



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

00381  
1ej.  
3

**ANALISIS DE LOS FENOMENOS MORFOGENETICOS  
(ESTOMATOGENESIS) CARACTERISTICOS DE**

*Glaucoma dragescui* CORLISS, 1971  
(CILIOPHORA, HYMENOSTOMATIDA)

**T E S I S**

para optar por el grado de  
**DOCTOR EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA)**

1982  
00381

**M. EN C. MARCELA H. MADRAZO GARIBAY**

1982

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# C O N T E N I D O

## RESUMEN

## OBJETIVOS DEL TRABAJO

### I. ANTECEDENTES

Phylum Ciliophora

Diagnosis del Phylum

Historia de la sistemática del grupo

Esquemas taxonómicos actuales

Las técnicas de impregnación argéntica y el estudio de la infraciliatura.

Filogenia del grupo "Protozoa"

Evolución y filogenia del Phylum Ciliophora

### II. INTRODUCCION

Aspectos históricos del fenómeno de la morfogénesis

Principales eventos morfogenéticos

Los fenómenos de morfogénesis en los ciliados

El proceso de la estomatogénesis

Transcendencia de los fenómenos de morfogénesis en la filogenia y sistemática del Phylum Cilio--phora.

### III. MATERIAL Y METODOS

Recolección de las muestras

Cultivos

Técnicas Citoquímicas

Preparaciones temporales

Preparaciones permanentes

Impregnaciones argénticas

Esquemas y fotomicrografías

### IV. RESULTADOS

Posición taxonómica de Glaucoma dragescui Corliss,  
1971

Descripción de la especie estudiada

Morfología externa

Anatomía interna

Estructuras argentófilas

Eventos morfogenéticos característicos de Glaucoma  
dragescui

Fases de la estomatogénesis

### V. DISCUSION

Aspectos taxonómicos

Técnicas citoquímicas

El fenómeno de morfogénesis (estomatogénesis)

Análisis comparativo de los eventos de estomatogénesis que ocurren en tres especies del género Glaucoma Ehrenberg, 1830.

Trascendencia filogenética y sistemática del fenómeno de estomatogénesis

## VI. CONCLUSIONES

## VII. APENDICE

Glosario de términos técnicos citados

Abreviaturas utilizadas

## VIII. REFERENCIAS

## IX. ILUSTRACIONES

## R E S U M E N

En el presente trabajo se estudia un aspecto del fenómeno de morfogénesis en un grupo de protozoarios. En particular se trata el evento de la estomatogénesis que ocurre durante la fisión binaria en el ciliado himenostomátido, tetrahimenino Glaucoma dragescui Corliss, 1971. Dicha especie fue identificada tomando como referencia los trabajos publicados por Czapik (1968), Dragesco (1970) y Corliss (1971).

Se analiza la posición taxonómica de la especie, siguiendo los esquemas de clasificación para el phylum Ciliophora - propuestos por Corliss (1977, 1979) y por Levine et al - (1980).

Las muestras de las que se aislaron los ejemplares de la especie estudiada, fueron recolectadas en diversas localidades del Distrito Federal y del Estado de México.

En el laboratorio, además de las técnicas citoquímicas clásicas empleadas en protozoología, se utilizaron las técnicas de impregnación argéntica propuestas por los siguientes autores: Klein (1926, 1958), Fernández-Galiano

(1965, 1966, 1976) y Tuffrau (1967). Dichas técnicas fueron efectuadas sobre individuos en división, de la especie estudiada para poner de manifiesto las diferentes fases estomatogénicas.

El protista analizado presenta un tipo de estomatogénesis paracínética de acuerdo con la última clasificación que sobre dicho fenómeno propuso Corliss (1973).

El fenómeno estomatogénico fue dividido para su mejor comprensión en diez fases, las cuales se analizan y se relacionan entre sí hasta la formación de los dos organismos hijos, próter y opisto, con las estructuras características de los individuos de la especie. Los pasos anteriores se ilustran con esquemas; se hace además una comparación de los fenómenos de estomatogénesis que ocurren en otras especies del mismo género.

Por otra parte, se hace amplia referencia al phylum Ciliophora, así como al fenómeno de la morfogénesis en sus aspectos clásicos y recientes, mediante una recopilación extensa de la bibliografía especializada.

De acuerdo con los resultados obtenidos, se resalta la importancia que los estudios de estomatogénesis tienen ac--

tualmente en la filogenia y en la sistemática del phylum Ciliophora, basándose en los trabajos previamente publicados.

Hasta la fecha, la especie estudiada, no ha sido reportada como parte de la fauna protozoológica de nuestro país, así mismo no se ha efectuado ninguna investigación acerca del fenómeno de la morfogenésis en el grupo de los protozoarios en México.

## O B J E T I V O S   D E L   T R A B A J O

El desarrollo reciente de un análisis combinado de la morfología a nivel de la infraciliatura y de los procesos de morfogénesis, con la aplicación de las técnicas de impregnación argéntica, es muy importante para el conocimiento filogenético y sistemático de los protozoarios ciliados.

Los resultados obtenidos de acuerdo a la topología de los organoides argentófilos como son el cilio, el cinetosoma, las fibras cinetodesmales, el citoprocto, el poro de la vacuola contráctil y las estructuras bucales, han sido relacionados y utilizados para tratar de resolver diversos aspectos aún desconocidos de la taxonomía del phylum Ciliophora.

De acuerdo con investigaciones publicadas — principalmente por la escuela francesa y por algunos ciliatólogos norteamericanos interesados en estos aspectos de la ciencia— el grupo de los ciliados himenostomátidos muestra una organización avanzada en su ciliatura bucal, por lo que se le considera importante desde diversos puntos de vista.

Tomando en cuenta lo anterior y como antecedente el trabajo de tesis de licenciatura sobre el análisis de la infraciliatura de tres especies del género Paramecium, mediante la ayuda de una técnica de impregnación argéntica (Madrazo-Garibay, 1972; Madrazo-Garibay y López-Ochoyena, 1973) se consideró adecuado el efectuar un trabajo de tesis doctoral dentro de la misma línea de investigación.

Para lo anterior se seleccionó una especie del género - Glaucoma considerado dentro de los ciliados himenostómidos tetrahimeninos, con el fin de estudiar, además de su infraestructura ciliar, las diversas fases de la estomatogénesis, con el objeto de contribuir a esclarecer aspectos básicos para el conocimiento de este grupo.

Por otra parte, los protozoarios en general y en particular los ciliados, son excelentes "herramientas de laboratorio" que han permitido resolver diversos problemas dentro del campo de la biología celular. Al respecto se ha logrado extrapolar y relacionar los fenómenos de morfogénesis que ocurren en organismos animales unicelulares, - con los de diferenciación de las células de los metazoarios. En México, hasta la fecha, no ha sido hecha ninguna investigación relativa a problemas morfogenéticos (estoma-

togénesis) en los ciliados; asimismo no han sido publicados trabajos sobre la diferenciación celular.

Por lo tanto, otro de los objetivos del presente estudio, es impulsar el desarrollo de la protozoología, mediante - el análisis de los fenómenos de morfogénesis característicos de los representantes del phylum Ciliophora.

## I ANTECEDENTES

### Phylum Ciliophora

Tradicionalmente el subreino Protozoa comprendía, desde el punto de vista taxonómico, un solo Phylum, que llevaba el mismo nombre del subreino. El phylum Protozoa abarcaba cuatro grandes clases en las que los protozoólogos habían dividido el grupo: Mastigophora, Sarcodina, Sporozoa y Ciliata (Corliss, 1960).

La proposición taxonómica hecha por Honigberg et al (1964) clasificó el grupo de los protozoarios en cuatro subphyla: Sarcomastigophora, Sporozoa, Cnidospora y Ciliophora.

Los protozoarios ciliados son considerados taxonómicamente a partir de los trabajos publicados por Corliss (1974) y por De Puytorac et al (1974) como protistas que constituyen el phylum Ciliophora.

Levine et al (1980) publicaron una nueva revisión de la clasificación de los protozoarios en la que aceptan siete phyla: Sarcomastigophora, Labyrinthomorpha, Apicomplexa, Microspora, Ascetospora, Myxozoa y Ciliophora.

El esquema de Honigberg et al (1964) es considerado como un paso necesario en el desarrollo de la nueva clasificación propuesta por Levine et al (op. cit.); sin embargo, esa proposición es juzgada actualmente como obsoleta.

La clasificación del phylum Ciliophora (Levine et al, 1980) es presentada como un "acuerdo" entre el esquema de Corliss (1977) y el de De Puytorac et al (1974), haciendo notar que la nueva clasificación trata de establecer un "compromiso" aceptable para todos.

Los pies de página de la publicación de Levine et al (op. cit.) contienen comentarios de gran valor sobre la sistematía de los grupos relacionados. En general, el deletreo de los nombres taxonómicos y los datos sobre los autores y fechas del phylum Ciliophora Doflein, 1901 se presentan de acuerdo con Corliss (1977, 1979). Dicho phylum abarca tres clases: Kinetofragminophora, Oligohymenophora y Polyhymenophora y en cada orden o suborden se mencionan los principales géneros.

#### Diagnosis del phylum

La diagnosis del phylum Ciliophora de acuerdo con Corliss (1979) es la siguiente:

Los ciliados son protistas eucarióticos unicelulares heterótrofos. Se conocen alrededor de 8,000 especies, siendo la mayoría de vida libre en diversos hábitats acuáticos y edáficos; se encuentran también asociados a diferentes hospederos invertebrados y vertebrados, localizándose en el interior o exterior de éstos.

Su cuerpo presenta muy diversas formas y tamaños, algunas especies tienen ciclos de vida polimórficos. Generalmente exhiben orgánoides especializados y estructuras adicionales a las características de las células eucarióticas; el aparato nuclear es dual con uno ó más micronúcleos diploides y uno ó más macronúcleos poliploides; presentan mitosis acéntrica con huso intranuclear y sin disolución de la membrana; carecen de nucleolos micronucleares.

La infraciliatura es universal, con cilios simples y orgánoides ciliares compuestos, característicos por lo menos de un estado de su ciclo de vida. Presentan fisión binaria homotetogénica y perquínética, isotómica o anisotómica. La singamia verdadera no existe, pero presentan conjugación con meiosis gamética.

Muchas especies tienen boca, citoprocto y quistes con membranas o paredes múltiples. Las vacuolas contráctiles o

de expulsión tienen poros y son comunes en la mayor parte de las especies. Las formas coloniales presentan tallos o pedúnculos en diversa posición topográfica.

Por ser un grupo de organismos cosmopolitas con gran adaptación a diversos medios, es conocido desde la época de los microscopistas clásicos, ya que en 1676 Leeuwenhoek describió a Vorticela (Dobell, 1958; López-Ochoterena, 1979).

El grupo de los ciliados ha sido objeto de estudio de numerosos protistólogos durante los últimos 300 años y así Corliss (1961, 1979) ha reunido, en las dos ediciones de su libro, alrededor de 3,000 citas bibliográficas.

#### Historia de la sistemática del grupo

Corliss (1974) hace referencia a cuatro grandes períodos dentro de la historia de la sistemática de los protozoarios ciliados, división de valor, para conocer con más cuidado la clasificación de este grupo de organismos.

ERA DEL DESCUBRIMIENTO. (Primer período, 1880-1930). Se distingue por la simplicidad del esquema de clasificación aparecido entre 1887 y 1889 y acreditado principalmente a O. Bütschli. Solamente se conocían 500 especies de ciliados, las cuales se separaban tomando en cuenta principalmente las diferencias visibles en la localización y composición de su ciliatura externa. Este esquema tuvo larga vigencia, considerando lo adecuado de las proposiciones y la autoridad del investigador que las hizo. Otro autor destacado fue F. Stein quien publicó importantes trabajos entre 1859 y 1867 y el cual reconoció cuatro categorías taxonómicas, tomando en cuenta los organoides ciliares externos de locomoción y nutrición. Posteriormente Doflein propuso el nombre y el rango de subphylum para los ciliados en 1901.

ERA DE LA EXPLOSION. (Segundo período, 1930-1950). Aumenta el interés por los protozoarios ciliados; abundaron las descripciones de nuevas especies, tanto de vida libre, como parásitas. Kahl (1930-1935) publicó una monografía ilustrada en la que trató todas las especies consideradas hasta entonces. En este período destacaron, entre otros investigadores, los siguientes: Chatton (1936, 1942), -

Chatton y Lwoff (1935a, 1935b, 1949, 1950), Kofoid y Campbell (1939), Metcalf (1940) y Fauré-Fremiet (1945, 1948); quienes propusieron nuevos taxa para los que se consideraron además de las características morfológicas, datos ecológicos y en el caso de especies parásitas, sus hospederos.

Durante esa época se empezaron a desarrollar diversos métodos de impregnación argéntica, Klein (1926), Chatton y Lwoff (1930), Gelei (1932), Gelei y Horváth (1931). E. Fernández-Galiano (1916) fue el primer autor que utilizó un método de impregnación argéntica basado en el método histológico de Río-Hortega (Fernández-Galiano, 1979).

ERA DE LA INFRACILIATURA. (Tercer período, 1950-1970). Destaca fundamentalmente Fauré-Fremiet (1950a) quien concibió un esquema de clasificación que representó un cambio revolucionario sobre los dos sistemas precedentes, basado en la comparación de estructuras infraciliares, tanto somáticas como bucales y con implicaciones filogenéticas y evolutivas. La información morfogenética jugó también un papel importante en el reordenamiento de los diversos grupos de ciliados que para el año de 1960 estaban representados por alrededor de 6,000 especies conocidas.

Por otro lado, Fauré-Fremiet (op. cit.) al igual que Kahl (1930-1935) estuvo de acuerdo en considerar al taxón familia como el grupo más importante y estable de toda la jerarquía taxonómica. Las técnicas de impregnación argéntica difundidas por Corliss (1953a), Klein (1958) y Fernández-Galiano (1966) así como el uso del microscopio electrónico, se consideraron muy importantes.

ERA DE LA ULTRAESTRUCTURA. (Cuarto período, 1970 — )  
En esta época, la ultraestructura tiene su impacto en la sistemática y filogenia de estos protistas y así, basándose en lo anterior, se designan y se separan en un phylum. En este cuarto período, Corliss (1974) hace una proposición de un nuevo esquema de clasificación para los protozoarios ciliados. El número de especies conocidas llega a 7,000. Se destacan en el estudio de estos organismos - los siguientes autores: Jankowsky (1967, 1973) quien publica esquemas de clasificación enteramente nuevos que, - en cierta medida, han tenido influencia en el esquema propuesto por Corliss (op. cit.). La escuela francesa, encabezada por De Puytorac, propone también la creación del phylum Ciliophora, así como un esquema taxonómico para el mismo (De Puytorac et al, 1974).

Corliss (1979) considera a los períodos antes mencionados con los siguientes nombres: Era Bütschliana (1880-1930), Era Kahlina (1930-1950), Era Faureana (1950-1970) y Era Post-Faureana (1970 — ).

### Esquemas taxonómicos actuales

En el año de 1974 aparecieron casi simultáneamente dos modelos taxonómicos para los ciliados el de De Puytorac et al (1974) que también firmó Corliss y la proposición independiente de este autor (Corliss, 1974) que modificó posteriormente (Corliss, 1977).

Los esquemas coinciden en lo general, ya que dividen al Phylum en tres clases, además de estar de acuerdo en la mayor parte de los niveles ordinales.

Por otro lado, existen ciertas diferencias ya que en el esquema de De Puytorac et al (1974) se considera el nivel de superorden y no coinciden exactamente los niveles de suborden. Tomando en cuenta la diferencia en fechas, el esquema Corlissiano tiene una mayor cantidad de datos recientes, lo que lo hace ser más detallado sistemática y -

filogenéticamente; en su última versión (Corliss, 1979) - está incluido el taxón familia y los géneros representativos, así como el número aproximado de las especies correspondientes a cada uno.

En la proposición hecha por Levine et al (1980) acerca de la clasificación de los protozoarios, está incluida una nueva versión del phylum Ciliophora, la cual como ya se mencionó, representa un "compromiso" entre los dos esquemas anteriores. Del esquema de De Puytorac et al (op.cit.) se toma básicamente el nivel de superorden; en cambio, a nivel de orden y suborden, es considerado en lo general - lo propuesto por Corliss (1979). Otro cambio notable entre la última clasificación con respecto a las dos anteriores, se refiere al uso de terminaciones diferentes en los niveles de clase y de subclase. (Cuadro I).

#### Las técnicas de impregnación argéntica y el estudio de la infraciliatura.

Fauré-Fremiet (1953) aseveró que el uso de las diferentes técnicas de impregnación argéntica, que revelan con mucha precisión el patrón infraciliar, han venido a contribuir

con una gran variedad de nuevos hechos en la interpretación de la morfología comparada; así como también en el conocimiento de la filogenia y evolución de los ciliados. Gracias al uso cada vez más generalizado de esas técnicas de laboratorio ha sido posible conocer las diferencias estructurales de la ciliatura y de la infraciliatura, los mecanismos de división y los procesos morfogenéticos.

Previamente, en la historia de la sistemática del grupo, se ha hecho referencia a las principales técnicas desarrolladas, las cuales son también las más utilizadas.

Según Chatton y Lwoff (1935a) la infraciliatura de un ciliado consiste de gránulos y fibrillas ectoplásmicas subpeliculares. Los gránulos basales de los cilios son los cinetosomas. Una fila de cinetosomas tiene a su derecha, en posición paralela, un filamento asociado, el cinetodesma; lo anterior se refiere a la "Ley de la desmodexia" - enunciada por los mismos autores.

Estudios posteriores con el microscopio electrónico de transmisión (Pitelka, 1963) mostraron que los cinetodesmas forman un paquete de fibras paralelas; cada fibra está conectada a un cinetosoma por un extremo y termina libre-

mente dentro del paquete en el otro extremo. Los cinetosomas y la fila de cinetosomas representan una cinetia y el conjunto de todas las cinetias en un organismo, forma la infraciliatura.

Weisz (1954) consideró que la contribución fundamental de Chatton y Lwoff fue el reconocimiento de que los cinetosomas funcionan como agentes morfogénéticos pluripotenciales. Los gránulos son autoduplicables y los nuevos cinetosomas se forman por división de los preexistentes, contribuyendo a la perpetuación de la cinetia original, al crecimiento de la misma, a la formación de nuevas cinetias que pueden interpolarse entre las ya existentes y también a tomar parte en la morfogénesis superficial.

Lwoff (1950) expuso la idea de que los cinetosomas tienen influencia en el desarrollo y control funcional de los cilios, tricocistos, membranelas y cirros. Un cinetosoma puede intervenir como un "bloque de construcción" para la formación de una determinada estructura o también como un "organizador local" en un proceso de regeneración.

Otra aportación importante de los investigadores franceses ya citados, de acuerdo con Weisz (1954) se refiere a

que en la mayoría de los ciliados existen ciertos cinetosomas especializados que tienen una posición dominante dentro de la infraciliatura; su localización varía según la especie, de acuerdo a diferentes patrones. La especialización de estas estructuras está indicada por la observación de que solamente ellos normalmente inician, dirigen y mantienen los eventos morfogenéticos mayores, como por ejemplo la estomatogénesis.

Un trabajo que ha tenido gran trascendencia en el estudio del cinetosoma y su importancia en la infraciliatura de los ciliados, fue publicado por Grain (1969). En dicha publicación, se hace una revisión histórica del conocimiento del cinetosoma, así como sobre su constitución y ultraestructura, comparando diversas investigaciones publicadas previamente. Por otra parte, se presenta un análisis cuidadoso de aquellas estructuras que el autor considera como derivadas del cinetosoma, presentando múltiples ejemplos para apoyar sus planteamientos. Además de las conclusiones de gran valor para la interpretación de estas estructuras, contiene también una bibliografía substancial sobre el tema.

### Filogenia del grupo "Protozoa"

La evolución y la filogenia de los protozoarios, han sido aspectos poco estudiados. De acuerdo con Corliss (1974) esto se debe: a la naturaleza misma de estos organismos - (tamaño microscópico, unicelularidad, ausencia frecuente de sexualidad y ubicuidad), así como a la carencia de material fósil, a la escasez de especies descritas, a las pocas características morfológicas consideradas, a el poco uso de caracteres no morfológicos utilizados en estudios comparativos y a las desigualdades en el conocimiento de estos organismos.

Kerkut (1960) menciona que las relaciones precisas entre los grupos de protozoarios son inciertas y considera que los dos grupos más cercanos entre si son los flagelados y los rizópodos y que dentro de los ciliados hay formas - posiblemente relacionadas o que tienen algo en común con los flagelados.

Hyman (1940) dice que los ciliados difieren marcadamente de otros protozoarios en la posesión de cilios, en el di morfismo nuclear y en los fenómenos sexuales y que su re lación con aquéllos, permanece problemática. La autora

citada sugiere que el grupo de los protozoarios es polifilético, hecho que apoya Baker (1948) al afirmar que por su diversidad los protozoarios no pueden ser un grupo monofilético.

Kerkut (op. cit.) concluye que los protozoarios no parecen formar un grupo de organismos íntimamente relacionados, sino más bien un grupo polifilético. El nombre "Protozoa" indica un grado o status más que un grupo taxonómico natural, además no es suficiente la información disponible, para pensar de una manera definitiva en que los protozoarios sean los más primitivos. Por último, cada uno de los grupos de protozoarios contiene actualmente los resultados de un desarrollo convergente a partir de líneas heterogéneas.

El tomar a los "Protozoa" como un Phylum homogéneo de organismos animales, es más una conveniencia práctica, que una reflexión de las relaciones probables que en la naturaleza tienen estos organismos (Corliss, 1960).

En relación con este problema, Dougherty (1955) revive el término "Protista" para referirse a un conjunto de organismos que abarca a todos los protozoarios actuales, a

las algas superiores y a los hongos. Copeland (1956) distribuye a los protozoarios en cinco phyla, los cuales junto con otros tres, están comprendidos dentro de su reino Protocista. Corliss (1960) considera que solamente han sido hechos dos intentos serios sobre la expresión gráfica de un árbol genealógico que abarque a todos los grupos de protozoarios; estos esquemas se deben a Bütschli en 1880 y a Kent en 1880.

