de quistes exógenos, así como en *Arcella* se sabe de su naturaleza endógena.

Ecología y diversidad

Las amebas testáceas son organismos primitivamente acuáticos que se han adaptado a vivir en hábitats diversos, dentro de un amplio rango de factores ambientales.

La mayoría son dulceacuícolas pero también son abundantes en esfagnos y musgos con tenor decreciente de humedad, en líquenes y en medio edáfico. Existe asimismo una fauna de testáceos del bentos intersticial marino, con características muy peculiares.

En el pleuston -integrado por organismos vinculados a la vegetación flotante- las amebas testáceas suelen ser muy abundantes en individuos y en especies. Son frecuentes las formas con tecas livianas (e.g., *Arcella*, *Netzelia*), con cuernos y espinas bien desarrollados y las formas con seudostomas lobulados. Las carpetas de vegetación flotante contribuyen a formar

microambientes relativamente estables y con buen contenido de materia orgánica, condiciones que se estiman óptimas para el desarrollo de estas amebas.

La calidad del sustrato vegetal parece tener cierta influencia en la abundancia de los testáceos. En la pampasia sudoriental, las carpetas de salviniáceas (*Salvinia*, *Azolla*, *Ricciocarpus*) contienen numerosos individuos y especies; en las lemnáceas, en cambio, los testáceos son escasos y poco diversificados.

La fauna de tecamebianos vinculada a la vegetación sumergida presenta generalmente menor riqueza específica. El género *Centropyxis* domina en cuanto a número de individuos seguido por *Arcella*, ambos por lo común con tallas más pequeñas que en el pleuston (Vucetich 1973c).

En el bentos abundan las especies que poseen tecas grandes (más de 150 µm), aglutinadas y con paredes tecales resistentes como muchas *Diffugiidiae* y algunas *Cyclopyxis*. Los testáceos son más numerosos en los fondos limosos poco consolidados y con detritos. En los fondos arenosos y con corrientes de agua, donde viven las especies más robustas, la riqueza específica es menor.

Si bien los tecamebianos están ligados principalmente a la vegetación acuática o al bentos, deben ser considerados como integrantes normales del plancton, tanto en ambientes léticos como lóticos. En él, suele ser constante la presencia de *Arcella* y de las *Diffugia* con tecas livianas.

En cuanto al pH, las amebas testáceas se encuentran en aguas desde francamente ácidas hasta alcalinas. Existe, no obstante, una fauna acidófila vinculada a esfagnos y turberas húmedas con pH entre 3,2 y 4,6 en la que prosperan muchas especies de *Hyalosphenia*, *Nebela* y *Certesella*.

Pese a que la mayoría de los tecamebianos son dulceacuícolas, se han encontrado algunas especies en ambientes con salinidad variable tales como albuferas y estuarios. Boltovskoy y Lena (1974), por ejemplo, hallaron testáceos vivos en el bentos de la zona fluvial intermedia del estuario del Río de la Plata, donde la salinidad puede ser del orden de 25‰.

En lo que atañe a la temperatura, el conjunto de los tecamebianos tolera un amplio rango de variación. Se los encuentra desde regiones polares hasta zonas tropicales, aun tratándose de una misma especie (por ejemplo, *Zivkovicia compressa*). Sin embargo, hay muchos taxones en los que la temperatura parece ser un factor limitante; tal el caso de la mayoría de las *Cucurbitella*, que no prosperan en zonas con valores térmicos bajos.

Diversos autores han señalado que los testáceos son más abundantes en los meses con mayor temperatura. En los cuerpos léticos de la pampasia sudoriental se ha mencionado para este grupo una fluctuación estacional de tipo bimodal, con máximos a principio de otoño y fines de primavera, y mínimos en invierno y verano (Vucetich, 1973c). En el estuario del Río de la Plata, los meses de mayor abundancia de amebas testáceas son octubre y noviembre (Boltovskoy y Lena, 1974). Las variaciones estacionales que se observan en poblaciones de testáceos pueden vincularse tanto a la temperatura como a factores tróficos.

Los primeros estudios en la Argentina son los efectuados en 1889 por Certes sobre la base de materiales recogidos en Tierra del Fuego, a los que siguieron entre 1892 y 1897 los de Frenzel, quien estudió especies procedentes de la provincia de Córdoba. Motti (1941) describe algunas amebas testáceas de la provincia de Buenos Aires; Bonnet (1962) registra especies edáficas de las provincias de San Juan y Río Negro. Dioni (1970, 1974) estudia las especies del Paraná medio, en tanto Boltovskoy y Lena (1974) se refieren a las del Río de la Plata. Además del registro de nuevas especies que iniciara en la década de los setenta, Vucetich (1973a-c, 1974, 1975a-b, 1980) se ha ocupado de las amebas testáceas de la pampasia, del dominio subtropical, del austral-cordillerano incluyendo las islas Malvinas y dominio andino argentinos. Su producción se prolongó con contribuciones posteriores a las citadas sobre ultraestructura tecal y adiciones a la distribución geográfica de las amebas testáceas. Blanco (2003) documenta aspectos reproductivos y de variación intraespecífica en amebas testáceas subtropicales y pampásicas.

Kosakyan *et al.* (2020) describen e ilustran la diversidad de amebas testáceas de la región Neotropical a la vez que brindan claves de identificación hasta el nivel genérico.

Para más información sobre los amebozoos tecados, incluyendo claves visuales y una actualización taxonómica permanente, consultar la página web desarrollada por Siemensma en <https://arcella.nl/what-is-microworld/>.

Consideraciones taxonómicas sobre amebas desnudas y testáceas

Según la propuesta de Adl *et al.* (2019) -que deliberadamente omite el uso de categorías taxonómicas formales- los Amoebozoa se caracterizan por: locomoción ameboidal mediante seudopodios de forma variable (lobopodios); subseudopodios comunes en algunos grupos; células desnudas o tecadas; crestas mitocondriales tubulares, a menudo ramificadas, secundariamente ausentes en algunas formas; por lo general con un único núcleo -raramente dos- o a veces multinucleados; presencia frecuente de quistes morfológicamente variables; algunas formas con inclusiones celulares (e.g., parasomas; ver **Glosario**) de valor diagnóstico; estadios flagelados, cuando presentes, por lo común con un único flagelo.

De los varios subgrupos que forman parte de Amoebozoa, en este capítulo se han considerado -siguiendo los criterios de Smirnov *et al.* (2005) y de Anderson (2017)- los Tubulinea (= Lobosea) que incluyen amebas desnudas o tecadas con seudopodios tubulares, subcilíndricos o capaces de alterar la forma locomotora de una aplanada y expandida a una subcilíndrica; con flujo monoaxial del citoplasma en cada seudopodio o en toda la célula; integrados por:

Tubulinida (= Euamoebida). Amebas desnudas que producen seudopodios subcilíndricos en movimiento (o toda la célula es monopodial y subcilíndrica). No hay alteración de la forma locomotora a una aplanada expandida y ramificada. Sin uroides adhesivos. Familias Amoebidae y Hartmannellidae; géneros representativos: *Amoeba*, *Chaos*, *Glaeseria*, *Hartmannella*, *Parachaos*, *Polychaos*, *Saccamoeba*, *Trichamoeba*.

Leptomyxida. Amebas desnudas con una forma locomotora que cambia de una aplanada, expandida y ramificada a una subcilíndrica, monopodial. Uroide de tipo adhesivo. Familias Leptomyxidae y Flabellulidae; géneros representativos: *Flabellula*, *Leptomyxa*, *Rhizamoeba*, *Paraflabellula*.

Arcellinida. Amebas testáceas con la célula envuelta en una teca orgánica o mineral con una sola abertura principal (e.g., géneros *Arcella*, *Centropyxis*, *Heleopera*). La forma y composición de las tecas fueron características claves para su clasificación. Sin embargo, las más recientes investigaciones de índole molecular han desafiado por completo los criterios morfológicos convencionales -no sólo en este grupo sino en todos los amebozoos- y muchas especies y géneros han cambiado de familia. Estas nuevas perspectivas son desarrolladas por Kosakyan *et al.* (2016), Gomaa *et al.* (2017), Lahr *et al.* (2019) y González-Miguéns *et al.* (2022, 2023 en prensa).

Agradecimiento

Al Dr. Ferry Siemensma (Kortenhoef, the Netherlands) por dar su permiso para utilizar diagramas de su página web.

Glosario

Escama: estructura delicada, más o menos rígida, ca. 0,5 µm de longitud, pero no visible al microscopio óptico, de la superficie de ciertas amebas desnudas de la familia Paramoebidae.

Filopodio: seudopodio fino y alargado, a modo de filamento hialino sin soporte de microtúbulos, lo que hace que sea considerado una proyección transitoria.

Forma flotante: forma transitoria adquirida por las amebas lobosas cuando están suspendidas en el agua.

Glicocálix: cubierta mucosa superficial (de 2-3 nm a 30 nm o más de espesor) de las amebas u otras células eucariotas.

Hialoplasma: citoplasma libre de orgánulos.

Granuloplasma: citoplasma granular que contiene la mayoría de los orgánulos celulares.

Limácidia: ameba más o menos cilíndrica, monopodial, poco aplanada y sin subseudopodios.

Lobopodio: seudopodio romo o ancho en el que fluye el citoplasma (tanto el hialoplasma como el gránuloplasma) mientras la ameba avanza; puede o no tener subseudopodios.

Monopodial: ameba con un lobopodio, formando el extremo anterior del organismo; una ameba monopodial puede producir un nuevo lobopodio a un costado cuando cambia de dirección, y entonces temporalmente parece polipodial.

Morfotipo: patrón general de organización morfodinámica de la forma locomotora de una ameba desnuda.

Movimiento ameboide: movimiento del citoplasma más fluido desde el interior hacia un extremo de la célula, que genera la emisión de seudopodios.

Núcleo granular: aquel en el que el presunto material nucleolar se dispone en muchos pequeños corpúsculos.

Núcleo vesicular: aquel en el que el presunto material nucleolar está organizado en un cuerpo central único, o en uno o pocos corpúsculos de posición parietal en el núcleo.

Parasoma: orgánulo similar en tamaño al núcleo celular, que también contiene ADN; presente, por ejemplo, en amebas desnudas del género *Paramoeba*.

Plasmotomía: tipo de fisión asexual (múltiple) característica de amebas multinucleadas grandes no necesariamente combinada con cariocinesis.

Polipodial: ameba con más de un lobopodio.

Promitosis: tipo de división nuclear en la que el nucleolo se divide en dos masas polares (en lugar de desintegrarse) y el huso se forma en el interior de la membrana nuclear, que persiste; es característica de los Vahlkampfiidae.

Quiste: estado en el que la célula permanece inactiva, tanto en lo que respecta a la locomoción como a la alimentación, dentro de una pared rígida.

Seudopodio: proyección citoplásrica temporal producida en forma activa por la célula, que no se extiende por adhesión.

Subseudopodio: proyección reducida de un lobopodio; puede ser angosta o algo roma, pero incluso los más finos no propulsan la célula hacia adelante; algunos subseudopodios son furcados, es decir, que dos o tres se originan en la misma base.

Teca: cubierta más o menos rígida, con una o más aberturas.

Uroide: protuberancia en el extremo posterior de las amebas desnudas.

Vacuoma: nombre con que se designa en forma colectiva un sistema de múltiples vacuolas.

Referencias

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., et al. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66, 4-119. doi:10.1111/jeu.12691
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., et al. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52(5): 399-451. doi:10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E., Lukes, J., Bass, D., Bowser, S. S., et al. (2012). The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5): 429-493. doi: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x

- Anderson, O. R. (2017). Amoebozoan lobose amoebae (Tubulinea, Flabellinea, and others). En J. M. Archibald, A. G. B. Simpson & C. H. Slamovits (Eds.), *Handbook of the Protists. 2nd edition* (pp. 1279-1309). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Blanco, M. A. (2003). *Aspectos reproductivos y variaciones intraespecíficas de amebas testáceas subtropicales y pampásicas*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. doi:10.35537/10915/4579
- Boltovskoy, E. & Lena, H. (1974). Tecamebas del Río de la Plata. *Servicio de Hidrografía Naval* (Buenos Aires) H, 660, 1-32.
- Bonnet, L. (1962). Thécamoebiens du sol. En C. Delamare-Deboutteville & E. H. Rapoport (Dirs.), *Biologie de l'Amérique australe 1* (pp. 43-47). Paris: Centre National de la Recherche Scientifique.
- Cavalier-Smith, T. (1998). A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, 73(3), 203-266. doi:10.1111/j.1469-185x.1998.tb00030.x
- Dioni, W. (1970). Taxocenos de tecamebianos en cuencas isleñas del Paraná medio. I. Los tecamebianos de la vegetación flotante en el "madrejón" Don Felipe. *Acta Zoológica Lilloana*, 27, 201-240.
- Dioni, W. (1974). Taxocenos de tecamebianos en cuencas isleñas del Paraná medio. II. Biocenología de los tecamebianos de la vegetación flotante en el madrejón Don Felipe. *Physis B*, 33(86), 115-126.
- Gomaa, F., Lahr, D. J. G., Todorov, M., Li, J. & Lara, E. (2017). A contribution to the phylogeny of agglutinating Arcellinida (Amoebozoa) based on SSU rRNA gene sequences. *European Journal of Protistology*, 59, 99-107. doi:10.1016/j.ejop.2017.03.005
- González-Miguéns, R., Cano, E., Guillén-Oterino, A., Quesada, A., Lahr, D. J. G., Tenorio-Rodríguez, D., et al. (2023 en prensa). A needle in a haystack: A new metabarcoding approach to survey diversity at the species level of Arcellinida (Amoebozoa Tubulinea). *Molecular Ecology Resources*, 1-16. doi:10.1111/1755-0998.13771
- González-Miguéns, R., Todorov, M., Blandenier, Q., Duckert, C., Porfirio-Sousa, A. L., Ribeiro, G. M., et al. (2022). Deconstructing *Diffugia*: the tangled evolution of lobose testate amoebae shells (Amoebozoa: Arcellinida) illustrates the importance of convergent evolution in protist phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 175, 107557. doi:10.1016/j.ympev.2022.107557
- Kang, S., Tice, A. K., Spiegel, F. W., Silberman, J. D., Pánek, T., Čepička, I., et al. (2017). Between a pod and a hard test: the deep evolution of amoebae. *Molecular Biology and Evolution*, 34(9), 2258-2270. doi:10.1093/molbev/msx162.
- Kosakyan, A., Gomaa, F., Lara, E. & Lahr, D. J. G. (2016). Current and future perspectives on the systematics, taxonomy and nomenclature of testate amoebae. *European Journal of Protistology*, 55, 105-117. doi:10.1016/j.ejop.2016.02.001
- Kosakyan, A., Siemensma, F., Fernández, L. D., Burdman, L., Krashewska, V. & Lara, E. (2020). Amoebae. En C. Damborenea, C. D. Rogers & J. H. Thorp (Eds.), *Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, 4th edition, Vol. V* (pp. 13-37) Academic Press, Elsevier.
- Lahr, D. J. G., Kosakyan, A., Lara, E., Mitchell, E. A. D., Morais, L., Porfirio-Sousa, A. L., et al. (2019). Phylogenomics and morphological reconstruction of Arcellinida testate amoebae highlight diversity of microbial eukaryotes in the Neoproterozoic. *Current Biology*, 29, 991-1001. doi:10.1016/j.cub.2019.01.078
- Lahr, D. J. G., Parfrey, L. W., Mitchell, E. A. D., Katz, L. A. & Lara, E. (2011). The chastity of amoebae: re-evaluating evidence for sex in amoeboid organisms. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 278, 2081-2090. doi: 10.1098/rspb.2011.0289
- Motti, F. A. (1941). Géneros de tecamebianos de la República Argentina y una especie nueva de *Arcella*. *Physis*, 19(51), 87-92.
- Page, F. C. (1976). *An illustrated key to freshwater and soil amoebae with notes on cultivation and ecology*. Ambleside, UK: Freshwater Biological Association.
- Page, F. C. (1981). *The culture and use of free-living Protozoa in teaching*. Cambridge: Institute of Terrestrial Ecology.

- Page, F. C. (1988). A new key to freshwater and soil Gymnamoebae, with instructions for culture. Ambleside, UK: Freshwater Biological Association.
- Pawlowski, J. & Burki, F. (2009). Untangling the phylogeny of amoeboid protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 56(1), 16-25. doi:10.1111/j.1550-7408.2008.00379.x
- Siemensma, F. J. *Microworld, world of amoeboid organisms*. Publicación electrónica mundial, Kortenhoef, the Netherlands. Acceso el 30 de abril de 2023.
- Smirnov, A. V. & Brown, S. (2004). Guide to the methods of study and identification of soil gymnamoebae. *Protistology*, 3(3), 148-190.
- Smirnov, A. V. & Goodkov, A. V. (1999). An illustrated list of basic morphotypes of Gymnamoebia. *Protistology*, 1, 20-29.
- Smirnov, A. V., Nessonova, E., Berney, C., Fahrni, J., Bolivar, I. & Pawlowski, J. (2005). Molecular phylogeny and classification of the lobose amoebae. *Protist*, 156, 129-142. doi:10.1016/j.protis.2005.06.002
- Stockem, W. & Klopocka, W. (1988). Ameboid movement and related phenomena. *International Review of Cytology* 112, 137-183.
- Udalov, I. A. (2022). Taxonomy of amoeboid protists: a brief history of research from C. Gessner to T. Cavalier-Smith. *Protistology*, 16(2), 68-86. doi:10.21685/1680-0826-2022-16-2-2
- Vucetich, M. C. (1973a). Tecamebas muscícolas de la selva marginal de Punta Lara (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Physis B*, 32(84), 61-66.
- Vucetich, M. C. (1973b). Estudio de tecamebianos argentinos, en especial los del dominio pampásico. *Revista del Museo de La Plata (N.S.) Zoología*, 11(108), 287-332.
- Vucetich, M. C. (1973c). Contribución al conocimiento de la ecología y zoogeografía de los tecamebianos argentinos. *Revista del Museo de La Plata (N.S.) Zoología*, 11(109), 333-358.
- Vucetich, M. C. (1974). Tecamebianos de turberas de Tierra del Fuego. *Neotrópica* 20 (61): 27-35.
- Vucetich, M. C. (1975a). Tecamebianos muscícolas y esfagnícolas de islas Malvinas (Argentina). *Neotrópica*, 21(64), 11-16.
- Vucetich, M. C. (1975b). Tecamebianos de mallines y otros ambientes líticos de la Patagonia andina (Rhizopoda Testacea). *Neotrópica*, 21(65), 104-112.
- Vucetich, M. C. (1980). Tecamebianos de las Cumbres Calchaquíes, Tucumán, Argentina (Rhizopoda Testacea). *Limnobiós*, 1(10), 397-402.
- Vucetich, M. C. & Lopretto, E. C. (1995a). Rhizopoda (testáceos). En E. C. Lopretto & G. Tell (Dirs.), *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio, Tomo 2* (pp. 541-555). La Plata: Ediciones Sur.
- Vucetich, M. C. & Lopretto, E. C. (1995b). Rhizopoda: amebas testáceas. En Z. A. de Castellanos (Dir.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina 3(1)*. Buenos Aires: PROFADU (CONICET).

CAPÍTULO 7

Euglenoidea

Visitación Conforti

Introducción

Los euglenoideos son microorganismos eucariotas, unicelulares, flagelados, acuáticos, siendo por mucho tiempo considerados como algas las formas autótrofas y como protozoos las heterótrofas. Esto los llevó a ser tratados bajo las normas de dos Códigos Internacionales de Nomenclatura, el Botánico y el Zoológico, constituyendo un grupo ambirreinal. Los numerosos estudios realizados en base a datos moleculares junto con un mayor conocimiento de características claves de las células eucariotas, han permitido una mejor comprensión de sus relaciones evolutivas determinando su ubicación dentro del dominio Eukarya, clado Discoba, *phylum* Euglenozoa, clase Euglenida.

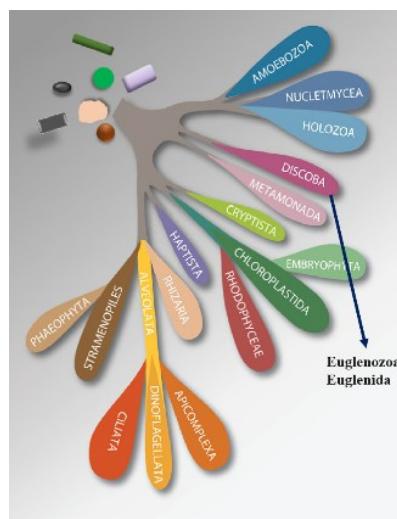


Fig. 7.1. Esquema de la ubicación de los Euglenozoa dentro del clado Discoba.
Adaptado de Adl et al. (2019).

Dentro de este grupo se reconocen tres subclases:

- **Euglenea** (Bütschli, 1884 em. Busse & Preisfeld, 2002), fototróficos con plástidos de origen secundario, algunos secundariamente osmotróficos, la mayoría nadadores. Ejemplos: *Euglena*, *Eutreptia*, *Lepocinclis*, *Phacus*, *Trachelomonas*, *Strombomonas*.
- **Aphagea** (Cavalier-Smith, 1993 em. Simpson, 1997), osmotróficos, sin aparato fotosensor ni plástidos; uno o dos flagelos emergentes, sin aparato de ingestión. Ejemplos: *Distigma*, *Rhabdomonas*.
- **Heteronematina** (Leedale, 1967) con aparato de ingestión para fagotrofia; sin plástidos, la mayoría transita sobre superficies. Ejemplos: *Anisonema*, *Entosiphon*, *Peranema*, *Petalomonas*.

Su vida transcurre en ambientes acuáticos o con cierto nivel de humedad, con salinidades que oscilan desde agua dulce hasta hipersalina. Son móviles, existiendo un solo género sésil, *Colacium*. Los primeros se desplazan en toda la columna de agua, habiendo planctónicos y bentónicos. Su gran diversidad ecológica hace posible que ocupen un amplio rango de condiciones, aún aquellas muy desfavorables para la vida.

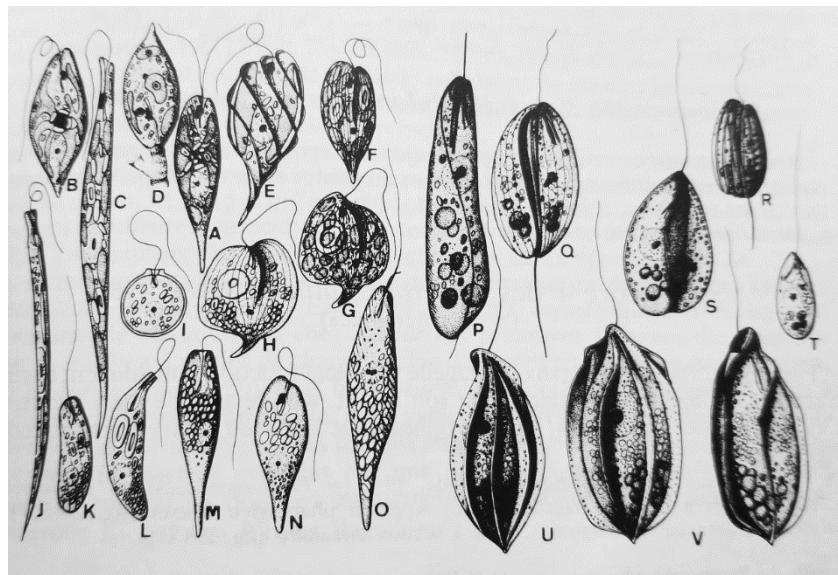


Fig. 7.2. Ejemplos de Euglenideos. A la izquierda, especies autótrofas y osmótrofas; a la derecha, fagótrofas. **A:** *Eutreptia viridis*, **B:** *Euglena stellata*, **C:** *Lepocinclis acus*, **D:** *Colacium mucrunatum*, **E:** *Monomorphina pyrum*, **F:** *Phacus caudata*, **G:** *Phacus curvicauda*, **H:** *Hialophacus ocellatus*, **I:** *Trachelomonas hialina*, **J:** *Cyclidiopsis acus*, **K:** *Rhabdomonas costata*, **L:** *Menoidium bibacillatum*, **M:** *Astacia klebsii*, **N:** *Astacia halli*, **O:** *Distigma proteus*, **P:** *Peranema trichophorum*, **Q:** *Anisonema costatum*, **R:** *Enthosiphon sulcatum*, **S:** *Petalomonas steinii*, **T:** *Scytononas pusilla*, **U:** *Calycimonas physaloides*, **V:** *Petalomonas hovasei* de frente y de perfil. Adaptado de Puytorac et al. (1987).

Se han descripto más de 3.000 especies, la gran mayoría fotoautótrofas, pero otras carecen de cloroplastos. Estas últimas también son muy diversas, pero más raras de encontrar, difíciles de estudiar, en su mayoría marinas, ambiente donde el grupo ha sido muy poco investigado.

A pesar de las diferencias nutricionales, son un grupo bien definido, caracterizado principalmente por poseer por debajo de la membrana celular, una película compleja formada por bandas proteicas, tener β -1,3-glucano como producto de reserva, una criptomitosis particular y un bastón paraflagelar asociado al axonema (Leedale, 1967).

Morfología celular y ultraestructura

La forma celular en los diversos géneros es muy variable, la mayoría va de ahuesada a cilíndrica. El género tipo es *Euglena* y en su esquema general, se pueden visualizar la mayoría de los componentes celulares.

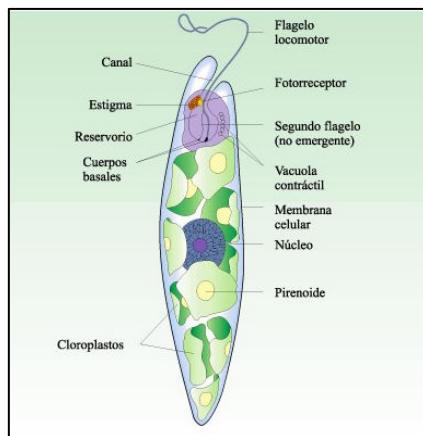


Fig. 7.3. Esquema general de una célula del género *Euglena*. Tomado de https://mail.colegiolaaesperanza.com/libros_digitales/curtis/libro/c28c.htm

En el córtex de un euglenoideo se puede distinguir:

- el glucocálix y la membrana plasmática;
- la película, un estrato proteico subyacente a la membrana, formada por una sucesión de bandas separadas por surcos más o menos marcados, dispuestos longitudinal o helicoidalmente;
- microtúbulos longitudinales en número variable, de ubicación precisa (en la cima o en el límite de cada banda);
- un conjunto de fibras transversales de unión;
- vesículas de retículo endoplasmático y bandas de la red mitocondrial;
- mucocistos o tricocistos.

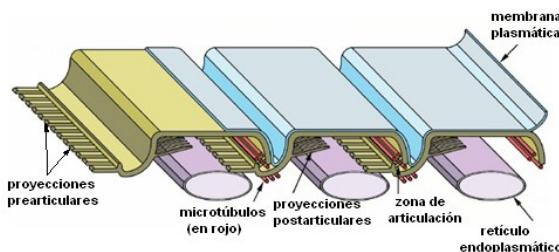


Fig. 7.4. Esquema general del córtex de un euglenoideo. Adaptado de Leander et al. (2007).

Las bandas nacen en el reservorio y llegan hasta el extremo caudal. En secciones transversales, observadas con microscopía electrónica de transmisión (MET), muestran un contorno sigmoide (Leander y Farmer, 2001), variando mucho en cuanto al grosor, forma, número y ubicación de microtúbulos. Su número es constante para una especie y se reparten en forma semiconservativa entre las dos células hijas en la división. El retículo endoplasmático es muy abundante bajo la película, alrededor del reservorio, existen cisternas que siguen el trayecto de las bandas y numerosos dictiosomas dispersos en la célula. La película puede ser gruesa en las células rígidas o delgada en las muy contráctiles caracterizadas por presentar el llamado “movimiento euglenoideo”, conocido antiguamente como “metabolia”.

Dentro de los géneros *Phacus*, *Lepocinclus* y *Euglena*, existen especies que tienen la película ornamentada con verrugas o denticulaciones dispuestas en hileras a lo largo de algunas bandas películares bajo microscopio óptico, que al ser observadas con microscopía electrónica de barrido (MEB) muestran una estructura muy compleja. Ellas están formadas por una gran proporción de hidróxido férrico y sales de manganeso, dependiendo su desarrollo de la disponibilidad de estos minerales.

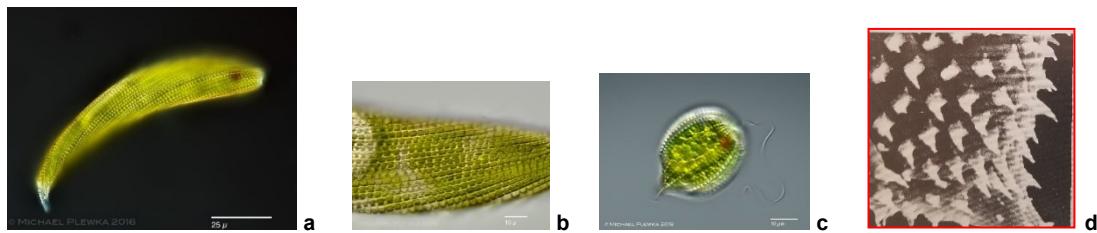


Fig. 7.5. a. *Lepocinclis spirogyroides*, b. Detalle de la ornamentación,

c. *Phacus monilatus* var. *Suecicus*

https://www.plingfactory.de/Science/Atlas/Kennkarten%20Algen/01_e-algae/Euglenophyceae/e-source/Lepocinclis_spirogyroides.html y [Phacus monilatus.html](https://www.plingfactory.de/Science/Atlas/Kennkarten%20Algen/01_e-algae/Euglenophyceae/e-source/Phacus_monilatus.html))

d. Fotografía MEB de *P. horridus* tomada de Conforti y Tell (1989).

Lórica

En los géneros *Trachelomonas* y *Strombomonas*, la célula está rodeada por una matriz extracelular llamada **lórica**, lisa o con distintos tipos de ornamentos, como espinas puntuaciones, verrugas o papillas. Anteriormente posee un poro por donde sale el flagelo, el que puede estar rodeado de un espesamiento anular o presentar un cuello bien desarrollado. En el extremo posterior, pueden ser redondeadas o poseer una cola. Sus formas son variadas, globulares, ovoides, trapezoidales o irregulares. Su coloración varía desde incoloras, marrones, rojizas o amarillentas. Para su formación, la célula secreta una capa de mucílago, que posteriormente es mineralizada. La microarquitectura es similar en ambos géneros (Dunlap *et al.*, 1986). Hierro, manganeso son los principales componentes en *Trachelomonas*, y el silicio lo es en *Strombomonas* (Conforti *et al.*, 1994).



Fig. 7.6. a, *Trachelomonas cingulata*; b, *Strombomonas maxima*.

Adaptadas de Ciugulea y Triemer (2010).

Este último género fue creado por Deflandre (1930), a partir de un conjunto de especies anteriormente consideradas *Trachelomonas*, el cual fue tomado siempre como un taxón dudoso dada que su definición nunca fue clara, cuestionándose por mucho tiempo su validez.

Con el estudio de Brosnan *et al.* (2005), se constataron importantes diferencias en el proceso de formación de sus lóricas y en su ultraestructura, con lo que se fundamentó claramente tratarlos como entidades separadas.

En ambos géneros se observó como primer paso en la construcción de las lóricas, la secreción de una red de mucílago asociada a la película. Luego se forma una capa secundaria por excreción de más mucílago. El desarrollo completo consta de varias capas, cuyo número y grosor depende de las especies; los espacios de la red se cierran gradualmente hasta crear la lórica madura, quedando sólo algunos abiertos que darán lugar a los futuros poros.

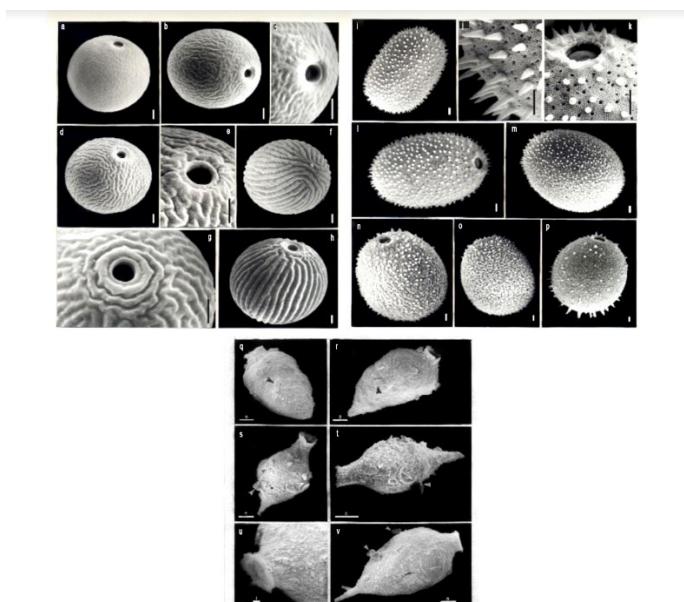


Fig. 7.7. Diversidad de lóricas de *Trachelomonas* y *Strombomonas* observadas con MEB.
a. *T. rugulosa* var. *rugulosa* fo. *steinii*, **b, c.** *T. rugulosa* var. *meandrina*, **d, h.** *T. rugulosa* var. *parallelia*,
i, j. *T. lacustris* var. *lacustris*, **k, l.** *T. lacustris* var. *ovalis*, **m, o.** *T. oviformis* var. *oviformis*, **l.** *T. oviformis*
var. *duplex*, **p.** *T. armata*. Escalas: 2 μ m (Conforti, 2010). **q, r.** *S. jaculata*, **s, t.** *S. fluviatilis*,
u, v. *S. napiformis* var. *brevicollis* (Conforti, 2009).

Reservorio

La región anterior de la célula presenta una depresión formada por una región tubular, el canal, abierto por un poro al exterior y una cámara piriforme llamada **reservorio**. La película reviste su interior y la diferenciación de bandas y estrías se va perdiendo hasta ser totalmente lisa en su fondo. Microtúbulos dispuestos en forma circular y longitudinal sugieren que el canal puede contraerse y controlar el acceso o salida hacia o desde el reservorio. Es un sitio de intensa actividad, en el que se produce el vaciamiento de la vacuola contráctil y la exocitosis del sistema de Golgi. En su interior están insertos los flagelos y, según los géneros, es el área de localización del **estigma**, la vacuola contráctil y las **agujas faríngeas**.

Vacuola contráctil

Está ubicada en el borde ventral del reservorio, hacia el cual descarga su contenido, mostrando un aspecto semejante en los distintos géneros. Ella se origina por la progresiva unión de pequeñas vesículas de distintos tamaños y estructuras. El citoplasma que la rodea se supone es una zona de segregación, involucrando retención de solutos y secreción de agua con materiales de desechos hacia su interior, por lo que su función sería retener sustancias esenciales a pesar de estar bombeando constantemente grandes cantidades de líquido (el equivalente al total del volumen celular en pocos minutos).

Flagelos y estigma

En el fondo del reservorio se insertan los flagelos, que son los principales orgánulos locomotores de los euglenoideos. Normalmente son dos, aunque en *Eutreptiella pomquetensis* se han observado cuatro. Si son dos, son diferentes y en la mayoría sólo uno emerge del canal, el locomotor de largo variable, menor, igual o mayor que la longitud celular. El otro es extremadamente corto, por lo que las células parecen poseer uno solo. En algunos géneros como *Distigma*, el segundo emerge del canal, pero participa poco de la locomoción; en otros casos como *Entosiphon* y *Anisonema*, es recurrente y se arrastra sobre el sustrato.

La estructura flagelar no difiere del esquema clásico y las particularidades se encuentran sobre todo en la zona de transición, las raíces flagelares y por la presencia de mastigonemas.

Los flagelos son hinchados en su base y esta zona que corresponde a la de transición, en corte transversal, muestra una estructura maciza, electrodensa al observarla con microscopía electrónica de transmisión. La membrana flagelar está dilatada, el axonema tiene posición excéntrica y es acompañado por el bastón paraflagelar, formado por material fibrilar proteico que se une a los dos microtúbulos centrales.