Bütschli consideró a los ciliados con el término "Infusoria" relacionándolos directamente con los Mastigophora, grupo al que consideró como el más primitivo; en cambio Kent les dio a los Amoebina la posición basal, incluyendo a los Ciliata junto con algunos Flagellata y los Cilio-Flagellata dentro del grupo artificial de los Eustomata (Corliss, 1960).

El mismo autor (Corliss, op. cit.) propone una nueva concepción sobre la filogenia de los protozoarios, considerando en su esquema, que los fitoflagelados primitivos fueron los primeros protozoarios, siendo estos los ancestros directos de las dos grandes líneas de flagelados conocidas actualmente, los fitomastigóforos y los zoomastigóforos. Tempranamente en el desarrollo de la línea de los zooflagelados, se separaron los protozoarios amiboi-

deos. También relativamente pronto, aparecieron los grupos de esporozoarios; en cambio los ciliados se originaron de esta misma línea, pero a un nivel de evolución muy alto. La línea de los fitomastigóforos dio origen a algunos grupos de algas, las que fueron ancestros de las plantas superiores. Los metazoarios pudieron haberse originado de un fitoflagelado colonial o de un ciliado primitivo.

Corliss (1968) publicó sus puntos de vista sobre el valor de la ontogenia en la reconstrucción de la filogenia de los protozoarios, tomando en cuenta en principio, que éstos tienen ontogenia y que los ciliados son útiles por poseer infraciliatura, para estudios comparativos de los fenómenos morfogénéticos que ocurren durante su ciclo de vida.

### Evolución y Filogenia del Phylum Ciliophora

Recientemente se ha renovado el interés en conocer el origen y la subsecuente evolución de los protistas eucarióticos. Esto se debe, entre otras cosas, a la acelerada acumulación de datos resultante de la aplicación de nuevas técnicas y métodos de estudio, tanto a nivel microscópico,

como a nivel molecular. De acuerdo con Sandon (1963) y con Corliss (1972) se considera a los protozoarios y por lo tanto a los ciliados, como organismos unicelulares, tomando en cuenta la idea de la acelularidad como una cuestión puramente semántica. La unicelularidad de los protozoarios fue definida claramente por Grassé (1952). Por otra parte, Fauré-Fremiet (1953) hace una relación de las técnicas de impregnación argéntica que han contribuido a la interpretación de la morfología comparada y de la evolución de los ciliados; analiza también los datos fundamentales disponibles hasta entonces sobre varios grupos, concluyendo que es necesaria una revisión completa de la sistemática de todo el Phylum desde el punto de vista de su probable evolución. Al respecto considera que ésta, tuvo lugar en un "circuito cerrado" caracterizándose por una diversificación extrema, mediante variaciones, diferenciaciones, extensiones o regresiones de todo o parte del aparato ciliar y secundariamente debido a las notables diferenciaciones citoplásmicas de estos organismos.

Previamente, el mismo autor (Fauré-Fremiet, 1950a) propuso un esquema de clasificación basado claramente en las intercorrelaciones, presumiblemente filogenéticas, entre

las clases mayores y los órdenes de ciliados. Este ha tenido gran trascendencia sobre la investigación sistemática y filogenética de los ciliados, tanto en la escuela francesa, como en la americana.

Impulsado por lo anterior, Corliss (1955) publicó un nuevo esquema de clasificación del subphylum Ciliophora, basado esencialmente en el de Fauré-Fremiet (1950a) esquema que desarrolla ampliamente en fecha posterior (Corliss, 1956). En el mismo trabajo propone un árbol filogenético con órdenes y subórdenes del subphylum Ciliophora, aclarando que el árbol genealógico representa esencialmente el esquema publicado por Fauré-Fremiet en 1950.

Entre las hipótesis de mayor importancia evolutiva que sirven como base para dicho esquema, el autor menciona: la posición central del orden Hymenostomatida, suborden Tetrahymenina en la evolución de los ciliados; las relaciones directas de los conotríquidos con los gimnostomátidos cirtoforinos; la posibilidad de que los gimnostomátidos rabdoforinos sean ancestros de suctóridos aún enigmáticos; la naturaleza degenerada más que primitiva del grupo heterogéneo de los astomátidos; las relaciones en línea recta (directa) de los gimnostomátidos, tricostomátidos e

himenostomátidos; las relaciones de los peritríquidos es-  
pecializados con los himenostomátidos a través de los tig-  
motríquidos y el origen de todo el conjunto de los espiro-  
tríquidos a partir de los holotríquidos del tipo himenos-  
tomátido tetrahiménico. (Cuadro II).

Las ideas anteriores fueron modificadas por el mismo autor  
(Corliss, 1961) quien además ilustra su nueva proposición  
de un árbol filogenético, con esquemas de los organismos  
representativos en cada nivel taxonómico considerado. Los  
cambios mayores incluyen la posición y por lo tanto, las  
interrelaciones de algunos de los órdenes de los holotri-  
quidos inferiores. (Cuadro III).

Canella (1964) dio a conocer una revisión monográfica so-  
bre la filogenia y sistemática de los ciliados — basándose  
en las estructuras bucales y en la infraciliatura — en la  
que critica las ideas filogenéticas previamente postuladas  
por Furgason (1940), Fauré-Fremiet (1950a) y Corliss - -  
(1956, 1960). Canella cuestiona la homología de algunas  
estructuras, como por ejemplo la zona adoral de membráneas  
las (AZM) de Tetrahymena y la de los ciliados espirotri-  
quidos; niega la utilidad del concepto del aparato bucal  
tetrahiménico; ataca la presunción de que ciertos grupos

son necesariamente ancestrales a otros; desacredita a la polifilia; piensa que ciertos hechos son a menudo forzados para ajustar hipótesis; sugiere que los factores ecológicos son poco estudiados; considera que la literatura sobre los ciliados está creciendo de una manera confusa y contradictoria; reprueba a los autores por su falta de objetividad y aconseja una pausa en la especulación filogenética.

Corliss (1968) piensa que las ideas de Canella no deben ser desatendidas por ningún autor interesado en la filogenia de los ciliados y que la discusión que puede provocar su pensamiento, es de verdadero valor, ya que sus puntos de vista están bien planteados y deben de considerarse como legítimos y justificados. Posteriormente Canella (1977) publica sus comentarios sobre algunas de las discusiones provocadas por sus trabajos anteriores.

Corliss (1974) propone una nueva versión de un dendrograma de los grupos mayores que él reconoce en el phylum Ciliophora. Menciona que todas las líneas de afinidad sugeridas, son altamente especulativas y que el llamado "árbol" representa un punto de vista simplificado. Hace hincapié en los cuatro grupos principales como son los gimnostomá

tidos y vestibulíferos; los hipostomátidos y suctóridos; los himenostomátidos y peritríquidos y los espirotríquidos. (Cuadro IV).

Una proposición que abarca los puntos de vista de Corliss (1979) corresponde al esquema filogenético en el que se consideran las tres clases taxonómicas: Kinetofragminophora, Oligohymenophora y Polihymenophora con cambios significativos en la primera de ellas. En dicho esquema las interrelaciones filogenéticas se indican por líneas que relacionan a varios grupos. (Cuadro V).

Jankowsky (1972) y De Puytorac y Grain (1976) revisaron la literatura previa sobre la organización de las cinetias orales especializadas y diferenciadas que se encuentran próximas al citostoma o periorales. Dichas características han sido interpretadas como de gran valor para tratar de resolver problemas filogenéticos en el "antiguo grupo de los gimnostomátidos".

De Puytorac et al. (1976) tratan diversos aspectos del tema, haciendo hincapié en la importancia del conocimiento de la topografía de la infraciliatura peribucal, paraoral y adoral, para deducir las posibles relaciones de parentesco en el grupo aquí discutido.

Por otra parte, Small (1976a) propuso una división subfiliética del phylum Ciliophora con los suphyla Rhabdophora y Cyrtophora, basándose en la constancia de dos características, una morfológica y otra morfogenética, relacionadas ambas con el complejo citostoma-citofaringe.

Una de las proposiciones acerca de la interpretación de las posibles relaciones filogenéticas entre diversos grupos de protozoarios ciliados, es la dada a conocer recientemente por Corliss (1979) quien introduce el término "eociliados"; haciendo especial referencia a cada uno de los grupos aceptados en la sistemática del Phylum.

La clase Oligohymenophora comprende el grupo de los himenostomátidos que pueden ser considerados como los primeros ciliados "avanzados" que muestran una organización tetrahiménica en su ciliatura bucal.

Las interpretaciones de la filogenia y evolución de los ciliados son actualmente tan cambiantes, que se reflejan en los diversos esquemas sistemáticos propuestos por los diferentes autores especialistas en el grupo.

## I I I N T R O D U C C I O N

### Aspectos históricos del fenómeno de la morfogénesis

Uno de los primeros naturalistas interesados en estudiar el fenómeno de la regeneración en los protozoarios fue Balbiani (1888, 1892-1893) quien en sus experimentos sobre la merotomía de los infusorios ciliados, se interesó en el fenómeno de la regeneración como un evento ahora considerado representativo de la morfogénesis; además estudió el papel fisiológico del núcleo celular en dicho evento. Weisz (1954) se remonta a más de cien años antes, hasta 1769 reconociendo a Ellis como el primer autor que reportó fragmentos de ciliados viviendo indefinidamente en sus infusiones.

Tanto Balamuth (1940) como Weisz (op. cit.) hacen referencia a los diferentes momentos históricos relacionados con este tema y mencionan a los principales protozoólogos del siglo XIX, quienes con diferente enfoque e interpretación citaron sus observaciones sobre los diversos mecanismos de la morfogénesis. Así, Ehrenberg en 1838 interpretó sus datos, como una evidencia de la reproducción de los protozoa

rios por medio de óvulos y espermatozoides. Dujardin en 1841 expresó su creencia, de que los ciliados podían ser cortados en pedazos y de que cada uno de ellos podía crecer y formar un animal completo, hecho sobre el cual dudaron Claparède y Lachman en 1858.

Con el descubrimiento de la actividad nuclear por Bütschli, Balbiani, Verworn y otros autores en el siglo pasado durante la década de los años ochenta (Weisz, 1954) se llegó a considerar al núcleo como la parte más importante de la célula que constituía el cuerpo del protozoario, asimismo se puso de manifiesto que la actividad nuclear estimulaba la producción de substancias formativas importantes en los fenómenos de regeneración, considerando a éstos como un - evento morfogenético fundamental.

En la actualidad, la literatura especializada sobre el tema de la morfogénesis ha llegado a ser muy extensa y variada. Tartar (1967) incluye en su revisión sobre el fenómeno 547 referencias, disponiéndose de más de 1,000 artículos que tratan diferentes aspectos del evento. En el presente siglo y en orden cronológico, han destacado entre - otros, los siguientes investigadores que han publicado diversos puntos de vista y muy variados enfoques sobre los

fenómenos morfogenéticos en los protozoarios: Sokoloff (1924), Balamuth (1940), Summers (1941), Fauré-Fremiet (1945, 1948, 1950b, 1954), Gelei (1950), Lwoff (1950) y Weisz (1954).

En las últimas dos décadas 1960-1980 han sobresalido los siguientes autores: Picken (1960), Grimstone (1961), Fauré Fremiet (1961b), Grell (1962), Trager (1963), Czapik (1963, 1964), Corliss (1967), Groliere (1974), Sonneborn (1974), Hanson y Jerka-Dziadosz (1974), Corliss (1979), Méténier y Groliere (1979), Dubochet et al (1979), Pérez-Paniagua et al (1980) y Nanney (1980).

### Principales eventos morfogenéticos

De acuerdo con Weisz (1954) los eventos morfogenéticos en los protozoarios pueden agruparse en cinco categorías: Regeneración, Reorganización, Reproducción, Teratología y Desarrollo Cíclico.

Regeneración: son los eventos de restauración que producen organismos completos después de una intervención quirúrgica mayor.

Reorganización: son los eventos de restauración revelados por una gran variedad de estímulos naturales o experimentales, por ejemplo: condiciones de cultivo desfavorables; cambios físicos o químicos o daño fisiológico; enquistamiento y exquistamiento y procesos sexuales.

Reproducción: es la formación de dos ó más organismos completos a partir de uno, precedido por fisión o gemación.

Teratología: corresponde a la formación de monstruos quimeras, fusión de sistemas y morfología anormal, ya sea fortuita, en cultivos o por medios experimentales.

Desarrollo Cíclico: es la formación de embriones o de colonias o de estados morfológicos diversos, de formas parásitas en general; comprende adaptaciones estructurales especializadas presentes durante ciclos de vida complejos.

El autor mencionado, Weisz (op. cit.) además de hacer una revisión específica de cada uno de los eventos, hace un análisis de aquellos aspectos que él considera esenciales para que el fenómeno de morfogénesis ocurra. Entre otros, hace referencia a la importancia del aparato nuclear, (sus consideraciones se refieren principalmente a ciliados) con

cluyendo que el macronúcleo es fundamental para los fenómenos de morfogénesis en general; cosa que no sucede con el o los micronúcleos. Hace también referencia a los grupos de ciliados en los que esto ha sido estudiado — como son — los holotríquidos, los heterotríquidos y algunos hipotríquidos — y a la escasez de información en los peritríquidos y suctóridos.

Previamente Weisz (1949) sugirió que la condensación del macronúcleo durante la morfogénesis, tenía posiblemente un significado funcional, como parece ser en el caso de Stentor y en Blepharisma. En ellos durante períodos vegetativos premorfogenéticos, ocurre una condensación de todas las porciones de cromatina en una sola masa, la cual puede poseer un efecto de recombinación de los potenciales funcionales. La subsecuente distribución de la cromatina en un núcleo de forma característica, puede establecer una igualdad funcional en todas las porciones macronucleares.

En lo que se refiere a la emisión intensificada de productos macronucleares hacia el citoplasma, la conducta nuclear ha sido considerada como una actividad normal durante la morfogénesis.

El mismo autor, Weisz (1954) hizo hincapié en que la morfogénesis en los protozoarios se puede ver como un evento trifásico: la fase preparatoria, la fase formativa y la fase reguladora.

En la primera fase están incluidos todos los procesos conectados con la cicatrización, con la desdiferenciación parcial o completa de las estructuras superficiales y con reacciones bioquímicas del núcleo, endoplasma y ecotoplasma, a través de las cuales los materiales primarios y los "bloques de construcción", son ensamblados. En la fase formativa tiene lugar la conversión de los "bloques de construcción" en nuevos orgánoides. Durante la tercera fase o fase reguladora, se lleva al cabo la reproporción de partes; que se efectúa frecuentemente mediante cambios arquitectónicos, acortamiento o crecimiento para transformar el "blastozoo" en un individuo característico de la especie.

En el Coloquio Internacional sobre la Morfogénesis, efectuado en Estrasburgo, Francia en julio de 1949, Fauré-Fremiet (1950b) presentó un nuevo enfoque — al considerar el problema molecular del fenómeno — haciendo una revisión de los coloides protoplásmicos, de los caracteres de polaridad y simetría de las partículas anisodiamétricas y de las

macromoléculas que forman sistemas orientados y ordenados, así como aquéllos de carácter anisotrópico.

Asimismo, hizo una revisión de los sistemas proteicos para cristalinos y de su distribución en diferentes tipos de células de los metazoarios.

Menciono también que en los protozoarios existen diferentes tipos de proteínas fibrosas intracitoplásmicas con funciones de sostén. Dichas estructuras están constituidas por proteínas del tipo queratina-miosina, lo que les permite una gran amplitud de deformaciones elásticas, útiles en los movimientos morfogénéticos.

Grimstone (1961) después de revisar cuidadosamente la ultraestructura de los protozoarios, considera que los problemas de morfogénesis y diferenciación en estos organismos se podrán formular adecuadamente en términos físicoquímicos, a medida que se conozcan mejor las propiedades de las macromoléculas como elementos de construcción así como las complejidades estructurales de los orgánoides correspondientes.

En el Cuarto Congreso Internacional de Protozoología, efectuado en 1973 en Clermont-Ferrand, Francia se llevó al -

cabo una mesa redonda sobre la regulación de la morfogénesis, con la participación de especialistas en el tema. En el resumen correspondiente, se considera que los procesos morfogenéticos en los protozoarios pueden presentar tres aspectos o dimensiones: los procesos morfogenéticos, los elementos morfogenéticos y los aspectos de organización de la morfogénesis (Hanson y Jerka-Dziadosz, 1974).

Entre los procesos morfogenéticos destacan cuatro categorías: la fisión, los eventos sexuales como la conjugación, la formación del quiste y el exquistamiento y la regeneración.

Los elementos morfogenéticos consisten en macroorganoides, microorganoides y moléculas. Los primeros son aquéllos visibles en el microscopio fotónico e incluyen las estructuras bucales, las vacuolas contráctiles, los cilios y los flagelos entre otros. Los microorganoides serían aquéllas formaciones ultraestructurales constituidas de microfibrillas, microfilamentos y microtúbulos y aquéllas estructuras membranosas como el retículo endoplásmico o agregados pequeños como los ribosomas.

Los elementos moleculares se refieren a los bloques de construcción molecular relacionados con eventos morfogenéticos, ya sean de naturaleza estructural o funcional.

Por último, los aspectos de organización del fenómeno, serían: el tiempo, la formación, la orientación y la localización.

La representación tridimensional de los tres aspectos o dimensiones implicadas en todo fenómeno de morfogénesis, es útil para captar la complejidad de los eventos, así como para tener en cuenta que todos los problemas morfogenéticos en los protozoarios, en última instancia, están relacionados con la formación de un organismo completo funcional.

Un concepto del fenómeno que nos ocupa es la definición dada por Tartar (1967) quien considera a la morfogénesis como "la elaboración coordinada de partes visibles por medio de las cuales es terminada la construcción o reconstrucción de organismos individuales".

### Los fenómenos de morfogénesis en los ciliados

El estudio de la morfogénesis ha sido especialmente abundante en el grupo de los ciliados, debido a las características tan particulares que presentan estos organismos.

Corliss (1967) enlistó, para esa fecha, 120 investigaciones publicadas sobre el tema con muy diferentes puntos de vista.

Fauré-Fremiet (1948) analizó los mecanismos de la morfogénesis en los ciliados y consideró fundamentalmente su organización; la morfogénesis a partir de la bipartición; la morfogénesis como un fenómeno de regeneración; así como la formación de sistemas dobles y múltiples que pueden ocurrir accidentalmente o experimentalmente, con la aparición de monstruos heteropolares y polistomados.

Lwoff (1950) señaló la importancia del papel que juegan los cinetosomas, al juzgar a estas estructuras como modelos de unidades citoplásmicas relacionados con la continuidad genética.

Nuevamente Fauré-Fremiet (1953) hizo énfasis en los fenómenos morfogenéticos que ocurren en los ciliados, los cuales había citado en un trabajo previo (Fauré-Fremiet, 1948).

Los modelos corticales y sus diferencias en los ciliados, es el tema tratado por Nanney (1968) autor que considera que dichas disparidades pueden ser hereditarias pero independientes de desigualdades genéticas. También estima que

la diferenciación celular es concebida en términos de interacción de los productos genéticos que se encuentran en el citoplasma y que están condicionados por una variedad de circunstancias ambientales intra y extra celulares.

El papel que juega la interacción núcleo-citoplasma dentro de los procesos morfogenéticos, fue examinado en diversas especies de ciliados por De Haller (1969).

Uno de los autores que primero efectuó un análisis sobre el comportamiento morfogenético de algunas especies de ciliados, fue Tartar (1941) autor que tomó en cuenta los diversos tipos de cambios que ocurren durante los eventos de división y de regeneración.

Uno de los trabajos recientes más completos acerca del tema, es el publicado por Sonneborn (1974) quien analizó la estructura y origen del cinetosoma; el papel de éste en la morfogénesis; las estructuras asociadas a los cinetosomas; las migraciones y la organización de éstos en organoides más complejos. Por otra parte revisó las diferentes ideas previamente expuestas acerca de la importancia, las posibilidades y las limitaciones que juegan los diversos aspectos genéticos en el conocimiento y entendimiento de la mor

fogénesis en los ciliados. Discutió también las proposiciones hechas por Frankel en 1973, acerca de la extrapolación a los ciliados de la hipótesis de Wolpert dada en 1969-1971, sobre los modelos espaciales y sobre la información de posición.

El autor mencionado, Sonneborn (op. cit.) concluyó que los problemas generales de morfogénesis son los mismos en todos los organismos, lo que no implica que todas las soluciones sean iguales. Ocurren muchas similitudes entre los fenómenos morfogenéticos de los ciliados y los de organismos multicelulares. Existe la posibilidad de algún mecanismo universal tal como el de información de posiciones.

Corliss (1967) consideró la definición de morfogénesis dada hace mucho tiempo por Joseph Needham (brillante embriólogo y bioquímico inglés), como muy útil: "El cómo los organismos llegan a tener sus características y forma específica"; además, también definió la diferenciación como "el aumento en complejidad y organización".

Corliss (1953b) llamó a la morfogénesis "embriología a nivel protozoológico", señalando que ciertas especies de protozoarios pueden ser "células muy productivas" para re

solver diversos aspectos morfogenéticos a nivel celular. Consideró que la microscopía electrónica ha revolucionado nuestro conocimiento de la citoarquitectura de formas pequeñas, como son los protozoarios. Se refirió al aprovechamiento de las técnicas y los métodos actualmente en desarrollo en los campos de la biofísica y de la bioquímica. Trager (1963) trató la diferenciación en los protozoarios con énfasis en los fenómenos morfogenéticos que suceden en sus ciclos de vida.

### El proceso de la estomatogénesis

El fenómeno de la estomatogénesis en su sentido más amplio, es la "formación de una nueva boca" (Corliss, 1967). Esto representa un claro ejemplo de un fenómeno morfogenético - en el ciclo de vida de la mayoría de los ciliados.

El estudio de la estomatogénesis en una especie dada, tiene un valor considerable desde el punto de vista de la estructura y fisiología del individuo, así como también a través de su ciclo de vida u ontogenia. Esta información puede ser útil para reconstruir la filogenia de algunos grupos de protozoarios (Corliss, 1968).

Uno de los métodos más adecuados para estudiar los cambios que ocurren durante un proceso de estomatogénesis, a nivel de microscopía óptica, es la utilización de las diversas - técnicas de impregnación argéntica (Dragesco, 1962; Small, 1976b) las cuales revelan muy claramente los cinetosomas que forman la infraciliatura, así como su posición, distribución, aparición y duplicación.