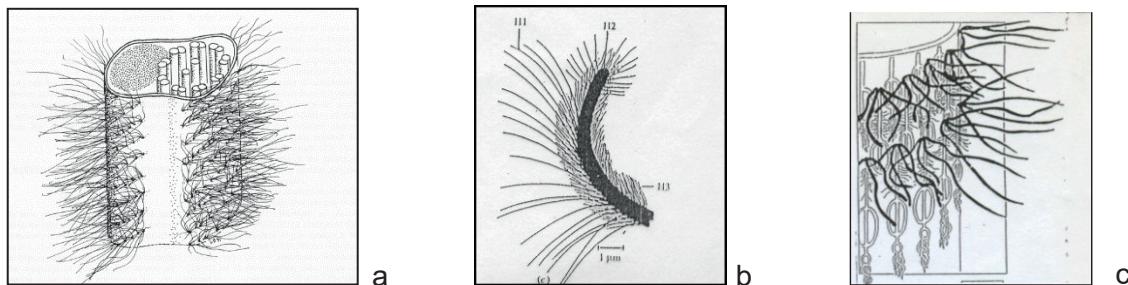


Fig. 7.8. a. Posible arreglo de los mastigonemas a lo largo de la superficie flagelar (según Bouck et al., 1990), b-c. Esquemas de la cobertura filamentosa de los flagelos (según Bouck, 1982).

La superficie del flagelo está tapizada por microfilamentos de 2 a 3 μm de longitud, dispuestos de manera helicoidal; se trata de un tipo particular de mastigonemas, extremadamente finos comparados con los de otros flagelados y por estar compuestos por xilosa. Ellos presentan sobre la membrana flagelar, un conjunto de proyecciones más cortas adheridas a la punta de bastones ornamentados, que forman una especie de fieltro (Fig. 7.8b-c), dispuestos en espiral, con sus ejes longitudinales paralelos al eje flagelar. Cerca de la base del flagelo emergente se ubica un abultamiento llamado cuerpo paraxial o paraflagelar, el fotorreceptor (Walne et al., 1998), que contiene una proteína fotosensible, la rodopsina (Evangelista et al., 2003) y una adenil ciclase fotoactiva (Iseki et al., 2002).

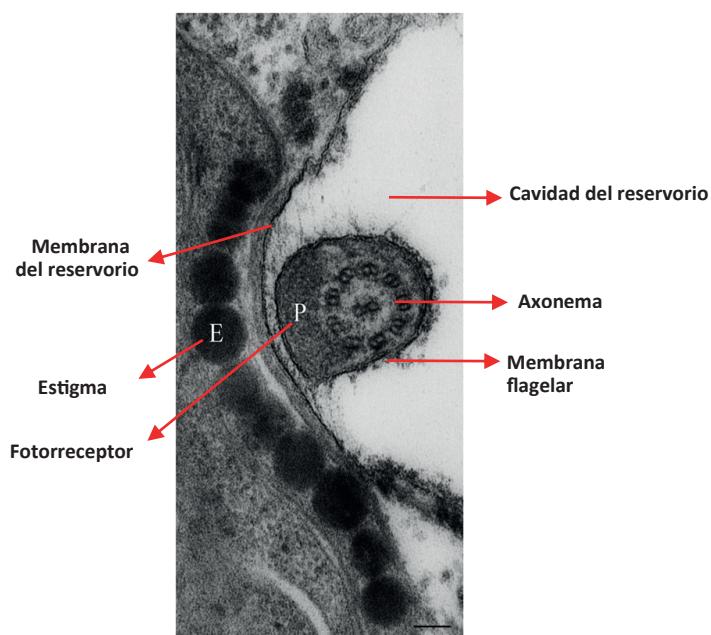


Fig. 7.9. Fotografía de microscopía electrónica de transmisión del corte transversal del reservorio.
Adaptada de Barsanti et al. (2012).

En la zona anterior de los pigmentados y en algunos incoloros, adyacente al fotorreceptor y por fuera del cloroplasto, se observa el estigma rojo anaranjado, formado por glóbulos de carotenoides, en número y tamaño variable, cada uno rodeado por una membrana, pero no todo

el conjunto. Este junto al fotorreceptor, forman un sistema “fotorreceptor - fotorrespuesta”, capaz de detectar la dirección, intensidad y calidad de luz ambiental.

Mitocondrias

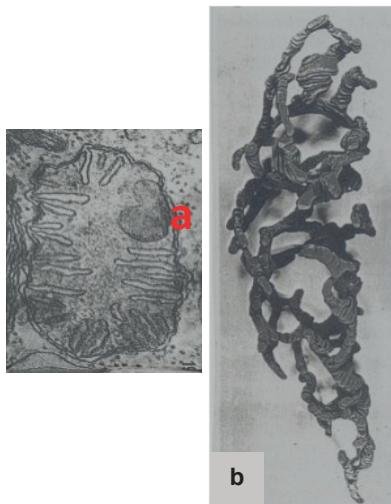


Fig. 7.10. a, fotografía MET de corte mitocondrial de *E. gracilis*; b, reconstrucción tridimensional de su red mitocondrial. Adaptadas de Leedale (1967).

Las mitocondrias presentan crestas aplanadas, discoides u ovoides, constrictas en su base. En *Euglena gracilis* se observó, en secciones seriadas con microscopía electrónica de transmisión, una red mitocondrial que se ramifica a través de la célula, denominada condrioma o mitocondrión. Esta es una estructura tridimensional de 0,4-0,6 μm de espesor, que ocupa 6% de su volumen, crece y se divide con la célula. En corte presenta la membrana externa fuertemente ondulada y las crestas características del grupo. Su aspecto en células vivas sugiere que existe también un retículo en otras especies, aunque no han sido estudiadas.

Cloroplastos

Cerca de un tercio de los euglenoideos tienen cloroplastos de origen secundario a partir de un proceso de endosimbiosis con un alga clorofícea. Presentan tres membranas y tilacoides apilados de a tres, clorofila a y b, β caroteno y xantofilas (neoxantina, diadinoxantina, diatoxantina). Se ubican axial o parietalmente, con variedad de número, tamaño y morfología, características de importante valor sistemático en algunos géneros. Pueden presentar numerosos cloroplastos discoides, de 2 a 5 μm en diámetro, alargados o en forma de escudos de 5-10 μm de diámetro, laminares, 5-10 x 5-20 μm , con borde liso, lobado o finamente disectado. Los acintados pueden irradiar desde el centro celular en disposición estrellada y, a su vez, sus lóbulos pueden alcanzar la superficie celular formando un patrón espiralado. Por último, mediante microscopios óptico y confocal, se observó que especies de *Monomorphina* presentan un único cloroplasto, parietal o orbicular (Kosmala *et al.*, 2007).

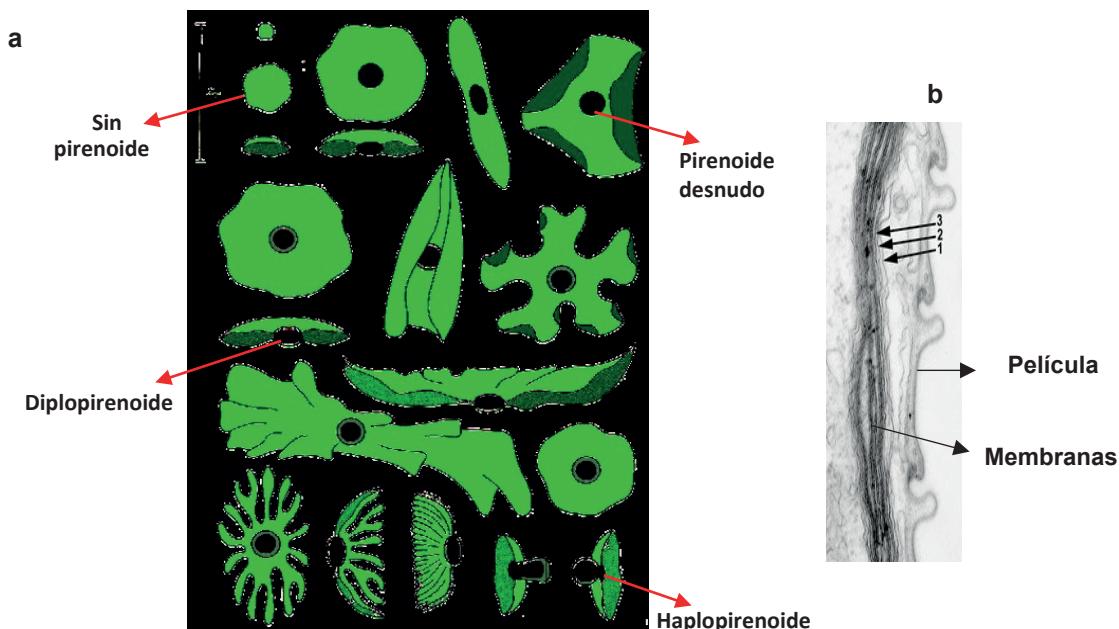


Fig. 7.11. a, tipos de cloroplastos y pirenoide (adaptado de Leedale, 1967),

b, fotografía MET de las tres membranas de los cloroplastos (adaptada de una microfotografía publicada en página web del Euglenoid Project, <http://lifesci.rutgers.edu/~triemer/index.htm>)

Los cloroplastos pueden tener o no pirenoide, a excepción de las especies de *Lepocinclis*, *Phacus* y *Discoplastis*, que nunca los poseen. Se trata de regiones del estroma finas granulares, proteicas, con altos niveles de RuBisCO (ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxygenasa), la enzima principal en la fijación del dióxido de carbono y pueden ser de tres tipos (Fig. 7.10):

Desnudos, sin cuerpos de paramilon que los rodeen.

Haplopirenoides, salientes sobre la cara interna de los plástidos, recubiertos por una calota de paramilon.

Diplopirenoides, salientes sobre las dos caras de los plástidos, recubiertos de cada lado por una calota de paramilon.

La forma, número y ubicación de los cloroplastos, así como la presencia y tipo del pirenoide, tuvo un papel muy importante en la taxonomía del grupo. Actualmente, con la gran cantidad de secuencias disponibles, filogenias moleculares, se ha clarificado las relaciones entre los taxones, lo que ayudó a determinar cuáles caracteres morfológicos resultan más útiles para la identificación con microscopio óptico (Ciugulea y Triemer, 2010).

El ADN plastidial se presenta como finas madejas de pequeños gránulos, que se extienden a través de todo el cloroplasto. La composición de sus bases es bastante distinta que la del ADN nuclear, lo que indica su origen diferente.

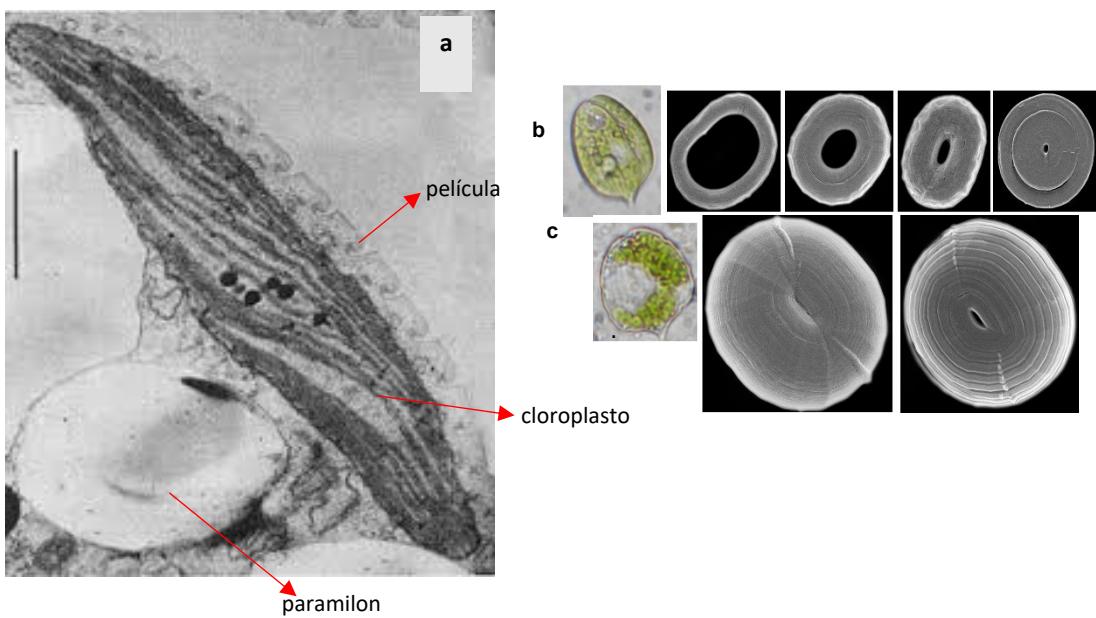


Fig. 7.12. a. Corte MET de *E. gracilis* (adaptado de Tolivia, 2014), b-c. *Phacus brachykentron*, aspecto general de la célula con MO y de los granos de paramilon estudiados con MEB, antes (b) y después (c) de ser cultivados con exceso de materia orgánica. Tomadas de Nannavecchia et al. (2014).

Sustancia de reserva

Estos protistas almacenan paramilon, un polímero glucósido con enlaces de tipo β_{1-3} entre sus monosacáridos, dispuesto en gránulos extraplastidiales. Están rodeados por una membrana distingible sólo con microscopía electrónica de barrido y presentan fibras transversales concéntricas (Kiss et al., 1987). En la célula se ven como cuerpos refringentes en forma de granos, placas, anillos, eslabones, bastones y pueden estar a uno o ambos lados por fuera del cloroplasto rodeando el pirenoide. Los cuerpos libres pueden ser pequeños y numerosos, o muy grandes y pocos. En este último caso, además de los muy desarrollados, por lo general en la célula hay otros más pequeños. Por mucho tiempo, teniendo en cuenta su forma y número, se emplearon como carácter sistemático, pero fue comprobado que su morfología y cantidad, varían mucho en función de las condiciones ambientales, en particular con el contenido de materia orgánica existente, por lo que su utilidad como tal quedó desacreditada (Conforti, 1998; Bauer et al., 2012; Nannavecchia et al., 2014; Conforti et al., 2017).

Mucocistos

Estos orgánulos, también llamados cuerpos mucíferos, están rodeados por una sola membrana, se ubican debajo de la película y forman parte del sistema vacuolar. Se disponen paralelamente a las bandas peliculares, son esféricos o ahusados, y se ven fácilmente bajo microscopio óptico al teñirlos con rojo neutro. Su membrana se une a la de la célula en el momento de la descarga de su mucopolisacárido, a través de pequeños poros de la película que se forman en ese momento. Su secreción es utilizada para la formación de quistes, los pedúnculos de *Colacium*, las lóricas de *Trachelomonas* y *Strombomonas*, los ornamentos de las películas y la lubricación del movimiento celular.

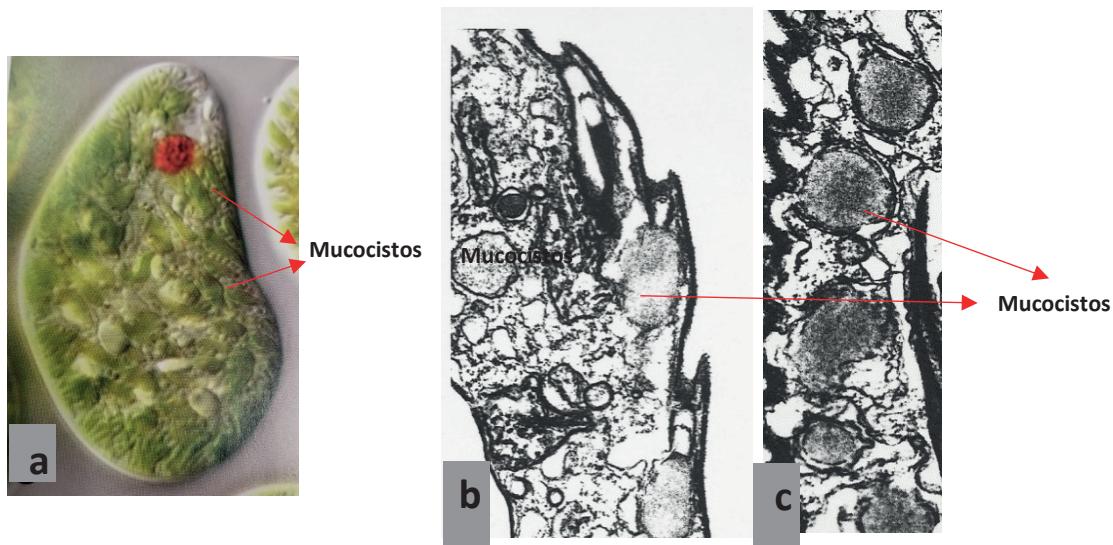


Fig. 7.13. a, fotografía MO de *E. splendens* (adaptada de Ciugulea y Triemer, 2010); b-c, fotografías MET de mucocistos de *Peranema trichophorum*. Adaptadas de Hilenski y Walne (1983).

Nemadesmas

En heterótrofos, como Petalomonadinos y Peraneminos, se observa próximo al reservorio el aparato faríngeo u órgano vestibular formado por las agujas faríngeas o nemadesmas, integradas por microtúbulos, que tienen un importante papel en la ingestión y digestión de las presas. En *Entosiphon* existe una estructura más compleja llamada sifón. Su célula es ovoide comprimida lateralmente y trunca anteriormente, con una depresión apical por donde salen dos flagelos, dirigidos uno hacia adelante y el otro hacia atrás. En el centro de la depresión emerge el sifón con forma de U, formado por tres nemadesmas triangulares. En su interior hay elementos citoplasmáticos -en especial vesículas- y anteriormente presenta una estructura a modo de tapa, con la que puede cerrar su conexión externa. Tanto las agujas faríngeas como el sifón pueden ser protruidas y utilizarse para la captura de presas.