Corliss (1967) hizo referencia a las relaciones topológicas y morfogenéticas de la boca o de los organoides bucales asociados, que son producidos de novo. "Las relaciones, - en su sentido más amplio, de los complejos orales nuevamente formados, con aquéllos existentes en el estado parental o en el estado pre-divisorio del ciliado; en el estado de trofote de su ciclo vital constituye la estomatogénesis".

Posteriormente, Corliss (1979) en su glosario de términos y conceptos, define cuatro términos relativos al fenómeno: la estomatogénesis; el campo estomatogénico; la cinetia estomatogénica y su término antecesor el meridiano estomatógeno.

Por otra parte, define la estomatogénesis brevemente como la formación de una nueva boca en un sentido amplio. Dice

que la estomatogénesis es un fenómeno dinámico que abarca la neoformación o reemplazo de todas las estructuras orales e infraestructurales, así como cualquier otra u otras asociadas o relacionadas con aberturas, depresiones o cavidades en ambos, el proter y el opisto, durante (algunas veces incluyendo algún tiempo antes y después) la fisión binaria del propio cilado.

El valor intrínseco del fenómeno, así como su significación en la filogenia y diversos aspectos de la morfogénesis experimental; así como un esquema de clasificación en que divide los procesos de estomatogénesis son tratados por Corliss (1967).

Corliss (1964, 1967) propuso cinco mecanismos en que dividió el proceso de la estomatogénesis: el autónomo; el semi autónomo; el somático meridional; el citoplásmico de novo y el cinetosomal de novo. Posteriormente, el mismo autor, Corliss (1973) plantea una reinterpretación y un cambio en la nomenclatura para el fenómeno, como sigue: estomatogénesis telocinética; estomatogénesis paracinética; estomatogénesis buco-cinética y estomatogénesis apocinética.

La estomatogénesis telocinética es la formación de partes bucales nuevas, directamente o indirectamente (vía organoi

des derivados) en los extremos anteriores de las cinetias. Ocurre en gimnostomátidos sensu lato, tricostomátidos, entodiniomórfidos, apostomátidos y conotríquidos.

La estomatogénesis paracinética está relacionada con un grupo o campo de cinetosomas que aparecen lateralmente o en yuxtaposición, con una ó más de las cinetias somáticas, considerablemente alejadas del lugar donde se encuentra el aparato oral parental. Ocurre en himenostomátidos tetrahimeninos y ofriogleninos, escasos heterotríquidos y posiblemente varios gimnostomátidos complejos.

La estomatogénesis bucocinética está relacionada con campos de cinetosomas que aparentemente se originan de organoides del aparato bucal parental sensu lato. Se lleva al cabo en himenostomátidos peniculinos, filasterinos y pleuronematinos, tigmatríquidos y peritríquidos.

La estomatogénesis apocinética está relacionada con un grupo o grupos de cinetosomas corticales que repentinamente aparecen, posiblemente con ninguna preasociación ni con las cinetias somáticas ni con el aparato bucal parental. Ocurre en muchos heterotríquidos, todos los hipotríquidos y otros grupos de verdaderos espiotríquidos.

El mismo autor Corliss (1974) hace referencia a otros destacados autores que se han ocupado de contribuir al entendimiento del fenómeno.

Uno de los primeros investigadores en tomar en cuenta datos morfogenéticos comparativos, para el establecimiento de la sistemática de los ciliados, fue Furgason (1940) quien estudió los modelos del citostoma en el "grupo Glaucoma-Colpidium"; el resultado de ese análisis fue la proposición del género Tetrahymena.

Chatton y Lwoff (1935b) utilizaron datos aportados por el estudio de la morfogénesis (estomatogénesis) para respaldar el nivel ordinal de los ciliados apostomátidos. Estos autores (Chatton y Lwoff, 1949, 1950) realizaron el mismo tipo de estudio en organismos pertenecientes al orden Tigmotrichida.

Small (1967) analizó los patrones y las secuencias de los fenómenos de estomatogénesis en algunos grupos de ciliados, descubriendo un "campo escuticociliar" en ciertas especies, con ello propuso la creación del orden Scuticociliatida, - en el cual distinguió, basándose en la estomatogénesis, - tres subórdenes: Pleuronematina, Pseudocohnilembina y Philasterina.

El uso de los datos aportados por el estudio de los fenómenos de morfogénesis y particularmente el entendimiento de las secuencias estomatogénicas, para analizar las relaciones sistemáticas es de gran importancia debido a las similitudes en el proceso de formación de los organoides bucales.

El análisis de una serie completa de estadios o de "figuras de división" nos conduce a conocer el mecanismo complejo de la estomatogénesis.

#### Trascendencia de los fenómenos de morfogénesis en la filogenia y sistemática del phylum Ciliophora.

Es bien conocido en el estudio sistemático de los ciliados, que el examen del ciclo ontogénico puede proporcionar valiosos indicios acerca de las relaciones ancestrales. Los mecanismos relacionados con los fenómenos morfogenéticos que inevitablemente están involucrados en los ciclos de vida, pueden asimismo proporcionar información de especial significado para la sistemática (Corliss, 1967).

El uso de las técnicas de impregnación argéntica, permite descubrir los modelos de la fisión binaria y de la estoma

togénesis integrando un proceso morfogenético. Dichos modelos pueden ser muy útiles para realizar investigaciones taxonómicas y filogenéticas, utilizando especies representativas de varios taxa mayores de los ciliados. Fauré-Fremiet aclaró problemas de simetría, polaridad y relaciones axiales solucionando un gran número de problemas filogenéticos al aplicar dichas técnicas (Corliss, 1974 ).

Tradicionalmente, los ciliatólogos han postulado interrelaciones filogenéticas entre los grupos taxonómicos conocidos, casi totalmente basadas en diferencias y similitudes entre las diversas clases y arreglos de la ciliatura externa y más recientemente utilizando datos comparativos de la infraciliatura y de las estructuras corticales en general. Corliss (1961, 1974 ) consideró, en la proposición de sus esquemas taxonómicos, los datos antes mencionados, en virtud de que tales caracteres son a menudo muy constantes.

El mismo autor (Corliss, 1975b) hace referencia al significado potencial de las características nucleares, especialmente en problemas de filogenia de ciliados primitivos, haciendo hincapié en la hipótesis de Raikov sobre los relictos cariológicos. Menciona también la importancia de los fenómenos morfogenéticos estudiados experimentalmente (in-

cluyendo niveles ultraestructurales) afirmando que jugarán un papel importante e indispensable dentro de las consideraciones evolutivas y de clasificación del grupo de los protistas ciliados.

Orias (1976) propuso un modelo evolutivo para explicar la arquitectura de un ciliado, a partir de un flagelado simple. En dicha hipótesis, además de considerar los caracteres morfológicos típicos de los ciliados y de los flagelados, hace notar las homologías existentes entre ambos grupos de organismos, proponiendo una ruta dentro de la evolución de los ciliados. Al respecto considera la autonomía morfogenética de la cinetia, tomándola como un "bloque de construcción" con gran independencia y gran versatilidad morfogenética, concluyendo que esta propiedad entre otras, ha jugado un papel importante en la gran diversificación de forma y función presentes en esos organismos.

Recientemente, la Sociedad de Protozoólogos organizó un simposio sobre la "Evolución Temprana de los Protistas", en dicha reunión se presentaron dos ponencias acerca del tema aquí tratado.

En una de ellas (Hanson, 1976) al hablar de los protozoarios, menciona cuatro características fundamentales: tama-

ño y simetría, organización nuclear, organización citoplásmica y ciclos de vida. Al mismo tiempo divide para su mejor identificación a los protozoarios en dos grandes grupos, las formas pseudopodiales y las formas cinetidales, incluyendo en este último grupo a los zooflagelados y a los ciliados.

El autor citado considera que la cinétida puede jugar un papel importante como agente morfogenético debido a que no solamente puede encontrarse repetida, sino que también puede formar estructuras compuestas, con varias funciones; como por ejemplo locomoción, nutrición y adherencia. Considera también que esta unidad de organización del cortex tiene un potencial morfogenético extraordinario siendo actualmente objeto de investigación activa.

En la misma reunión, Hutner y Corliss (1976) presentaron sus ideas acerca del significado de ciertas evidencias bioquímicas en el conocimiento de la filogenia de los ciliados. En dicho artículo, también consideraron otros aspectos de importancia filogenética; por ejemplo, la demostración de la presencia o ausencia de coordinación entre la elaboración de estructuras orales especializadas (estomatogénesis) y la presencia de receptores sensores con respecto a la nutrición.

Corliss (1968) postuló que la información ontogénica es útil para aclarar interrelaciones filogenéticas entre ciertos grupos de protozoarios. Los protozoarios ciliados han sido escogidos como ejemplos de posible recapitulación de la filogenia, debido a las posibilidades que ofrece la infraciliatura para realizar estudios comparativos de fenómenos morfogénéticos que ocurren durante el ciclo de vida (ontogenia) de dichos organismos.

El mismo autor menciona que los diversos modelos de estomatogénesis pueden proporcionar indicios valiosos para el análisis de la filogenia del grupo. Por otra parte, advierte que los peligros y las trampas en que se puede caer son muchas, al usar inadecuadamente la ontogenia en la reconstrucción de la filogenia de los protozoarios.

A pesar de que el proceso morfogénético es dinámico, existen evidencias de que la estomatogénesis representa un carácter muy estable y conservador, lo que ha permitido establecer con claridad los diversos modelos básicos característicos de la formación de una nueva boca (Corliss, op. cit.).

La morfogénesis, con especial énfasis en los fenómenos de estomatogénesis, ha aportado datos fundamentales para la

proposición de los nuevos esquemas taxonómicos, especialmente en los niveles de clase y de orden (De Puytorac et al, 1974; Corliss, 1979).

### I I I M A T E R I A L Y M E T O D O S

#### Recolección de las muestras

Los ejemplares de la especie estudiada fueron obtenidos de muestras recolectadas en diversos depósitos de agua dulce, como son: los Lagos de Chapultepec y de Xochimilco, la Presa de Tarango en Mixcoac, algunos depósitos temporales de agua en Iztapalapa y en el Jardín Botánico Exterior de la Ciudad Universitaria en Coyoacán, localidades correspondientes al Distrito Federal. Se muestrearon también en Lago de Guadalupe, la Laguna de Zumpango y la Ciénaga de Lerma en el Estado de México. La recolección de las muestras se efectuó entre los años de 1975 a 1978.

Se obtuvo agua y sedimento del fondo así como agua superficial. La muestra fue trasladada en frascos de cristal con boca ancha, perfectamente limpios y llevados inmediatamente al laboratorio, en donde se mantuvieron a la temperatura ambiente ( $15^{\circ}\text{C}$  -  $25^{\circ}\text{C}$ ) en cristalizadores cubiertos.

#### Cultivos

En el laboratorio, en varias ocasiones, se elaboraron cultivos utilizando los diversos medios recomendados en la li

teratura especializada para cultivar a los protozoarios ciliados (Sandon, 1932; Needham et al, 1959; Fauré Fremiet, 1961a; Mackinon y Hawes, 1961 y López-Ochoterena, 1965). - De los numerosos cultivos agrobióticos y mixtos elaborados inicialmente, se aisló a los protozoarios ciliados con base en sus características morfológicas más sobresalientes.

Uno de los géneros representados fue Glaucoma Ehrenberg, - 1830, identificándose dos especies, G. scintillans Ehrenberg, 1830 y G. dragescui Corliss, 1971; de estas la más abundante fue la última especie, la cual se localizó en el Lago de Xochimilco, D.F. y en la Ciénaga de Lerma, Méx.

La identificación específica de Glaucoma dragescui, ciliado utilizado en esta investigación, estuvo basada en los trabajos publicados por Czapik (1968), Dragesco (1970) y Corliss (1971).

Inicialmente esta especie fue cultivada en agua procedente de las localidades correspondientes. Posteriormente se utilizó la técnica de cultivo específica propuesta por Frankel (1961).

Glucosa	0.5%
Levadura autolizada	0.5%
Caseína	0.25%

En el medio aparecieron bacterias no identificadas que no tuvieron un efecto aparente sobre el crecimiento de los ciliados.

Los cultivos fueron hechos en tubos de ensaye realizándose una resiembra cada semana; manteniendose en una estufa a una temperatura de  $26^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ .

Para obtener abundantes formas en división, se aprovecharon las técnicas propuestas por Hamburger y Zeuthen (1960) y por Frankel (1964a, 1964b). Se consiguieron las diferentes etapas correspondientes a la fisión binaria, utilizadas para el análisis de los procesos estomatogénicos.

Dichas técnicas provocan un choque térmico en los organismos cultivados. Los cultivos son incubados durante 14 a 16 hrs. en un "baño María" a una temperatura de  $28^{\circ}\text{C}$ ; posteriormente los tubos con los cultivos son transferidos a un "baño María" en el que se mantienen a  $34^{\circ}\text{C}$  por un lapso de 2 hrs., al final de las cuales se regresan a la temperatura inicial de  $28^{\circ}\text{C}$ .

Subsecuentemente los especímenes fueron fijados a diferentes intervalos de tiempo para realizar las técnicas de impregnación argéntica.

### Técnicas microscópicas

Para el estudio microscópico de los organismos in vivo se utilizaron las técnicas microscópicas de campo claro y de contraste de fases. El microscopio esteroescópico fue empleado para aislar aquellas formas que mostraban signos de división (constricción), las cuales fueron fijadas, teñidas e impregnadas para su estudio posterior.

### Técnicas citoquímicas

Los reactivos empleados fueron muy diversos, de acuerdo con lo recomendado en la literatura correspondiente, tanto para la obtención de preparaciones temporales como de preparaciones permanentes. Dentro de estas últimas, se tuvo particular cuidado en lograr tinciones para la identificación, así como impregnaciones adecuadas para el análisis de los procesos morfogénéticos.

### Preparaciones temporales

Los colorantes vitales aprovechados para este tipo de pre-

paraciones fueron el verde de metilo acidulado al 1%, el azul de metileno diluido 1:10000 y al 1% y la nigrosina - en solución acuosa al 5% y al 10% (Kudo, 1966).

### Preparaciones fijas

Este tipo de preparaciones se elaboraron empleando los líquidos de Shaudinn y de Bouin, así como formol al 5% y al 10%. Las tinciones fueron hechas utilizando la Hematoxilina férrica de Heidenhain y la Hematoxilina de Delafield (Langeron, 1949; Weesner, 1960).

### Impregnaciones argénticas

Para la impregnación de las estructuras argentófilas, fueron usadas las fórmulas propuestas por Klein (1926, 1958), Fernández-Galiano (1965, 1966, 1976) y la de Tuffrau (1967), con las modificaciones hechas por Groliere (1975).

A continuación se detallan las técnicas de impregnación argéntica utilizadas:

### Técnica de Klein (ligeramente modificada)

- 1.- Colocar una gota de cultivo en un cubreobjetos, extendiéndola con una aguja de disección sobre la superficie, dejándola secar a la temperatura ambiente.
- 2.- Colocar los cubreobjetos en un vaso Columbia al cual se añade una solución acuosa de Nitrato de plata al 2% dejándolo 7 minutos.
- 3.- Lavar con agua destilada (dos cambios)
- 4.- Colocar los cubreobjetos sobre un fondo blanco (papel filtro) dejándolos de 20-30 minutos expuestos a la luz solar, o durante 5 minutos bajo los rayos de una lámpara de luz ultravioleta, hasta que tomen un color obscuro.
- 5.- Lavar con agua destilada.
- 6.- Dejar secar los cubreobjetos en posición vertical a la temperatura ambiente.
- 7.- Montar directamente en bálsamo de Canadá.

### Técnica de Fernández-Galiano

- 1.- Colocar 3 gotas de formol puro en un cristizador de 40 ml de capacidad y agregar 5 ml de cultivo y dejar 2 minutos para la fijación.
- 2.- Añadir las siguientes sustancias sucesivamente: 10 gotas de piridina pura; 2 ml de solución de carbonato de plata amoniacal de Río-Hortega\*; 10 a 15 gotas de una solución bacteriológica de proteosa peptona al 4%, previamente adicionada de 5 gotas de formol.
- 3.- Agregar 20 ml de agua destilada.
- 4.- Calentar la mezcla lentamente a una temperatura de 60°C, utilizando un "baño María" hasta que el líquido tome un color ámbar transparente.

\*Carbonato de plata amoniacal de Río-Hortega: mezclar lentamente 50 ml de nitrato de plata al 10% y 150 ml de carbonato de sodio al 5%, agregar amoníaco gota a gota hasta disolver el precipitado que se formó, aforar con agua destilada hasta 750 ml.

- 5.- Verter la mezcla en una cápsula de porcelana que contenga 15 ml de una solución de tiosulfato de sodio al 5%.
- 6.- Lavar con agua destilada varias veces, dejando que los organismos impregnados se depositen en el fondo de la cápsula.
- 7.- Deshidratar, aclarar y montar en bálsamo de Canadá.

NOTA: La observación de las diversas estructuras mejora si la preparación es ligeramente comprimida, presionando el cubreobjetos.

Técnica de Tuffrau (modificada por Groliere)

- 1.- Colocar a los organismos que se han separado del cultivo con una pipeta Pasteur, en un vidrio de reloj con fijador de Bouin de 5 a 20 minutos; lavar varias veces con agua destilada durante 5 minutos.

- 2.- Aclarar a los individuos fijados, con agua de Javel\*; adherir a los organismos a un portaobjetos utilizando albúmina de Mayer.
- 3.- Mantener las preparaciones 3 minutos en una estufa a 60°C; colocar los portaobjetos en una caja de Coplin con alcohol de 96° durante 3 minutos; lavar con agua destilada.
- 4.- Colocar en una caja de Coplin con agua destilada 1 gr. de Protargol, manteniéndola en una estufa a 60°C durante 5 minutos; poner dentro de la caja los portaobjetos dejándola en la estufa durante 50 minutos más.
- 5.- Agregar a la caja de Coplin láminas de cobre, permaneciendo en la estufa de 5 a 10 minutos más.
- 6.- Lavar con agua corriente varias veces; pasar los portaobjetos por una solución de hidroquinona al 1%, por agua destilada y por una solución de tiosulfato de sodio al 5%.

\*Agua de Javel: Disolver 10 gr. de carbonato de sodio en 200 ml de agua destilada, agregar una solución de 5 gr. de hipoclorito de calcio disueltos en 25 ml de agua destilada; se deja reposar 24 hrs. y se decanta.

7.- Deshidratar, aclarar y montar en bálsamo de Canadá.

### Esquemas y fotomicrografías

Los esquemas correspondientes a la especie estudiada y a los eventos morfogénéticos (estomatogénesis) analizados, - fueron elaborados a partir de la observación de organismos in vivo de acuerdo con las técnicas microscópicas mencionadas y también con el análisis y estudio de las preparaciones temporales y permanentes hechas con los diversos procedimientos citoquímicos.

Las fotomicrografías fueron elaboradas utilizando una caja de cámara Leica y un adaptador "Mikas Leitz"; para determinar la exposición correcta se empleó un exposímetro - - "Microsix". La película utilizada fue Panatomic X de - 32°ASA, marca "Kodak".

#### I V R E S U L T A D O S

##### Posición taxonómica de *Glaucoma dragescui* Corliss, 1971.

Para el análisis de los taxa mayores se utilizó la clasificación propuesta por Levine et al (1980); para los niveles de familia y especie se aprovecharon los trabajos de Corliss (1971, 1977, 1979), tomando en cuenta lo anterior y de acuerdo con los esquemas taxonómicos recientemente propuestos para el phylum Ciliophora, la especie estudiada en esta investigación tiene la siguiente posición taxonómica (Cuadro VI).

##### Clase Oligohymenophorea de Puytorac et al, 1974

Aparato oral generalmente bien definido, ausente en un grupo; ciliatura oral claramente distinta de la ciliatura somática, consistente de una membrana paraoral (esticodiada) en el lado derecho y un número pequeño de organoides compuestos (membranelas, penículos o policinetias) en el lado izquierdo; estomatogénesis paracinética o bucocinética; cistostoma usualmente ventral y/o cerca del extremo anterior,

en el fondo de la cavidad bucal o infundibular; quistes comun<sub>es</sub>; varias especies lor<sub>ig</sub>adas; formación colonial fre<sub>cuente</sub> en algunos grupos.

#### Subclase Hymenostomatia Delage y Hér<sub>o</sub>uard, 1896

Ciliatura somática a menudo uniforme; cavidad bucal, cuando está presente, en posición ventral; cinetodesma normalmente presente, usualmente conspicuo; formas se<sub>s</sub>iles con pedúnculo, colonia y quistes relativamente raros; predominantemente formas de aguas dulces.

#### Orden Hymenostomatida Delage y Hér<sub>o</sub>uard, 1896

Cavidad bucal bien definida, conteniendo membranelas o pen<sub>ñ</sub>culos con bases infraciliarias con tres a cuatro filas de cinetosomas de anchura; área oral en la superficie ventral, generalmente en la mitad anterior del cuerpo; el escutico no aparece durante la estomatogénesis.

Suborden Tetrahymenina Fauré-Fremiet en Corliss, 1956

Ciliatura somática regularmente distribuida; tres membranas orales del lado izquierdo y una membrana ondulante o paraoral (esticodiada) del lado derecho; sutura preoral - pero no postoral; ciliatura tigmotáctica rara; sin nematodesma ni tricocistos, mucocistos comunes; estomatogénesis paracínética; formas típicas de aguas dulces, pocas endoparasitas.

Familia Glaucomidae Corliss, 1971

Especies de forma ovoide o elíptica; ciliatura somática - densa; sutura preoral en ángulo o desplazada ligeramente a la izquierda del eje longitudinal del cuerpo; abertura bucal elíptica o en forma de lágrima en ángulo ligero con respecto al eje mayor del citosoma, más pequeña que la cavidad bucal; labio ectoplásmico en el margen derecho de la abertura oral, cuando menos en el género tipo; cavidad bucal con una membrana ondulante o haplocinetia, inconspicua y tres membranas o policinetias de diferente tamaño, la base de una de las cuales es especialmente conspicua; cine

tias postorales en número de cinco a diez, la última de la derecha es estomatogénica; estomatogénesis paracínética; vacuola contráctil con un solo poro, localizado subecuatorialmente en el lado derecho de la parte posterior del -- cuerpo; macronúcleo compacto central, con un micronúcleo - esférico cercano; formas generalmente con ciclo de vida mo nomórfico; la mayoría de las especies son bacteriófagas, - todas de vida libre y de aguas dulces.

Glaucoma dragescui Corliss, 1971

Presenta los caracteres propios de la familia, por ser una especie del género tipo. Los meridianos ciliares derechos de la superficie ventral convergen hacia la sutura preoral con un ángulo mayor que el de aquellos meridianos que se - dirigen desde el lado izquierdo; la segunda membrana - está hipertelicamente desarrollada; el cuerpo "X" está aso ciado con la terminación anterior de la base de la segunda membrana.

### Descripción de la especie estudiada

El análisis descriptivo de Glaucoma dragescui está basado en el estudio de individuos, tanto in vivo como tratados con las diversas técnicas citoquímicas ya citadas.

#### Morfología externa

Su talla varía de 110 a 160 micras de longitud por 69 a 75 micras de anchura, con un promedio de 130.59 micras para la longitud y de 71.87 micras para la anchura; la desviación estándar es de 15.19 micras para la longitud y de 1.99 micras para la anchura.

El citosoma presenta una forma ovoide con los extremos apical y antapical redondeados; presenta la cara dorsal convexa y la ventral plana. La ciliatura somática es uniforme y densa. La abertura bucal se encuentra localizada ventralmente y está en posición subapical, siendo de forma elíptica; la ciliatura bucal es aparente.

#### Anatomía interna

El citoplasma es denso y granular, carece de gránulos birrefringentes y no existe una diferencia notable entre ecto y

endoplasma. El aparato nuclear está compuesto por un solo macronúcleo de forma casi esférica y compacto de 23 micras y por un micronúcleo esférico adyacente de 6 micras de tamaño.

Las vacuolas digestivas están distribuidas uniformemente en el citosoma. Presenta una sola vacuola contráctil en posición central subecuatorial con un poro de salida localizado en la cara dorsal. (Fig. 1).

La descripción anterior corresponde al aspecto in vivo que presenta Galucoma dragescui bajo el microscopio de contraste de fases, así como también utilizando colorantes vitales y las hematoxilinas férrica de Heidenhain y la de De-la-fiel. Se analizaron cien individuos en el estado de tro fonte del ciclo vital. Las estructuras afines a la plata fueron puestas de manifiesto utilizando las técnicas de im pregnación argéntica.

### Estructuras argentófilas

#### Infraciliatura somática

Posee de 75 a 90 cinetias o meridianos ciliares (K). Los meridianos ciliares ventrales derechos se doblan en su por

ción anterior hacia la izquierda, no así los meridianos ventrales izquierdos que corren hacia arriba, formando un ángulo menor que los anteriores con respecto al eje mayor del cuerpo. Todos los meridianos ventrales terminan a nivel de la sutura preoral (PrS) con excepción de los meridianos postorales (POM's), los cuales en número de 7 a 9 terminan directamente en el borde posterior y derecho de la abertura bucal.

El primer meridiano postoral de la derecha corresponde a la cinetia número 1 ( $K_1$ ); la numeración de las cinetias corre hacia la derecha, de acuerdo con la proposición de Chatton y su escuela, terminando el último meridiano en el lado ventral adyacente a la cinetia designada con el número 1. La última cinetia es la cinetia n (en esta especie  $n = 75 - 90$ ). La sutura preoral colinda con 20 a 25 cinetias. (Fig. 2).

Los cinetosomas ( $K_S$ ) tienen un tamaño promedio de 0.8 micras. El número de cinetosomas promedio en la cinetia No. 1 es de 101.8.

Otras estructuras argentófilas que destacan, son el poro de la vacuola contráctil (EVP) y el citoprocto (Cyp). La vacuola contráctil única, está situada en el tercio posterior

del citosoma y su poro permanente de salida se localiza variablemente entre las cinetias 25 a 29. El citoprocto único, en forma de hendedura mide de 10 a 22 micras de longi tud y se distingue en el tercio posterior de la cara ven tral entre los meridianos 1 a 3. (Figs. 2,3)

#### Infraciliatura bucal

La abertura bucal es generalmente de forma elíptica, nor malmente más ancha en su porción posterior; su tamaño promedio es de 26 x 13 micras. Está orientada casi directamente con el eje mayor del cuerpo y localizada a 30 micras del extremo anterior.

La cavidad bucal (Bc) es grande, particularmente larga, sus dimensiones promedio son de 39 x 15 micras y es considera blemente profunda para albergar a las estructuras bucales propiamente dichas.

La ciliatura bucal es de tipo tetrahiménico y está formada por tres membranelas o policineties (Pk) situadas del lado izquierdo y una membranela ondulante, paraoral o haplocine tia (Hk), colocada en el lado derecho; además de un cuerpo "X"; estas estructuras son muy aparentes.

La membranela ( $M_1$ ) mide 16 micras y tiene 6 ó 7 hileras de cinetosomas, siendo más pequeña que las membranelas  $M_2$  y  $M_3$ . La membranela ( $M_2$ ) mide 20 micras, presenta de 9 a 10 hileras o filas de cinetosomas, está situada al centro y en su parte anterior se encuentra colocado el cuerpo "X" que mide 5 micras. La membranela ( $M_3$ ) mide 24 micras, tiene 3 hileras de cinetosomas, y se localiza a un lado de la membranela  $M_2$ .

La membrana ondulante o paraoral es curva, mide 19 micras y está constituida por una sola hilera de cinetosomas; se encuentra casi adherida a la membranela  $M_3$ , siendo difícil observarla como una estructura separada. Existen 2 series de estructuras conectivas que unen a la membranela  $M_2$  con la membranela  $M_3$  y a esta última con la membrana ondulante o paraoral. (Figs. 4, 5).

La citofaringe se localiza al fondo de la cavidad bucal, - hacia la izquierda y es posterior a la membranela  $M_2$ .

#### Eventos morfogenéticos característicos de *Glaucoma dragescui*

Dentro de los eventos morfogenéticos, el fenómeno de la es-  
tomatógenésis es el que presenta una mayor relevancia den-

tro de dicho proceso. Glaucoma dragescui presenta una estomatogénesis de tipo paracínético, la cual es característica de los ciliados himenostomátidos y de otros grupos taxonómicos cercanos.

### Fases de la estomatogénesis

El proceso de estomatogénesis estudiado en esta investigación, ha sido dividido en 10 fases de acuerdo con los eventos principales que ocurren, con el objeto de tener un mejor seguimiento de la secuencia y de los cambios que tienen lugar.

#### Fase I

Esta fase inicial principia con una proliferación de cinetosomas a lo largo de la parte subecuatorial de la cinetia número 1 ( $K_1$ ), en posición lateral y del lado izquierdo de la misma. Estos cinetosomas constituyen el primer estadio en la formación del primordio oral (OP).

Los paratenes medios del organismo son los más activos en la proliferación cinetosomal y ésta decrece hacia ambos polos de la célula.

En el primordio oral continúa la multiplicación de los cinetosomas en la misma forma inicial en posición lateral izquierda, lo que da por resultado una masa de cinetosomas irregularmente agrupados en el lado izquierdo del primordio. (Fig. 6).

### Fase II

Ocurre un ordenamiento de los cinetosomas en hileras cortas, de 3 ó 4 cinetosomas cada una. Dichas hileras experimentan un cambio en la dirección de su eje mayor, de una posición horizontal a una longitudinal, formando hileras de mayor tamaño. Los segmentos anteriores se alinean primero y este gradiente de organización se mueve hacia el extremo posterior. (Figs. 7, 8, 9).

### Fase III

Una nueva proliferación de cinetosomas tiene lugar lateralmente al eje longitudinal de cada hilera, aumentando por lo tanto su anchura. En este estadio se pueden reconocer 3 grupos longitudinales de hileras de cinetosomas. Estos 3 grupos constituyen el primordio de la policinetia (PkP).

Los cinetosomas de la mitad posterior del primordio oral - continúan en desorden.

El primordio de la primera policinetia ( $Pk_1P$ ) se encuentra localizado en el extremo izquierdo del campo oral; el primordio de la segunda policinetia ( $Pk_2P$ ) está a la derecha de  $Pk_1P$  y el primordio de la tercera policinetia ( $Pk_3P$ ) se localiza a la derecha de  $Pk_2P$ .

Estos primordios destacan al engrosar, debido a la proliferación cinetosomal que ahí ocurre, sin embargo no es claro a partir de cuales gránulos basales y en que lugar aparecen los nuevos cinetosomas. (Fig. 10).

#### Fase IV

Subsecuentemente, se lleva al cabo la formación de un gran campo cinetosomal organizado en hileras laterales colocadas a la derecha del primordio de las policinetias; muchos de estos cinetosomas desaparecen posteriormente. Los primordios de las policinetias toman poco a poco la apariencia de hileras no segmentadas debido a una proliferación de los cinetosomas. (Fig. 11).

#### Fase V

Posteriormente, destaca el primordio de la haplocinetia - (HP) que se localiza inmediatamente a la derecha del primordio de la tercera policinetia (Pk<sub>3</sub>P). Aquel se diferencia a partir de un grupo de cinetosomas dispuestos al azar, constituyendo la hilera de cinetosomas. La diferenciación de la haplocinetia se inicia en la porción anterior y continúa hacia la parte posterior. Algunos cinetosomas supernumerarios (SK) aparecen en la región inmediata posterior del primordio de la haplocinetia. (Fig. 12).

#### Fase VI

La cinetia número 1 (K<sub>1</sub>) se parte en dos mitades, una mitad se transforma en la cinetia postoral número 1 del proter y la otra llega a ser la cinetia postoral número 1 del opisto.

Al mismo tiempo que la haplocinetia inicia su diferenciación, empieza una proliferación somática cinetosomal al lado derecho del primordio oral, dirigiéndose por la cara dorsal para terminar al lado izquierdo de éste; lugar donde es menos obvia la proliferación de los cinetosomas. (Fig. 13).

### Fase VII

El grupo cinetosomal supernumerario (SK) presente durante el inicio de la diferenciación de la haplocinetia, desaparece. Posteriormente ocurre la diferenciación de los cinetosomas del primordio de la haplocinetia (HP) formando una línea de cinetosomas dispuestos en zig-zag. Subsecuentemente el primordio de la policinetia del opisto se hunde dentro del citosoma, hacia la izquierda; los extremos posteriores cambian su eje de longitudinal a horizontal. Los cinetosomas de esta área cortical desaparecen formándose las cinetias postorales del opisto (POM's). (Figs. 14, 15).

### Fase VIII

Al mismo tiempo que está ocurriendo la formación de la nueva boca en el opisto, se lleva al cabo un cambio en las estructuras bucales del proter. Esto indica que hay alguna desdiferenciación de los sistemas fibrilares localizados debajo de las estructuras bucales parentales durante la división del organismo. Adicionalmente la haplocinetia del proter lleva al cabo una reorganización, en la cual los cinetosomas pareados de la haplocinetia se separan lateralmente, produciendo dos hileras paralelas de cinetosomas, -

los cuales más tarde se reasocian. Las policinetias del próter aparentemente retienen su integridad al nivel de resolución del microscopio óptico. (Fig. 16).

#### Fase IX

Durante el mismo período, en el cual se está llevando al cabo la reorganización y diferenciación de la haplocinetia, el plano citocinético se demarca por un rompimiento de las cinetias aproximadamente a la mitad del eje longitudinal del cuerpo. Al final de la citocinesis en la región media carente de cinetosomas, ocurre una constricción dividiéndose el organismo en dos. En esta fase las cinetias del lado derecho del campo oral aparecen espiralizadas. (Fig. 17).

#### Fase X

Un grupo cinetosomal llamado grupo "X" se diferencia en el extremo anterior del primordio de la segunda policinetia - (Pk<sub>2</sub>P) del opisto. El grupo "X" del próter persiste durante toda la estomatogénesis, así como también las policinetias correspondientes.

El primordio oral crece considerablemente y llega a tener las estructuras y proporciones de un área oral totalmente formada. (Figs. 18, 19).

Con los eventos relatados en la descripción de las diez fases en que fue dividida la estomatogénesis de la especie estudiada, quedaron representados los cambios característicos del fenómeno estomatogénico (Fig. 20).

De acuerdo con las técnicas utilizadas se observaron todos aquellos cambios estructurales visibles dentro de los límites de resolución del microscopio óptico.

El análisis de los eventos descritos es el resultado de la observación de cien individuos en división, los cuales fueron localizados en diferentes preparaciones elaboradas con las diversas técnicas de impregnación argéntica utilizadas.

## V D I S C U S I O N

### Aspectos taxonómicos

Para la identificación específica del protozooario utilizado en esta investigación, se tomaron en consideración como características diagnósticas: la talla de los individuos; el número total de cinetias; el número total de cinetias - postorales; la estructura del área oral; la posición del - poro de la vacuola contráctil y los rasgos de su aparato - nuclear (Czapik, 1968; Dragesco, 1970 y Corliss, 1971).

Los datos anteriores, se consideran necesarios e indispensables para obtener una identificación fidedigna del organismo con el que se trabajó, desde el punto de vista de la sistemática del grupo de los ciliados y en particular de - la especie considerada.

Corliss (1971) propuso la creación de la especie Glaucoma dragescui en honor de Jean Dragesco, reconocido ciliatólogo rumano. El autor mencionado había ya reconocido la existencia de esta especie. Dichas consideraciones estaban ba

sadas en datos no publicados de estudios hechos sobre organismos recolectados en el área de París, Francia (Corliss, 1954).

Dragesco (1970) describió a la misma especie como Glaucoma myriophylli Penard, 1922 recolectada en Yaoundé, Camerum. Previamente Czapik (1968) había descrito a dicha especie - con el mismo nombre, recolectada tanto en Francia como en Polonia.

Corliss (1971) consideró que Czapik (1968) posiblemente estudió una mezcla de dos especies diferentes, Glaucoma dragescui y Epenardia myriophylli debido a la confusión - que se origina al examinar las figuras y las fotomicrografías de lo que la autora consideró como G. myriophylli.

Corliss (op. cit.) erigió el género Epenardia en honor de Eugene Penard distinguido protozoólogo suizo, género que - solamente comprende una sola especie Epenardia myriophylli (Penard, 1922).

Desde la época de Ehrenberg, 58 especies de ciliados han - sido descritas considerando su afinidad taxonómica con el género Glaucoma; Kahl (1930-1935) mencionó 16 especies dentro del mismo género.

De acuerdo con Corliss (1971) el género Glaucoma Ehrenberg, 1830 comprende solamente ocho especies incluyendo G. dragescui descrita por el autor citado.

Las ocho especies aceptadas son: Glaucoma scintillans - - Ehrenberg, 1830 (especie tipo); G. macrostoma Schewiakoff, 1889; G. frontata (Stokes, 1886) Da Cunha, 1913; G. avellana Kahl, 1926; G. kirki Bari, 1950; G. intermedia (Gajevskaja, 1927) Corliss, 1954; G. chattoni Corliss, 1959 y G. dragescui Corliss, 1971.

De Puytorac et al (1973) han hecho referencia a Glaucoma ferox Savoie y de Puytorac, 1970 como una especie polimórfica. Las principales características distintivas de las nueve especies antes citadas, se presentan comparativamente. (Cuadro VII).

Por otra parte, posiblemente existan otras especies más, - las cuales, mediante una mayor aportación de datos pudieran considerarse en el futuro como especies válidas.

En México previa a esta investigación y de acuerdo con la literatura especializada (López-Ochoterena y Roure-Cane, - 1970; Madrazo-Garibay y López-Ochoterena, 1981) habían sido reportadas dos especies del género Glaucoma: G. scinti-

Ilan Ehrenberg, por Sokoloff y Sámamo (1931) en el Valle de México; en Chapultepec, D.F. por López-Ochoterena (1965) y por Basurto-Padilla (1970) en el Estado de Morelos y - Glaucoma pyriformis (Ehrenberg) que fue encontrada por Sokoloff y Ancona (1937) en aguas potables del Valle del Mezquital, Hgo. Posiblemente se trata en este último caso de una confusión específica con Tetrahymena pyriformis (Ehrenber, 1830) Lwoff, 1947.

### Técnicas citoquímicas

Los colorantes vitales utilizados en esta investigación — como fueron el verde de metilo acidulado al 1%; el azul de metileno diluído 1:10000 y al 1% y la nigrosina en solución acuosa al 5% y al 10% — permitieron hacer resaltar ciertas estructuras con las que tienen afinidad dichos reactivos y efectuar así observaciones preliminares que — condujeron a una identificación taxonómica previa.

En el primer caso, al utilizar el verde de metilo acidulado se puso en evidencia el aparato nuclear, tanto en sus componentes como en su situación topográfica en el organismo.

El azul de metileno en sus dos diluciones, destacó estructuras citoplásmicas y nucleares. El uso de la nigrosina, ayudó a conocer preliminarmente el modelo estructural peli-cular del organismo estudiado.

Las preparaciones permanentes para las cuales se utilizaron la técnica clásica de la Hematoxilina férrica de Heidenhain y la Hematoxilina de Delafield, permitieron obtener una coloración diferencial en la que el aparato nuclear y el citoplasma quedaron teñidos de diferente color, dando por resultado que destacaran las estructuras características de los diversos componentes morfológicos del protozoario analizado.

Las diferentes técnicas de impregnación argéntica utilizadas en esta investigación — Klein (1926, 1958); Fernández-Galiano (1965, 1966, 1976) y los cambios efectuados por Groliere (1975) a la técnica de Tuffrau (1967) — tienen un efecto diferencial sobre las diversas estructuras argentófilas que impregnan.

La técnica de Klein debido posiblemente a su sencillez solamente delimita los cinetosomas cinetiales (Ki) y la estructura superficial pelicular. La rapidez de su ejecución

la convierte en una técnica útil para una observación preliminar, al mismo tiempo que la comparación de las imágenes obtenidas con otras técnicas citoquímicas, permite hacer un mejor análisis de las estructuras en estudio. Este procedimiento tiene el mérito de ser uno de los primeros de los que se han venido utilizando en el grupo de los protozoarios ciliados.

La técnica de Fernández-Galiano y sus dos modificaciones, impregna los cinetosomas (Ks); el cinetodesma (Kd); la sutura preoral (PrS); el poro de la vacuola contráctil (EVP); el citoprocto (Cyp); además de otras estructuras como son el contenido de las vacuolas digestivas (Vd) y el aparato nuclear. En este trabajo, esta técnica produjo excelentes resultados de impregnación en todas aquéllas estructuras relacionadas con el área oral, tanto en el adulto como en el primordio oral (OP) del opisto. Uno de los posibles inconvenientes de esta técnica es el no poder conservar preparaciones permanentes por largo tiempo.

La técnica de protargol de Tuffrau (modificada por Grolie-re), resultó ser la más fina en cuanto a la impregnación de estructuras en las que la plata se deposita. Los orga-

noides que destacan son los cilios (C); los cinetosomas (Ks); el cinetodesma (Kd); además de otras estructuras relacionadas con la estomatogénesis, como son las membranas bucales del próter, así como el primordio oral (OP) - del opisto. En este último caso es posible seguir la secuencia de los cambios que ocurren en la formación de las policinetias (Pk) y de la haplocinetia (Hk) durante los eventos estomatogénicos.

El uso combinado y coordinado de todas las técnicas argentícas antes mencionadas es conveniente, ya que permite obtener imágenes diferentes de los diversos niveles topográficos de un organismo ciliado que ha sido previamente sometido a un proceso de impregnación argéntica.

Los resultados del empleo de las técnicas tal como han sido mencionados previamente, están de acuerdo con las investigaciones efectuadas por Small (1976b).

#### El fenómeno de morfogénesis (estomatogénesis)

De acuerdo con lo propuesto por varios autores, acerca de los mecanismos de estomatogénesis y su significado filoge-

nético (Fauré-Fremiet, 1950a; Corliss, 1956; Small, 1967 y Tartar, 1967) se pueden considerar cinco fases que representan los principales pasos del fenómeno de estomatogénesis.

Estas cinco fases son: 1) El número de campos cinetosomales en el primordio oral inicial. 2) El sitio o sitios de origen del primordio oral. 3) La forma de los primordios orales en diferentes fases del proceso estomatogénico. 4) Los modelos de movimiento que los primordios llevan al cabo en diferentes estadios de la estomatogénesis. 5) El grado de desdiferenciación en el sistema bucal parental durante la estomatogénesis del opisto.

El conjunto de estas cinco fases se considera como la "Huella digital" de la estomatogénesis del taxon de que se trate.

La fase 1 considera si el primordio oral inicial ocurre como un único campo de cinetosomas o como más de un campo distinto. En el caso de Glaucoma dragescui el primordio oral, normalmente se origina por una proliferación de cinetosomas a lo largo de la cinetia No. 1 dando como resultado un campo cinetosomal único.

La fase 2 ubica el sitio de origen del primordio oral. Ha sido utilizada para hacer referencia a los diferentes tipos de relaciones topológicas entre los sitios de formación del primordio oral del opisto y la región oral parental.

El organismo estudiado lleva al cabo una estomatogénesis paracínética, de acuerdo con la clasificación del fenómeno hecha por Corliss (1973). Así, el sitio de formación del primordio oral ocurre en el centro y a un lado de la cinetia No. 1, por proliferación de la misma y alejada del aparato bucal parental.

En la fase 3 se considera la existencia de gradientes de desarrollo en el primordio oral, los cuales se demuestran por la secuencia de los cambios de forma que ocurren en los primordios. En el caso de G. dragescui, los primordios, tanto de las policinetias como de la haplocinetia se diferencian en una secuencia dada a partir del campo del primordio oral. Su gradiente de diferenciación va del lado superior izquierdo al lado inferior derecho.

La fase 4 se refiere a los movimientos direccionales mayores que efectúa el primordio en diferenciación, mientras -

cambia de su posición de origen a su posición final en el opisto. En el caso de G. dragescui, los movimientos del primordio oral hacen que éste cambie de una posición vertical, en relación con el eje mayor del cuerpo, a una posición oblicua media ventral.