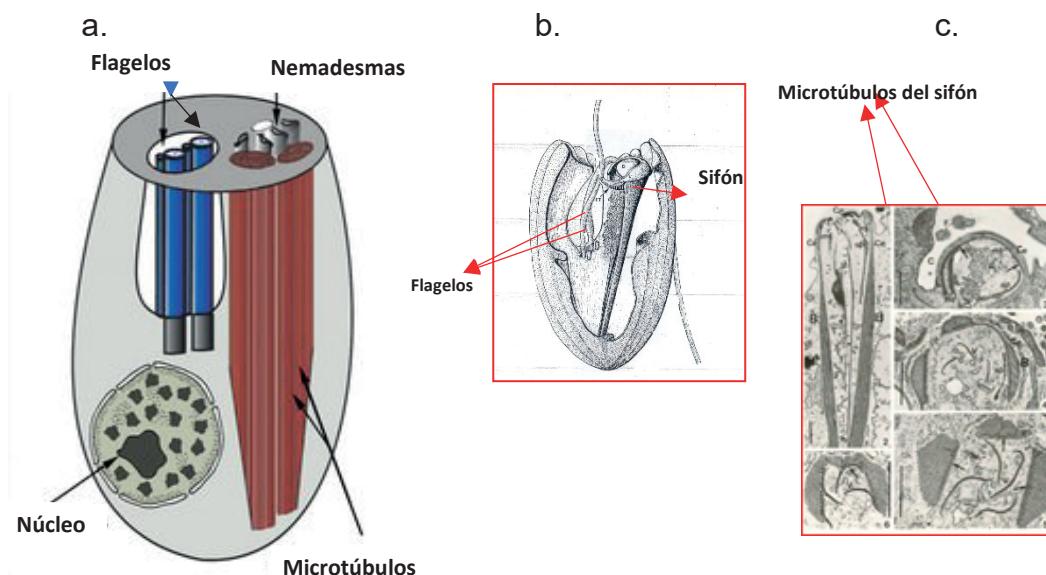


Fig. 7.14. a. Esquema del aparato faríngeo de *Entosiphon* (adaptado de Leander et al., 2007), b-c. *Entosiphon sulcatum*, esquema general de la célula; fotografías MET con detalles de la estructura del sifón. Adaptadas de Triemer y Fritz (1987).

Núcleo

Los euglenoideos tienen un único núcleo grande, central o subcentral, ovoide o alargado, con un enorme cariosoma o endosoma, diferenciado del nucleolo en su persistencia y tipo de división en mitosis, su retención de ARN y no estar aparentemente asociado a cromosomas particulares. Los cromosomas pueden ser simples o dobles, granulares o filamentosos. En interfase forman una masa rodeando el endosoma. Los cariotipos se estudiaron en unas pocas formas verdes y en *Astacia*, en general hay numerosos cromosomas pequeños, muchos carecen de unidades cromosómicas discretas, variando su número de 15 a 177.

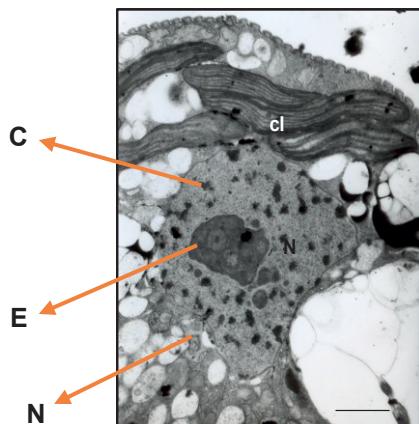


Fig. 7.15. Fotografía MET de *Euglena gracilis*. N: núcleo, E: endosoma, C: cromosoma.
Modificado de Rocchetta et al. (2007).

Reproducción

La reproducción sexual no fue registrada en euglenoideos, sino que se dividen asexualmente por mitosis seguida de citocinesis. Este proceso tiene características particulares, la mitosis es cerrada o criptomitosis, en ella no se pierde la membrana nuclear, poseen un huso intranuclear casi invisible, no forman placa ecuatorial metafásica, los gránulos de cromatina no se mueven en masa como en una anafase típica, sino que cada gránulo se dirige autónomo hacia los polos nucleares donde se encuentran los flagelos replicados.

La primera señal del inicio de la mitosis, es la migración del núcleo desde su posición de interfase hacia la zona apical para ubicarse posterior al reservorio. Durante la profase los cromosomas no muestran signos de estrechamiento ni de replicación en pares de cromátidas y permanecen alrededor del endosoma que se alarga en el sentido del eje de división. Las cromátidas aparecen como barras curvas o en forma de U, sin constricciones que parezcan centrómeros. Tanto sus movimientos en anafase, como su separación y segregación son vacilantes, mientras algunas alcanzan los polos otras quedan en el ecuador.

La citocinesis es longitudinal, como en todos los flagelados, comenzando en el extremo anterior en el plano perpendicular al determinado por las cinétidas. El canal y reservorio se ensanchan, se dividen por un septo mediano, y en su interior se diferencian dos cinetosomas flagelados y dos desnudos. De existir un aparato faríngeo, este también se replica.

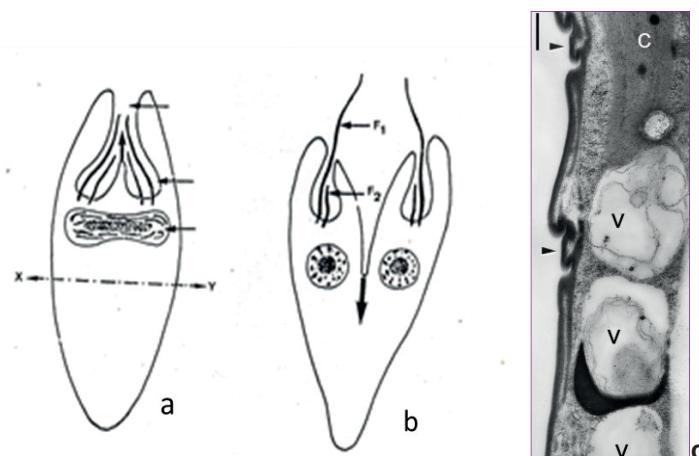


Fig. 7.16. a y b. Esquemas de la división de *Euglena*; adaptados de Leedale (1967).

c. Fotografía MET

de *Lepocinclis acus* donde las puntas de flecha señalan las bandas películares nuevas entre las viejas.

V: vacuolas, C: cloroplasto; tomado de Conforti et al. (2017).

El núcleo se alarga transversalmente, se constriñe dando dos núcleos hijos y también se duplican el resto de los orgánulos. Junto con estos fenómenos, esta división tiene dos características especiales, una es la necesidad de replicar los componentes de la película antes que ella ocurra y otra es el mecanismo de separación de las bandas durante este proceso. Antes de la citocinesis, el número de bandas películares se duplica, se forman nuevas dentro de las articulaciones de las maduras. Estas áreas se ensanchan por aporte de material membranoso originado en la zona del reservorio, generándose otras bandas a partir de proteínas provenientes del epiplasma. La ubicación de los nuevos elementos parece estar dirigida por los microtúbulos longitudinales. Cada célula hija, por lo general, hereda igual número de bandas que la célula madre de un modo semiconservativo.

La presencia de la película también determina que la separación de las nuevas células sea muy particular. El surco de escisión se forma en el ápice celular, entre una banda madre (madura) y una hija (recién generada) en dos lados de la célula, heredando cada célula hija igual número de bandas madres e hijas, intercalándose unas con las otras (Leander et al., 2007).

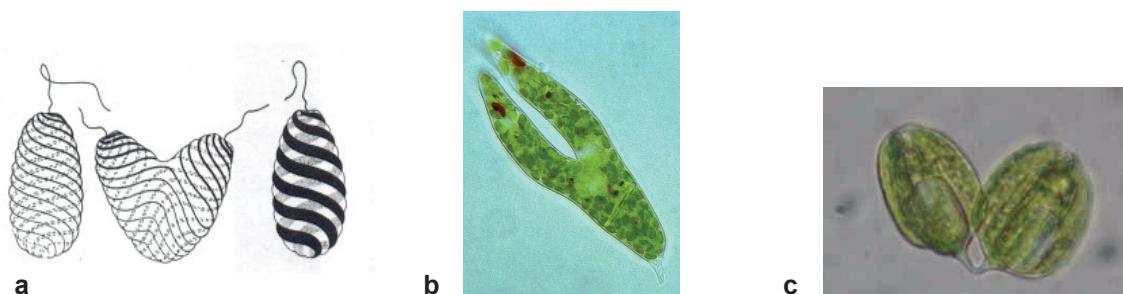


Fig. 7.17. a, esquemas de *Euglena* dividiéndose (tomado de Bouck, 1982);

b-c, fotografías MO de *Euglena* sp. en división

(<http://zoologíageneral.com.ar/datos/TEORICOS/SRM2017/REPRODUCCION.pdf>)

y de *Phacus orbicularis* (material propio VC).

Los núcleos de diferentes individuos de una especie pueden tener distinta cantidad de ADN. En ellos es muy común la amitosis, o sea la división del núcleo sin que lo haga la célula, sin la aparición, orientación y división de cromosomas individuales. La célula binucleada puede seguir dividiéndose mitóticamente, los dos núcleos se pueden dividir simultáneamente, o darse divisiones anormales, resultando células con un núcleo y medio y otras con tres y medio. Ellas son viables y su progenie retiene los caracteres de la especie, a pesar de tener más o menos material cromosómico, lo que sugiere que estas especies presentan un alto grado de poliploidía. Este proceso puede darse como respuesta a condiciones desfavorables. El género *Euglena* se considera poliploide, pero especies de *Phacus* pueden ser diploides.

Ecología

Existen muy pocos estudios sobre aspectos ecológicos de euglenoideos y la mayoría de ellos se refieren al género *Euglena*. En los trabajos en general se habla de aspectos taxonómicos o ultraestructurales y mucho menos de las condiciones en que ellos se desarrollan. La falta del conocimiento ecológico de estos organismos se basaría en:

- la confusión que existe en la validez de ciertas especies;
- escasos registros de numerosos taxones;
- falta de observaciones ecológicas detalladas, incluyendo frecuencia de aparición;
- muy pocos estudios de laboratorio.

Si bien la ecología se basa en estudios de campo, estos se pueden reforzar por otros de laboratorio, para los que se necesita contar con cultivos. Pocas especies fueron cultivadas axénicamente, una de ellas es *Euglena gracilis*, de la que se saben todos sus requerimientos, pero transportar éstos a la naturaleza u a otros taxones es altamente cuestionable, dado que no cualquier trabajo de laboratorio puede considerar todas las combinaciones existentes en el campo.

Hábitats

Los euglenoideos viven en diversos ambientes de agua dulce, salobres o marinos, aunque algunos dulceacuícolas están adaptados a algunos grados de salinidad, entre los que podemos nombrar a *E. obtusa* y *E. variabilis*. Ellos habitan ambientes muy diferentes, aguas ácidas o alcalinas, viven en el plancton de lagos, lagunas, charcos, embalses, ríos, lagos de montaña, sobre bancos de fango en la zona de marea. La mayoría elige aguas ricas en materia orgánica, en especial con compuestos ferrosos y sales de amonio, con baja tensión de oxígeno, donde cohabitan con criptomonadidos y volvocales. Numerosas especies de *Euglena* son anaeróbicas facultativas. *Peranema* y *Entosiphon* nadan frecuentemente en la interfase fondo-agua, donde por lo general hay poco oxígeno.

La mayoría de las formas dulceacuícolas viven en aguas tranquilas, estanques, charcos, esteros, lagos y ríos de poca corriente. Muchas exhiben gran tolerancia a variaciones de pH, salinidad, luz/oscuridad, temperatura, radioactividad y varias formas de contaminación.

Son cosmopolitas, muchos de los géneros y especies tienen distribución mundial y pueden existir en ambientes muy extremos. Es difícil indicar algún hábitat como específico para el grupo, aunque comúnmente se los describen como típicos de aguas poco profundas ricas en materia orgánica (lagos poluídicos, plantas de tratamiento, lagunas, charcos ricos en restos vegetales o animales, etc.); de hecho, la mayoría viven en estos ambientes. Este patrón refleja su dependencia nutricional con las bacterias, ellos requieren sus productos metabólicos, las vitaminas B₁ y B₁₂; varios de los fototróficos y osmotróficos son acetato-dependientes, o utilizan como fuentes de carbono los ácidos grasos de cadena corta que ellas excretan. Estas conductas, indicarían que más que la materia orgánica disuelta en sí misma, su desarrollo se favorece por los metabolitos bacterianos que proliferan en estos ambientes, mientras que los fagótrofos las utilizan directamente como alimento.

Muchos sobreviven varias semanas a la desecación formando quistes al rodearse con una capa mucilaginosa externa, como *E. viridis*, *E. sociabilis*, *E. pisciformis* y *E. proxima*. Cuando se inunda o llueve, y el fondo se hace fluido otra vez, dejan sus envolturas, se estiran, mueven su flagelo y se alejan tanto como pueden. Otros soportan encerrados dentro del lodo húmedo como *E. deses*, *E. mutabilis*, *E. geniculata* y *E. obtusa*. Algunas especies de *Euglena* pueden, en ocasiones, formar capas verdes sobre grandes áreas cuando estas se secan y sus quistes pueden ser dispersados por el viento, por lo que se las llaman aerófilas, entre las que se encuentran *E. klebsii*, *E. intermedia* y *E. deses*.

Los fondos arcillosos, en general, favorecen la presencia de euglenoideos, con tal que estos permanezcan largo tiempo sin disturbios. *Eutreptia viridis* forma cubiertas verdes sobre bancos de fango en estuarios de ríos, soportando los cambios de salinidad del agua.

Otros, al estar expuestos a intensidades de luz muy altas, protegen su clorofila cubriendo sus cloroplastos con un pigmento rojo, la astaxantina, como lo hace *E. sanguinea* (Fig. 7.18). Si su densidad es alta en un cuerpo de agua, éste se colorea de rojo, lo que desaparece al bajar la intensidad de la luz, la célula se torna verde y el pigmento rojo se concentra en el centro celular. Esta especie puede producir una toxina muy potente, la euglenoficina, capaz de provocar la mortandad de peces (Zimba *et al.*, 2010), sustancia que mostró ser citotóxica para células cancerígenas en estudios de laboratorio (Cabang *et al.*, 2017).



Fig. 7.18. a, fotografía MO de *Euglena sanguinea* (<https://www.mikroskopie-forum.de/index.php?topic=9267.0>); b, floración de *E. sanguinea* en estanque en J. C. Paz, provincia de Buenos Aires. Material propio (VC).

La amplia distribución de este grupo parece reflejar su relativa indiferencia a la mayoría de las variables ambientales. Muchos trabajos confirman la insensibilidad de varias especies a los metales pesados (entre otros, Rocchetta *et al.*, 2003, 2006, 2007; Khatiwada *et al.*, 2020).

Otras especies son sorprendentemente tolerantes a pH extremos de 3 a 9. *E. obtusa* puede soportar aguas desde salobres a dulces. *E. mutabilis* se especializa en colonizar ambientes muy ácidos, creciendo con un óptimo de pH 3, pero toleran pH 1, por lo que es dominante en drenajes de minas de carbón y cuerpos de agua muy ácidos, como el río Agrio, Neuquén, Argentina (Pedrozo *et al.*, 2010) y el río Tinto, Huelva, España (Aguilera, 2013).

Factores abióticos y contaminación

Como se antedijo, la presencia de alto contenido de materia orgánica disuelta en general acompaña el buen desarrollo de este grupo (Lackey, 1968; Munawar, 1972; Conforti, 1991; Reynolds *et al.*, 2002; Rosowski, 2003; Wolowski y Hindák, 2004, Padulles *et al.*, 2017). Se sabe también que, en cuerpos poluídos por excrementos y orina de ganado, existen grandes

poblaciones de diferentes especies de *Euglena*, *Trachelomonas*, *Cryptoglena* y *Phacus*, junto a volvocales. Igual situación se da en desagües domésticos, pero sólo después de un desarrollo bacteriano considerable. Ellos eligen la polución animal a los desagües domésticos, quizás por la diferente naturaleza de la materia fecal animal, que contiene gran cantidad de celulosa y sus derivados, mientras que los otros poseen menos material nitrogenado.

Euglena gracilis se encuentra con frecuencia en plantas de tratamiento biológico de desechos cítricos. También se hallaron euglenoideos y volvocales en piletas con residuos de conservas vegetales, donde *E. pisciformis* era la especie dominante, así como también lo era en desagües de la industria de papel y de pulpa molida.

Bioindicación

Dados los particulares ambientes en que vive este grupo, se los considera buenos indicadores de altos contenidos de materia orgánica (Sládecek, 1973), especialmente asociados a elevados niveles de amonio (Alves-da-Silva *et al.*, 2008). Estos forman parte de dos de los grupos funcionales creados por Reynolds *et al.* (2002), el w₁ que incluye pequeños cuerpos de agua orgánicos con alta DBO y el w₂ donde a *Trachelomonas* se lo considera un género que vive en el fondo de lagos mesotróficos poco profundos.

En un estudio realizado en el río Matanza, Buenos Aires, Argentina (Conforti *et al.*, 1995), el cual presentaba un alto grado de contaminación, se pudo comprobar que los euglenoideos eran el grupo dominante del fitoplancton y mostraban alteraciones morfológicas importantes, las que se pensaron debidas al alto contenido de materia orgánica del agua. Esta suposición -que fue corroborada en bioensayos *in vitro* hechos con cepas aisladas del río- mostraron cambios estructurales, basados principalmente en el aumento, en volumen y número, de los cuerpos de paramilon (Nannavecchia *et al.*, 2014; Conforti *et al.*, 2017). Las alteraciones llegaron al extremo de provocar la lisis celular, quedando libres en el medio de cultivo numerosos granos de paramilon, coincidente con lo observado en el agua del río.

Los cambios celulares se observaron rápido, dentro de las 48 horas de ser expuestos a altas concentraciones de materia orgánica, lo que implicaría qué de darse estas condiciones en la Naturaleza, rápidamente afectarán a los euglenoideos del lugar. Esto permite sugerir que la presencia de enormes cuerpos de paramilon o la deformación celular en muestras naturales, se pueden considerar como un buen indicador de esa condición ambiental.

Posición taxonómica

Euglenozoa es un *phylum* monofilético formado por las clases Euglenida, Diplonema, Kinetoplastida y Symbiontida (Burki, 2014) y sus clados tienen un buen soporte en base a datos morfológicos y moleculares (Simpson *et al.*, 2004).

Este grupo está bien definido, aunque sus relaciones con otros protistas aún son un tanto inciertas. Su estructura celular, en especial la presencia de crestas mitocondriales discoides y los análisis filogenéticos multigénicos sugieren que están cercanos a Heterolobosea, una clase representada por amebas, ameboflagelados y flagelados heterotróficos, siendo ambos linajes miembros del supergrupo Excavata (Grant y Katz, 2014).