La fase 5 trata de la variación cuantitativa de la desdiferenciación y de la subsecuente rediferenciación, que llevan al cabo las estructuras de la boca del proter, mientras - está ocurriendo la estomatogénesis. En el ciliado estudiado, las policinetias del proter aparentemente no sufren ningún cambio, mientras que en la haplocinetia ocurre una reorganización de los cinetosomas pareados.

De acuerdo con lo antes descrito, se puede considerar que Glaucoma dragescui tiene la siguiente "huella digital estomatogénica": Campo cinetosomal único; formación del primordio oral en el centro y a un lado de la cinetia No. 1; el gradiente de diferenciación de los primordios ocurre del - lado superior izquierdo al lado inferior derecho; el primordio cambia de una posición vertical a una posición oblicuca con respecto al eje mayor del cuerpo; las policinetias del proter no sufren ningún cambio y la haplocinetia del - mismo lleva al cabo una reorganización de los cinetosomas,

Análisis comparativo de los eventos de estomatogénesis que  
ocurren en tres especies del género Glaucoma Ehrenberg,  
1830

Hasta la fecha, entre las investigaciones efectuadas sobre el fenómeno de la estomatogénesis, en las diversas especies del género Glaucoma, destacan las dos siguientes: Franquel (1960) que estudió el fenómeno en G. chattoni y Peck (1974) que trató el caso en G. scintillans.

El inicio de la estomatogénesis se realiza de manera semejante, tanto en Glaucoma dragescui, como en G. chattoni y en G. scintillans, ya que el primordio oral del opisto se origina como un campo de cinetomas aproximadamente en la parte media de la cinetia No. 1, considerada como la cinetia estomatogénica. Este proceso es fundamental para considerar dicho mecanismo dentro de la clasificación propuesta por Corliss (1973, 1979) como un tipo de estomatogénesis paracínética.

En los ciliados himenostomátidos tetrahimeninos, se considera que es típico este mecanismo de estomatogénesis, ya que el lugar en donde principian los fenómenos se localiza a un lado de una cinetia y topográficamente su situación está alejada del aparato bucal parental.

Los primordios de las policinetias se originan de filas cinetosomales transversales, tanto en G. scintillans como en G. dragescui. El proceso es semejante en ambas especies, al reorganizarse dichas filas en hileras longitudinales de cinetosomas, para constituir los primordios de las tres policinetias que muestran una apariencia segmentada. Esta fase no fue mencionada por Frankel (1960) en su descripción de la estomatogénesis de G. chattoni.

La diferenciación del primordio de la haplocinetia es también semejante en las tres especies comparadas — Glaucoma chattoni; G. scintillans y G. dragescui — en las cuales se inicia de la porción anterior a la posterior, desapareciendo algunos cinetosomas que pueden considerarse como supernumerarios.

El grupo "X" que al principio parece ser parte del primordio de la segunda policinetia, aparentemente se forma a partir de cinetosomas supernumerarios.

La formación de las cinetias postorales es semejante en las tres especies comparadas.

De las estructuras bucales del proter, es la haplocinetia quien sufre una reorganización cinetosomal; siendo por el

contrario mínima esa desdiferenciación en las policinetias. La ciliación se mantiene igual posiblemente debido a aspectos funcionales de nutrición, ya que ésta es la única boca activa a través de la cual se está alimentando el organismo en división.

De acuerdo con lo anterior, el plan general básico estomatogénico es muy semejante en las tres especies consideradas, por lo que dicha semejanza viene a confirmar desde un punto de vista ontogénico (estomatogénesis) una relación estrecha de parentesco entre las mismas, lo que corrobora su inclusión dentro del mismo taxon.

#### Trascendencia filogenética y sistemática del fenómeno de estomatogénesis estudiado

Como ya se mencionó de acuerdo con Corliss (1953b) la morfogénesis de los protozoarios ciliados pueden considerarse como un tipo de "embriología a nivel protozoológico", de manera que la investigación de dicho fenómeno es útil para entender las interrelaciones filogenéticas entre los protozoarios.

En la presente investigación, el análisis de la secuencia de las diez fases en que fue dividido el evento estomatogé

nico, permite seguir el proceso de ontogenia o de embriogénesis, tanto en el proter como principalmente en el opisto que son los productos filiales en formación.

Lo anterior pudo observarse, desde los primeros síntomas de aparición del primordio oral hasta la separación definitiva de las dos células hijas.

Para conocer las posibles relaciones de parentesco entre dos taxa cercanos, es útil el análisis de las fases de la estomatogénesis a través del uso de las técnicas de impregnación argéntica, las cuales en años recientes han tenido una aplicación cada vez más frecuente dentro de la investigación morfogénica de los ciliados.

Desde el punto de vista de Small (1967) el uso de la morfogénesis y particularmente de la secuencia de los fenómenos de estomatogénesis, es importante para analizar las relaciones sistemáticas, ya que pueden encontrarse similitudes en el modelo de formación o de elaboración de los organoides característicos de los diferentes taxa.

En el caso de los fenómenos de estomatogénesis que ocurren en las especies del género Glaucoma se pudo comprobar mediante el análisis comparativo del fenómeno, que en tres -

especies, G. chattoni, G. scintillans y G. dragescui, los diversos eventos y su secuencia son semejantes, con muy ligeras diferencias, resultado de las técnicas de observación y de impregnación utilizadas.

Evolutivamente hablando, los ciliados himenostomátidos sensu stricto, pueden ser considerados como los primeros "ciliados avanzados" que muestran una organización tetrahiménica en su ciliatura bucal. En relación con esto Corliss y Roque (1967) estuvieron particularmente interesados en aplicar los procesos morfogenéticos de estomatogénesis en la sistemática de los ciliados y directamente al esclarecimiento de problemas de clasificación supragenérica entre los miembros del orden Hymenostomatida.

En relación con lo anterior, los autores citados toman en cuenta dos hipótesis:

- 1) El modo general de formación de la nueva boca y los tipos de ciliatura (infraciliatura) implicados en los diversos estados de la estomatogénesis; lo que permite la separación de grupos de organismos en subórdenes.
- 2) Los detalles del proceso estomatogénico permiten reconocer límites taxonómicos a nivel de familia. Las di-

ferencias entre los géneros dentro de una familia son ligeras.

Ambas ideas son complementarias si se toman en cuenta los niveles taxonómicos que se proponen dentro de ellas.

El análisis y síntesis de las fases que presenta el fenómeno estomatogénico estudiado en esta contribución, viene a confirmar el grado de parentesco próximo entre tres de las ocho especies aceptadas como pertenecientes al género - - Glaucoma Ehrenberg.

Los autores previamente citados, Corliss y Roque (op. cit.) consideran que deben hacerse investigaciones ontogénicas - precisas en las diversas especies de ciliados, antes de - adelantar conclusiones acerca de la posición correcta de un taxon determinado.

La infraciliatura está actualmente reconocida como el carácter más estable de los protozoarios ciliados. Su estudio es posible debido al uso de las técnicas de impregnación argéntica para demostrar ésta a nivel del microscopio fotónico. Los patrones de los sistemas infraciliares (cinetosomas y fibras asociadas) pueden conducir a un análisis comparativo de los mecanismos de morfogénesis, al descu-

brir los modelos de la fisión binaria y de la estomatogénesis y ser aplicados en investigaciones filogenéticas, utilizando especies representativas de los diversos taxa mayores de ciliados (Corliss, 1968).

El conocer los principales estadios de los fenómenos morfológicos, particularmente la formación de la boca en las demás especies del género Glaucoma, permitirá comprender mejor esos eventos en los integrantes de una familia importante (Glaucoridae) de los himenostomátidos tetrahiménidos.

Como consecuencia de lo anterior, se aclararán dudas y puntos oscuros en las relaciones filogenéticas de ese grupo, con sus antecesores los cirtoforinos y en sus relaciones de parentesco con los escuticociliatidos y los heterotríquidos, de acuerdo con el árbol filogenético propuesto por Corliss (1979).

## V I   C O N C L U S I O N E S

Con el fin de seguir una secuencia lógica de acuerdo con el desarrollo de esta investigación, se presentan las siguientes conclusiones:

- 1.- Para la determinación correcta de la especie utilizada en esta investigación Glaucoma dragescui Corliss, 1971 existen datos sistemáticos suficientes de las diversas jerarquías taxonómicas, por lo que su identificación fue precisa.
- 2.- De acuerdo con la bibliografía pertinente la especie antes citada no había sido previamente reportada para la fauna protozoológica de México, por lo que se amplió en este trabajo el conocimiento sobre su distribución geográfica.
- 3.- Respecto a las técnicas de impregnación argéntica empleadas, puede concluirse que cada una de ellas presenta ventajas y que las tres técnicas utilizadas resultaron muy efectivas, para conocer el modelo de infraestructura ciliar, así como para seguir las diferen

tes fases del evento morfogenético, en la especie estudiada.

- 4.- El resultado del proceso de estomatogénesis analizado, contribuirá al esclarecimiento de incógnitas pendientes sobre la taxonomía y la filogenia del grupo de los protozoarios ciliados.
- 5.- Los protozoarios, considerados como células, han coadyuvado a solucionar problemas propios del campo de la biología celular, por lo que esta contribución viene a complementar los conocimientos actuales en esta área de la ciencia.
- 6.- La importancia de esta tesis consiste en su papel como catalizador para complementar la investigación protozoológica, particularmente la frontera entre la Protozoología y la Biología Celular.

## V I I A P E N D I C E

### Glosario de términos técnicos citados

Conceptos y definiciones modificados y adaptados de Corliss (1959, 1979) y Grain (1969).

**Area bucal.** Región alrededor de la boca, la cual contiene el aparato bucal. Sinónimo del término más generalizado área oral.

**Campo estomatogénico.** Término general para designar el grupo de cinetosomas no cilíferos, activamente relacionados en todo el fenómeno de producción de nuevas partes bucales por cualquiera de las formas de estomatogénesis conocidas.

**Cinetia.** Fila única estructural y funcionalmente integrada por cinetosomas únicos o pareados (en algunos casos en número mayor), típicamente orientada longitudinalmente. Los cinetosomas no -

todos son necesariamente cilíferos; incluye también los cilios y otros organoides corticales asociados. Sinónimo de meridiano ciliar.

Cinetia estomatogénica. Sinónimo de cinetia No. 1.

Cinetia No. 1. Meridiano o fila ciliar, la cual en los ciliados himenostomátidos tetrahimeninos tiene tres características únicas: es la cinetia estomatogénica (o meridiano estomatógeno) funcional en la formación de la nueva boca durante la fisión; lleva o está topológicamente asociada con el citoprocto en su extremo posterior y termina anteriormente en el margen posterior de la abertura bucal como el meridiano postoral más a la derecha. Sinónimo de cinetia estomatogénica.

Cinetia postoral. Sinónimo de meridiano postoral.

Cinética. Conjunto formado por el cilio y su grano basal (cinetosoma) correspondiente.

**Cinetodesma.** Fibra subpelicular (o fibrillas) periódicamente estriada, longitudinalmente orientada, que se origina cerca de la base de un cinetosoma somático (del posterior si es un par) - cerca de sus tripletes microtubulares 5-8 y extendiéndose anteriormente y paralela a la superficie pelicular del organismo, en el lado derecho de la cinetia relacionada (Ley de la desmodexia).

**Cinetosoma.** Cilindro tubular localizado subpelicularmente, formando de nueve estructuras periféricas -- (orientadas en ángulo recto con la superficie de la célula), igualmente espaciadas y obli-- cuas y cada una compuesta de tres microtubu-- los; el tamaño típico de un cinetosoma en los ciliados es cerca de 1.2 x 0.3 micras; cuando es cilífero, este "cuerpo basal" embebido --- (o por homología, centríolo) produce un cilio en su terminación distal.

**Cinetosomas supernumerarios.** Cinetosomas o cuerpos basales extra, que existen en diferentes especies en

más de un estado de su ciclo vital; en lugares diferentes pero específicos, en el cuerpo o en el área oral, ya sea cilíferos o no (su significación no está aún clara) pero existe una sobreproducción de éstos durante procesos morfogénéticos como la estomatogénesis.

**Citoprocto.** Ano celular; generalmente permanente cuando se presenta; abertura en forma de hendidura cerca del extremo posterior del cuerpo a través de la cual los productos de egestión pueden ser descargados. Estructura cortical argentófila en algunas especies, con significado taxonómico, localizada en o cerca de la porción izquierda posterior de la Cinetia No. 1. Organoide con interés filogenético; generalmente ausente en los gimnostomátidos (ciliados inferiores).

**Citosoma.** Término general para referirse al cuerpo de un protozoario.

**Citostoma.** Boca celular, boca verdadera o abertura bucal;

es simplemente una abertura en dos dimensiones, comúnmente abierta en forma permanente, a través de la cual pasan hacia el endoplasma (vía la citofaringe) las sustancias o materiales alimenticios, puede estar abierta directamente al exterior o estar colocada en una depresión o cavidad, tal como un atrio, vestíbulo o cavidad bucal o peristomal.

**Córtex.** En sentido amplio, la porción externa o "capa" del cuerpo del ciliado, algunas veces considerada como la envoltura celular que contiene la película y la infraciliatura y lleva los cilios diversas aberturas, costillas; alveolos, cinetosomas ciliares, estructuras asociadas fibrosas o microtubulares, etc.; comprende el corticotipo útil en estudios de morfogénesis y de sistemática; las mitocondrias se localizan en el córtex en los ciliados.

**Corticotipo.** Modelo específico (especialmente se hace visible después de la aplicación de las técnicas de impregnación argéntica) de estructuras cor

ticales de organoides encontrados como característicos de un organismo dado o de una población de organismos dentro de una especie. El corticotipo de un ciliado pueden definirse como el modelo específico de los organoides corticales asociados e, identificados por el número total de meridianos de esa célula.

**Escutico.** Estructura cinetosomal compuesta; organoide identificable por su forma, localización y presencia durante el proceso de estomatogénesis. Generalmente manifiesta una configuración de gancho o de látigo curvado posteriormente y a la derecha y se localiza ligeramente a la derecha de la terminación posterior de la base infraciliar de la membrana paraoxal; presumiblemente sus cuerpos basales se originan de partes de la infraciliatura bucal del organismo parental; su presencia está limitada a miembros de los Scuticociliatida, pero su homólogo puede estar presente en especies de otros órdenes.

**Esticodiada.** Tipo de membrana paraoral en la cual la infraciliatura está compuesta por pares de cinetosomas, de tal manera orientados que cada uno es perpendicular al eje anteroposterior de la membrana; además los cinetosomas están arreglados en zig-zag y sólo el miembro externo de la diada es cilífero; esta condición es común en los oligohimenóforos.

**Haplocinetia.** Término general para la base infraciliar de una membrana paraoral generalizada, especialmente en ciliados pertenecientes a las subclases Hymenostomata y Peritricha; típicamente, con una hilera de cinetosomas (pareados tangencialmente) como esticodiadas formando un modelo en zig-zag, generalmente con un cuerpo basal cilífero en el extremo.

**Infraciliatura.** Conjunto de todos los cinetosomas y microfibrillas (o microfilamentos) subpelicularmente localizados y de estructuras microtubulares, tanto somáticas como orales en su localización; la naturaleza argentofílica de muchos de tales organoides y estructuras y su universal---

dad y estabilidad hace de la infraciliatura - un sistema ideal para el estudio y la obtención de información en áreas de morfogénesis, evolución y filogenia así como en la sistemática comparativa en todos los niveles taxonómicos de los ciliados.

Infundíbulo. Parte más baja, interior o posterior o seccional de la cavidad bucal en ciertos ciliados, particularmente perítricos, a menudo en forma de embudo o en forma de un tubo largo o canal, la cavidad puede contener alguna ciliatura bucal y su infraciliatura.

Membrana ondulante. Término antiguo para referirse a la membrana paraoral. Concepto no exacto ya que implica una función que no siempre realiza, mientras que "paraoral" se refiere solamente a la localización del organoide, el cual es consistente a través de todo el phylum Ciliophora.

Membrana paraoral. Término utilizado para el organoide ciliar (algunas veces múltiple) que descansa a

lo largo del lado derecho del borde de la cavidad bucal en los ciliados oligohimenóforos y polihimenóforos; sus cilios pueden tener un movimiento ondulatorio como una sola unidad.

Membranelas orales (1, 2, 3). Término utilizado para referirse a uno ó a varios organoides ciliares - compuestos arreglados seriadamente, conocidos en conjunto como "zona adoral de membranelas". Se localiza básicamente en el lado izquierdo de la cavidad bucal o campo peristómico, en especies de oligohimenóforos y polihimenóforos; sus cilios algunas veces parecen estar fusionados o ser coalescentes (solamente desde el punto de vista hidrodinámico); son utilizados en la captura de alimento o en la locomoción. El término membranelas en sentido estricto se usa para referirse a los organoides ciliares bucales del lado izquierdo de los ciliados himenostomátidos.

Meridiano ciliar. El énfasis en el uso de este término ha sido en el aspecto argentófilo (=meridiano -

primario); formado por los cinetosomas; con reconocimiento secundario (y a veces terciario) de meridianos localizados intercinéticamente; visible con técnicas argénticas en muchos ciliados; históricamente notable en los himenostomátidos tetrahimeninos.

Meridiano estomatógeno. Término antiguo para referirse a cinetia estomatogénica.

Meridianos postorales. Cinetias ventrales terminado anteriormente en el borde posterior de la abertura bucal o del área oral general; POM #1 (es el colocado más a la derecha) es la cinetia estomatogénica (en la estomatogénesis paracínética). y lleva el citoprocto en su extremo izquierdo posterior.

Modelo cortical. Sinónimo de corticotipo.

Nematodesma. Haz de microtubulos paralelos birrefringentes, a menudo mostrando un arreglo paracristalino hexagonal en sección transversal, típica

mente asociado a un cinetosoma; situado dentro del citoplasma en ángulo recto a la película y formando con otros el refuerzo mayor de las paredes del aparato citofaríngeo de los gimnostomátidos e hipostomátidos.

Opisto. Producto filial posterior de una fisión binaria regular de un organismo parental; el ciliado anterior resultado de la división es el próter.

Paratene. Condición o presencia de modelos cinetidales repetidos en ángulo recto al eje longitudinal del cuerpo del ciliado, paralelo al (eventual) surco de fisión. Los paratenes dan la impresión de que las filas ciliares del organismo corren circunferencialmente más que longitudinalmente en la parte del cuerpo afectada. Varios himenostomátidos y escuticociliátidos - manifiestan esta condición claramente.

Penfculo. Tipo de membranela u organoide ciliar bucal compuesto con forma de una banda larga de cilios

fusionados, cortos; su base infraciliar se encuentra a lo largo de la pared izquierda de la cavidad bucal; se conoce clásicamente en los himenostomátidos peniculinos.

**Policinetia.** Término general utilizado para las bases infraciliares (algunas veces para toda la estructura con sus cilios) de las membranelas bucales de ciertos grupos de ciliados.

**Primordio oral.** Desarrollo o diferenciación de una determinada estructura u organoide, en este caso referido a la boca en el inicio del fenómeno de estomatogénesis; es a menudo un grupo de cinetosomas.

**Próter.** Producto filial anterior de una fisión binaria regular del organismo parental, éste a menudo retiene las partes bucales de aquél. El producto posterior es el opisto.

**Sutura postoral.** Típicamente un "sistema secante" medio-ventral o línea que va del área oral hacia el

polo posterior del organismo; algunas cinetias de ambos lados convergen o corren paralelas; estructura menos distintiva que la sutura preoral.

Sutura preoral. Típicamente una línea corta o "sistema secante" colocada medio-ventral, (a menudo inclinada a la izquierda) que va del área oral hacia el polo apical del organismo y hacia la cual convergen los extremos anteriores de ciertas cinetias somáticas de ambos lados; común en ciliados de diversos grupos taxonómicos.

Vestíbulo. Depresión o área invaginada del cuerpo de un ciliado, en cualquier polo, que conduce directamente al complejo citostoma-citofaringe; provisto de ciliatura más ó menos compleja en apariencia y la cual es predominantemente somática en naturaleza y origen; característico de organismos pertenecientes a la subclase Vestibulífera.

Zona adoral de membranelas. Arreglo ordenado de tres o

más membranelas, seriadamente colocadas a lo largo del lado izquierdo del área oral (típicamente en una cavidad bucal o peristoma); se encuentra entre los ciliados oligohimenóforos y polihimenóforos en su forma conspicua en los peritríquidos y muchas especies de espirotríquidos.

Abreviaturas utilizadas

Cavidad bucal	Bc
Cilio	C
Cinetia	K
Cinetia Número 1	K <sub>1</sub>
Cinetodesma	Kd
Cinetosoma	Ks
Cinetosomas cinetiales	Ki
Cinetosomas supernumerarios	SK
Citoprocto	Cyp
Cuerpo "x"	"x"
Fibras conectivas	Cf
Haplocinetia	Hk
Macronúcleo	Mac
Membrana # 1	M <sub>1</sub>
Membrana # 2	M <sub>2</sub>
Membrana # 3	M <sub>3</sub>
Membrana ondulante	UM
Meridiano postoral	PoM
Micronúcleo	Mic
Poikinetia	Pk

Poros de expulsión de la vacuola contráctil	EVP
Primordio de la haplocinetia	HP
Primordio de la cinetia # 1	K <sub>1</sub> P
Primordio oral	OP
Primordio de la policinetia	PkP
Primordio de la policinetia # 1	Pk <sub>1</sub> P
Primordio de la policinetia # 2	Pk <sub>2</sub> P
Primordio de la policinetia # 3	Pk <sub>3</sub> P
Sutura pre-oral	PrS
Vacuola contráctil	CV
Vacuola digestiva	Vd
Zona adoral de membranelas	AZM

Las abreviaturas anteriores se han considerado de acuerdo con Corliss (1979).

V I I I R E F E R E N C I A S

- BAKER, J. R. 1948. The status of the Protozoa. *Nature.*, 161: 548-551.
- BALAMUTH, W. 1940. Regeneration in protozoa: A problem of morphogenesis. *Quart. Rev. Biol.*, 15: 290-337.
- BALBIANI, E. G. 1888. Recherches expérimentales sur la mérotomie chez les infusoires ciliés. Contribution à l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire. *Rev. zool. suisse.*, 5: 1-72.
- 1892-1893. Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés, I, II. *Ann. Microgr.*, 4: 369-407, 449-489; 5: 1-25, 49-84, 113-137.
- BASURTO-PADILLA, C. 1970. Estudio Edafológico y Protozoológico de tres muestras de andosol forestal con clima templado. Tesis Prof. Fac. de Ciencias, UNAM. 31 pp.
- CANELLA, M. 1964. Structure buccali, infraciliatura, filigenesi e sistematica dei ciliofori: fatti, ipotesi, speculazioni. *Ann. Univ. Ferrara (N.S., Sect. III)*, 2: 119-188.

- 1977. Commentaires sus quelques analyses pro et contra Personalia I. Editografica - Rastignano (Bologna). 1-28.
- CHATTON, E. 1936. Les migrateurs horizontalement polarisés de certain péritriches. De leur signification. Mém. Mus. Hist. Nat. Belg. (Sér. 2), 3: 913-940.
- 1942. Le problème de la continuité du cinétosome chez les hypotriches. Nouvelles recherches sur l'Euplotes crassus. Bull. Biol. Fr. Belg., 76: 314-335.
- CHATTON, E. & A. LWOFF. 1930. Imprégnation, par diffusion argentique, de l'infraciliature des ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation. Compt. Rend. Soc. Biol., 104: 834-836.
- 1935a. La constitution primitive de la strie ciliaire des Infusoires. La desmodexie. Compt. Rend. Soc. Biol., 118: 1068-1072.
- 1935b. Les ciliés apostomes. I. Aperçu historique et général. Etude monographique des genres et des espèces. Arch. Zool. Exp. Gén., 77: 1-453.

----- 1949. Recherches sur les ciliés  
thigmotriches I. Arch. Zool. Exp. Gén., 86:  
169-253.

----- 1950. Recherches sur les ciliés  
thigmotriches II. Arch. Zool. Exp. Gén., 86:  
393-485.

COPELAND, H. F. 1956. The classification of lower organisms.  
Pacific Books, Palo Alto, California. 302 pp.

CORLISS, J. O. 1953a. Silver impregnation of ciliated  
protozoa by the Chatton-Lwoff technic. Stain  
Tech., 28: 97-100.

----- 1953b. Protozoa and systematics. Yale Sci.  
Mag., 28: 14-17.

----- 1954. The bucal apparatus and systematic  
status of Glaucoma frontata ("Dallasia frontata  
Stokes") J. Morph., 94: 199-220.

----- 1955. Evolution and systematics of the  
ciliated protozoa (Abstr.) J. Protozool., 2  
(Suppl.), 5-6.

- 1956. On the Evolution and Systematics of ciliated protozoa. *Syst. Zool.*, 5: 68-91, 121-140.
- 1959. An illustrated key to the higher groups of the ciliated protozoa, with definition of terms. *J. Protozool.*, 6: 265-281.
- 1960. Comments on the systematics and phylogeny of the Protozoa. *Syst. Zool.*, 8: 169-190.
- 1961. The Ciliated Protozoa. Characterization, Classification and Guide to the literature. Pergamon Press, Oxford. 310 pp.
- 1964. The value of stomatogenesis in studies of ciliate phylogeny and systematics. (Abstr.) *J. Protozool.*, 11. (Suppl.), 4.
- 1967. An aspects of morphogenesis in the ciliate protozoa. *J. Protozool.*, 14: 1-8.
- 1968. The value of ontogenetic data in reconstructing protozoan phylogenies. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 87: 1-20.

- 1971. Establishment of a new family (Glaucoridae n. fam.) in the holotrich hymenostome ciliate suborder Tetraymenina, and description of a new genus (Epenardia n.g.) and new species (Glaucoma dragescui n. sp.) contained therein. Trans Amer. Micros. Soc., 90: 344-362.
- 1972. The ciliate protozoa and other organisms: some unresolved questions of major phylogenetic significance. Amer. Zool., 12: 739-753.
- 1973. Evolutionary trends in patterns of stomatogenesis in the ciliate Protozoa. (Abstr.) J. Protozool., 20: 506.
- 1974. The Changing world of ciliate systematics: historical analysis of past efforts and a newly proposed phylogenetic scheme of classification for the protistan phylum Ciliophora. Syst. Zool., 23: 91-138.
- 1975. Nuclear characteristic and phylogeny in the protistan phylum Ciliophora. Biosystems., 7: 338-349.

- 1977. Annotated assignment of families and genera to the orders and classes currently comprising the Corlissian scheme of higher classification for the phylum Ciliophora. Trans. Amer. Micros. Soc., 96: 104-140.
- 1979. The Ciliated Protozoa. Characterization, Classification and Guide to the literature. 2nd. Ed. Pergamon Press. Oxford. 455 pp.
- CORLISS, J. O. and M. ROQUE 1967. A direct use of stomatogenesis in supra-generic classification of ciliate protozoa. (Abstr.) J. Protozool., 14: 4.
- CZAPIK, A. 1963. La morphogenèse du cilié Cyclidium citrullus Cohn (Hymenostomatida, Pleuronematina). Arch. Protistenk., 1: 5-11.
- 1964. Stomatogenesis in Uronema. Acta Protozool., 2: 207-211.
- 1968. La famille Tetrahymenidae et son importance dans la systématique et l'évolution des ciliés. Acta Protozool., 5: 315-358.

- DOBELL, C. 1958. Antony van Leeuwenhoek and his "Little Animals". Russell and Russell Inc. New York. 435 pp.
- DOUGHERTY, E. C., 1955. Comparative evolution and the origin of sexuality. Syst. Zool., 4: 145-169, 190.
- DRAGESCO, J. 1962. L'orientation actuelle de la systématique des ciliés et la technique d'imprégnation au protéinate d'argent. Bull. Micr. Appl., 12: 49-58.
- 1970. Ciliés libres du Cameroun. Ann. Fac. Sci. Yaoundé, Yaoundé. 141 pp.
- DUBOCHET, C. F. et al 1979. Morphogenesis in the heterotrich ciliate Climacostomun virens. I. Oral development during cell division. J. Protozool., 26: 218-226.
- FAURE-FREMIET, E. 1945. Symétrie et polarité chez les ciliés bi-ou multicomposites. Bull. Biol. France Belg., 79: 106-150.
- 1948. Les mécanismes de la morphogenese chez les ciliés. Folia biotheor., 3: 25-58.

- 1950a. Morphologie comparée et systématique des ciliés. Bull. Soc. Zool. Fr., 35: 109-122.
- 1950b. Probleme moléculaire de la morphogénese. Ann. Biol., 26: 361-379.
- 1953. Morphology of protozoa. Ann. Rev. Microbiol., 7: 1-18.
- 1954. Les problèmes de la différenciation chez les protistes. Bull. Soc. Zool. Fr., 79: 311-329.
- 1961a. Documents et observations écologiques et pratiques sur la culture des infusoires ciliés. Hidrobiol., 18: 300-320.
- 1961b. Morphogénèse et physiologie de la ciliation. Path. Biol., 9: 811-816.
- FERNANDEZ-GALIANO, D. 1965. Une nouvelle méthode pour mettre en évidence l'infraciliature des ciliés. Excerpta Medica. Internacional Conference on Protozoology London., 263.
- 1966. Une nouvelle méthode pour la mise en évidence de l'infraciliature des ciliés. Protistol., 2: 35-38.

- 1976. Silver impregnation of ciliated protozoa: procedure yielding good results with the pyridinated silver carbonate method. Trans. Amer. Micros. Soc., 95: 557-560.
- 1979. El primer método de impregnación argéntica aplicado al estudio de protozoarios ciliados. An. Soc. Méx. Hist. Cienc. Tec., 5: 75-84.
- FERNANDEZ GALIANO, E. 1916. La acción del nitrato de plata reducido (Fijación al urano-formol) sobre algunos protozoos. Treballs de la Societat de Biologia, 1916: 21-35.
- FRANKEL, J. 1960. Morphogenesis in Glaucoma chattoni. J. Protozool., 7: 362-376.
- 1961. Spontaneous astomy: loss of oral areas in Glaucoma chattoni. J. Protozool., 8: 250-256.
- 1964a. Cortical morphogenesis and synchronization in Tetrahymena pyriformis GL. Experimental Cell Research., 35: 349-360.
- 1964b. Morphogenesis and division in chains of Tetrahymena pyriformis GL. J. Protozool., 11: 514-526.

- FURGASON, W. H. 1940. The significant cytostomal pattern of the "Glaucoma-Colpidium group" and a proposed new genus and species, Tetrahymena geleii, Arch. Protistenk., 95: 224-266.
- GELEI, J. VON. 1932. Die reizleitenden Elemente der Ciliaten in mass hergestellten Silber-bzw. Goldpräparaten. Arch. Protistenk., 77: 152-174.
- 1950. Die Morphogenese der Einzeller mit Rücksicht auf die morphogenetischen Prinzipien von Sewertzoff. Acta biol. Acad. sci. hung., 1: 69-134.
- GELEI, J. VON and P. HORVATH. 1931. Die bewegungs- und Reizleitende Elemente bei Glaucoma und Colpidium bearbeitet mit der Sublimat-Silvermethode. Arb. 1. Abt. ung. biol. Forschonst., 4: 40-58.
- GRAIN, J. 1969. Le cinétosome et ses dérivés chez les ciliés. Ann. Biol., 8: 53-97.
- GRASSE, P. P. (ed.) 1952. Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Vol. 1, Fasc. 1. Phylogénie. Protozoaires: Généralités, Flagellés. Masson et Cie. Paris. 1071 pp.

GRELL, K. G. 1962. Morphologie und Fortpflanzung der Protozoer (einschliesslich Entwicklungsphysiologie und Genetik). Fortschr. Zool., 14: 1-85.

GRIMSTONE, A. V. 1961. Fine structure and morphogenesis in Protozoa. Biol. Rev., 36: 97-150.

GROLIERE, C. A. 1974. Etude comparée de la stomatogénèse chez quelques ciliés hyménostomes des genres Paralembus Kahl, 1933, Phylaster Fabre-Domergue, 1885, Parauronema Thompson, 1967, Tetrahymena Furgason, 1940. Protistol., 10: 319-331.

----- 1975. Comunicación personal.

HALLER, G. DE. 1969. Interactions nucléocytoplasmiques dans la morphogénèse des ciliés. Ann. Biol., 8: 115-137.

HAMBURGER, K. and E. ZEUTHEN. 1960. Some characteristics of growth in normal and synchronized populations of Tetrahymena pyriformis. Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg., 32: 1-18.

HANSON, E. D. 1976. Major evolutionary trends in animal protists. J. Protozool., 23: 4-12.

HANSON, E. D. and M. JERKA-DZIADOSZ 1974. The regulation of morphogenesis. In: Puytorac, P. de & Grain, J., eds., Actualités Protozoologiques, Vol. 1, Université de Clermont, France., 1: 37-48.

HONIGBERG et al. 1964. A revised Classification of the phylum Protozoa. J. Protozool., 11: 7-20.

HYMAN, L. H. 1940. The invertebrates: Protozoa through Ctenophora. Vol. 1. McGraw-Hill, New York. 726 pp.

HUTNER, S. H. and J. O. CORLISS. 1976. Search for clues to the evolutionary meaning of ciliate phylogeny. J. Protozool., 23: 48-56.

JANKOWSKY, A. W. 1967. A new system of ciliate protozoa (Ciliophora) Akad. Nauk. SSSR, Trudy Zool. Inst., 43: 3-54. (En ruso).

----- 1972. Recapitulation of phylogenesis in ciliate ontogeny In Vorontsov, N.N., Ed., Problems of Evolution, Vol. 2 Akad. Nauk.SSSR. Nauka, Novosibirsk, 95-123. (En ruso con sumario en inglés).

----- 1973. Taxonomic revision of subphylum Ciliophora Doflein, 1901. Zool. Zh., 52: 165-175. (En ruso con sumario en inglés).

KAHL, A. 1930-1935. Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalem Infusorien der Erde, unter Ausschluss der Marinen Tintinnidae. In Dahl, F., Die tierwelt Deutschlands, Teil 18 (1930), 21 (1931), 25 (1932), 30 (1935), 886 pp.

KERKUT, G. A. 1960. Implications of evolution. Pergamon Press. Oxford. 146 pp.

KLEIN, B. M. 1926. Ergebnisse mit einer Silbermethode bei Ciliaten. Arch. Protistenk., 56: 243-279.

----- 1958. The "dry" silver method and its proper use. J. Protozool., 5: 99-103.

KOFOID, C. A. and A. S. CAMPBELL. 1939. The Ciliata: The Tintinnoidea Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific.. 1904-1905. Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 84: 1-473.

KUDO, R. R. 1966. Protozoology. 5th. ed. Charles C. Thomas. Pub. Springfield. Illinois. 1057-1088.

LANGERON, M. 1949. Précis de Microscopie. Technique, Expérimentation, Diagnostic. Masson et Cie. Paris. 755-889.

LEVINE, N. D. et al. 1980. A newly revised classification of the Protozoa. J. Protozool., 27: 37-58.

LOPEZ-UCHOTERENA, E. 1965. Ciliados Mesosapróbicos de Chapultepec (Sistemática, Morfología, Ecología) Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 26: 115-247.

----- 1979. La décima octava carta de Leeuwenhoek (Delft en Holanda, 9 de octubre, 1676) An. Soc. Mex. Hist. Cienc. Téc., 5: 85-90.

LOPEZ-UCHOTERENA, E. y M. T. ROURE-CANE. 1970. Lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 30: 23-68.

LWOFF, A. 1950. Problems of morphogenesis in ciliates. The kinetosomes in development, reproduction and evolution. John Wiley & Sons, Inc. New York. 103 pp.

MACKINNON, D. L. and R. S. J. HAWES. 1961. An introduction to the study of Protozoa. Clarendon Press. Oxford. 506 pp.

MADRAZO-GARIBAY, M. 1972. Infraciliatura comparada de las tres especies de Paramecium del grupo "Aurelia" (Protozoa, Ciliata, Hymenostomatida). Tesis Prof. Fac. Ciencias, UNAM. 31 pp.

MADRAZO-GARIBAY, M. et E. LOPEZ-UCHOTERENA. 1973. Nouvelles précisions obtenues à l'aide de la technique de Fernández-Galiano et concernant entre autre l'infrastructure ciliaire dans le genre Paramecium. Protistol., 9: 481-485.

----- 1981. Segunda lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Rev. Lat. Amer. Microbiol., 23: (En prensa).

METCALF, M. M. 1940. Further studies on the opalinid ciliate infusorians and their hosts. Proc. U. S. nat. Mus., 87: 465-635.

METENIER, G. et C. A. GROLIERE. 1979. Précisions temporelles sur les processus de la stomatogenèse de Tetrahymena paravorax analysés en microscopie photonique. J. Protozool., 26: 75-82.

- NANNEY, D. L. 1968. Cortical patterns in cellular morphogenesis. *Science.*, 160: 496-502.
- 1980. *Experimental Ciliatology. An Introduction to Genetic and Developmental Analysis in Ciliates.* John Wiley & Sons. New York, 304 pp.
- NEEDHAM, J. G. et al. 1959. Culture methods for invertebrate animals. Dover Publ. New York. 590 pp.
- ORIAS, E. 1976. Derivation of ciliated architecture from a simple flagellate: an evolutionary model. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 95: 415-429.
- PECK, R. K. 1974. Morphology and morphogenesis of Pseudomicrothorax, Glaucoma and Dexiotricha, with emphasis on the types of stomatogenesis in holotrichous ciliates. *Protistol.*, 10: 333-369.
- PEREZ-PANIAGUÀ, F. et al. 1980. Caractéristiques de la stomatogenèse et des ultrastructures corticale et buccale du Cilié Colpodidea Bursaria truncatella O. F. Muller, 1773. *J. Protozool.*, 27: 300-308.
- PICKEN, L. E. R. 1960. The organization of cells and other organisms. Clarendon Press. Oxford. 629 pp.

PITELKA, D. R. 1963. Electron-Microscopic Structure of Protozoa. Pergamon Press. Oxford. 269 pp.

PUYTORAC, P. DE. et al. 1973. Observations cytologiques et biologiques sur le cilié polymorphe Glaucoma ferox. Savoie et de Puytorac, 1971. Protistol., 9: 45-63.

----- 1974. Proposition d'une classification du phylum Ciliophora. Doflein, 1901. C. R. Acad. Sc. Paris. 278: 2799-2802.

----- 1976. A propos de l'ultrastructure Corticale du Cilié Hypotriche Stylonychia mytilus Ehrbg., 1838: les Caracteristiques du Cortex Buccal Aboral et Paroral des Polyhymenophora Jankowski, 1967. Trans. Amer. Micros. Soc., 95: 327-345.

PUYTORAC, P. DE et J. GRAIN. 1976. Ultrastructure du cortex buccal et évolution chez les ciliés. Protistol., 12: 29-67.

SANDON, H. 1932. The food of Protozoa. The Egyptian University. Pub. of the Faculty of Science No. 1. Cairo Misr-Sokkar Press. 187 pp.

----- 1963. Essays on protozoology. Hutchinson. London, 142 pp.

SMALL, E. B. 1967. The Scuticociliatida, a new order of the class ciliata (Phylum Protozoa, Subphylum Ciliophora) Trans. Amer. Microsc. Soc., 86: 345-370.

----- 1976a. A proposed subphyletic division of the Phylum Ciliophora Doflein, 1901. Trans. Amer. Microsc. Soc., 95: 739-751.

----- 1976b. Comunicación personal.

SONNEBORN, T. M. 1974. Ciliate morphogenesis and its bearing on General Cellular morphogenesis. Actualités Protozoologiques. Ed. Université de Clermont., 1: 327-355.

SOKOLOFF, B. 1924. Das Regenerationsproblem bei Protozoen. Arch. Protistenk., 47: 143-252.

SOKOLOFF, D. y A. SAMANO BISHOP. 1931. La flora y fauna de aguas dulces del Valle de México. Monog. Inst. Biol. Méx., 1: 1-49.

SOKOLOFF, D. e I. ANCONA. 1937. Análisis hidrobiológico de las aguas potables del Valle del Mezquital, incluyendo la descripción de tres nuevas formas de protozoarios. An. Inst. Biol. Méx., 8: 157-179.

- SUMMERS, F. M. 1941. The protozoa in connection with morphogenetic problems in: Protozoa in Biological Research, (ed.) G. Calkins and F. Summers. Columbia Univ. Press., New York, 772-817.
- TARTAR, V. 1941. Intracellular patterns: facts and principles concerning patterns exhibited in the morphogenesis and regeneration of ciliate protozoa. Growth, 3rd Symp. Suppl., 5: 21-40.
- 1967. Morphogenesis in Protozoa. In: Chen T. T. (Ed.). Research on Protozoology. Vol. 2. 1-116.
- TRAGER, W. 1963. Differentiation in Protozoa. J. Protozool., 10: 1-6.
- TUFFRAU, M. 1967. Perfectionnements et pratique de la technique d'imprégnation au Protargol des Infusoires Ciliés. Protistol., 3: 91-98.
- WEESNER, P. M. 1960. General Zoological Microtechniques. The Williams and Wilkins Co. Baltimore. 230 pp.
- WEISZ, P. B. 1949. The role of the macronucleus in the differentiation of Blepharisma undulans. J. Morph., 85: 503-518.

----- 1954. Morphogenesis in Protozoa. Quart. Rev.  
Biol., 29: 207-229.