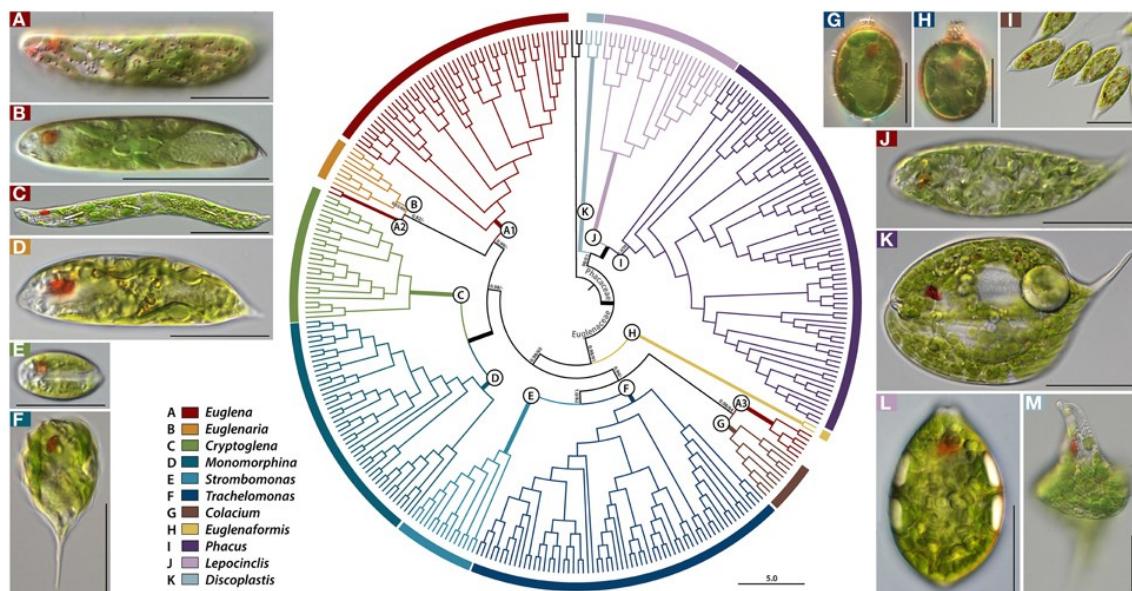
Problemas existentes con respecto a su ubicación sistemática

Hace más de 300 años, van Leeuwenhoek (1674) describió lo que hoy se conoce como *Euglena viridis* y desde entonces la sistemática del grupo enfrentó numerosos cambios. Las primeras clasificaciones se basaban en caracteres morfológicos (Stein, 1878; Klebs, 1883, Bütschli, 1883-1887; Lemmermann, 1913, entre otros), siendo los usados en esos tiempos numerosos, si bien luego muchos de ellos se descartaron por su variabilidad con los factores

externos. La taxonomía hasta finales del siglo XX básicamente seguía la contribución de Leedale (1967), teniendo en cuenta el tipo de nutrición, número y tipo de cloroplastos, número y largo del flagelo y grado de la rigidez celular. A pesar del cúmulo de datos morfológicos obtenidos en los últimos años de los trabajos con microscopía óptica, electrónica de barrido y transmisión, la taxonomía no sufrió grandes cambios. Recién se logró un gran avance en el conocimiento del grupo con estudios sobre su filogenia y evolución morfológica, resultando importante la aplicación de métodos moleculares en los que no se necesitan cultivos (Bennett y Triemer, 2012; Lax y Simpson, 2013; Lukomska-Kowalczyk *et al.*, 2015), con los que se avanzó en el conocimiento de su biodiversidad a nivel taxonómico o comunitario (Giraffa y Neviani, 2001).

Numerosos estudios genómicos (plastidial, mitocondrial y nuclear) generaron importantes evidencias sobre su evolución. Nuevos géneros y especies se describieron en varios trabajos, especialmente dentro de los pigmentados, basándose en análisis uni o multigénicos, entre los que es posible nombrar los de Brosnan *et al.* (2003), Marin *et al.* (2003), Brosnan *et al.* (2005), Triemer *et al.* (2006), Kosmala *et al.* (2007), Linton *et al.* (2010), Bennett y Triemer (2012) y Kim *et al.* (2015).

Euglenaceae: *Colacium*, *Cryptoglena*, *Euglena*, *Euglenaformis*, *Euglenaria*, *Monomorphina*, *Strombomonas*, y *Trachelomonas*.



Caracteres principales utilizados en su taxonomía

Para determinar un euglenoideo es necesario tener en cuenta:

- Célula; rígida o deformable, forma (especialmente grado de aplanamiento) y tamaño.
- Película lisa u ornamentada.
- Flagelo; número por célula, longitud, emergente o no del reservorio.
- Estigma; presente o ausente.
- Cloroplastos; si los hay, número, forma, ubicación, tamaño.
- Pirenoides; si existen, de qué tipo son.
- Paramilon; posición, número y forma.
- Mucocistos; forma y distribución (para observarlos es necesario teñirlos con rojo neutro).
- Núcleo; forma y tamaño, posición, número de nucleolos.
- Si son loricados, dimensiones de la lórica, forma, color, tipo de ornamentación, presencia o ausencia de cuello, presencia o ausencia de cola. En general es necesario hacer observaciones con microscopio electrónico de barrido.

- Aparato de ingestión; presente o ausente.
 - Tipo de nutrición; fototrófica, fagotrófica u osmotrófica.
 - Lugar donde fue encontrado; cuerpos lénticos, marinos; vida libre, epífitos, etc.
- Esta enumeración variará su orden de importancia según los géneros en estudio.

Problemas de identificación

En general no resulta fácil la determinación de las especies presentes en una muestra ambiental. Ellos tienen pequeño tamaño, requieren ser vistas con microscopio óptico y en muchos casos electrónico. Las especies deformables no soportan las fijaciones, ya que se redondean y pierden su forma original. Para observar muchos caracteres, en general es necesario analizar material vivo y moviéndose, lo que no siempre es posible. Existen muy pocas claves de identificación regionales y las ilustraciones de los libros o trabajos a veces no son claras. No se cuenta con preparaciones definitivas como en otros grupos.

Diversidad y distribución en ambientes acuáticos, con especial referencia a aquellos de la región Neotropical

Actualmente este conocimiento es muy escaso. Los datos de distribución de los euglenoideos publicados a nivel mundial, en general reflejan más la existencia de especialistas en este grupo en determinados lugares, que de los organismos en cuestión. Los métodos moleculares quizás nos permitan conocer mejor su diversidad, la que aún se subestima. Para lograr una mayor comprensión de las relaciones filogenéticas entre géneros y la validez de los datos morfológicos para delimitar las especies, es esencial ampliar el panorama actual aplicando múltiples enfoques, integrando diferentes tipos de datos, morfológicos, genéticos y ecológicos. La cantidad de secuencias obtenidas a partir de los trabajos de biología molecular resulta insuficiente en comparación con el número estimado de especies. Además, ellas provienen casi en su totalidad de organismos de Europa, Estados Unidos y unas pocas de China y Argentina, lo que limita la construcción de una filogenia más robusta para el grupo. Actualmente, falta información de materiales y/o clones del resto del mundo, en particular provenientes de zonas tropicales (Bicudo y Menezes, 2016).

Hoy día, en los estudios taxonómicos se continúa utilizando el concepto de especie morfológica, no hay otra manera de proceder, pero la pregunta a nivel mundial es: ¿vale la pena seguir describiendo nuevos taxones basándose únicamente en su morfología? Así como también, existe la duda sobre cuánto pueden contribuir los datos de biología molecular a la definición de nuevos taxones.

Mientras que se conocen numerosos trabajos sobre su biodiversidad para Asia, Europa y América del Norte (hemisferio norte), para América del Sur se ha publicado un inventario de los euglenoideos pigmentados argentinos (Tell y Conforti, 1986) y se han realizado trabajos florísticos y ultraestructurales sólo con materiales de cuerpos de agua dulce de Argentina, Brasil, Colombia, México, Venezuela y Uruguay.

Obtención de los materiales en el campo

Las muestras para estudiar euglenoideos se deben colectar con red para extracción de plancton confeccionada con una malla de 20 µm de poro. De cada lugar se deben extraer dos muestras, una se mantiene en vivo y la otra se fija con solución de formaldehído a 4%.

Métodos de conservación y observación en el laboratorio

Las muestras vivas se mantienen en el laboratorio, simplemente a luz y temperatura ambiente. Ellas se conservan bien, aproximadamente, por una semana. La observación en vivo, en medio líquido entre cubreobjetos y portaobjetos es sumamente importante, pues la mayoría de ellos colapsan o se deforman al ser fijados, además el material fresco permite analizar largo

y movimiento flagelar (que en general se desprende con la fijación), tipo de desplazamiento, rigidez o no de la película, forma y número de plástidos, etc.

Para un estudio más detallado de *Trachelomonas* mediante microscopio óptico y con el fin de disminuir las burbujas de aire dentro de las lóricas, se puede colocar una gota de muestra fijada sobre el portaobjetos, agregarle una gota de xilol y dejar secar al aire. Luego se agrega una gota de bálsamo de Canadá, un cubreobjetos y se seca a estufa a 60°C. Una vez bien distribuido el pegamento, se dejan enfriar y ya se pueden observar (Balech, 1944).

Si se desean realizar estudios con microscopio electrónico de barrido, el material fijado se lava con agua bidestilada, se filtra a través filtros Millipore (0,20 µm de poro), que se dejan secar al aire. Éstos se adhieren a los tacos del microscopio y se metalizan con oro paladio, quedando listos para ser observados.

Cultivo y crecimiento. Técnicas de cultivos. Requerimientos para el crecimiento

Para crecer euglenoideos se usa, en el caso de no desechar cultivos axénicos, el medio suelo-agua (Pringsheim, 1956) en tanto para los axénicos se utiliza el Cramer & Myers (Kempner, 1982) y el EGM (*Euglena gracilis* Medium, CCAP 2001). Para técnicas y requerimientos se recomiendan los textos de Andersen (2005), Richmond y Hu (2013).

Glosario

Aguja faríngea: ver **nemadesma**.

Axonema: estructura interna del flagelo, conformada por un par de microtúbulos centrales y nueve pares de microtúbulos periféricos.

Bastón paraflagelar o PAR: material fibrilar proteico ubicado lateralmente al axonema flagelar y que se une a los dos microtúbulos centrales.

Córtex: parte más externa de la célula, que comprende la membrana plasmática, la película, microtúbulos epiplásicos y **extrusomas**.

Criptomitosis: nombre que se le da a la división mitótica en la que no desaparece la membrana nuclear.

Cuerpo mucífero: ver **mucocisto**.

Cuerpo paraxial, paraflagelar (PFB) o fotorreceptor: abultamiento ubicado cerca de la base del flagelo emergente, que contiene una proteína fotosensible, la rodopsina y una adenil ciclase fotoactiva, con los que capta la intensidad del estímulo lumínico.

Endosoma: es cuerpo ubicado en el centro del núcleo de los euglenoideos que se diferencia del nucleolo en su persistencia y tipo de división en mitosis, su retención de ARN y por no estar aparentemente asociado a cromosomas particulares.

Epiplasma: capa proteica fibrilar o filamentosa.

Estigma: orgánulo formado por glóbulos de carotenoides, rojos anaranjados, en número y tamaño variable, cada uno rodeado por una membrana, pero no todo el conjunto. Su función es la de proteger a los pigmentos del fotorreceptor de las altas intensidades luminosas.

Extrusoma: orgánulo de descarga rápida, rodeado por una membrana simple, que se localiza en el córtex y se forma en el aparato de Golgi. Existen distintos tipos y la descarga ocurre ante estímulos químicos o mecánicos.

Fagotrófica: nutrición mediante fagocitosis y exocitosis; los organismos que se nutren de este modo se conocen como fagotrofos u holozoicos.

Flagelo: orgánulo cilíndrico que se origina en un cinetosoma o cuerpo basal y se proyecta desde la superficie celular, rodeado por una membrana plasmática. Internamente está recorrido por el **axonema** (ver).

Fotoautótrofo: organismo con capacidad de utilizar la luz solar como energía para fijar los nutrientes inorgánicos para ser usados por otros requerimientos orgánicos.

Lórica: cubierta extracelular, de naturaleza proteica o mucopolisacárida, mineralizada a posteriori.

Mastigonemas: proyecciones laterales del flagelo a manera de filamentos, las cuales también se encuentran cubiertas por la membrana plasmática de la célula.

Mucocisto: extrusoma cortical rodeado de membrana, en forma de saco o bastón, que contiene una estructura paracristalina que se extruye de forma amorfa, de consistencia mucoide. Involucrado en la formación de las paredes quísticas, lóricas, pedúnculos del género *Colacium* y en el movimiento euglenoideo.

Nemadesmas: agujas formadas por microtúbulos, localizadas próximas al reservorio, que tienen un importante papel en la captura, ingestión y digestión de las presas en euglenoides fagotróficos.

Osmotrófica: nutrición mediante transporte de solutos o pinocitosis; los organismos que se nutren de este modo se conocen como osmótrofos o saprozoicos.

Paramilon: polímero glucósido con enlaces de tipo β_{1-3} entre sus monosacáridos, dispuesto en gránulos extraplastidiales, que producen los euglenoides como sustancia de reserva.

Película: estrato proteico subyacente a la membrana plasmática (epiplasma), formado por una sucesión de bandas separadas por surcos más o menos marcados, dispuestos longitudinal o helicoidalmente, microtúbulos y cisternas del retículo endoplásmico.

Pirenoide: área densa, globular, angular o irregular que se observa en el cloroplasto de algas eucariotas. Se sitúan en el centro o en una proyección del cloroplasto y en la mayoría de los casos están rodeados por granos o vainas de sustancia de reserva.

Reservorio: cámara piriforme (con forma de pera) cuyo interior está revestido por la película, situada en la región anterior de la célula.

Tricocisto: extrusoma defensivo del córtex de euglenoides y otros protistas. Tiene forma de huso, con un extremo puntiagudo y un “cuerpo” cilíndrico que contiene material paracristalino de naturaleza proteica. Al descargarse, la matriz proteica se expande y presenta una estriación característica.

Referencias

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., et al. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66, 4-119. doi.org/10.1111/jeu.12691
- Aguilera, A. (2013). Eukaryotic organisms in extreme acidic environments, the Río Tinto case. *Life*, 3(3), 363-374. doi:10.3390/life3030363
- Alves-da-Silva, S. M., Juliano, V. B. & Ferraz, G. C. (2008). Euglenophyceae pigmentadas em lagoa ácida rasa, Parque Estadual de Itapuã, sul do Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 63(1), 15-36.
- Andersen, R. (2005). *Algal culturing techniques*. New York: Elsevier Academy Press.
- Balech, E. (1944). *Trachelomonas* de la Argentina. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, Buenos Aires, 41, 221-322.
- Barsanti, L., Evangelista, V., Passarelli, V., Frassanito, A. M. & Gualtieri, P. (2012). Fundamental questions and concepts about photoreception and the case of *Euglena gracilis*. *Integrative Biology*, 4(1), 22-36. doi.org/10.1039/c1ib00115a
- Bauer, D., Conforti, V., Ruiz, L. & Gómez, N. (2012). An in situ test to explore the responses of *Scenedesmus acutus* and *Lepocinclis acus* as indicators of the changes in water quality in lowland streams. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 77, 71-78. doi: 10.1016/j.ecoenv.2011.10.021
- Bennett, M. & Triemer, R. (2012). A new method for obtaining nuclear gene sequences from field samples and taxonomic revisions of the photosynthetic euglenoids *Lepocinclis* (*Euglena*) *helicoideus* and *Lepocinclis* (*Phacus*) *horridus* (Euglenophyta). *Journal of Phycology*, 48, 254-260. doi:10.1111/j.1529-8817.2011.01101.x

- Bicudo, C. & Menezes, M. (2016). Phylogeny and classification of Euglenophyceae: A brief review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 1-15. doi:10.3389/fevo.2016.00017
- Bouck, B. (1982). Flagella and cell surface. En D. E. Buetow (Ed.), *The biology of Euglena*, Vol. 3: *Physiology* (cap. 2, pp. 29-51). New York: Academy Press.
- Bouck, G. B., Rosiere, T. K. & Levasseur, P. J. (1990). *Euglena gracilis* a model for flagellar surface assembly, with reference to other cells that bear flagellar mastigonemes and scales. En R. A. Bloodgood (Ed.), *Ciliary and flagellar membranes* (cap. 3, pp. 65-90). Boston, MA: Springer. doi:10.1007/978-1-4613-0515-6_3
- Brosnan, S., Brown, P., Farmer, M. & Triemer, R. (2005). Morphological separation of the euglenoid genera *Trachelomonas* and *Strombomonas* (Euglenophyta) based on lorica development and posterior strip reduction. *Journal of Phycology*, 41, 590-605. doi: 10.1111/j.1529-8817.2005.00068.x
- Brosnan, S., Shin, W., Kjer, K. & Triemer, R. (2003). Phylogeny of the photosynthetic euglenophytes inferred from the nuclear SSU and partial LSU rDNA. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53, 1175-1186. doi:10.1099/ijss.0.02518-0
- Burki, F. (2014). The eukaryotic tree of life from a global phylogenomic perspective. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6(5), a016147. doi:10.1101/cshperspect.a016147
- Busse, I. & Preisfeld, A. (2003). Systematics of primary osmotrophic euglenids: A molecular approach to the phylogeny of *Distigma* and *Astasia* (Euglenozoa). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53, 617-624. doi:10.1099/ijss.0.02295-0
- Bütschli, O. (1883-1887). Mastigophora. En Brönn's *Klassen u. Ordnungen des Thierreichs* (pp. 617-1097). Leipzig: Winter's Verlag.
- Cabang A., De Mukhopadhyay, K., Meyers, S., Morris, J., Zimba, P. & Wargovich, M. (2017). Therapeutic effects of the euglenoid ichthyotoxin, euglenophycin, in colon cancer. *Oncotarget*, 8(61), 104347-104358. doi:10.18632/oncotarget.22238
- Cavalier-Smith, T. (1993). Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiology Reviews*, 47, 953-994. doi:10.1128/mr.57.4.953-994.1993
- Ciugulea, I. & Triemer, R. E. (2010). *A color atlas of photosynthetic euglenoids*. Michigan State Univ. Press, East Lansing.
- Conforti, V. (1991). Taxonomic study of the Euglenophyta of a highly polluted river of Argentina. *Nova Hedwigia*, 53(1-2), 73-98.
- Conforti, V. (1998). Morphological changes of Euglenophyta in response to organic enrichment. *Hydrobiologia*, 369/370, 277-285. doi:10.1023/A:1017049910481
- Conforti, V. (2009). Floristic and ultrastructural study of the genus *Strombomonas* (Euglenophyta) from New Jersey fresh waters. *Algological Studies*, 132, 1-20. doi:10.1127/1864-1318/2009/0132-0001
- Conforti, V. (2010). Ultrastructure of the lorica of *Trachelomonas* species (Euglenophyta) from New Jersey, U.S.A. *Algological Studies*, 135, 15-40. doi:10.1127/1864-1318/2010/0135-0015
- Conforti, V., Alberghina, J. & González-Urda, E. (1995). Structural changes and dynamics of phytoplankton community along a highly polluted river of Argentina (Matanza – Riachuelo). *Journal of Aquatic Ecosystem Health*, 4, 59-75. doi:10.1007/BF00043344
- Conforti, V., Ruiz, L. B. & Leonardi, P. I. (2017). Ultrastructural alterations in *Lepocinclis acus* (Euglenophyta) induced by medium with high organic matter content. *Frontiers in Ecology and Evolution*, Sec. *Phylogenetics, Phylogenomics, and Systematics*, 5, 1-8. doi:10.3389/fevo.2017.00141
- Conforti, V. & Tell, G. (1989). Ultrastructure of the pellicle and the envelope of some euglenoid flagellates from Argentina by means of S.E.M. *Nova Hedwigia* 48 (1-2), 187-206.
- Conforti, V., Walne, P. & Dunlap, J. (1994). Comparative ultrastructure and elemental compositions of envelopes of *Trachelomonas* and *Strombomonas* (Euglenophyta). *Acta Protozoologica*, 33, 71-78. <http://rcin.org.pl>
- Deflandre, G. (1930). *Strombomonas* nouveau genre d'Euglénacées (*Trachelomonas* Ehr. p.p.). *Archiv für Protistekundede*, 69(3), 551-614.

- Dunlap, J., Walne, P. & Kivic, P. (1986). Cytological and taxonomic studies of the Euglenales. II. Comparative microarchitecture and cytochemistry of envelopes of *Strombomonas* and *Trachelomonas*. *British Phycological Journal*, 21(4), 399-406. doi: 10.1080/00071618600650461.
- Evangelista, V., Passarelli, V., Barsanti, L. & Gualtieri, P. (2003). Fluorescence behavior of *Euglena* photoreceptor. *Photochemistry and Photobiology*, 78(1), 93-97. doi:10.1562/0031-8655(2003)078<0093:FBOEP>2.0.CO;2
- Giraffa, G. & Neviani, E. (2001). DNA-based, culture-independent strategies for evaluating microbial communities in food-associated ecosystems. *International Journal of Food Microbiology*, 67, 19-34. doi:10.1016/S0168-1605(01)00445-7
- Grant, J. & Katz, L. (2014). Phylogenomic study indicates widespread lateral gene transfer in *Entamoeba* and suggests a past intimate relationship with parabasalids. *Genome Biology and Evolution*, 6(9), 2350-2360. doi:10.1093/gbe/evu179
- Hilenski, L. & Walne, P. (1983). Ultrastructure of mucocysts in *Peranema trichophorum* (Euglenophyceae). *Journal of Protozoology*, 30(3), 491-496. doi:10.1111/j.1550-7408.1983.tb01410.x
- Iseki, M., Matsunaga, S., Murakami, A., Ohno, K., Shiga, K., Yoshida, K., et al. (2002). A blue-light-activated adenylyl cyclase mediates photoavoidance in *Euglena gracilis*. *Nature*, 415, 1047-1051. doi:10.1038/4151047a
- Kempner, E. (1982). Simulation and inhibition of the metabolism and growth of *Euglena gracilis*. En D. E. Buetow (Ed.), *The biology of Euglena*, Vol. 3: *Physiology* (cap. 6, pp. 197-252). New York: Academic Press.
- Khatiwada, B., Hasan, M., Sun, A., Kamath, K., Mirzaei, M., Sunna, A. & Nevalainen, H. (2020). Proteomic response of *Euglena gracilis* to heavy metal exposure - Identification of key proteins involved in heavy metal tolerance and accumulation. *Algal Research*, 45, 1-11. doi:10.1016/j.algal.2019.101764
- Kim, J. I., Linton, E. & Shin, W. (2015). Taxon-rich multigene phylogeny of the photosynthetic euglenoids (Euglenophyceae). *Frontiers in Ecology and Evolution*, Sec. *Phylogenetics, Phylogenomics, and Systematics*, 3(98), 1-11. doi:10.3389/fevo.2015.00098
- Kiss, G. (1987). In situ composites: blends of isotropic polymers and thermotropic liquid crystalline polymers. *Polymer Engineering & Science*, 27(6), 410-423. doi:10.1002/pen.760270606
- Klebs, G. (1883). Über die organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. *Untersuchung Botanischen Institut Tübingen*, 233-362.
- Kosmala S., Milanowski, R., Kwiatowski, J., Małgorzata P., Kwiatowski, J. & Zakrys, B. (2007). Phylogeny and systematics of the genus *Monomorphina* (Euglenaceae) based on morphological and molecular data. *Journal of Phycology*, 43(1), 171-185. doi:10.1111/j.1529-8817.2006.00298.x
- Lackey, J. B. (1968). Ecology of *Euglena*. En D. E. Buetow (Ed.), *The biology of Euglena*, Vol. 1: *General biology and ultrastructure* (pp. 27-44). New York: Academy Press.
- Lax, G. & Simpson, A. (2013). Combining molecular data with classical morphology for uncultured phagotrophic euglenids (Excavata): a single-cell approach. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 60, 615-625. doi:10.1111/jeu.12068
- Leander, B. S., Esson, H. & Breglia, S. (2007). Macroevolution of complex cytoskeletal systems in euglenids. *BioEssays*, 29(10), 987-1000. doi:10.1002/bies.20645
- Leander, B. S. & Farmer, M. A. (2001). Comparative morphology of the euglenoid pellicle. II. Diversity of the strip substructure. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 48, 204-219. doi:10.1111/j.1550-7408.2001.tb00304.x
- Leander, B. S., Triemer, R. E. & Farmer, M. A. (2001). Character evolution in heterotrophic euglenids. *European Journal of Protistology*, 37, 337-356. doi:10.1078/0932-4739-00842
- Leedale, G. F. (1967). *Euglenoid flagellates*. London: Prentice-Hall, Inc.
- Lemmermann, E. (1913). *Eugleninae*. En: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, 2, 115-174.
- Linton, E. W., Karnkowska-Ishikawa, A., Kim, J. I., Shin, W., Bennett, M. S., Kwiatowski, J., et al. (2010). Reconstructing euglenoid evolutionary relationships using three genes: nuclear SSU and

- LSU, and chloroplast SSU rDNA sequences and the description of *Euglenaria* gen. nov. (*Euglenophyta*). *Protist*, 161, 603-619. doi:10.1016/j.protis.2010.02.002
- Łukomska-Kowalczyk, M., Karnkowska, A., Milanowski's, R. & Łach, Ł. (2015). Delimiting species in the *Phacus longicauda* complex (Euglenida) through morphological and molecular analyses. *Journal of Phycology*, 51(6), 1147-1157. doi:10.1111/jpy.12352
- Marin, B., Palm, A., Klingberg, M. & Melkonian, M. (2003). Phylogeny and taxonomic revision of plastid-containing euglenophytes based on SSU rDNA sequence comparisons and synapomorphic signatures in the SSU rRNA secondary structure. *Protist*, 154(1), 99-145. doi: 10.1078/143446103764928521
- Munawar, M. (1972). Ecological studies of Euglenineae in certain polluted and unpolluted environments. *Hydrobiologia*, 39, 307-320.
- Nannavecchia, P., Tolivia, A. & Conforti, V. (2014). Ultrastructural alterations in *Phacus brachykentron* (Euglenophyta) due to excess of organic matter in the culture medium. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 101, 36-41. doi:10.1016/j.ecoenv.2013.12.007
- Padulles, M. L., Conforti, V., Nannavecchia, P. & O'Farrell, I. (2017). Impacto de la contaminación orgánica sobre el fitoplancton en un arroyo de la llanura pampeana. *Ecología Austral*, 27(3), 437-448. doi:10.25260/EA.17.27.3.0.579
- Pedrozo, F., Díaz, M., Temporetti, P., Baffico, G. & Beamud, S. (2010). Características limnológicas de un sistema ácido: Río Agrio-Lago Caviahue, Provincia del Neuquén, Argentina. *Ecología Austral*, 20(2), 173-184. Recuperado de https://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecología_Austral/article/view/1317
- Pringsheim, E. G. (1956). Contribution towards a monograph of the genus *Euglena*. *Nova Acta Leopoldina*, 18, 3-168.
- Puytorac, P., Grain, J. & Mignot, J. P. (1987). *Precis de Protistologie*. Paris, Francia: Boubée Ed.
- Reynolds, C., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24, 417-428. doi: 10.1093/plankt/24.5.417
- Richmond, A. & Hu, Q. (Eds.) (2013). *Handbook of microalgal culture: Applied phycology and biotechnology, Second edition*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Rocchetta, I., Leonardi, P., Amado-Filho, G., Ríos de Molina, M. C. & Conforti, V. (2007). Ultrastructure and X-ray microanalysis of *Euglena gracilis* (Euglenophyta) under chromium stress. *Phycologia*, 46(3), 300-306. doi:10.2216/06-49.1
- Rocchetta, I., Mazzuca, M., Conforti, V., Ruiz, L., Balzaretti, V & Ríos de Molina, M. (2006). Effect of chromium on the fatty acid composition of two strains of *Euglena gracilis*. *Environmental Pollution*, 141(2), 353-358. doi:10.1016/j.envpol.2005.08.035
- Rocchetta, I., Ruiz, L., Magaz, G. & Conforti, V. (2003). Effects of hexavalec in two strains of *Euglena gracilis*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 70(5), 1045-1051. doi: 10.1007/s00128-003-0088-z
- Rosowski, J. (2003). Photosynthetic euglenoids. En J. D. Wehr & R. G. Sheath (Eds.), *Freshwater algae of North America: Ecology and classification* (pp. 383-422). New York: Academic Press.
- Simpson, A. (1997). The identity and composition of the Euglenozoa. *Archiv für Protistenkunde*, 148, 318-328. doi:10.1016/s0003-9365(97)80012-7
- Simpson, A., Gill, E., Callahan, H., Litaker, R. & Roger, A. (2004). Early evolution within kinetoplastids (Euglenozoa), and the late emergence of trypanosomatids. *Protist*, 155, 407-422. doi:10.1078/1434461042650389
- Sládecek, V. (1973). System of water quality from biological point of view. *Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 7(1), 1-218.
- Stein, F. R. (1878). *Der Organismus der Infusionsthiere. III. Abt. der Organismus der Flagellaten*. Leipzig.
- Tell, G. & Conforti, V. (1986). *Euglenophyta pigmentadas de la Argentina*. Biblioteca Phycologica 75. Berlin, Stuttgart: J. Cramer.
- Tolivia, A. (2014). *Prospección biotecnológica de cultivos de Euglena gracilis (Euglenozoa)*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/collection/tesis/document/tesis_n5512_Tolivia

- Triemer, R. E. & Fritz, L. (1987). Structure and operation of the feeding apparatus in a colorless euglenoid, *Entosiphon sulcatum*. *The Journal of Protozoology*, 34(1), 39-47. doi:10.1111/j.1550-7408.1987.tb03129.x
- Triemer, R. E., Linton, E., Woongghi, S., Nudelman, A., Monfils, A., Bennett, M. & Brosnan, S. (2006). Phylogeny of the Euglenales based upon combined SSU and LSU rDNA sequence comparisons and description of *Discoplastis* gen. nov. (Euglenophyta). *Journal of Phycology*, 42, 731-740. doi:10.1111/j.1529-8817.2006.00219.x
- van Leeuwenhoek, A. (1674). The collected letters of Antoni van Leeuwenhoek, issued and annotated under the auspices of the Leeuwenhoek - Commission of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences. Amsterdam, 1939-present.
- Walne, P. L., Passarelli, V., Barsanti, L. & Gualtieri, P. (1998). Rhodopsin: A photopigment for phototaxis in *Euglena gracilis*. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 17(5), 559-574, doi:10.1080/07352689891304267
- Wolowski, K. & Hindák, F. (2004). Taxonomic and ultrastructure studies of *Trachelomonas Ehrenberg emend. Deflandre* (Euglenophyta) from Slovakia. *Nova Hedwigia*, 78(1-2), 179-207. doi:10.1127/0029-5035/2004/0078-0179
- Zimba, P., Moeller, P., Beauchesne, K., Lane, H. & Triemer, R. E. (2010). Identification of euglenophycin. A toxin found in certain euglenoids. *Toxicon*, 55, 100-104. doi:10.1016/j.toxicon.2009.07.004

CAPÍTULO 8

Choanoflagellata

Estela C. Lopretto

Los coanoflagelados son un grupo de protistas heterótrofos solitarios (con o sin pedúnculo) o coloniales, sésiles o nadadores; en el caso de las formas fijas, se adhieren tanto a sustratos inertes como a vegetación acuática. La morfología característica de las células coanoflageladas, presente en todas las especies, es un cuerpo celular ovoide a redondo con un flagelo apical rodeado por una coana o collar de microvellosidades; su nombre proviene del griego *choanos* = “embudo” y del latín *flagellum* = “látigo”.

Los coanoflagelados muestran una distribución mundial desde el Ártico hasta la Antártida, en agua dulce, marina y salobre, y también se han registrado como integrantes activos y autóctonos de comunidades edáficas (Geisen *et al.*, 2015; Grossmann *et al.*, 2016). En los hábitats acuáticos, donde prevalecen tanto en las comunidades pelágicas como bentónicas, desempeñan un papel esencial en la red alimentaria microbiana como filtradores altamente eficientes.

Los estudios filogenéticos indican que los coanoflagelados son los organismos vivos más cercanos a los metazoos, lo que lleva a centrarse en este grupo para reconstruir la historia de la multicelularidad y evolución animal.

Morfología celular y ultraestructura

El cuerpo celular es esférico a ligeramente oval, con tamaños que oscilan entre 2-10 µm y está rodeado por un glicocálix, capa de fibrillas finas presente en la superficie externa de la membrana celular que, cuando no hay otras cubiertas, hace que las células sean consideradas “desnudas” (Fig. 8.1B).

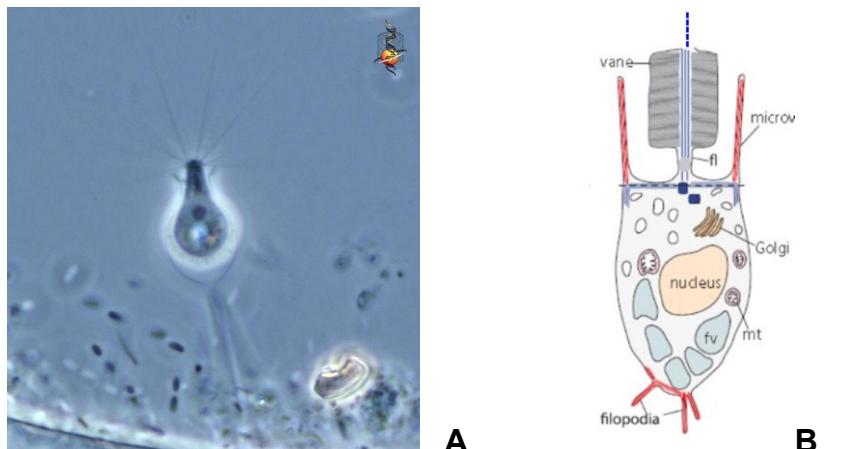


Fig. 8.1. A, imagen de *Choanoeca* sp., coanoflagelado marino tecado, con microscopía de contraste; © Sinauer Associates (2003).
B, diagrama en sección longitudinal de la ultraestructura de un coanoflagelado desnudo:
fl, flagelo; *fv*, vacuolas digestivas; *microv*, microvellosidad; *mt*, mitocondrias;
en azul, microtúbulos; en rojo, microfilamentos; con permiso de uso de
© Nicole King, tomada de Brunet y King (2017).

Además del glicocálix, la mayoría de los coanoflagelados solitarios tienen una teca compuesta por una estructura en forma de copa, de matraz o de tubo y un pedúnculo (Leadbeater, 2015; Richter y Nitsche, 2017). La teca está formada por una lámina de microfibrillas embebidas en una matriz amorfa; la composición de las microfibrillas pareciera ser del tipo de los carbohidratos. En aquellas especies con tecas en forma de copa (Fig. 8.1A) se ha comprobado que las microfibrillas del pedículo son continuas con las de la envoltura celular. La posesión de una teca asegura a los coanoflagelados tecados -que son frecuentes tanto en los ambientes marinos como dulceacuícolas- la sujeción a un sustrato y mejorar así el flujo de agua alrededor de la célula.

Un grupo de coanoflagelados exclusivamente marinos ha desarrollado una loriga, cubierta a modo de cesta o canasta trenzada que encierra la célula (Fig. 8.2); está constituida por costillas o varillas silíceas elaboradas en el interior de la célula a partir de la incorporación de dióxido de silicio amorfo del medio ambiente. Sirve no sólo para resistir las fuerzas de propulsión originadas por el flagelo, sino también para dirigir y mejorar el flujo de agua sobre el collar (Leadbeater, 2010; Asadzadeh *et al.*, 2019).