KINETOFRAGMOPHORA

Gymnostomata  
 Prostomacida  
   Archistomatina  
   Prostomatina  
   Pleurostomatida

Vestibulifera  
 Trichostomatida  
 Colpodida  
 Entodiniomorpha

Hypostomata  
 + Nassulidea  
   Synhymenida  
     Nassulopsina  
     Synhymenina  
   Nassulida  
     Nassulina  
     Microthoracina  
 + Phyllopharyngidea  
   Cyrtophorida  
     Chonotrichida  
     Exogemina  
     Endogemina  
 + Suctoridea  
   Suctorida  
   Rhynchodea  
   Rhynchodida  
 + Apostomatidea  
   Apostomatida

OLIGOHYMENOPHORA

Hymenostomata  
 Hymenostomatida  
   Tetrahymenina  
   Ophryoglenina  
   Peniculina  
  
 Scuticociliatida  
   Phlesterina  
   Pleuronematina  
  
 Astomatida  
  
 Peritricha  
   Peritrichida  
     Sessilina  
     Mobilina

POLYHYMENOPHORA

Spirotricha  
 Heterotrichida  
   Heterotrichina  
   Armopharina  
   Colipharina  
   Licnopharina  
   Plagiotamina  
  
 Odontosomatida  
   Hypotrichida  
     Stichotrichina  
     Sporodotrichina  
   Oligotrichida  
     Oligotrichina  
     Tintinnina

KINETOFRAGMINOPHORA

Gymnostomata  
 Primociliatida  
 Karyorelictida  
 Prostomatida  
   Archistomatina  
   Prostomatina  
   Pseudodontina  
   Haptorida  
   Pleurostomatida

Vestibulifera  
 Trichostomatida  
   Trichostomatina  
   Blepheroecorychina  
  
 Entodiniomorpha  
 Colpodida

Hypostomata  
 Synhymenida  
   Nassulida  
     Nassulina  
     Microthoracina  
   Cyrtophorida  
     Chlamyodontina  
     Dysteriina  
     Hypocometina  
   Chonotrichida  
     Exogemina  
     Cryptogemina  
   Rhynchodida  
   Apostomatida  
     Apostomatina  
     Astomatophorina  
     Piliisuctorina

Suctorida  
   Exogemina  
   Endogemina  
   Evaginogenina

OLIGOHYMENOPHORA

Hymenostomata  
 Hymenostomatida  
   Tetrahymenina  
   Ophryoglenina  
   Peniculina  
  
 Scuticociliatida  
   Phlesterina  
   Pleuronematina  
   Thigmotrichina  
  
 Astomatida  
  
 Peritricha  
   Peritrichida  
     Sessilina  
     Mobilina

POLYHYMENOPHORA

Spirotricha  
 Heterotrichida  
   Heterotrichina  
   Clevelandina  
   Armopharina  
   Colipharina  
   Plagiotamina  
   Licnopharina  
  
 Odontosomatida  
   Oligotrichida  
     Oligotrichina  
     Tintinnina  
   Hypotrichida  
     Stichotrichina  
     Sporodotrichina

KINETOFRAGMINOPHOREA

Gymnostomata  
 Prostomatida  
   Archistomatina  
   Prostomatina  
   Pseudodontina  
   Haptorina

Vestibulifera  
 Trichostomatida  
   Trichostomatina  
   Blepheroecorychina  
  
 Entodiniomorpha  
 Colpodida

Hypostomata  
 + Nassulidea  
   Synhymenida  
     Nassulida  
       Nassulina  
       Microthoracina  
   + Phyllopharyngidea  
     Cyrtophorida  
       Chlamyodontina  
       Dysteriina  
     Chonotrichida  
       Exogemina  
       Cryptogemina  
   + Rhynchodida  
     Apostomatina  
     Astomatophorina  
     Piliisuctorina

Suctorida  
   Suctorida  
     Exogemina  
     Endogemina  
     Evaginogenina

OLIGOHYMENOPHOREA

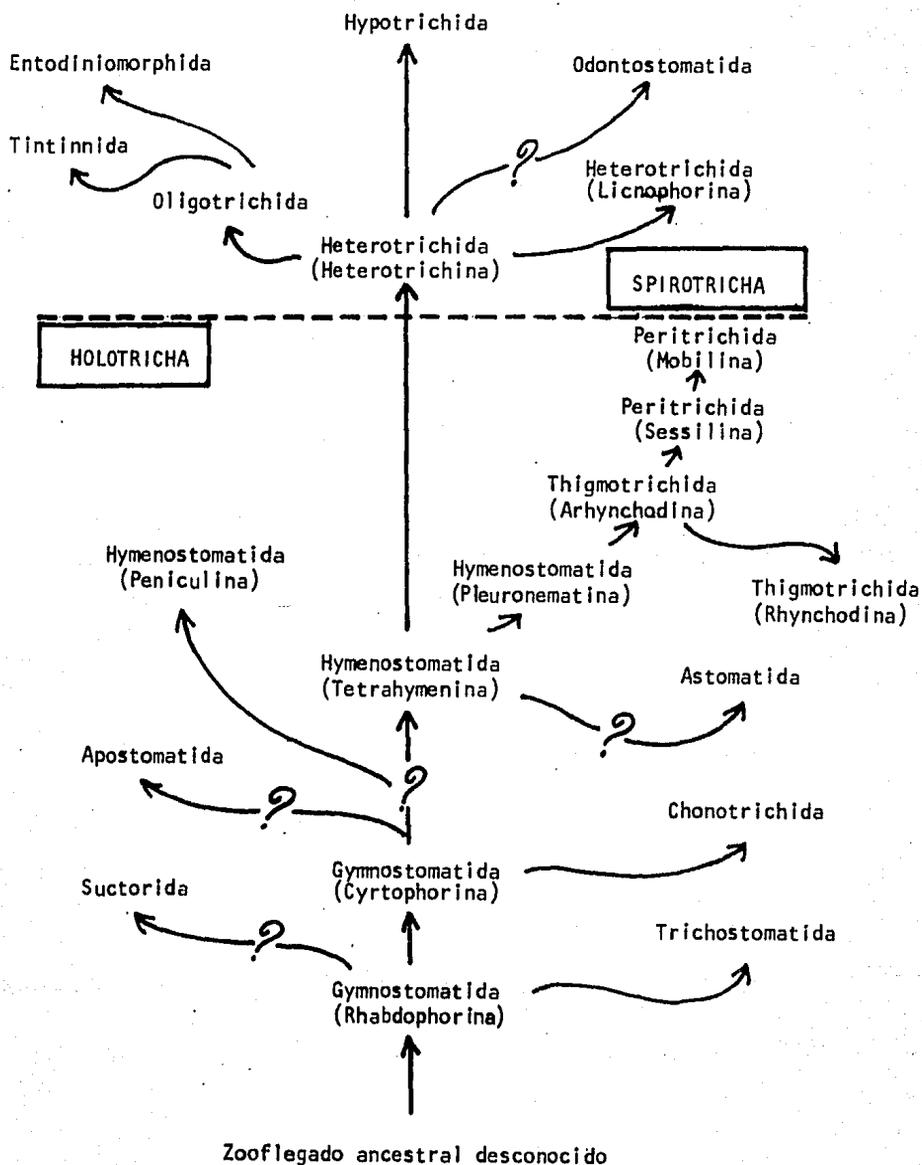
Hymenostomata  
 Hymenostomatida  
   Tetrahymenina  
   Ophryoglenina  
   Peniculina  
  
 Scuticociliatida  
   Phlesterina  
   Pleuronematina  
   Thigmotrichina  
  
 Astomatida  
  
 Peritricha  
   Peritrichida  
     Sessilina  
     Mobilina

POLYHYMENOPHOREA

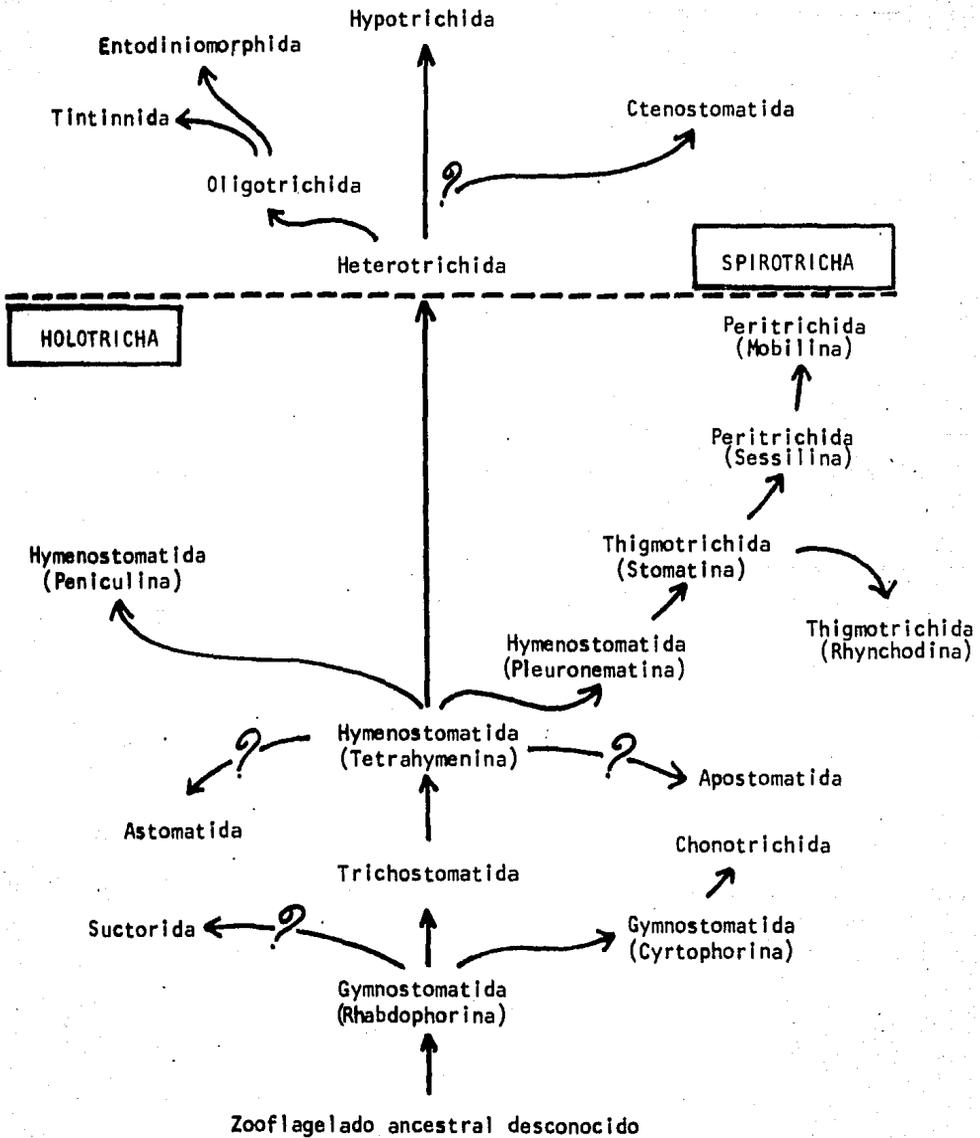
Spirotricha  
 Heterotrichida  
   Heterotrichina  
   Clevelandina  
   Armopharina  
   Colipharina  
   Plagiotamina  
   Licnopharina  
  
 Odontosomatida  
   Oligotrichida  
     Oligotrichina  
     Tintinnina  
   Hypotrichida  
     Stichotrichina  
     Sporodotrichina

+ Nivel taxonómico correspondiente a Superorden

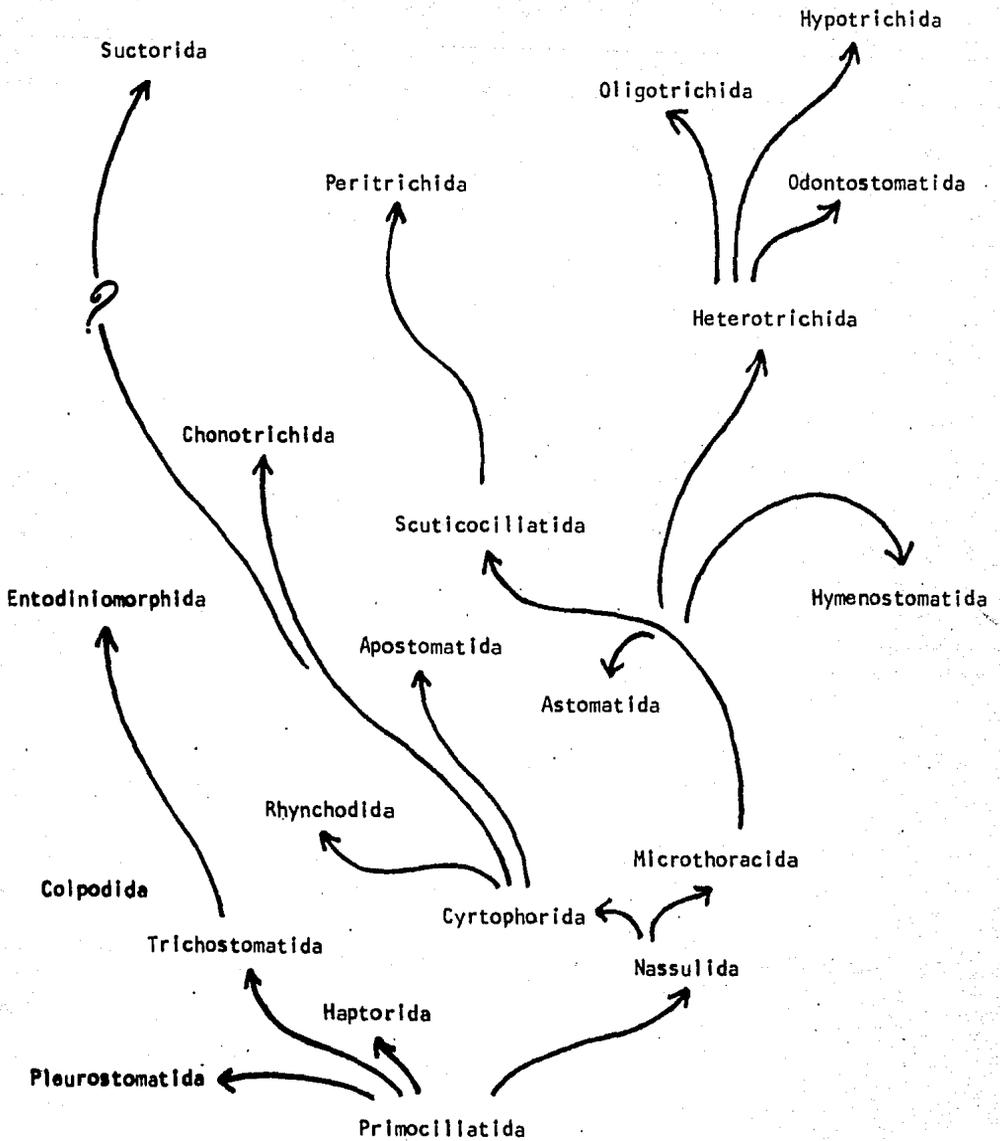
Cuadro 1. Comparación de los tres esquemas taxonómicos recientemente propuestos para el Phylum Ciliophora Doflein, 1901.



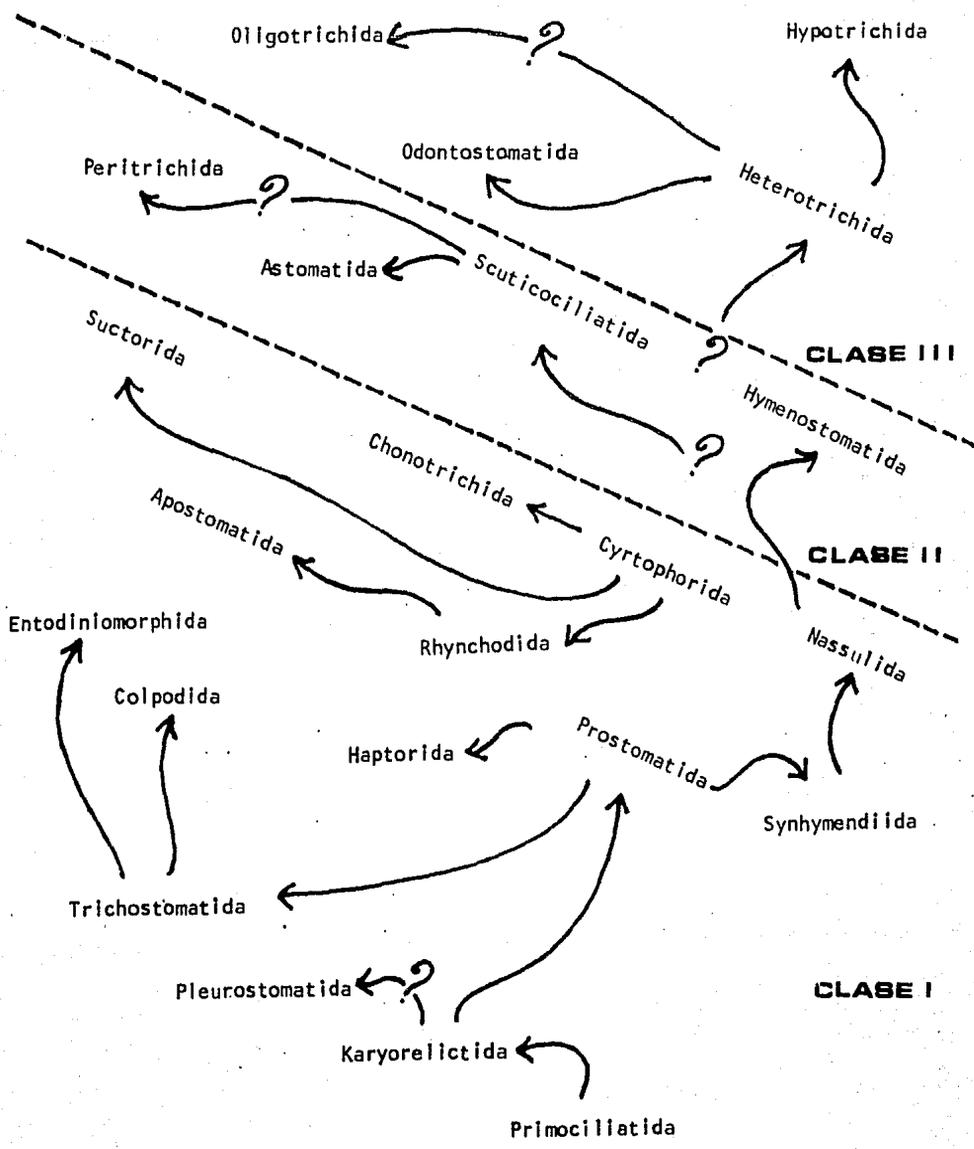
Cuadro. II. Arbol filogenético del Subphylum Ciliophora Doflein, 1901 modificado de Corliss (1956).



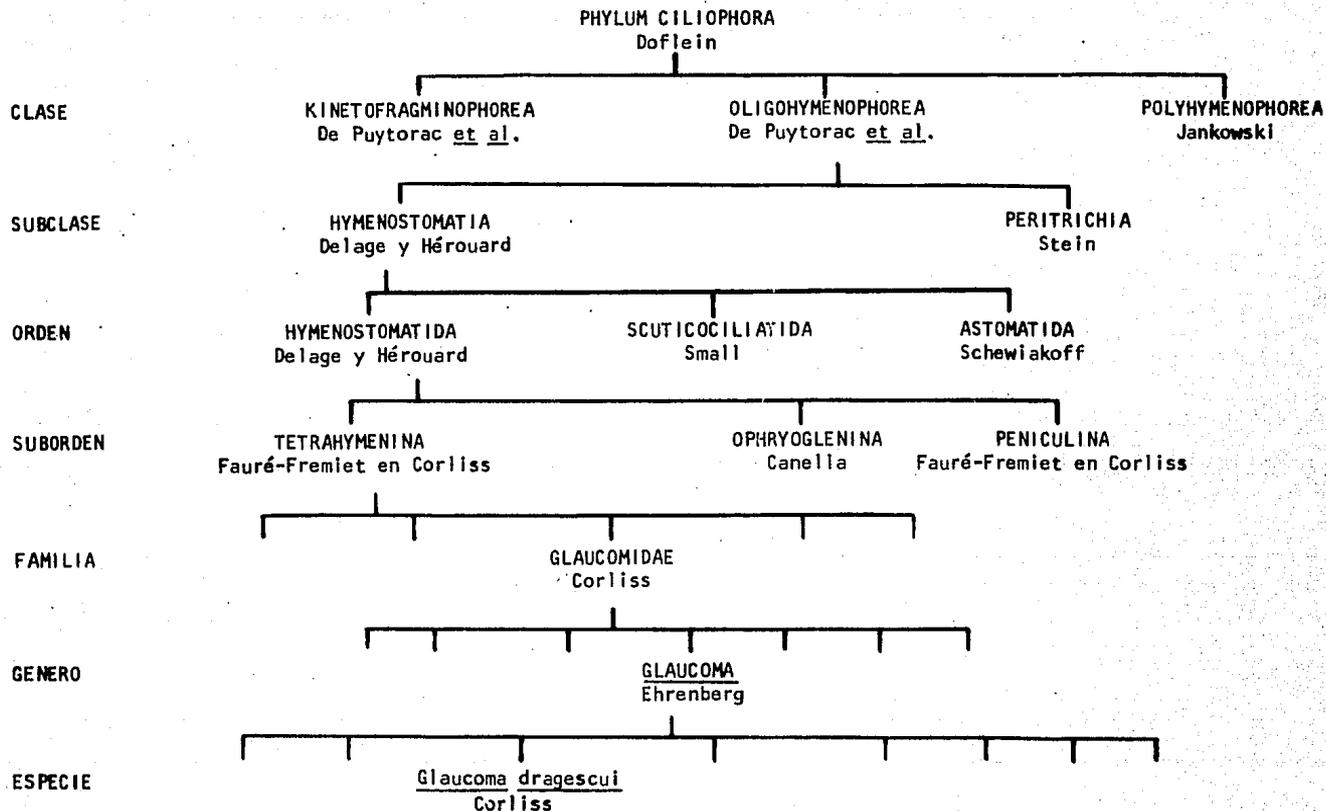
Cuadro III. Arbol filogenético del Subphylum Ciliophora Doflein, 1901 modificado de Corliss (1961).



Cuadro IV. Arbol filogenético del Phylum Ciliophora Doflein, 1901 modificado de Corliss (1974).



Cuadro V. Arbol filogenético del Phylum Ciliophora Doflein, 1901 modificado de Corliss (1979).



Cuadro VI. Posición taxonómica de Glaucoma dragescui dentro del Phylum Ciliophora, de acuerdo con lo propuesto por Levine et al. (1980).

	T a l l a	Número de cinetias somáticas	Número de cinetias postorales
<u>Glaucoma scintillans</u> Ehrenberg, 1830	40 - 75 micras	33 - 40	7 - 9
<u>G. macrostoma</u> Schewiakoff, 1889	35 - 60 micras	40	7 - 9
<u>G. frontata</u> (Stokes, 1886) Da Cunha, 1913	100 - 140 micras	50 - 60	7 - 9
<u>G. avellana</u> Kahl, 1926	30 - 60 micras		
<u>G. kirki</u> Bari, 1950	35 micras	30	5 - 6
<u>G. intermedia</u> (Gajevskaja, 1927) Corliss, 1954	55 - 60 micras		
<u>G. chattoni</u> Corliss, 1959	45 - 50 micras	22 - 30	5 - 6
<u>G. ferox</u> Savoie y De Puytorac, 1970	15 - 80 micras	26 - 29	4 - 6
<u>G. dragescui</u> Corliss, 1971	100 - 175 micras	75 - 90	7 - 9

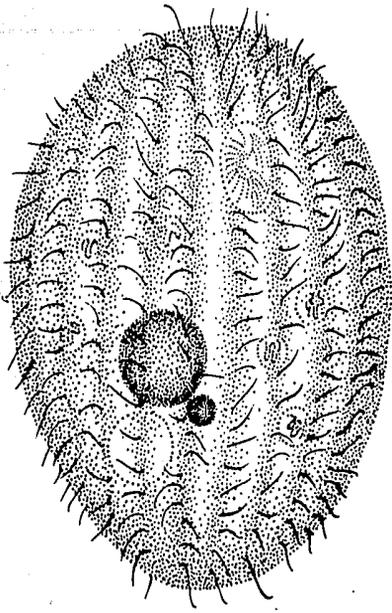
Cuadro VII. Características principales de nueve especies del género Glaucoma Ehrenberg, 1830 modificado de Puytorac, De et al. (1973).

Fig. 1. Esquema de Glaucoma dragescui mostrando sus estructuras características..