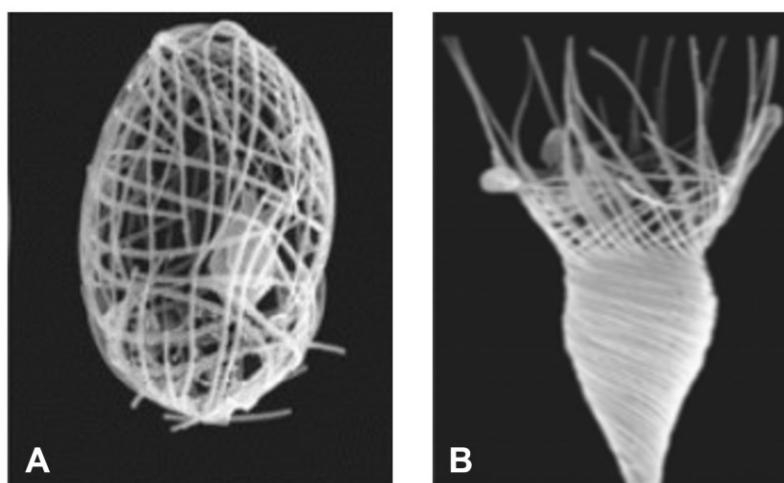


Fig. 8.2. Microfotografías con microscopio electrónico de barrido de coanoflagelados loricados.
A, *Savillea* sp. **B,** *Acanthoeca* sp. mostrando costillas helicoidales y espinas anteriores.
Modificadas de Leadbeater *et al.* (2009).

Las colonias, por su parte, pueden estar fijas por un pedúnculo generalmente largo, simple o ramificado, en tanto los individuos están sujetos por sus bases al extremo distal de dicho pedúnculo como se observa en *Codosiga* (= *Codonosiga*). En otros casos se trata de colonias esféricas, planctónicas (por ejemplo, *Sphaeroeca*), con individuos pedunculados dispuestos radialmente dentro de una masa gelatinosa común.

Los coanoflagelados cuentan con un solo flagelo en el extremo apical de la célula, rodeado por un collar de microvellosidades que contienen microfilamentos de actina agrupados y están conectadas unas con otras mediante filamentos mucosos que forman un retículo (Fig. 8.3D). El collar funciona como una red de captura; la alimentación se lleva a cabo atrayendo partículas hasta el exterior del collar mediante la corriente de alimentación generada por el flagelo y llevándolas hasta la superficie celular, donde son englobadas por pequeñas proyecciones de la membrana (Fig. 8.3C) en la zona de fagocitosis, situada en la base las microvellosidades. En ciertos géneros (por ejemplo, *Diplosiga*, *Salpingoeca*) se ha observado que la base del collar está rodeada por una extensión lamelar de la membrana celular llamada “falda” (Dayel y King, 2014) (Fig. 8.3A, B).

El flagelo a menudo muestra una malla fina (*vane* en idioma original) de filamentos entrelazados (Fig. 8.1B). Se trata de un par de expansiones filamentosas bilaterales -conocidas sólo en coanoflagelados y en los coanocitos de los poríferos- que se extiende desde la membrana plasmática del flagelo por aproximadamente dos tercios de su longitud (Brunet y King, 2017; Pinskey *et al.*, 2022). Debajo del flagelo, el cuerpo basal está sostenido por anillos y/o múltiples arcos de microtúbulos citoesqueléticos (corticales) que irradian en forma perpendicular al eje longitudinal de la célula (Leadbeater, 2015; Karpov, 2016; Laudon *et al.*, 2019). Al igual que la *vane* flagelar, esta organización parece exclusiva de los coanoflagelados y los coanocitos.

El núcleo es prominente y central. El complejo de Golgi, responsable de la producción de las varillas silíceas en los coanoflagelados loricados, se encuentra entre el núcleo y los cuerpos basal y parabasal (no flagelar). Las mitocondrias tienen crestas planas y se disponen alrededor del núcleo.

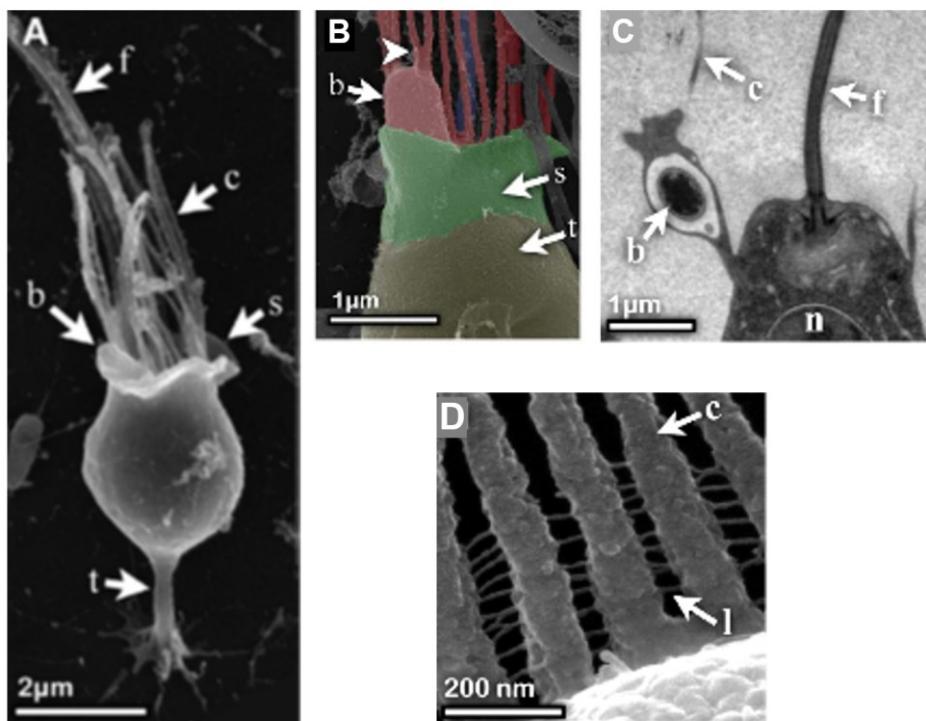


Fig. 8.3. *Salpingoeca rosetta*. A, célula tecada mostrando un bacterio (b) alojado entre el collar (c) y la falda (s). B, bacterio (b) después de la fagocitosis, pero antes de ser arrastrado hacia el interior de la célula; el bacterio está anidado dentro de las microvellosidades del collar y dos de ellas (indicadas por punta de flecha) se han fusionado sobre él; la imagen tiene colores falsos: el rojo para enfatizar la continuidad de la membrana de las microvellosidades con la membrana de la célula bacteriana, el verde brillante corresponde a la falda (s) y el verde oliva a la teca (t). C, bacterio (b) ingerido y encerrado en una proyección similar a una clava en el collar (c). D, enlaces (l) entre microvellosidades adyacentes en la base del collar (c).
 A-B, D: microfotografías con microscopio electrónico de barrido;
 C: microfotografía con microscopio electrónico de transmisión. f = flagelo, n = núcleo.
 Con permiso de uso de © Nicole King, tomadas de Dayel y King (2014).

La nutrición es fagótrofa y saprozoica, y el bacteriplancton que circula en el medio el alimento principal de los coanoflagelados. El flagelo late, provocando corrientes de agua, y las partículas quedan aglutinadas en los filamentos del collar (Fig. 8.3), deslizándose desde allí hacia el interior del protista. En la base de la coana se forman vacuolas digestivas que penetran en el citoplasma arrastradas por corrientes internas que van de arriba hacia abajo. La digestión es relativamente lenta y dentro del organismo se verifican fenómenos de ciclos. La egestión de las vacuolas se realiza en la porción del citoplasma limitada por el collar.

Muchos coanoflagelados -entre los que se cuentan células nadadoras y tecadas y colonias en forma de roseta como consignan Brunet y King (2017) y Ros-Rocher y Brunet (2023)- tienen filopodios en la base celular (Fig. 8.1B). Quizás uno de los comportamientos menos conocidos pero más intrigantes de los coanoflagelados es el “desplazamiento filopodial” (Fig. 8.4A) durante la transición de la forma nadadora a la tecada en el ciclo de vida de *Salpingoeca rosetta* (ver más detalles en el siguiente apartado) y en una especie de *Choanoeca*. Antes del asentamiento, los coanoflagelados extienden los filopodios que entran en contacto con alguna superficie y llevan a cabo una corta “caminata” mediada por la extensión dinámica y la retracción de los filopodios (cuyos mecanismos y regulación son poco conocidos). Una vez que la célula encuentra un lugar adecuado para el asentamiento, todos los filopodios confluyen y mantienen al coanoflagelado mientras secreta una matriz extracelular que forma la teca.

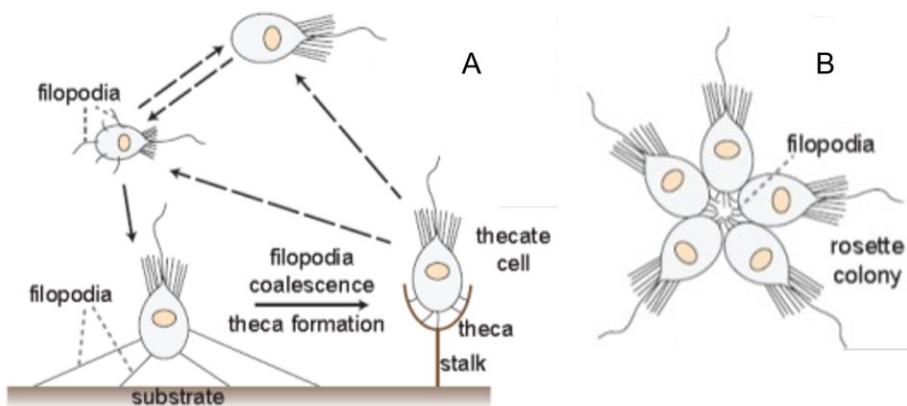


Fig. 8.4. Filopodios en *Salpingoeca rosetta*. A, desplazamiento filopodial durante la transición de la célula solitaria nadadora a la tecada. B, filopodios confluentes en una colonia en roseta.

Con permiso de uso de © Nicole King, modificadas de Brunet & King (2017).

Ciclos de vida

La reproducción es por fisión longitudinal y resulta más compleja en las especies con loriga (ver **Taxonomía**). El ciclo de vida de *Salpingoeca rosetta* se ha caracterizado más a fondo, con fases sexuales, asexuales y con al menos cinco tipos celulares morfológica y conductualmente diferenciados. Las células solitarias tecadas adheridas a un sustrato (Fig. 8.5St) pueden producir células nadadoras solitarias (Fig. 8.5Sn) o células nadadoras rápidas (Fig. 8.5Sr), ya sea como producto de la división celular como por abandono de la teca. Las células nadadoras solitarias se pueden dividir por completo y producir células hijas solitarias, o bien permanecer adheridas después de una citocinesis incompleta y originar tanto colonias en cadena como en roseta (Fig. 8.5Cc, Cr) (Dayel *et al.*, 2011; Fairclough *et al.*, 2013; Laudon *et al.*, 2019; Naumann y Burkhardt, 2019).

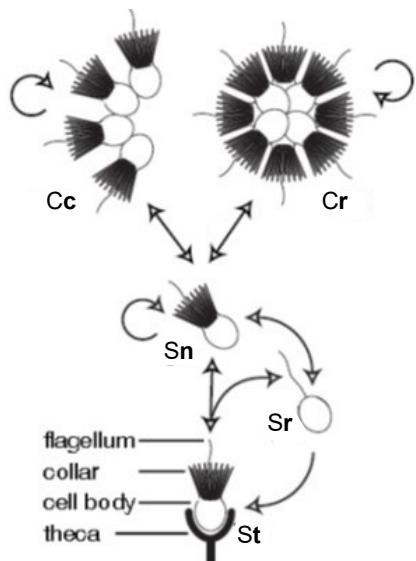


Fig. 8.5. Tipos celulares en el ciclo de vida de *Salpingoeca rosetta* (abreviaturas en el texto). Modificado de Fairclough et al. (2013).

Levin y King (2013) consideran que *Salpingoeca rosetta* tiene una fase sexual en su ciclo de vida. Concluyen que estos coanoflagelados pueden reproducirse asexualmente como haploides y diploides, que los niveles restringidos de nutrientes desencadenan la transición de haploide-a-diploide en tanto los enriquecidos hacen lo propio con la transición diploide-a-haploide (probable meiosis) y que los gametos flagelados masculinos y femeninos se fusionan durante las transiciones haploides a diploides (Fig. 8.6).

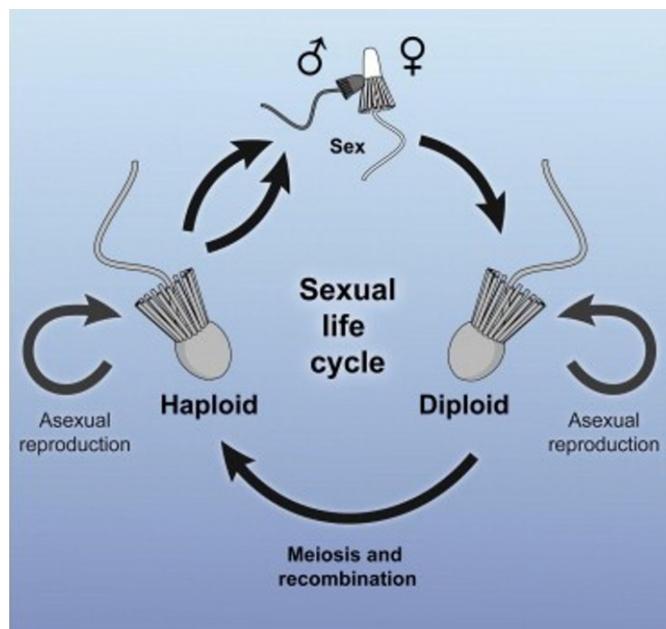


Fig. 8.6. Ciclo de vida de *Salpingoeca rosetta*. Tomado de Levin y King (2013).

Clasificación

Históricamente, la taxonomía de los coanoflagelados se ha basado en características morfológicas, en particular en el tipo de cubierta extracelular. Pero la naturaleza variable de tales cubiertas, así como el desarrollo de distintos tipos celulares y la producción de distintas morfologías coloniales ha dificultado conocer la evolución de los coanoflagelados. Los datos recientes de secuencias moleculares han refinado aquella taxonomía y sostienen un nuevo esquema (Carr *et al.*, 2008, 2017; Nitsche *et al.*, 2011; Richter y Nitsche, 2017; Adl *et al.*, 2019; Carr y Leadbeater, 2022) en el que se reconocen dos grupos principales.

Los Craspedida, con poco más de 200 especies descriptas, tienen una teca extracelular completamente orgánica que no se proyecta por encima del extremo anterior de la célula; con etapa vegetativa -por lo general sedentaria y pedunculada- y una breve etapa móvil para la dispersión. Están representados por los Salpingoecidae, cuyas células vegetativas son sedentarias y se adhieren a una superficie mediante un pedúnculo que se extiende desde la base de la cubierta orgánica; cuando sólo hay glicocálix la división celular es longitudinal *in situ*, pero en presencia de una teca es emergente e implica que la célula se convierte en ameboide y se divide por fuera de ella; las células hijas juveniles se dispersan como desnudas; bajo ciertas condiciones pueden desarrollarse colonias de células. Además del género tipo *Salpingoeca* y como parte de este grupo, en este capítulo se han mencionado *Choanoeca*, *Codosiga* (*Codonosiga* es su sinónimo junior), *Diplosiga*, *Monosiga*, *Proterospongia* (algunas de cuyas especies hoy corresponden a *Choanoeca*) y *Sphaeroeca*.

En las aguas continentales de nuestro país, ya sea en ambientes lóticos como lénicos, Seckt (1921) ha registrado especies de *Codosiga*, *Monosiga* y *Sphaeroeca* en Neuquén y Santa Cruz, en tanto el hallazgo de especies de *Diplosiga* corresponde al delta del Paraná. Los representantes específicos de *Salpingoeca*, por su parte, proceden de localidades sitas en Misiones, Corrientes, Entre Ríos y Buenos Aires (delta del Paraná), así como lagos de Neuquén, Río Negro, Chubut y Tierra del Fuego. En el Paraná Medio, utilizando técnicas de *metabarcoding* para caracterizar la diversidad molecular de eucariotas unicelulares, Arroyo *et al.* (2018) han detectado dos especies de *Salpingoeca* y una de *Codosiga*.

Los Acanthoecida (unas 150 especies), que son exclusivamente marinos y tienen loriga, se componen de dos subgrupos bien descriptos, que se distinguen por diferencias respecto de cómo las construyen: los Acanthoecidae (o nudiformes) y los Stephanoecidae (o tectiformes).

La loriga de los Acanthoecidae está formada por costillas dispuestas en dos capas, longitudinal externa y helicoidal interna; ocasionalmente sólo cuentan con una capa alrededor del cuerpo celular, en cuyo caso las costillas son helicoidales; células adultas loricadas sedentarias. La división celular es diagonal, lo que da por resultado que ambas células hijas queden orientadas hacia adelante; la célula hija (juvenil) superior es desnuda, móvil (condición "nudiforme") y mediante el flagelo nada lejos de la loriga parental hasta que se adhiere a una superficie y comienza la producción de sus propias varillas costales, las que se acumulan primero en haces verticales, para luego ensamblar la loriga siguiendo el patrón específico. El género tipo es *Acanthoeca* y en este capítulo se ha ilustrado también *Savillea*.

En los Stephanoecidae la loriga tiene costillas dispuestas en dos capas con las varillas más externas longitudinales; por lo general las varillas de la capa interna lo hacen en forma transversal, si bien en algunas especies la disposición es helicoidal. Durante el ciclo celular, aquellas varillas costales destinadas a la capa interna se depositan en primer lugar, seguidas por las de la capa exterior; las varillas se exocitan a través del extremo anterior de la célula y se acumulan en haces en la parte superior de la superficie interna del collar. En la división celular, la célula hija (juvenil) empuja en dirección a las varillas acumuladas, emergiendo de la loriga parental hacia atrás; una vez libre, construye de inmediato una nueva loriga sin atravesar por una etapa de dispersión nadadora, condición conocida como "tectiforme". El género tipo es *Stephanoeca*.

Consideraciones filogenéticas

Los coanoflagelados son morfológicamente similares a los coanocitos de las esponjas (Porifera) y, por lo tanto, se considera que representan las formas vivas más cercanas (“grupo hermano”) de los metazoos (King *et al.*, 2008). Ello impulsa la caracterización molecular de los coanoflagelados, mediante el análisis de genomas y transcriptomas, su comparación con los de animales y propuestas filogenéticas.

Hasta la fecha, se han secuenciado dos genomas de coanoflagelados, ambos craspedidos: *Monosiga brevicollis* (King *et al.*, 2008) y *Salpingoeca rosetta* (Fairclough *et al.*, 2013). El genoma de *M. brevicollis* contiene aproximadamente 9.200 genes, incluyendo una serie de genes que codifican dominios de adhesión celular específica de metazoos y proteínas de señalización.