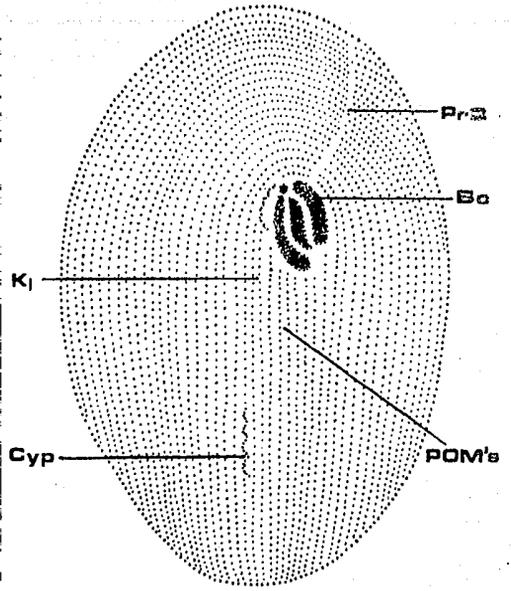
Fig. 2. Esquema de un ejemplar visto por su cara ventral, mostrando su infraciliatura y otras estructuras: Sutura preoral - (PrS), Abertura bucal (Bc), cinetia # 1 ( $K_1$ ), meridianos postorales (POM's) y citoprocto (Cyp).

Fig. 3. Esquema de un ejemplar visto dorsalmente en donde se distinguen, la infraciliatura y otras estructuras argentófilas: cinetosoma ( $K_5$ ), poro de expulsión de la vacuola contráctil (EVP) y las cinetias (K).

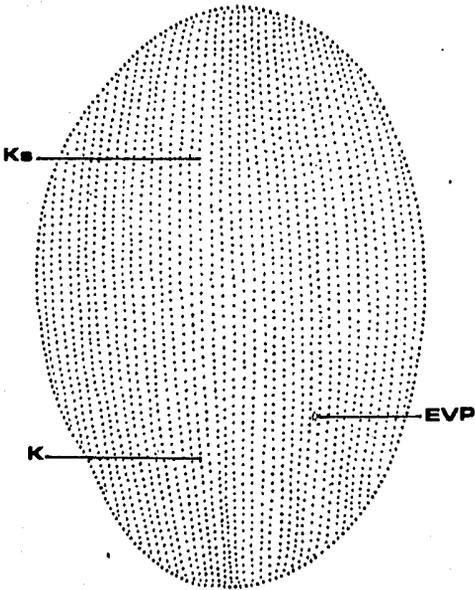
Fig. 4. Esquema de la parte anterior de un individuo mostrando las estructuras bucales: policinetia, membranela # 1 ( $M_1$ ), membranela # 2 ( $M_2$ ), membranela # 3 ( $M_3$ ), haplocinetia (H) y cuerpo "X" (X).



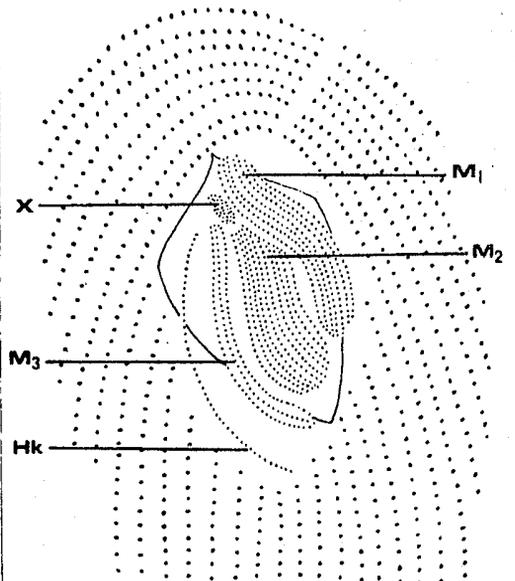
1



2



3

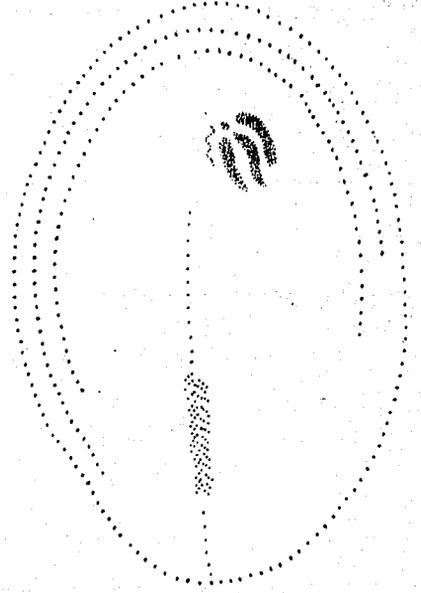
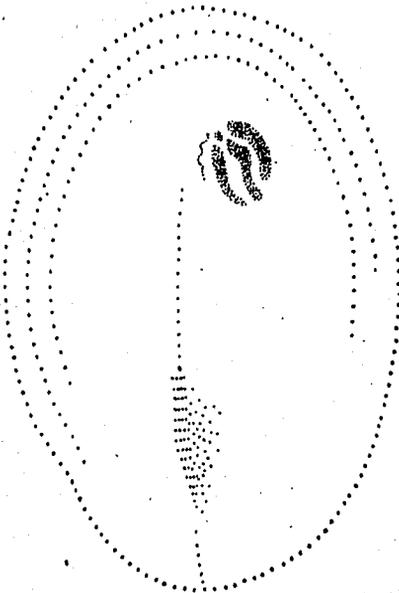
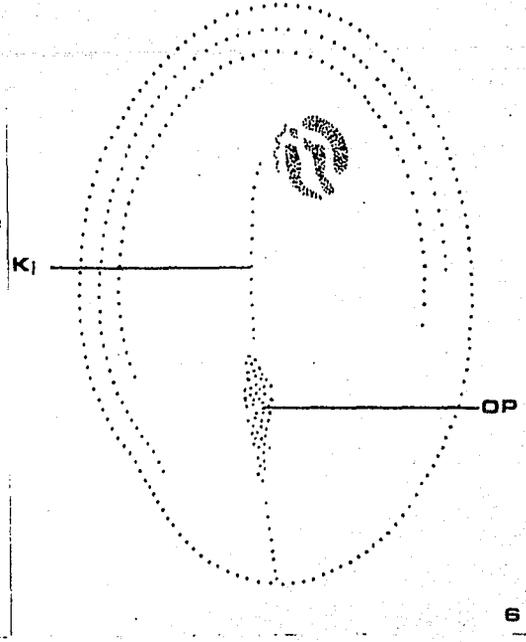
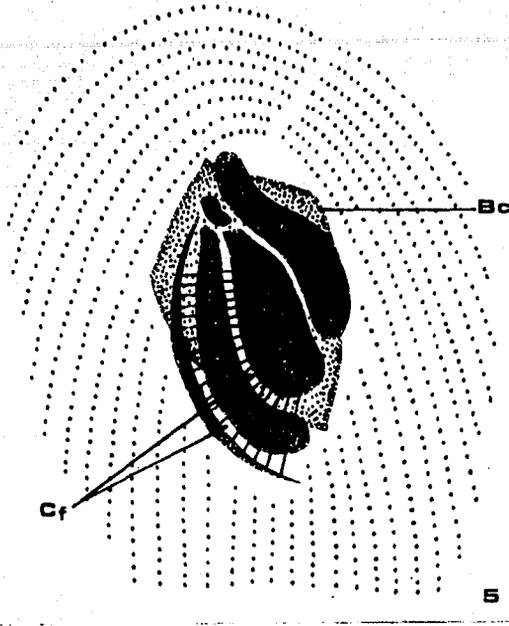


4

Fig. 5. Esquema de la parte anterior de un individuo de Glaucoma dragescui en el que se muestra la cavidad bucal (Bc) y las fibras conectivas (Cf) entre las membranelas  $M_2$  y  $M_3$  y la membranela  $M_3$  y la haplocinetia.

Fig. 6. Esquema mostrando el inicio de la estomatogénesis, con la proliferación de cinetosomas para constituir el primordio oral (OP) al lado izquierdo de la parte posterior de la cinetia # 1 ( $K_1$ ).

Fig. 7, 8. Esquemas que muestran el ordenamiento de los cinetosomas en hileras horizontales y el cambio que experimentan a una posición oblicua.



7

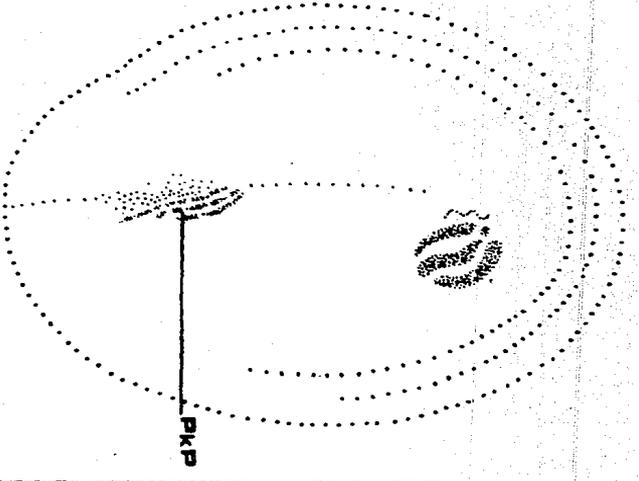
8

Fig. 9. Esquema que muestra un paso más en el movimiento que experimenta el primordio de la polícinetia (Pk).

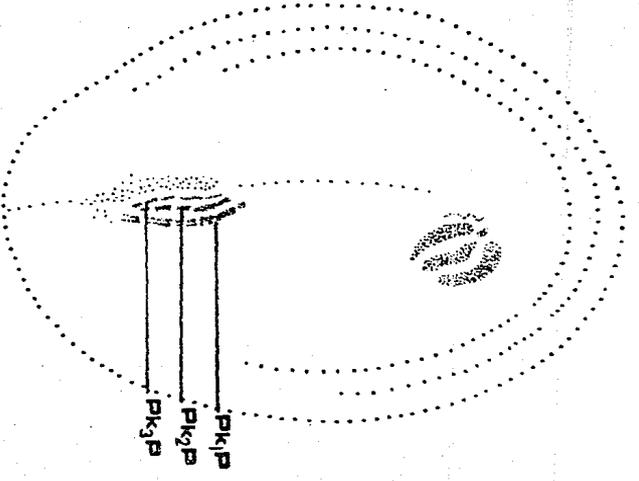
Fig. 10. Esquema que muestra el inicio de la individualización de las membranelas ( $M_1 - M_3$ ) de la polícinetia.

Fig. 11. Esquema en el que se distinguen los primordios de la polícinetia bien diferenciados.

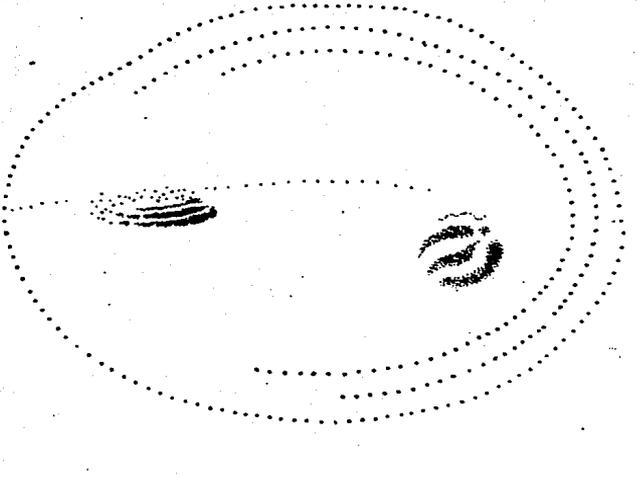
Fig. 12. Esquema que muestra el primordio de la haplocinetia (HP) así como los cinetosomas supernumerarios (SK).



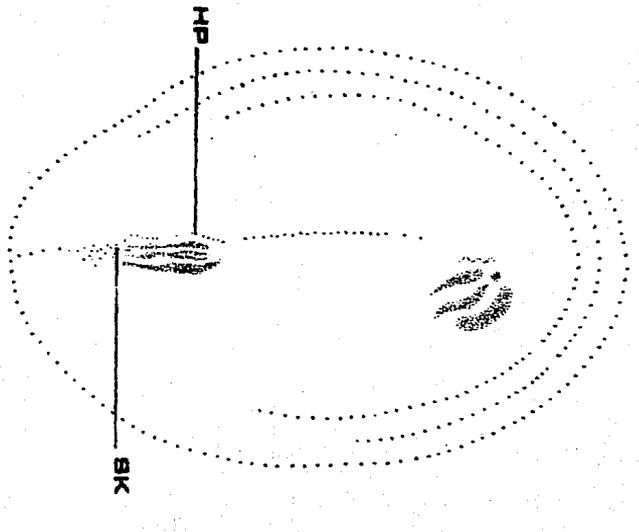
9



10

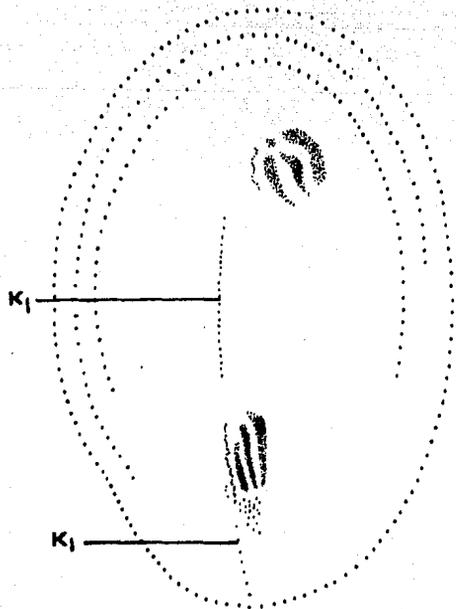


11

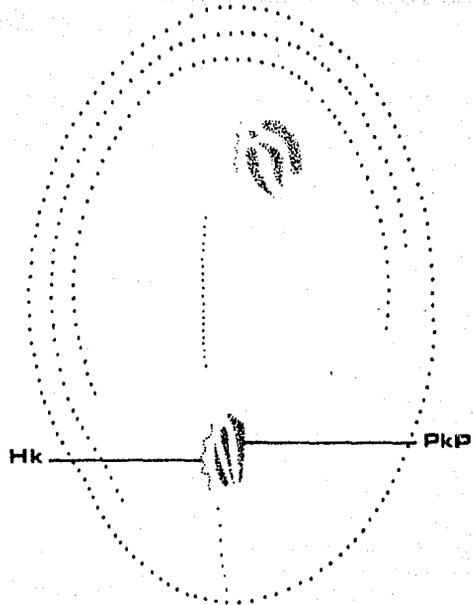


12

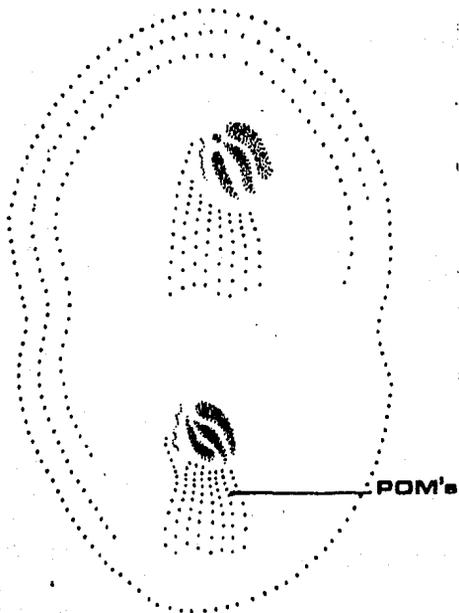
- Fig. 13. Esquema que muestra la cinetia # 1 ( $K_1$ ) del próter y la cinetia # 1 ( $K_1$ ) del opisto.
- Fig. 14. Esquema que muestra la disposición final en zig-zag del primordio de la haplocinetia ( $Hk$ ) así como la posición definitiva del primordio de la policinetia ( $PkP$ ).
- Fig. 15. Esquema que muestra la formación de las cinetias postorales (POM's) del opisto, así como el inicio de la constricción del organismo parental.
- Fig. 16. Esquema que muestra la reorganización que sufre la haplocinetia del próter.



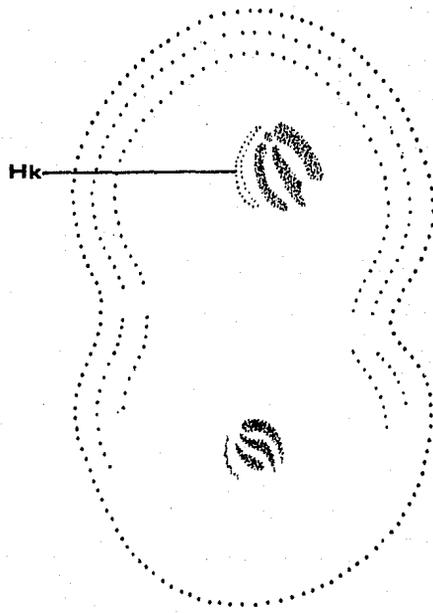
13



14



15



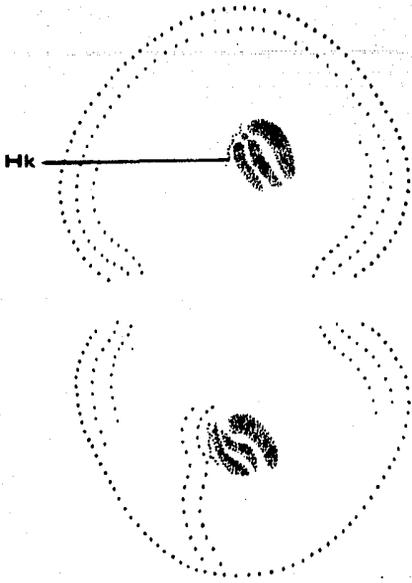
16

Fig. 17. Esquema que muestra el rompimiento de las cinetias del organismo parental en la región ecuatorial. Las cinetias del lado derecho del campo oral aparecen espiralizadas.

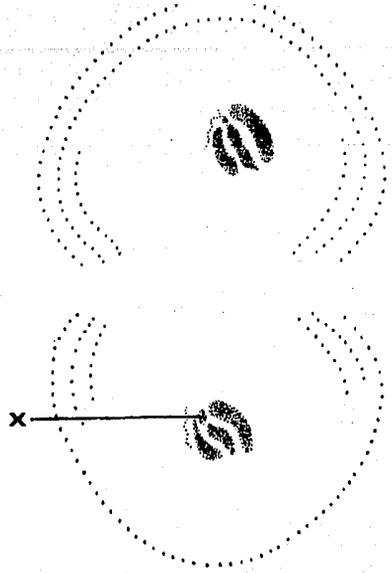
Fig. 18. Esquema que muestra la diferenciación del grupo "X" del opisto. El plano citocinético continua avanzando.

Fig. 19. Esquema que muestra dos individuos el próter y el opisto, resultado final de la fisión binaria y del proceso de estomatogénesis.

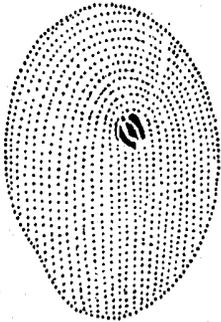
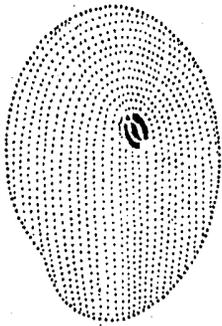
Fig. 20. Esquema que muestra la secuencia de la formación de la boca del opisto durante todo el proceso de estomatogénesis.



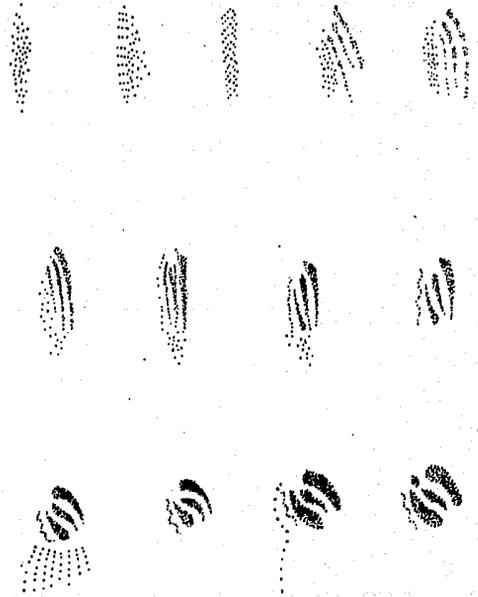
17



18



19



20

Fig. 21. Fotomicrografía de un cultivo mixto, con individuos de Glaucoma dragescui impregnados con plata. 100 X

Fig. 22. Fotomicrografía de un individuo por su cara ventral que muestra la cavidad bucal (Vc), el citoprocto (Cyp) y las vacuolas digestivas (Vd). 900 X.

Fig. 23. Fotomicrografía de un individuo por su cara dorsal que muestra el poro de la vacuola contráctil (EVP). 900 X.

Fig. 24. Fotomicrografía de un individuo por su cara dorsal que muestra: los cinetosomas (Ks) y las cinetias (K). 900 X.

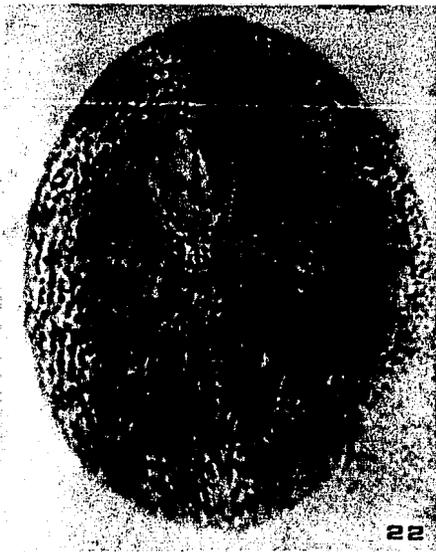


Fig. 25. Fotomicrografía de un individuo por su cara latero-ventral que muestra: la sutura preoral (PrS) y los cinetosomas (Ks). 900 X.

Fig. 26. Fotomicrografía de un individuo por su cara ventral que muestra los meridianos postorales (POM's). 900 X.

Fig. 27. Fotomicrografía de un individuo por su cara latero-ventral que muestra las estructuras vucales: la policinetia ( $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ ), el cuerpo "X" (X) y la haplocinetia (Hk). 900 X.

Fig. 28. Fotomicrografía de un individuo por su cara ventral que muestra las fibras conectivas (Cf). 900 X.