Los estudios comparativos de ambos genomas de coanoflagelados con genomas de metazoos han demostrado su relevancia en la reconstrucción del origen de familias de proteínas.

Monosiga brevicollis contiene receptores (homólogos a los de metazoos) de tirosina quininas y cadherinas, dos familias de proteínas que no han sido observadas antes en organismos no-metazoos (King *et al.*, 2008). La actividad de la tirosina quinasa se requiere para la proliferación de *M. brevicollis*, en tanto dos cadherinas se localizan en los filamentos de actina de su coana al momento de capturar las presas (bacterios).

También las septinas y las proteínas reguladoras de la septina -que estabilizan los puentes intercelulares entre células vecinas en los metazoos- pueden regular la citocinesis incompleta durante el desarrollo de las colonias de *Salpingoeca rosetta* (Fairclough *et al.*, 2013).

Además, el estudio de los coanoflagelados ha comenzado a proporcionar pistas sobre el linaje de las proteínas sinápticas de los metazoos. Los coanoflagelados no tienen neuronas ni producen sinapsis, pero el genoma de *Monosiga brevicollis* codifica homólogos de proteínas sinápticas, incluyendo canales iónicos similares a los canales de sodio dependientes de potencial y las proteínas Homer de densidad postsináptica (Burkhardt *et al.*, 2014; Burkhardt, 2015; Colgren y Burkhardt, 2022).

En base a las innovaciones clave que podrían haber conducido a la evolución de la multicelularidad y la diferenciación celular, es que los coanoflagelados emergen como modelo de estudio celular y molecular. Por ello, además de los citados en este apartado, deben considerarse los aportes de Shalchian-Tabrizi *et al.* (2008), Richter y King (2013), Hoffmeyer y Burkhardt (2016), López-Escardó *et al.* (2019), Brunet y King (2020 en prensa), Koehl (2021), Booth y King (2022).

Agradecimiento

A la Dra. Nicole King (University of California, Berkeley) por dar su permiso para utilizar diagramas y microfotografías de sus publicaciones.

Glosario

Cadherina: molécula principal de la adhesión celular, necesaria para mantener la integridad de los tejidos animales.

Falda: estructura que rodea la base del collar de ciertos coanoflagelados tecados y que corresponde a una extensión de la membrana celular (no de la teca).

Filopodio: seudopodio fino y alargado, como un filamento hialino, que contiene microfilamentos de actina.

Glicocálix: cubierta mucoide que cubre la membrana plasmática de los coanoflagelados u otras células eucariotas.

Loriga: estructura en forma de cesta (o canasta) formada por costillas (o varillas) silíceas dispuestas en dos capas; las de la capa externa se disponen paralelas al eje longitudinal de la célula, en tanto las de la capa interna se orientan en forma transversal (= anular) o helicoidal.

Metabarcoding: técnicas que sirven para caracterizar la biodiversidad existente en una muestra a base de secuenciar algunos genes de ADN (los llamados códigos de barras) que identifican las especies presentes.

Proteínas Homer: proteínas de andamiaje en la densidad postsináptica donde facilitan la señalización sináptica.

Septinas: grupo de proteínas que pueden actuar como elementos citoesqueléticos y juegan un importante papel en la citocinesis.

Seudopodio: proyección citoplásrica temporal producida en forma activa por la célula, que no se extiende por adhesión.

Teca: estructura de cubierta formada por una lámina de microfibrillas embebidas en una matriz amorfa.

Tirosina quinasa: receptor celular asociado a una vía de señalización intracelular.

Transcriptoma: conjunto de todas las moléculas de ARN presentes en una célula o grupo de células en un momento determinado.

Referencias

- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., et al. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66, 4-119. doi:10.1111/jeu.12691
- Arroyo, A. S., López-Escardó, D., Kim, E., Ruiz-Trillo, I. & Najle, S. R. (2018). Novel diversity of deeply branching Holomycota and unicellular holozoans revealed by metabarcoding in Middle Paraná River, Argentina. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(99), 1-17. doi: 10.3389/fevo.2018.00099
- Asadzadeh, S. S., Nielsen, L. T., Andersen, A., Dölger, J., Kiørboe, T., Larsen, P. S., et al. (2019). Hydrodynamic functionality of the lorica in choanoflagellates. *Interface*, 16, 20180478. doi:10.1098/rsif.2018.0478
- Booth, D. S. & King, N. (2022). The history of *Salpingoeca rosetta* as a model for reconstructing animal origins. *Current Topics in Developmental Biology*, 147, 73-91. doi:10.1016/bs.ctdb.2022.01.001
- Brunet, T. & King, N. (2017). The origin of animal multicellularity and cell differentiation. *Developmental Cell*, 43, 124-140. doi:10.1016/j.devcel.2017.09.016
- Brunet, T. & King, N. (2020 en prensa). The single-celled ancestors of animals: a history of hypotheses. doi:10.20944/preprints202011.0302.v1
- Burkhardt, P. (2015). The origin and evolution of synaptic proteins – choanoflagellates lead the way. *Journal of Experimental Biology*, 218, 506-514. doi:10.1242/jeb.110247
- Burkhardt, P., Grønborg, M., McDonald, K., Sulur, T., Wang, Q. & King, N. (2014). Evolutionary insights into premetazoan functions of the neuronal protein Homer. *Molecular Biology and Evolution*, 31(9), 2342-2355. doi:10.1093/molbev/msu178
- Carr, M. & Leadbeater, B. S. C. (2022). Re-evaluating loricate choanoflagellate phylogenetics: Molecular evidence points to the paraphyly of tectiform species. *Protist*, 173, 125924. doi:10.1016/j.protis.2022.125924
- Carr, M., Leadbeater, B. S. C., Hassan, R., Nelson, M. & Baldauf, S. L. (2008). Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(43), 16641-16646. doi:10.1073/pnas.0801667105
- Carr, M., Richter, D. J., Fozouni, P., Smith, T. J., Jeuck, A., Leadbeater, B. S. C. & Nitsche, F. (2017). A six-gene phylogeny provides new insights into choanoflagellate evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 166-178. doi:10.1016/j.ympev.2016.10.011

- Colgren, J. & Burkhardt, P. (2022). The premetazoan ancestry of the synaptic toolkit and appearance of first neurons. *Essays in Biochemistry*, 66, 781-795. doi: 10.1042/EBC20220042
- Dayel, M. J., Alegado, R. A., Fairclough, S. R., Levin, T. C., Nichols, S. A., McDonald, K. & King, N. (2011). Cell differentiation and morphogenesis in the colony-forming choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Developmental Biology*, 357, 73-82. doi:10.1016/j.ydbio.2011.06.003
- Dayel, M. J. & King, N. (2014). Prey capture and phagocytosis in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *PLoS One*, 9(5), e95577. doi:10.1371/journal.pone.0095577
- Fairclough, S. R., Chen, Z., Kramer, E., Zeng, Q., Young, S., Robertson, H. M., et al. (2013). Premetazoan genome evolution and the regulation of cell differentiation in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Genome Biology*, 14(2), R15. doi:10.1186/gb-2013-14-2-r15
- Geisen, S., Tveit, A. T., Clark, I. M., Richter, A., Svenning, M. M., Bonkowski, M., et al. (2015). Metatranscriptomic census of active protists in soils. *The ISME Journal*, 9, 2178-2190. doi:10.1038/ismej.2015.30
- Grossmann, L., Jensen, M., Heider, D., Jost, S., Glücksmann, E., Hartikainen, H., et al. (2016). Protistan community analysis: key findings of a large-scale molecular sampling. *The ISME Journal*, 10, 2269-2279. doi:10.1038/ismej.2016.10
- Hoffmeyer, T. T. & Burkhardt, P. (2016). Choanoflagellate models – *Monosiga brevicollis* and *Salpingoeca rosetta*. *Current Opinion in Genetics & Development*, 39, 42-47. doi: 10.1016/j.gde.2016.05.016
- Karpov, S. A. (2016). Flagellar apparatus structure of choanoflagellates. *Cilia*, 5, 11. doi:10.1186/s13630-016-0033-5
- King, N., Westbrook, M. J., Young, S. L., Kuo, A., Abedin, M., Chapman, J., et al. (2008). The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans. *Nature*, 451(7180), 783-788. doi:10.1038/nature06617
- Koehl, M. A. R. (2021). Selective factors in the evolution of multicellularity in choanoflagellates. *Journal of Experimental Zoology B (Molecular and Developmental Evolution)*, 336, 315-326. doi:10.1002/jez.b.22941
- Laundon, D., Larson, B., McDonald, K., King, N. & Burkhardt, P. (2019). The architecture of cell differentiation in choanoflagellates and sponge choanocytes. *PLoS Biology*, 17, e3000226. doi:10.1371/journal.pbio.3000226
- Leadbeater, B. S. C. (2010). Choanoflagellate lorica construction and assembly: The tectiform condition. *Volkanus costatus* (= *Diplothecea costata*). *Protist*, 161, 160-176. doi: 10.1016/j.protis.2009.08.001
- Leadbeater, B. S. C. (2015). *The Choanoflagellates: Evolution, Biology and Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Leadbeater, B. S. C., Yu, Q-B., Kent, J. & Stekel, D. J. (2009). Three-dimensional images of choanoflagellate loricae. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 3-11. doi: 10.1098/rspb.2008.0844
- Levin, T. C. & King, N. (2013). Evidence for sex and recombination in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Current Biology*, 23, 2176-2180. doi:10.1016/j.cub.2013.08.061
- López-Escardó, D., Grau-Bové, X., Guillaumet-Adkins, A., Gut, M., Sieracki, M. E. & Ruiz-Trillo, I. (2019). Reconstruction of protein domain evolution using single-cell amplified genomes of uncultured choanoflagellates sheds light on the origin of animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374, 20190088. doi:10.1098/rstb.2019.0088
- Naumann, B. & Burkhardt, P. (2019). Spatial cell disparity in the colonial choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 7(231), 1-19. doi: 10.3389/fcell.2019.00231
- Nitsche, F., Carr, M., Arndt, H. & Leadbeater, B. S. C. (2011). Higher level taxonomy and molecular phylogenetics of the Choanoflagellatea. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 58: 452-462. doi:10.1111/j.1550-7408.2011.00572.x
- Pinskey, J. M., Lagisetty, A., Gui, L., Phan, N., Reetz, E., Tavakoli, A., et al. (2022). Three-dimensional flagella structures from animals' closest unicellular relatives, the choanoflagellates. *eLife*, 11, e78133. doi:10.7554/eLife.78133

- Richter, D. J. & King, N. (2013). The genomic and cellular foundations of animal origins. *Annual Review of Genetics*, 47, 509-537. doi:10.1146/annurev-genet-111212-133456
- Richter, D. J. & Nitsche, F. (2017). Choanoflagellatea. En J. M. Archibald, A. G. B. Simpson & C. H. Slamovits (Eds.), *Handbook of the Protists. 2nd edition* (pp. 1479-1496). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Ros-Rocher, N. & Brunet, T. (2023). What is it like to be a choanoflagellate? Sensation, processing and behavior in the closest unicellular relatives of animals. *Animal Cognition*, 2023 Apr 17. doi:10.1007/s10071-023-01776-z
- Seckt, H. (1921). Estudios hidrobiológicos en la Argentina. Flagellatae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 25, 430-490.
- Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M. A., Espelund, M., Orr, R., Ruden, T., Jakobsen, K. S. & Cavalier-Smith, T. (2008). Multigene phylogeny of Choanozoa and the origin of animals. *PLoS ONE*, 3(5), e2098. doi:10.1371/journal.pone.0002098

Los autores

Coordinadora/Autora

Lopretto, Estela C.

Doctora en Ciencias Naturales (Orientación Zoología) de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente desde 1968 en todos los niveles en las cátedras Zoología General, Zoología Invertebrados I, Biogeografía y Evolución, esta última en la que continúa a la fecha como Profesor Titular. Ha dictado cursos de postgrado y conferencias en temas de filogenia de invertebrados, de evolución y de biogeografía en carácter de Profesor Visitante en universidades argentinas y del exterior. Fue Docente-Investigador I y Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET. Ha publicado libros (protistoloxía, invertebrados excepto artrópodos y ecosistemas acuáticos continentales), capítulos de libros y trabajos en revistas científicas de su especialidad (carcinología) y es responsable de la formación de recursos humanos en el área zoológica. Su trayectoria incluye la actuación en Universidades nacionales en tareas de gestión y extensión.

Email: lopretto@fcnym.unlp.edu.ar

Autores

Boltovskoy, Demetrio

Doctor en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (UBA). Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEBa; CONICET-UBA). Investigador Superior (contratado) del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Académico Titular de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ANCEFN). Profesor de Limnología (UBA, 1978-2013). Numerosos cursos de postgrado dictados en Universidades Nacionales y del exterior (1979-2013). 205 trabajos publicados (130 en revistas con factor de impacto y libros internacionales). Director/Codirector de 5 Tesis de Licenciatura/Maestría y 17 Tesis Doctorales. Miembro de comisiones asesoras y jurados en instituciones argentinas (UBA, UNLP, CONICET, ANPCyT, etc.), y del exterior (SCOR-UNESCO, IABO, UNEP, WHOI, NSF, etc.).

Email: demetrio@ege.fcen.uba.ar

Calvo Marcilese, Lydia

Licenciada en Biología con Orientación Paleontología y Doctora en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP).

Ha realizado estudios doctorales y postdoctorales con becas de investigación del CONICET, de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y del Servicio Alemán de Intercambio Académico. Actualmente desarrolla sus tareas de investigación en la División de Geología del Museo de La Plata y es Investigadora Adjunta de la Carrera del Investigador Científico y Tecnológico del CONICET. Su área de *expertise* se centra en el estudio de la sistemática y paleoecología de los foraminíferos bentónicos y planctónicos mesozoicos y cenozoicos de Argentina. Ha desarrollado su tema de trabajo en distintas instituciones -tanto públicas (UNCOMA; UNLP; CONICET) como privadas (Y-TEC S.A.)- y es Jefe de Trabajos Prácticos en la cátedra Evolución de la FCNyM.

Email: lydiacalvom@fcnym.unlp.edu.ar

Conforti, Visitación

Licenciada y Doctora en Ciencias Biológicas, Dpto. de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEyN), Universidad de Buenos Aires (UBA). Miembro Jubilado de la Carrera de Investigador Científico, Categoría Principal, del Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental, DBBE, CONICET–UBA. Profesora Consulta Asociada, DP, Curso posgrado a cargo: "Tópicos en diversidad, ecofisiología y evolución de protistas", DBBE, FCEN, UBA. 26 cursos de postgrado dictados en Universidades Nacionales y del exterior, 2 libros, 6 capítulos y 82 trabajos publicados, 125 trabajos presentados a congresos nacionales e internacionales; 30 evaluaciones de actividades científicas y proyectos; jurado de 24 concursos docentes, 43 tesis de licenciatura y doctorales. Codirección y/o dirección de 28 proyectos de investigación financiados por instituciones nacionales e internacionales; 25 pasantías nacionales e internacionales en laboratorios de otros grupos de investigación. Directora Titular del DBBE, FCEN, UBA, 6/2006-6/2008. Presidenta de la "Asociación Argentina de Ficología", 9/2013-17. Email: conforti@bg.fcen.uba.ar

Correa, Nancy

Licenciada en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (UBA). Investigadora régimen RPIDFA (Régimen para el Personal de Investigación y Desarrollos de las Fuerzas Armadas, Ministerio de Defensa), categoría: Director de Proyecto. Secretaria de Investigación de la Sede Educativa Universitaria Escuela de Ciencias del Mar. Coordinadora Argentina de Ocean Teacher Global Academy (OTGA-UNESCO) desde el año 2020 hasta la actualidad. Profesora de las materias Biología Marina, TFI (Trabajo Final Integrador) y Explotación de los Recursos Vivos del Mar. 60 trabajos publicados (30 en revistas con factor de impacto y libros internacionales). Directora de 25 Tesinas de Tecnicatura y 3 de Licenciatura. Miembro de comisión asesora y jurado en Ministerio de Defensa.

Email: investigacion.escm@fa.undef.edu.ar

Juárez, Ángela Beatriz

Doctora en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires (UBA). Docente-Investigadora de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEN-UBA). Profesora Adjunta a cargo del dictado de la asignatura "Biología Comparada de Protistas" en el Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental (DBBE, FCEN-UBA), participando también en el dictado de cursos de posgrado de esa especialidad y del área de estrés oxidativo. Investigadora responsable de la "Colección de Cultivos de Microalgas y Ciliados" del Laboratorio de Biología de Protistas (DBBE-FCEN-UBA) perteneciente al Centro de Recursos Genéticos de la FCEN-UBA. Sus investigaciones se centran en la evaluación del efecto de contaminantes ambientales sobre microalgas. Ha publicado 47 trabajos científicos en revistas nacionales e internacionales y ha

dirigido (y dirige actualmente) proyectos, becas y tesis de doctorado y de licenciatura en esa línea de investigación.

Email: abjuarez@bg.fcen.uba.ar

Küppers, Gabriela Cristina

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP). Docente en la cátedra Zoología Invertebrados I (FCNyM-UNLP) y en Biología Comparada de Protistas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (FCEN-UBA). Ha participado en el dictado de cursos de postgrado en la Universidade Federal Rural da Amazônia (Brasil) y en la FCEN-UBA. Investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-CONICET). Sus investigaciones se centran en el estudio de la diversidad de ciliados de agua dulce y suelo y su rol como indicadores biológicos de cambios ambientales. Ha publicado 22 trabajos, 3 capítulos de libro y 41 ponencias en congresos. Ha dirigido y dirige proyectos de investigación, becas y tesis de doctorado y de licenciatura.

Email: gkuppers@macn.gov.ar

Lopretto, Estela C.

Protozoos de vida libre / Estela C. Lopretto ; Coordinación general de Estela C.

Lopretto. - 1a ed. - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; La Plata : EDULP, 2025.

Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga

ISBN 978-950-34-2617-3

1. Biología. 2. Biología Celular. I. Lopretto, Estela C., coord. II. Título.

CDD 571.6

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

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

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

+54 221 644 7150

edulp.editorial@gmail.com

www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2025

ISBN

© 2025 - Edulp

n
naturales


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA