



* 5 3 0 9 8 3 9 1 6 9 *
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE BIOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGÍA III

**Diversidad local y global
de los protozoos ciliados
de hábitats de agua dulce**

José Luis Olmo Rísquez

MADRID 1998

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE BIOLOGÍA, DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGÍA III

**Diversidad local y global
de los protozoos ciliados
de hábitats de agua dulce**

**Tesis presentada por José Luis Olmo Rísquez,
para optar al grado de doctor en Ciencias
Biológicas.**



Fdo.: José Luis Olmo Rísquez

Vº Bº del Director



Fdo.: Genoveva Esteban Penelas



ARCHIVO

MADRID 1998

A la memoria de la
Dra. Carmen Téllez Nogués

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero expresar mi más profundo agradecimiento a la Dra. Carmen Téllez Nogués, que fue mi directora de Tesis hasta su fallecimiento, y me transmitió su entusiasmo hacia el apasionante mundo microscópico de los protistas.

A la Dra. Genoveva Esteban por su inestimable ayuda y colaboración en la realización de esta Tesis.

Al Dr. José Martínez Peinado, tutor de esta Tesis al que agradezco su confianza al hacerse responsable de mí en el último año de becario.

Al Dr. Bland Finlay por abrirme las puertas del Institute of Freshwater Ecology y por todas sus sugerencias que han sido de enorme interés.

Al Dr. Dimas Fernández-Galiano por sus comentarios desinteresados y su enorme experiencia.

A mi colega de trabajo y compañera de laboratorio, Carmen Franco, quien me ha tenido que soportar durante todo el tiempo de la realización de la Tesis doctoral y con la cual he discutido en muchas ocasiones sobre algunos aspectos de la presente Tesis.

A la Dra. Almudena Guinea, Dra. Ana Martín y Dra. Susana Serrano, por su apoyo y consejos.

A todos los restantes profesores del Departamento de Microbiología y especialmente a Covadonga Vázquez.

A todos mis compañeros de Departamento, Pilar, Blanca, Javi, Alberto, Belen, Paco, Nacho, Lucia, Manuel, Merche, Isabel, Pilarín, Antonio, Esperanza, Paloma, Oscar, Victor, Salah, Begoña, Marta Lucia y Pilar por su apoyo y colaboración desinteresada.

A la Dra. Josefina Rodríguez y a Juan Luis Recio por todo el apoyo y sobre todo en lo referente a los trámites de papeleo.

Por último, a mis padres y a mi hermana, en los que he encontrado apoyo y confianza en todo momento.

ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS DOCTORAL

La presente Tesis Doctoral se encuentra organizada en seis apartados que se corresponden con una organización clásica, es decir, con los apartados de: Introducción, Objetivos, Material y Métodos, Resultados y Discusión, Conclusiones y Bibliografía.

La Introducción es el hilo conductor del todo el trabajo de investigación y en ella se plantean los antecedentes y estado actual del tema de la Tesis, dando una visión general de lo que posteriormente va a ser estudiado con más detalle en los diferentes capítulos del apartado de Resultados y Discusión.

El apartado que más se aleja de la organización clásica de la Tesis Doctoral es el de Resultados y Discusión.

Este apartado está dividido en 10 capítulos. Cada uno de ellos, excepto el primero, se ha estructurado, a su vez, siguiendo el esquema general de las publicaciones en revistas científicas. Cada capítulo finaliza con unas conclusiones, que son los enlaces del mensaje general de la Tesis, explicado en el apartado de Introducción.

En cada capítulo se aborda el estudio minucioso y detallado de una determinada especie de ciliado identificada en el tramo alto del río Guadarrama y que pone de manifiesto el gran número de sinónimos presentes en la taxonomía de ciliados de vida libre, así como la naturaleza cosmopolita de los mismos.

Al reverso de la portada de la Tesis aparece un CD-Rom en el que se incluyen las fotografías de la mayoría de los protozoos ciliados identificados.

Por último hay que indicar la presencia de un Anexo, donde se citan las publicaciones y comunicaciones a congresos a los que han dado origen parte de los resultados mostrados en los diferentes capítulos de la presente Tesis Doctoral.

RESUMEN

Los protozoos ciliados son organismos unicelulares eucariotas que pueden encontrarse en una gran variedad de hábitats. Esta enorme diversidad de hábitats se refleja en la extraordinaria diversidad morfológica de estos microorganismos.

Actualmente se han descrito aproximadamente unas 8000 especies de ciliados, de las cuales unas 4300 son de vida libre. Según algunos autores, esta última cifra es menor y la estiman en unas 3000. La razón principal de esta diferencia en el número de especies ha sido la falta de una definición clara y concreta del concepto de especie en ciliados, así como la falta de criterio a la hora de establecer los límites de las características morfológicas, las pocas células analizadas, la falta de revisiones o las técnicas de impregnación utilizadas. Todo ello ha generado un elevado número de sinónimos.

Otro argumento a favor de la reducción del número de especies de ciliados se basa en dos características que presentan los organismos pequeños, como son los ciliados: (1) su capacidad de formar poblaciones con gran número de individuos y (2) su facilidad de dispersarse sobre áreas geográficas muy distantes. Ambas características sugieren la posible distribución cosmopolita de los protozoos ciliados y la ausencia de endemismos.

El principal objetivo de esta Tesis es conocer la diversidad de especies de ciliados en una zona local (musgos, sedimentos, plantas sumergidas y columna de agua del tramo alto del río Guadarrama) para determinar la posible naturaleza cosmopolita de los ciliados y el significado que esto implica.

Durante nuestro estudio se han identificado un total de 192 especies pertenecientes a 114 géneros. Solamente una especie fue nueva, *Cinetozona pyriformis*, que además es un nuevo género. Otras especies de interés estudiadas han sido *Cristigera pleuronemoides*, *Microthorax pusillus* y *Uroleptus lacteus*, todas ellas especies que presentan un gran número de sinónimos debido principalmente a la falta de una descripción más detallada de su morfología, infraciliación y morfogénesis. También se ha estudiado la morfología, infraciliación y morfogénesis de dos hipotricos muy controvertidos en la literatura como son *Gonostomum strenua* y *Pseudouroleptus caudatus*. Además se han hallado especies que eran consideradas endémicas, como es el caso de *Bryometopus hawaiiensis*, o que hasta ahora solamente habían sido encontradas en otras partes del mundo, como ocurría con *Sathrophilus antarcticus*, identificado en la Antártida, o *Pseudouroleptus caudatus*, encontrado en Perú. Por último, se ha comparado la diversidad presente en los musgos de dos áreas locales ampliamente separadas como son el río Guadarrama en España y la laguna Priest Pot en el Reino Unido, donde se encontraron las mismas especies de ciliados.

Los resultados obtenidos en este estudio sobre la diversidad local han permitido corroborar la hipótesis actual de que, efectivamente, el número de especies de ciliados de vida libre seguramente no es tan grande como se pensaba y que las mismas especies de ciliados pueden encontrarse en cualquier parte del mundo siempre y cuando el hábitat sea el mismo.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	7
MATERIAL Y MÉTODOS	8
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	13
CAPÍTULO 1.- Diversidad de los protozoos ciliados del río Guadarrama.	13
CAPÍTULO 2.- <i>Cinetozona pyriformis</i> n. g., n. sp.: un ciliado "híbrido" de los géneros <i>Urozona</i> y <i>Cinetochilum</i>.	21
CAPÍTULO 3.- Morfología e infraciliación de un escuticociliado poco conocido, <i>Sathrophilus antarcticus</i> Thompson, 1972.	29
CAPÍTULO 4.- <i>Cristigera pleuronemoides</i> Roux, 1901: un ciliado cosmopolita que incluye al menos tres especies nominales.	36
CAPÍTULO 5.- Nuevos aspectos sobre la morfología, infraciliación y morfogénesis de <i>Gonostomum strenua</i> Engelmann, 1862.	45
CAPÍTULO 6.- Morfología, infraciliación y morfogénesis del ciliado cosmopolita <i>Pseudouroleptus caudatus</i> Hemberger, 1985.	54
CAPÍTULO 7.- Morfología y morfogénesis de <i>Uroleptus lacteus</i> (Kahl, 1932) Borrer, 1972: un ciliado hipotrico poco conocido.	65
CAPÍTULO 8.- Infraciliación bucal y somática de <i>Microthorax pusillus</i> Engelmann, 1862 y análisis comparativo con especies relacionadas.	76
CAPÍTULO 9.- Descripción de una población europea de <i>Bryometopus hawaiiensis</i> Foissner, 1994.	84
CAPÍTULO 10.- Comparación de diversidades locales: Priest Pot y el río Guadarrama.	91
CONCLUSIONES	96
BIBLIOGRAFÍA	97
ANEXO	106

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

Los protozoos ciliados son organismos unicelulares eucariontes que pueden encontrarse en una gran variedad de hábitats; ríos, lagos, estanques, estuarios, playas, charcas temporales, aguas subterráneas, fuentes termales, suelo, musgos, líquido digestivos de las plantas carnívoras o en ecosistemas artificiales tales como las depuradoras de aguas residuales. Igualmente, los protozoos ciliados pueden hallarse asociados a otros organismos viviendo como endosimbiontes. Es decir, los ciliados son activos en cualquier hábitat donde exista agua y donde los restantes factores ecológicos les permita desarrollar su ciclo biológico.

Esta enorme diversidad de hábitats se refleja en una gran variedad morfológica de estos microorganismos, que a su vez condiciona su modo de vida. Formas y tamaños que van desde las más pequeños ciliados que apenas miden 10 micras y suelen presentar forma redondeada como ocurre en el género *Urotricha*, a ciliados de más de 1 mm de longitud y de forma alargada como sucede en los géneros *Spirostomum* y *Stentor*. Un ejemplo gráfico de la diversidad de formas que presentan los protozoos ciliados es mostrado en la Figura 1.

Esta riqueza morfológica se expresa en las aproximadamente 8.000 especies de ciliados descritos (Paulin, 1996) de los cuales unos 4.300 son de vida libre (Finlay *et al.* 1996a). Según algunos autores esta última cifra es menor y estiman que el número aproximado de especies de ciliados de vida libre es de unos 3000 (Finlay, *et al.* 1996a). Nos podemos preguntar por tanto, a qué es debido esta diferencia en el número de especies. La razón principal es la falta de una definición clara y concreta del concepto de especie en ciliados.

Tradicionalmente, esto ha dado origen a dos tendencias o corrientes en el campo de la taxonomía: los taxónomos “separadores” que utilizan las diferencias más mínimas para crear nuevas especies, y los taxónomos “unidores” que son aquellos que estiman que puede existir una amplia variación dentro de los individuos de una especie.

Entre los taxónomos “separadores” podemos destacar actualmente a W. Foissner, quién considera pequeñas diferencias en la infraciliación y en el tamaño de las células suficientes para crear y diferenciar nuevas especies. Como ejemplo de ello podemos citar el reciente artículo (Foissner, 1996) sobre los protozoos ciliados del musgo y del suelo de la Antártida, donde identifica 64 especies, 5 de ellas nuevas: *Notohymena antarctica*, *Sterkiella thompsoni*, *Pleuroplitoides smithi*,

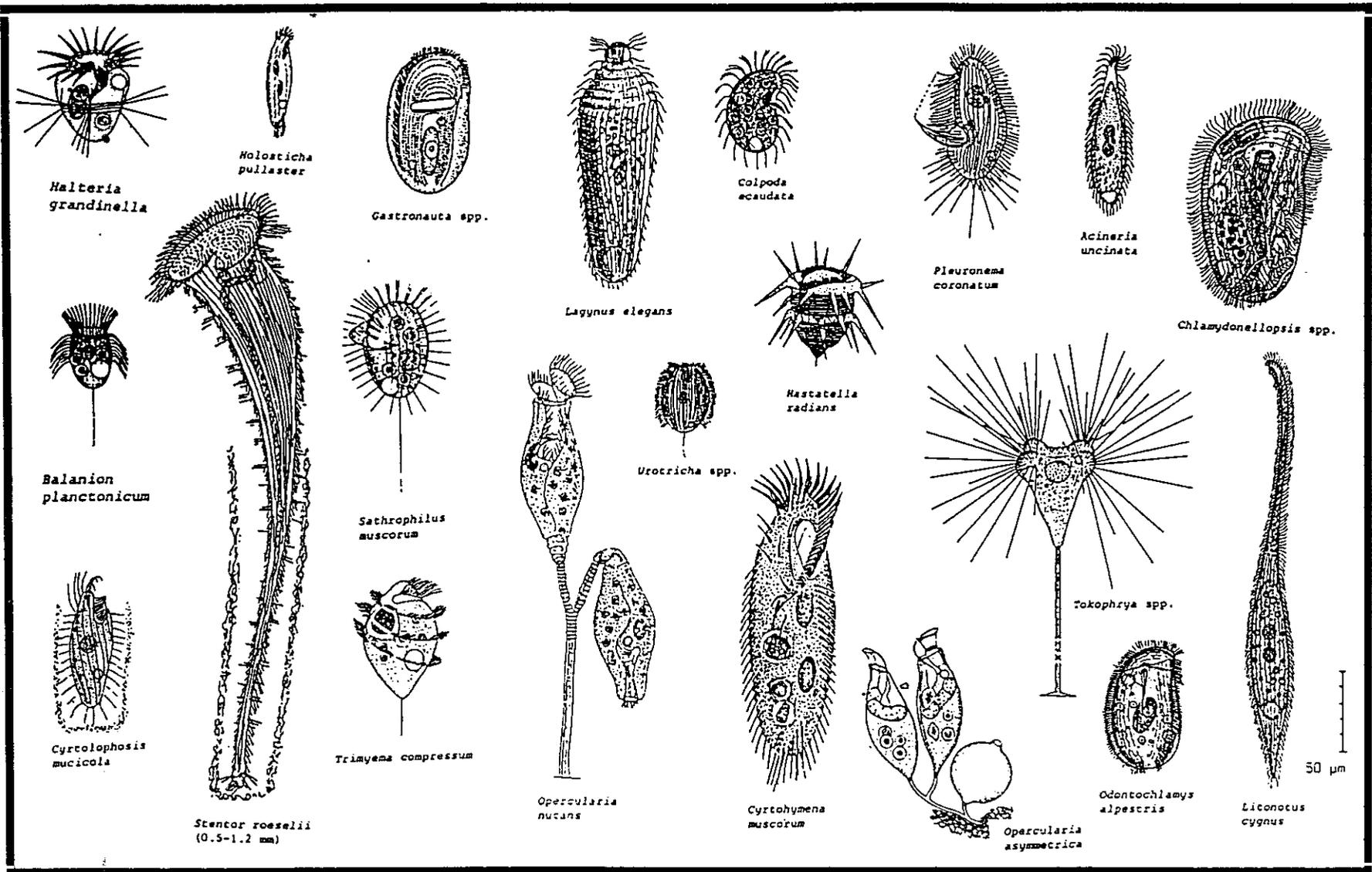


Fig.1: Diversidad morfológica de los protozoos ciliados.

Urosomoida granulifera y *Urosomoida antarctica*. Las diferencias para considerarlas como nuevas han sido los siguientes: *Sterkiella thompsoni* nov. sp. difiere de las restantes especies por la presencia de 3 macronúcleos en lugar de 2 (*Sterkiella histriomuscorum*) o de 4 (*S. cavicola*). El propio autor también encontró algunos ejemplares con 2 ó 4 macronúcleos. La variación en el número de macronúcleos dentro de una misma especie de ciliado es bien conocida y fácil de demostrar en organismos puestos en cultivo, así como aquellos observados en procesos de post-conjugación. *Notohymena antarctica* nov. sp. se diferencia de *Notohymena australis* únicamente en el número de cirros caudales, 3 en lugar de 6-8. Además *N. antarctica* se puede confundir con *Cyrtohymena citrina*, diferenciándose ambos géneros únicamente en la presencia en la parte superior de la membrana paroral de un pequeña prolongación en forma de gancho, característica difícil de reconocer y que sólo se puede confirmar con estudios morfogénéticos (Foissner, 1996). *Urosomoida granulifera* nov. sp. se diferencia de *U. agiliformis* porque esta última carece de gránulos corticales y de *U. agilis* en el color de sus gránulos corticales, amarillos a rojizos, mientras que en *U. granulifera* son incoloros. La naturaleza de los gránulos corticales no es conocida y por tanto tampoco su grado de variación. Por último, y dentro de este mismo trabajo, se describe *Urosomoida antarctica* nov. sp. que según el propio autor su clasificación genérica es incierta y requiere más estudios.

Dentro de los taxónomos "unidores" se encuentra Hemberger que en su tesis (1982) sobre los ciliados hipotricos hace una revisión de los mismos reduciendo considerablemente su número. Algunas especies consideradas por él como sinónimas, se ha comprobado posteriormente que eran especies diferentes como es el caso de *Gonostomum affine* y *Gonostomum strenua* (Song, 1990):

Recientemente, intentando solucionar este problema Finlay *et al.* (1996a) han establecido el concepto de "morfoespecie" con el fin de dar un caracter funcional al concepto de especie en ciliados. Este concepto de morfoespecie se basa en:

1.- Los protozoos ciliados presentan una gran diversidad de formas y, la forma y función están claramente correlacionadas. De tal manera que si dos ciliados son idénticos morfológicamente o muy parecidos probablemente ocupen idéntico o similar nicho ecológico.

2.- Las morfoespecies pueden ser definidas en términos de límites específicos para sus características morfológicas: longitud de la célula, número de cinetias, número y forma de los macronúcleos, tipo de argiroma.

3.- La morfoespecie puede contener diferentes "sibling" especies.

4.- La morfoespecie permite determinar diferentes cepas utilizando técnicas moleculares. Pero si estas cepas no pueden ser relacionadas con específicas características de forma y función no hay justificación para denominar las cepas como especies.

5.- La morfoespecie generalmente es cosmopolita en su distribución.

6.- Si una nueva especie no se ajusta a las claves morfológicas descritas anteriormente para otra especie, entonces podrá ser considerada como una nueva especie.

Si utilizamos este nuevo concepto de morfoespecie, actualmente existen aproximadamente unas 3.000 especies de ciliados de vida libre (Finlay, 1997). La falta de criterios a la hora de establecer los límites de las características morfológicas, las pocas células analizadas, la falta de revisiones, o las técnicas de impregnación utilizadas han generado un número elevado de sinónimos.

Un ejemplo de cómo la falta de revisiones genera un elevado número de sinónimos lo encontramos en el género *Metopus*, donde 77 especies han sido reducidas a 22 morfoespecies en la reciente revisión realizada por Esteban, *et al.* (1995). Otras revisiones similares son las realizadas por Warren (1986) en el género *Vorticella* donde consideró 82 de las 200 descritas o la de Curds (1985) en el género *Acineta* que paso de tener 84 especies a 41. Actualmente hay numerosos géneros que necesitan ser revisados, uno de ellos es el género *Spathidium*, que desde su descripción inicial por Dujardin en 1841 no ha sido revisado y contiene aproximadamente 100 especies todas ellas muy similares.

Respecto al escaso número de células analizadas en la descripción de nuevas especies, ha sido y sigue siendo una práctica habitual de numerosos taxónomos "separadores". Como ejemplo podemos citar la especie *Paurotricha cyclidiformis* descrita por Dragesco y Dragesco-Kernéis (1991) en el lago Tanganika, donde únicamente observaron algún ejemplar en una de sus preparaciones para otras especies. En la presente investigación se demuestra que dicha especie es un sinónimo de *Cristigera pleuronemoides*.

Pero sin duda el mayor número de sinónimos se ha generado con la utilización de las técnicas de impregnación argéntica. Son numerosos los casos en los que las descripciones únicamente se han basado en los ejemplares impregnados y no se han tenido en cuenta las características del ciliado en vivo. Esto ha originado que la mayoría de las descripciones basadas únicamente en observaciones en vivo,

como son las realizadas por Kahl (1935), presenten actualmente un gran número de sinónimos. Por otra parte, hay que indicar que en algunas ocasiones las descripciones basadas en observaciones en vivo son insuficientes para poder estar seguros que se trata de especies diferentes.

Otro argumento en favor de la reducción del número de especies de ciliados puede encontrarse en Fenchel (1993). Este autor basa su teoría en dos características que suelen presentar los organismos pequeños, como los ciliados: su capacidad para formar poblaciones con un gran número de individuos y la capacidad de dispersarse fácilmente. Esto dá origen a tres consecuencias principales (Fenchel, 1993, Finlay, 1997): (1) las extinciones son improbables, (2) la especiación alopátrica es rara y (3) su distribución es cosmopolita y por tanto los endemismos son poco probables.

La capacidad de los protozoos ciliados de poder formar poblaciones de gran tamaño lo podemos encontrar tanto en sistemas naturales como artificiales. En algunos lagos y estanques se han citado poblaciones de *Loxodes* de 830 individuos por ml (Finlay y Berninger, 1984), de *Stentor niger* de 365 individuos por ml (Grolière y Njine, 1973), y en sistemas artificiales como las depuradoras de aguas residuales se han citado poblaciones de 50.000 ciliados por ml (Jones, 1974).

Respecto a su capacidad para dispersarse fácilmente, es conocido que muchas especies forman quistes de resistencia, algunas de las cuales pueden permanecer viables durante muchos años (ver Noland & Godjics, 1967) y ser arrastrados por el viento, las tormentas, etc. Además, aquellas especies que no forman quistes pueden ser transportadas a grandes distancias retenidas en microgotas por aves, insectos o mamíferos (Maguire, 1963; Revill *et al.*, 1967; Schlichting y Sides, 1969).

La naturaleza cosmopolita de los protozoos ciliados es un tema controvertido entre los diferentes taxónomos y ecólogos. Como ejemplo de ello y refiriéndonos concretamente a los protozoos ciliados del suelo, Darbyshire (1975) indica que los protozoos del suelo son ubicuos y por tanto las mismas especies aparecen en los suelos antárticos, templados o tropicales. Para Stout (1956) los ciliados presentan una distribución cosmopolita pero están restringidos a ciertos hábitats debido a ciertos factores ecológicos. Por otra parte, Foissner (1987) indica que los protozoos ciliados del suelo no son ni ubicuos ni cosmopolitas, argumentando que muchas nuevas especies de hipotricos han sido encontradas por Hemberger (1985) en suelos del Perú, y que sus recientes estudios sobre la fauna de Kenia parece mostrar lo mismo. Sin embargo, la mayoría de ellos consideran que los protozoos ciliados presentan una distribución cosmopolita, pero que el endemismo también es posible

sobre todo para especies de ciliados de gran tamaño (Fenchel, 1987). Como ejemplos de endemismo descritos en la literatura destacan los protozoos ciliados del Lago Baikal (Dogiel, 1965) o, recientemente, *Bryometopus hawaiiensis* encontrado en el archipiélago de Hawai y descrito por Foissner (1994). Ejemplos que demuestren la inexistencia de endemismos pueden encontrarse en Finlay *et al* (1996b), Finlay (1997), Esteban & Olmo (1997).

Lo cierto es que la distribución cosmopolita de los ciliados se reflejaría en el hecho de que un mismo tipo de hábitat sería ocupado por las mismas especies en todo el mundo y, si además, analizáramos ese mismo hábitat en cualquier lugar del mundo deberíamos encontrar la mayoría de las especies descritas para ese mismo tipo de hábitat.

Sobre este estado del conocimiento actual, el objetivo principal planteado para la presente investigación es: explorar y conocer la diversidad ⁽¹⁾ de especies de protozoos ciliados en una zona local determinada con el fin de:

A.- Determinar la naturaleza cosmopolita de los protozoos ciliados y su implicación en la distribución global de los mismos.

B.- Investigar la morfología, infraciliación y morfogénesis de las especies raras encontradas en dichos hábitats.

C.- Describir posibles especies nuevas.

⁽¹⁾ El término diversidad se aplica en la investigación aquí presentada, a la riqueza de especies.

OBJETIVOS

OBJETIVOS

- 1.- Identificar los géneros y especies de protozoos ciliados presentes en diferentes hábitats de una zona local (río Guadarrama, Madrid).
- 2.- Describir especies poco comunes e insuficientemente conocidas, así como aquellas que pueden ser nuevas para la Ciencia.
- 3.- Describir la morfogénesis de géneros representativos y establecer relaciones filogenéticas con géneros similares.
- 4.- Realizar tablas comparativas de los géneros más representativos.
- 5.- Comparar las especies identificadas en los distintos hábitats y analizar sinonimias.
- 6.- Comparar las especies de protozoos ciliados de dos zonas locales una en España (río Guadarrama) y otra en el Reino Unido (Priest Pot).
- 7.- Basado en los objetivos anteriores: determinar la naturaleza cosmopolita de los protozoos ciliados hallados, y su implicación en la distribución global de los mismos.

MATERIAL Y MÉTODOS

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de muestreo

Los muestreos se llevaron a cabo en la parte alta del río Guadarrama. Esta zona se encuentra a 5 Km al Norte de la población de Cercedilla (Madrid). Las coordenadas geográficas son: 4°, 3' W, 45 °, 5' N. La altitud es de 1188 m sobre el nivel del mar . La zona de muestreo es también conocida con el nombre de arroyo o río de la Venta, ya que, como la mayoría de los ríos de régimen pluvionival, no presenta un nacimiento puntual sino que surgen de la confluencia de diversos arroyos.

Las características geológicas y climatológicas de área de muestreo son las siguientes: el clima es continental con grandes variaciones térmicas anuales y diurnas, el invierno y verano son rigurosos y la primavera y el otoño más suaves. la pluviosidad y nivación son abundantes. El sustrato geológico es de naturaleza granítica y por tanto las aguas que corren por él son ligeramente ácidas.

La zona de estudio es un bosque de pinos con helechos y gran cantidad de musgos.

En esta zona se muestrearon cinco puntos todos ellos muy próximos entre sí. En el punto 1, se recogieron muestras de sedimento, el cual era rico en materia orgánica. Además también se recolectaron plantas sumérgidas, con cierto grado de descomposición. En los puntos 2 y 3 se tomaron muestras de los musgos que tapizaban las rocas presentes en el lecho del río y en sus orillas. En el punto 4 se recogieron muestras de sedimento arenoso y de la columna de agua. En el punto 5 se tomaron muestras de plantas sumergidas en el río y de las orillas que presentaban las raíces dentro del agua, en este punto también se tomaron muestras del sedimento y de la columna de agua.

El período de muestreo ha sido de tres años, los dos primeros se recogieron muestras mensualmente de los cinco puntos, mientras que el tercer año la recogida de muestras fue cuatrimestral. En total se estudiaron más de 200 muestras.

Recogida de muestras

Dependiendo de la naturaleza de la muestra se han utilizado diferentes procedimientos para su recogida.

Las muestras procedentes de musgos de la orilla del río fueron recogidas e introducidas en bolsas de plástico. Posteriormente en el laboratorio fueron depositadas en grandes bandejas de plástico o sobre placas Petri. Para su mantenimiento se utilizó el método de la placa de Petri no inundada descrito por Foissner (1992).

Las muestras de sedimento fueron extraídas con un bote de plástico estéril o bien mediante un cilindro de plástico de 3 cm de diámetro que se introducía hasta 1 cm de profundidad y, posteriormente, se extraía y vertía en un bote de plástico con cierre hermético.

Las muestras de la columna de agua fueron tomadas directamente o bien mediante una pipeta de plástico de 100 ml de capacidad.

Las plantas sumergidas o de la orilla del río fueron también recogidas directamente e introducidas en los botes de plástico. En algunas ocasiones las plantas eran tomadas con sus raíces y parte del sedimento.

Las muestras recogidas se trasladaron al Departamento de Microbiología para su observación y análisis.

Observación en vivo

La observación en vivo de los protozoos ciliados es un requisito previo e indispensable para el estudio de características tales como el tamaño, la forma y la locomoción, las cuales pueden modificarse después de la aplicación de las técnicas de impregnación. Para la observación en vivo se empleó una lupa binocular ZEISS y un fotomicroscopio LABOPHOT-2A NIKON.

Con el objeto de ralentizar los movimientos de los ciliados y con ello conseguir una mejor observación de sus características morfológicas, se empleó en algunas ocasiones métodos de inmovilización físicos. Los métodos utilizados han sido de compresión, de restricción física y de aumento de viscosidad del medio.

Entre los métodos de compresión se han utilizado: (1) "El método del cubre" (Repak, 1992). Este método ha sido el más empleado y únicamente consiste en colocar una pequeña gota y sobre ella un cubre de mayor tamaño. Cuando hay un exceso de agua, ésta puede eliminarse con un papel de filtro o esperar a que se evapore con el tiempo. (2) "El método del cubre con gotas de vaselina en sus esquinas" (Dragesco & Dragesco-Kernéis, 1986, Foissner, 1991, 1992). Este método es muy similar al anterior con la diferencia que en las esquinas del cubre se deposita

una pequeña cantidad de vaselina, lo que hace que con el tiempo la presión de la gota colocada entre el porta y el cubre sea cada vez mayor impidiéndose por tanto el movimiento de los ciliados.

El método de restricción utilizado ha sido el de "las fibras de algodón" (Repak, 1992). Este método se basa en el hecho de crear una red de pequeñas cavidades donde quedan encerrados los ciliados, delimitando por tanto su movimiento.

Por último, para aumentar la viscosidad del medio se ha utilizado una solución de metilcelulosa al 4% (Repak, 1992).

Medios y técnicas de cultivo

De la mayoría de las muestras recogidas en la zona de estudio se tomaron submuestras en placas Petri o en tubos estériles. Las submuestras fueron enriquecidas añadiendo un grano de trigo estéril o una pequeña cantidad de sémola o "Cerophyl" (hojas de cereal secas). En otras ocasiones, las submuestras fueron transferidas a medios de cultivo tales como: "Cerophyl" al 0.15%-0,25% o extracto de suelo (Curds, 1982; Dragesco y Dragesco-Kernéis, 1986; Finlay *et al.* 1988).

Todos estos medios de cultivo proporcionan una serie de nutrientes y además permiten el crecimiento bacteriano que es la principal fuente de alimento de las mayoría de los protozoos ciliados. Estos medios permiten aumentar las poblaciones de ciliados y con ello facilitar la utilización de las técnicas de impregnación y por tanto el estudio de la infraciliación y de los procesos morfogenéticos.

Posteriormente los cultivos de interés fueron mantenidos realizando resiembras periódicas en el medio fresco correspondiente.

No se pudo conseguir cultivos puros de ninguno de los ciliados identificados en nuestro estudio, todos los intentos realizados fracasaron.

Métodos de impregnación argéntica

Los métodos de impregnación argéntica son un requisito imprescindible y de gran utilidad para la identificación de los protozoos ciliados. Estos métodos permiten revelar numerosas características tales como: el aparato nuclear, el poro de la vacuola contráctil, el citopigio, los mucocistos, los tricocistos, los gránulos corticales, el argiroma y la infraciliación, es decir, la disposición y organización de

los cinetosomas así como sus estructuras asociadas.

Los métodos utilizados han sido:

(1) **El método del protargol.** Este método se caracteriza por preservar bien la forma de las células y revelar principalmente los cinetosomas. Es un método imprescindible para el estudio de la infraciliación de los ciliados hipotricos a excepción de los euplótidos. Existe una gran variedad de procedimientos y modificaciones del método. El protocolo utilizado en la presente Tesis ha sido el "método de protargol rápido" (Wilbert, 1975, Foissner, 1992). Este método ha sido ampliamente utilizado para la identificación de los ciliados hipotricos y oligotricos encontrados en nuestro estudio.

(2) **El método del nitrato de plata "seco".** Método ideado por Klein (1958), y éste es el que ha sido utilizado en la presente Tesis. Este método se caracteriza por revelar el argiroma de la mayoría de los protozoos ciliados.

(3) **El método del nitrato de plata "húmedo".** Este método fue ideado por Chatton-Lwoff (1930, 1936) y revela al igual que el anterior mencionado, las estructuras corticales, principalmente el argiroma. En la presente Tesis se ha utilizado una modificación desarrollada en el laboratorio de protistas del Natural History Museum de Londres (Roberts y Causton, 1988).

(4) **El método del carbonato de plata.** Este ha sido el método más utilizado en nuestro estudio, debido a la facilidad de su realización, la gran cantidad de información que nos da y los excelentes resultados que se obtienen. El protocolo utilizado ha sido el descrito por Fernández-Galiano (1994), el cual es una modificación del originalmente descrito (Fernández-Galiano, 1966, 1976). A pesar de las grandes ventajas que presenta esta técnica, tiene el inconveniente de utilizar el formol para la fijación, el cual destruye principalmente los ciliados hipotricos, a excepción de los euplótidos. Para solucionar este problema se ha realizado una ligera modificación, la cual permite obtener buenos resultados y repetibles con los hipotricos oxitricos tales como *Oxytricha*, *Stylonychia*, *Gonostomum*, *Tachysoma* o *Histiculus*. Este protocolo se basa en el procedimiento de Augustin *et al.* (1984) que permite manipular pocos ejemplares, y en el fluido de carbonato de plata empleando las cantidades en Fernández-Galiano (1994).

Los pasos a seguir en esta modificación son los siguientes:

1.- Se recogen los ciliados oxitricos con una micropipeta y se colocan dentro de un pocillo que contiene una solución de Bouin. Se fijan durante 5-30 minutos.

Consideraciones: La concentración de la solución de Bouin debe ser ajustada

de forma que preserve la forma de las células. La solución de Bouin madre está compuesta por 15 partes de ácido pícrico saturado, 5 partes de formol comercial y 1 parte de ácido acético glacial.

2.- Una vez los organismos están fijados, se lavan 2-4 veces con agua destilada con el fin de eliminar el Bouin.

3.- Eliminar toda el agua destilada posible y añadir el líquido Fernández-Galiano hasta llenar el pocillo. La composición del líquido es:

1-2 ml de agua destilada

1-2 gotas de formol comercial

12-14 gotas de peptona bacteriológica

5 gotas de piridina pura

10-15 ml de agua destilada

1-2 ml de la solución de carbonato de plata amoniacal

Consideraciones: El líquido Fernández-Galiano debe ser preparado inmediatamente antes de su uso y los ingredientes deben ser mezclados en la secuencia indicada. La mezcla debe tener una apariencia ligeramente lechosa. La peptona bacteriológica y la solución de carbonato de plata amoniacal se preparan preparadas tal y como se describe en Fernández-Galiano (1994).

4.- El pocillo se coloca al baño María a una temperatura de 65 °C. Dejar hasta que la mezcla adquiera un color coñac.

5.- Dejar que las células se sedimenten. Recoger los organismos impregnados con una micropipeta y montar una preparación para su observación al microscopio.

6.- Si se quiere obtener preparaciones permanentes, seguir los protocolos descritos en Fernández-Galiano (1966) y Augustin *et al.* (1984).

Literatura taxonómica utilizada

La determinación de las especies de protozoos ciliados ha sido realizada empleando las siguientes obras de referencia general: Kahl (1935), Corliss (1979), Curds (1982), Curds *et al.* (1983), Dragesco y Dragesco-Kernéis (1986), Kudo (1966), Foissner *et al.* (1991, 1992, 1994, 1995) Small y Lynn (1985) y la bibliografía presente en las mismas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

CAPÍTULO 1

DIVERSIDAD DE LOS PROTOZOOS CILIADOS DEL RÍO GUADARRAMA.

Las comunidades de protozoos ciliados son un componente fundamental -tanto por su diversidad como por el número de organismos presentes- de la microfauna de los sistemas acuáticos. Estos organismos unicelulares eucariotas son importantes consumidores de otros microorganismos (bacterias, algas unicelulares y otros protozoos) por lo que no sólo desempeñan un papel fundamental en los procesos de autodepuración de los ríos, sino que también forman parte de los niveles inferiores de la cadena trófica tanto en ecosistemas marinos como dulceacuícolas.

El objetivo de este capítulo es conocer la diversidad de especies de ciliados presentes en el río Guadarrama.

Los materiales y métodos utilizados para la identificación de los ciliados, así como los puntos de muestreo han sido detallados en el apartado anterior de Material y Métodos.

Especies de ciliados identificadas

Un total de 192 especies pertenecientes a 114 géneros han sido identificados en el río Guadarrama. Solamente una especie fue nueva, *Cinetozona pyriformis*, que además se corresponde con un nuevo género (Ver Capítulo 2). Veintidós especies no pudieron ser identificadas a nivel de especie, debido a que no todas las especies pueden impregnarse correctamente con los métodos de impregnación empleados, por no obtenerse toda la información necesaria para su correcta identificación, o a que únicamente se observaron uno o muy pocos ejemplares. La lista de especies se recoge en la Tabla 1, junto con el hábitat donde se encontraron. El asterisco (*) que presentan algunas especies de la Tabla 1, indica que han sido fotografiadas en vivo o impregnadas con plata. Todas estas fotografías se recogen en un CD-interactivo titulado "Protozoos ciliados del río Guadarrama" (ver siguiente apartado).

TABLA 1. Ciliados identificados en el río Guadarrama junto con el hábitat donde fueron encontrados. **A** = Anóxico, **Sr** = Sedimento rico en materia orgánica, **Sa** = Sedimento arenoso, **M** = Musgos, **C** = Columna de agua y **P** = Perifiton asociado a detritus o plantas sumergidas.

Especies	Hábitats					
	A	Sr	Sa	M	C	P
<i>Acinera uncinata</i> TUCOLESCO, 1962	-	+	-	-	-	-
<i>Acinera</i> sp.	-	+	-	-	-	+
* <i>Acineta tuberosa</i> (PALLAS, 1766) EHRENBERG, 1833	-	+	-	-	-	-
<i>Acineta</i> sp.	-	-	-	-	-	+
* <i>Acropisthium mutabile</i> PERTY, 1852	-	+	-	-	+	-
<i>Amphileptus pleurosigma</i> (STOKES, 1884) FOISSNER, 1984	-	+	-	-	+	-
* <i>Apsiktrata gracilis</i> (PENARD, 1922) FOISSNER, 1994	-	+	-	+	+	-
* <i>Aspidisca cicada</i> (O.F. MÜLLER, 1786) CLAPARÈDE & LACHMANN, 1858	-	+	-	+	-	+
<i>Aspidisca lynceus</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1830	-	+	+	-	-	-
<i>Aspidisca turrita</i> (EHRENBERG, 1831) CLAPARÈDE & LACHMANN, 1858	-	-	+	-	-	+
* <i>Astylozoon pyriforme</i> SCHEWIAKOFF 1893	-	-	-	-	+	-
<i>Blepharisma hyalinum</i> PERTY, 1849	-	-	-	+	-	-
<i>Blepharisma luteritium</i> (EHRENBERG, 1831) STEIN, 1859	-	-	-	+	-	-
* <i>Blepharisma undulans</i> STEIN, 1867	-	-	-	+	-	-
* <i>Brachonella spiralis</i> (SMITH, 1897) JANKOWSKI, 1964	+	-	-	-	-	-
<i>Bresslaua vorax</i> KAHL, 1931	-	-	-	+	-	-
* <i>Bryometopus atypicus</i> FOISSNER, 1980	-	-	-	+	-	-
* <i>Bryometopus hawaiiensis</i> FOISSNER, 1994	-	-	-	+	-	-
* <i>Bryometopus pseudochilodon</i> KAHL, 1932	-	-	-	+	-	-
<i>Bryometopus sphagni</i> (PENARD, 1922) KAHL, 1932	-	-	-	+	-	-
<i>Bryophyllum tegularum</i> KAHL, 1931	-	-	-	+	-	-
* <i>Bursaria truncatella</i> O.F. MÜLLER, 1773	-	-	-	-	+	-
<i>Bursaridium pseudobursaria</i> (FAURÉ-FREMIET, 1924) KHAL, 1927	-	-	-	-	+	-
* <i>Caenomorpha medusula</i> PERTY, 1852	+	-	-	-	-	-
<i>Caenomorpha uniserialis</i> LEVANDER, 1894	+	-	-	-	-	-
* <i>Carchesium polypinum</i> (LINNAEUS, 1758) GOLDFUSS, 1820	-	+	-	-	-	+
<i>Chaenea</i> sp.	-	+	-	-	+	-
* <i>Chilodonella uncinata</i> (EHRENBERG, 1838) STRAND, 1928	-	+	+	-	+	+
* <i>Chilodontopsis depressa</i> (PERTY, 1852) BLOCHMANN, 1895	-	-	+	-	-	+
* <i>Cinetochilum margaritaceum</i> (EHRENBERG, 1831) PERTY, 1849	-	+	+	-	+	+
* <i>Cinetozona pyriformis</i> n.g. n. sp.	-	-	-	-	+	-
* <i>Coleps hirtus</i> (O.F. MÜLLER, 1786) NITZSCH, 1827	-	+	+	+	+	-
<i>Coleps nolandi</i> KAHL, 1930	-	-	+	-	+	-

* <i>Colpidium colpoda</i> (LOSADA, 1829) STEIN, 1860	-	+	-	-	+	-
* <i>Colpoda aspera</i> KAHL, 1926	-	-	-	+	-	-
* <i>Colpoda cucullus</i> (O.F. MÜLLER, 1773) GMELIN, 1790	-	-	-	+	-	-
* <i>Colpoda inflata</i> (STOKES, 1884) KAHL, 1931	-	-	-	+	-	-
* <i>Colpoda magna</i> (GRUBER, 1879) LYNN, 1978	-	-	-	-	+	-
<i>Colpoda maupasi</i> ENRIQUES, 1908	-	-	-	+	-	-
* <i>Colpoda minima</i> (ALEKPEROV, 1985) FOISSNER, 1993	-	-	-	-	+	-
* <i>Colpoda orientalis</i> FOISSNER, 1993	-	-	-	-	+	-
* <i>Colpoda steinii</i> MAUPAS, 1883	-	+	-	+	-	-
<i>Cirranter mobilis</i> (PENARD, 1922) JANKOWSKI, 1964	+	-	-	-	-	-
* <i>Cristigera pleuronemoides</i> ROUX, 1901	-	-	+	-	-	-
* <i>Ctedoctema acanthocryptum</i> STOKES, 1884	-	-	+	-	+	-
* <i>Cyclidium citrullus</i> COHN, 1865	-	+	+	-	+	-
<i>Cyclidium flagellatum</i> KAHL, 1926	+	-	-	-	-	-
* <i>Cyclidium glaucoma</i> O.F. MÜLLER, 1773	-	+	+	+	+	-
* <i>Cyrtohymena</i> sp.	-	-	-	+	-	-
<i>Cyrtolophosis elongata</i> (SCHEWIAKOFF, 1892) KHAL, 1931	-	+	-	+	-	+
* <i>Cyrtolophosis mucicola</i> STOKES, 1885	-	+	-	+	-	+
* <i>Deltopylum rabdoides</i> FAURÉ-FREMIET & MUGARD, 1946	-	+	+	-	-	-
* <i>Dexiostoma campylum</i> (STOKES, 1886) JANKOWSKI, 1967	-	+	-	-	+	-
* <i>Dexiotricha granulosa</i> (KENT, 1881) FOISSNER, BERGER & KOHMANN, 1994	-	+	-	-	-	-
* <i>Dexiotricha media</i> PECK 1974	-	+	-	-	+	-
* <i>Dexiotrichides centralis</i> (STOKES, 1885) KAHL, 1931	+	-	-	-	-	-
* <i>Didinium nasutum</i> (O.F. MÜLLER, 1773) STEIN, 1859	-	-	-	-	+	-
* <i>Dileptus margaritifer</i> (EHRENBERG, 1833) DUJARDIN, 1841	-	-	-	-	+	-
<i>Disematostoma buetschlii</i> LAUTERBORN, 1894	-	+	+	-	-	-
<i>Drepanomonas revoluta</i> PENARD, 1922	-	+	+	+	-	-
<i>Enchelyodon elegans</i> (KAHL, 1926) KAHL, 1930	-	+	-	-	+	-
<i>Epalxella antiquorum</i> (PENARD, 1922) CORLISS, 1960	+	-	-	-	-	-
<i>Epalxella striata</i> (KAHL, 1926) CORLISS, 1960	+	-	-	-	-	-
<i>Epispathidium regium</i> FOISSNER, 1984	-	-	-	+	-	-
<i>Epistylis plicatilis</i> EHRENBERG, 1831	-	+	-	-	-	+
<i>Epistylis</i> sp.	-	+	-	-	-	+
<i>Euplotes aediculatus</i> PIERSON, 1943	-	+	+	-	+	-
<i>Euplotes daidaleos</i> DILLER & KOUNARIS, 1966	-	+	-	-	+	-
* <i>Euplotes eurystomus</i> WRZESNIOWSKI, 1870	-	+	-	-	+	-

<i>Euplotes patella</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1831	-	-	+	+	+	-
<i>Euplotes</i> sp.	-	-	-	+	-	-
<i>Frontonia acuminata</i> (EHRENBERG, 1833) BUETSCHLI, 1889	-	+	+	-	-	-
* <i>Frontonia depressa</i> (STOKES, 1886) KAHL, 1931	-	-	-	+	-	-
<i>Frontonia leucas</i> (EHRENBERG, 1833) EHRENBERG, 1838	-	+	-	-	-	-
* <i>Frontonia</i> sp	-	+	-	-	-	-
* <i>Furgasonia trichocystis</i> (STOKES, 1894) FOISSNER, 1989	-	-	-	+	-	-
* <i>Gastronauta membranaceus</i> BUETSCHLI, 1889	-	-	-	+	-	-
<i>Glaucoma chattoni</i> CORLISS, 1959	-	+	-	-	+	-
* <i>Glaucoma scintillans</i> EHRENBERG, 1830	-	-	-	-	+	-
* <i>Gonostomum strenua</i> ENGELMANN, 1862	-	-	-	+	-	-
* <i>Grossglockneria acuta</i> FOISSNER, 1980	-	-	-	+	-	-
* <i>Halteria grandinella</i> (O.F. MÜLLER, 1773) DUJARDIN, 1841	-	-	-	-	+	-
<i>Halteria</i> sp.	-	-	-	-	+	-
<i>Histiobalantium majus</i> KAHL, 1933	-	-	+	-	+	-
<i>Histiculus muscorum</i> (KAHL, 1932) CORLISS, 1960	-	-	-	+	-	-
* <i>Holosticha monilata</i> KAHL, 1928	-	-	-	+	-	-
<i>Holosticha multistilata</i> KAHL, 1928	-	-	-	+	-	-
* <i>Holosticha</i> sp.	-	-	+	-	-	-
* <i>Homalogastra setosa</i> KAHL, 1926	-	-	-	+	-	-
* <i>Homalozoon vermiculare</i> (STOKES, 1887) STOKES, 1890	-	+	+	-	-	-
<i>Keronopsis</i> sp.	-	-	-	+	-	-
* <i>Kreyella minuta</i> FOISSNER, 1979	-	-	-	+	-	-
* <i>Lacrymaria olor</i> (O.F. MÜLLER, 1786) BORY DE SAINT-VINCENT, 1824	-	-	+	-	-	-
<i>Lacrymaria</i> sp.	-	+	-	-	-	-
* <i>Lagynus elegans</i> (ENGELMANN, 1862) QUENNERSTEDT, 1867	+	-	-	-	-	-
<i>Lembadion bullinum</i> (O.F. MÜLLER, 1786) PERTY, 1849	-	-	+	-	+	-
* <i>Lembadion lucens</i> (MASKELL, 1887) KAHL, 1931	-	-	+	-	+	-
<i>Lembadion magnum</i> (STOKES, 1887) KAHL, 1931	-	-	+	-	+	-
<i>Leptopharynx costatus</i> MERMORD, 1914	-	-	-	+	-	-
<i>Litonotus crystallinus</i> (VUXANOVICI, 1960)	-	-	+	-	-	-
<i>Litonotus cygnus</i> (O.F. MÜLLER, 1773)	-	-	-	-	+	-
* <i>Litonotus lamella</i> (O.F. MÜLLER, 1773)	-	+	+	-	+	-
<i>Loxodes magnus</i> STOKES, 1887	-	+	+	-	-	-
* <i>Loxodes striatus</i> (ENGELMANN, 1862) PENARD, 1917	-	+	+	-	+	-
* <i>Loxophyllum meleagris</i> (O.F. MÜLLER, 1773) DUJARDIN, 1841	-	-	+	-	+	+

<i>Mesodinium pulex</i> (CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859) STEIN, 1867	-	-	-	-	+	-
* <i>Metopus es</i> (O.F. MÜLLER, 1776) LAUTERBORN 1916	+	-	-	-	-	-
<i>Metopus hassei</i> SONDHEIM, 1929	-	-	-	+	-	-
* <i>Metopus striatus</i> McMURRICH, 1884	+	-	-	-	-	-
* <i>Microthorax pusillus</i> ENGELMANN, 1862	-	+	+	-	-	+
<i>Monilicaryon monilatus</i> (STOKES, 1886) JANKOWSKI, 1967	-	-	-	-	+	-
* <i>Nassula picta</i> GREEFF, 1888	-	-	-	+	-	-
<i>Nassula</i> sp.	-	-	+	-	-	-
<i>Opercularia</i> sp.	-	-	-	-	-	+
* <i>Ophryoglena flava</i> (KENT, 1882) EHRENBERG, 1833	-	+	-	-	-	-
* <i>Opisthnecta henneguyi</i> FAURÉ-FREMIET, 1906	-	-	-	-	+	-
* <i>Oxytricha balladyna</i> (KAHL, 1932) SONG & WILBERT, 1989	-	+	+	-	-	-
<i>Oxytricha ferruginea</i> STEIN, 1859	-	+	+	-	-	-
<i>Oxytricha hymenostomata</i> STOKES, 1887	-	+	-	+	-	-
<i>Oxytricha saprobia</i> KAHL, 1932	-	+	-	-	-	-
* <i>Oxytricha</i> sp.	-	-	-	+	-	-
<i>Paramecium aurelia</i> O.F. MÜLLER, 1773	-	+	+	-	+	-
* <i>Paramecium bursaria</i> (EHRENBERG, 1831) FOCKE, 1836	-	+	+	-	+	-
* <i>Paramecium caudatum</i> EHRENBERG, 1833	-	+	+	-	+	-
<i>Paramecium putrinum</i> CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859	-	+	+	-	+	-
* <i>Paraurostyla hymenophora</i> (STOKES, 1887) BORROR, 1972	-	-	+	-	-	-
<i>Paraurostyla weissei</i> (STEIN, 1859) BORROR, 1972	-	+	-	-	-	-
* <i>Phacodinium metchnikoffi</i> CERTES, 1891	-	-	-	+	-	-
* <i>Phascolodon vorticella</i> STEIN, 1859	-	-	-	-	+	-
* <i>Phialina</i> sp.	-	+	-	-	-	-
<i>Placus luciae</i> (KAHL, 1926) KAHL, 1930	-	-	+	-	+	-
* <i>Placus striatus</i> COHN, 1866	-	-	-	-	+	-
<i>Plagiocampa rouxi</i> KAHL, 1926	-	-	-	-	+	-
* <i>Plagiopyla nasuta</i> STEIN, 1860	+	+	-	-	-	-
* <i>Platyophrya vorax</i> KAHL, 1926	-	-	-	+	-	-
* <i>Pleuronema coronatum</i> KENT, 1881	-	-	+	-	+	-
* <i>Podophrya</i> sp.	-	+	-	-	-	+
<i>Prorodon teres</i> EHRENBERG, 1833	-	+	+	-	+	-
* <i>Prorodon</i> sp.	-	-	-	-	+	-
<i>Pseudomicrothorax dubius</i> (MAUPAS, 1833) PENARD, 1922	-	-	+	-	+	-
* <i>Pseudouroleptus caudatus</i> HEMBERGER, 1985	-	+	-	-	-	-

* <i>Rhabdostyla</i> sp.	-	-	-	+	-	+
* <i>Saprodinium dentatum</i> LAUTERBORN, 1908	+	-	-	-	-	-
* <i>Sathrophilus antarcticus</i> THOMPSON, 1972	-	-	-	+	+	-
* <i>Sathrophilus muscorum</i> (KAHL, 1931) CORLISS, 1960	-	-	+	+	+	-
* <i>Spathidium muscicola</i> KAHL, 1930	-	-	-	+	-	-
<i>Spathidium</i> sp.	-	-	+	-	-	-
<i>Spirostomum ambiguum</i> (O.F. MÜLLER, 1786) EHRENBERG, 1838	-	+	-	-	-	-
<i>Spirostomum caudatum</i> (O.F. MÜLLER, 1786) DELPHY, 1939	-	+	-	-	-	-
* <i>Spirostomum minus</i> ROUX, 1091	-	+	+	-	-	-
* <i>Spirostomum teres</i> CLAPARÈDE Y LACHMAN, 1858	-	+	+	-	-	-
<i>Steinia candens</i> KAHL, 1932	-	-	-	+	-	-
<i>Steinia platystoma</i> (EHRENBERG-STEIN, 1859)	-	-	+	-	+	-
* <i>Stentor coeruleus</i> (PALLAS, 1766) EHRENBERG, 1831	-	-	+	-	+	+
<i>Stentor igneus</i> EHRENBERG, 1838	-	+	-	-	-	+
<i>Stentor muelleri</i> EHRENBERG, 1831	-	+	+	-	-	+
<i>Stentor niger</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1838	-	+	-	-	-	+
<i>Stentor roeselii</i> EHRENBERG, 1835	-	-	+	-	-	+
* <i>Strobilidium caudatum</i> (FROMENTEL, 1876) FOISSNER, 1987	-	-	-	-	+	-
<i>Strombidium viride</i> STEIN, 1867	-	-	-	-	+	-
<i>Stylonychia mytilus</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1830	-	+	+	-	+	-
* <i>Stylonychia pustulata</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1835	-	+	-	+	+	-
<i>Stylonychia putrina</i> STOKES, 1885	-	+	-	-	+	-
<i>Stylonychia vorax</i> STOKES, 1885	-	+	-	-	-	-
<i>Tachysoma</i> sp.	-	-	+	-	-	-
* <i>Tetrahymena pyriformis</i> (EHRENBERG, 1830) LWOFF, 1947	-	+	-	-	+	-
* <i>Tetrahymena rostrata</i> (KAHL, 1926) CORLISS, 1952	-	-	-	+	-	-
* <i>Thuricola kellicottiana</i> (STOKES, 1887) KAHL, 1935	-	+	-	-	-	+
<i>Tokophrya infusionum</i> (STEIN, 1859) BUETSCHLI, 1889	-	+	-	-	-	+
<i>Trachelius ovum</i> (EHRENBERG, 1831) EHRENBERG, 1838	-	-	-	-	+	-
<i>Trachelophyllum apiculatum</i> (PERTY, 1852) CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859	-	-	+	-	-	-
* <i>Trimyema compressum</i> LACKEY, 1925	+	-	-	-	-	-
* <i>Trithigmostoma cucullus</i> (O.F. MÜLLER, 1786) JANKOWSKI, 1967	-	+	+	-	+	+
* <i>Trithigmostoma steini</i> (BLOCHMANN, 1895) FOISSNER, 1988	-	-	+	-	-	-
<i>Trochilia minuta</i> (ROUX, 1899) KAHL, 1931	-	-	+	-	-	+
<i>Tropidoatractus acuminatus</i> LEVANDER, 1894	+	-	-	-	-	-
* <i>Urocentrum turbo</i> (O.F. MÜLLER, 1786) NITZSCH, 1827	-	+	+	-	+	-

* <i>Uroleptus caudatus</i> (STOKES, 1886) KAHL, 1932	-	+	+	+	-	-
<i>Uroleptus lacteus</i> (KAHL, 1932) BORROR, 1972	-	-	-	+	-	-
* <i>Uronema nigricans</i> (O.F. MÜLLER, 1786) FLORENTIN, 1901	-	+	+	-	+	-
<i>Urotricha agilis</i> (STOKES, 1886) KAHL, 1930	-	-	-	-	+	-
* <i>Urotricha farcta</i> CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859	-	-	-	-	+	-
<i>Urotricha globosa</i> SCHEWIAKOFF, 1892	-	-	-	-	+	-
<i>Urotricha</i> sp.	-	-	-	-	+	-
* <i>Urozona buetschlii</i> SCHEWIAKOFF, 1892	-	-	-	-	+	-
<i>Vorticella campanula</i> EHRENBERG, 1831	-	-	-	-	-	+
<i>Vorticella convallaria</i> LINNAEUS, 1768	-	+	-	-	-	+
* <i>Vorticella infusionum</i> DUJARDIN, 1841	-	+	-	+	-	+
<i>Vorticella microstoma</i> EHRENBERG, 1830	-	-	-	-	-	+
* <i>Vorticella</i> sp.	-	-	+	-	-	+
<i>Woodruffia rostrata</i> KAHL, 1931	-	-	+	-	-	-
* <i>Woodruffides terricola</i> FOISSNER, 1987	-	-	-	+	-	-

CD-Rom interactivo: "Protozoos ciliados del río Guadarrama"

Se ha elaborado un CD-Rom interactivo titulado "Protozoos ciliados del río Guadarrama", con la finalidad de presentar de forma práctica y atractiva 170 fotografías pertenecientes a 105 especies de ciliados que se corresponden con las marcadas con un asterisco (*) en la Tabla 1. Todas las fotografías son originales del autor y algunas de ellas son las primeras que se han realizado a ciertas especies como, por ejemplo, *Dexiotrichides centralis* o *Woodruffides terricola*.

Para la realización de este CD-Rom se ha empleado la tecnología multimedia. Los requisitos técnicos necesarios para su elaboración han sido aquellos que se necesitan para un correcto funcionamiento de la herramienta multimedia utilizada, que en este caso ha sido el "Authorware Professional". Los requerimientos mínimos han sido: Microsoft Windows 3.1, 25-MHz con un procesador Intel 80486, al menos 4 Mb de memoria RAM, ratón, tarjeta de sonido y monitor VGA con 16 o más colores.

La aplicación multimedia se encuentra dividida en cinco apartados que son los siguientes:

Introducción: en este apartado se describen los objetivos propuestos con esta aplicación.

Técnicas de impregnación: en él se enuncian los métodos utilizados para revelar la infraciliación de las diferentes especies de ciliados. Además, se establece un código para discriminar con que método se ha impregnado el ciliado presente en cada una de las fotografías.

Bibliografía: en él aparece la bibliografía utilizada para una correcta identificación de las especies presentes en esta aplicación así como las referencias de los artículos sobre las técnicas de impregnación empleadas.

Salir: en este apartado aparece el autor de la aplicación así como los agradecimientos a las personas que le han ayudado en su elaboración.

Por último, hay que indicar que al empezar la aplicación multimedia aparecen una serie de advertencias para su correcta utilización. Entre ellas, la de ajustar el monitor del ordenador a 16 millones de colores para una perfecta visualización de las fotografías. Es preciso señalar que la visualización es posible, asimismo, en cualquier monitor convencional, si bien la calidad de la imagen se vé empobrecida.

CAPÍTULO 2

Cinetozona pyriformis N. G., N. SP.: UN CILIADO "HÍBRIDO" DE LOS GÉNEROS *Urozoa* y *Cinetochilum*.

Los escuticociliados son un grupo de protozoos ciliados establecido por Small (1967). Son generalmente de pequeño o mediano tamaño. La ciliación bucal está formada por una membrana paroral y por varias (normalmente tres) membranelas. El carácter más distintivo de este grupo es la presencia del escutico, estructura implicada en los procesos estomatogénicos. Son muy abundantes en casi todo tipo de hábitats: marinos, de agua dulce y terrestres (Corliss, 1978). La mayoría de las especies son de vida libre pero también las hay parásitas como *Myxophorus anomalocardiae* (Silva Neto, 1992) o *Philasterides dicentrarchoi* (Dragesco *et. al.*, 1995) y endosimbiontes de varios huéspedes como por ejemplo *Biggaria caryoselaginelloides* (Tuffrau y Laval-Peuto, 1978).

Los escuticociliados más pequeños son además fascinantes, ya que a pesar de su pequeño tamaño (< 30 µm) presentan una complejidad estructural igual que la de los ciliados de mayor tamaño (Esteban *et al.* 1993). Sin embargo, su pequeño tamaño se traduce en una gran facilidad de pasar desapercibidos, sobre todo si en las muestra naturales se encuentran pocos individuos. *Cinetozona pyriformis* n. g., n. sp. es un ejemplo de ello. Además, este pequeño escuticociliado presenta características "híbridas" de otros dos géneros de escuticociliados: *Urozoa* y *Cinetochilum*.

En este capítulo se describe la morfología de este nuevo ciliado, y se compara con géneros parecidos.

Cinetozona pyriformis fue encontrado por primera vez en un estanque artificial de la Escuela de Ingenieros Técnicos Forestales en la Ciudad Universitaria (Madrid). Posteriormente, se encontró en una muestra procedente del río Guadarrama. Las muestras fueron mantenidas en el laboratorio a las que se les añadía periódicamente un grano de trigo. La infraciliación se reveló con el carbonato de plata (Fernández-Galiano, 1994) y el protargol (Wilbert, 1975). La terminología está basada principalmente en Corliss (1979).

***Cinetozona pyriformis* n. g. n. sp.**

Diagnosis del género *Cinetozona*: Ciliado muy pequeño (20-35 μm); dicinétida paroral en forma de "C"; pared oral acanalada desde la paroral hacia el citostoma (observable sólo en células impregnadas con plata); cinetias somáticas bipolares, reducidas a una banda ecuatorial; área oral subecuatorial; policinetias orales como tres filas transversas encerradas por la dicinétida oral.

Derivatio nominis: Cineto del griego "kinein" mover y zona del griego "zone" cinturón.

Especie tipo: *Cinetozona pyriformis* n. sp.

Diagnosis de *Cinetozona pyriformis*: Ciliado pequeño, 20-35 μm , con forma de pera y con un contorno característico similar a una gota de agua invertida. Infraciliación somática reducida a un cinturón de cinetias en el ecuador de la célula, un cilio caudal. Con las características del género.

Localización tipo: En el estanque artificial de la Escuela de Ingeniería Técnica de Forestales de Madrid, Ciudad Universitaria, Madrid (España).

Especímenes tipo: Un holotipo impregnado con carbonato de plata ha sido depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid con el número de registro MNCN 39.02/2.

Derivatio nominis: Del latín "pyriformis" que significa con forma de pera.

Descripción

En vivo, *Cinetozona pyriformis* presenta una forma constante y característica aún después de ser fijado para impregnarlo con plata (Figs. 1, 2B). Ciliado con forma de pera, con la parte anterior ancha y abombada, y la posterior afilada, terminada en punta a modo de cola flexible que presenta un movimiento pendulante. La cavidad bucal es subecuatorial (Fig.1). Los ciliados nadan rotando continuamente

Tabla 1. Caracterización morfométrica de *Cinetozona pyriformis* n. g., n. sp.

Carácter	\bar{X}	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Célula, largo	28.9	30	3.2	0.5	11.3	24	35	30
Célula, ancho	24.1	25	2.6	0.4	10.8	20	30	30
Area bucal, longitud	9.7	10	1.0	0.2	10.8	9	11	30
M1, longitud	3.3	3.5	0.2	0.1	7.3	3	3.5	18
M2, longitud	3.8	4	0.2	0	7	3.5	4	18
M3, longitud	2.8	3	0.3	0	8.5	2.5	3	18
Distancia de la membrana paroral al polo caudal	5.8	6	1.1	0.2	19.1	4	7	30
Macronúcleo, largo	11.2	11	1.3	0.2	11.7	8	14	30
Macronúcleo, ancho	9.5	10	1.4	0.4	20.2	6	12	30
Micronúcleo, diámetro	2	2	0.7	0.1	36.5	2	3	30
Nº de cinetias somáticas	21.9	22	0.6	0.1	2.6	21	23	30
Nº de cinetosomas en la cinetia somática 1 (SK1)	13.8	14	0.8	0.2	6	12	16	22
Nº de cinetosomas en la cinetia somática n (SKn)	8.2	8	0.4	0.7	4.9	8	9	30
Macronúcleo, número	1.3	1	0.8	0.1	61.1	1	4	30
Micronúcleo, número	1	1	0	0	0	1	1	30

Datos basados en especímenes impregnados con carbonata de plata y seleccionados al azar. \bar{X} - media aritmética; M - mediana; SD - desviación estandar; SE - error estandar de la media aritmética; CV - coeficiente de variación; Min - valor mínimo; Max - valor máximo; n - tamaño de la muestra. Medidas en μm .

Morfología e infraciliación de *Cinetozona pyriformis* n. g., n. sp.

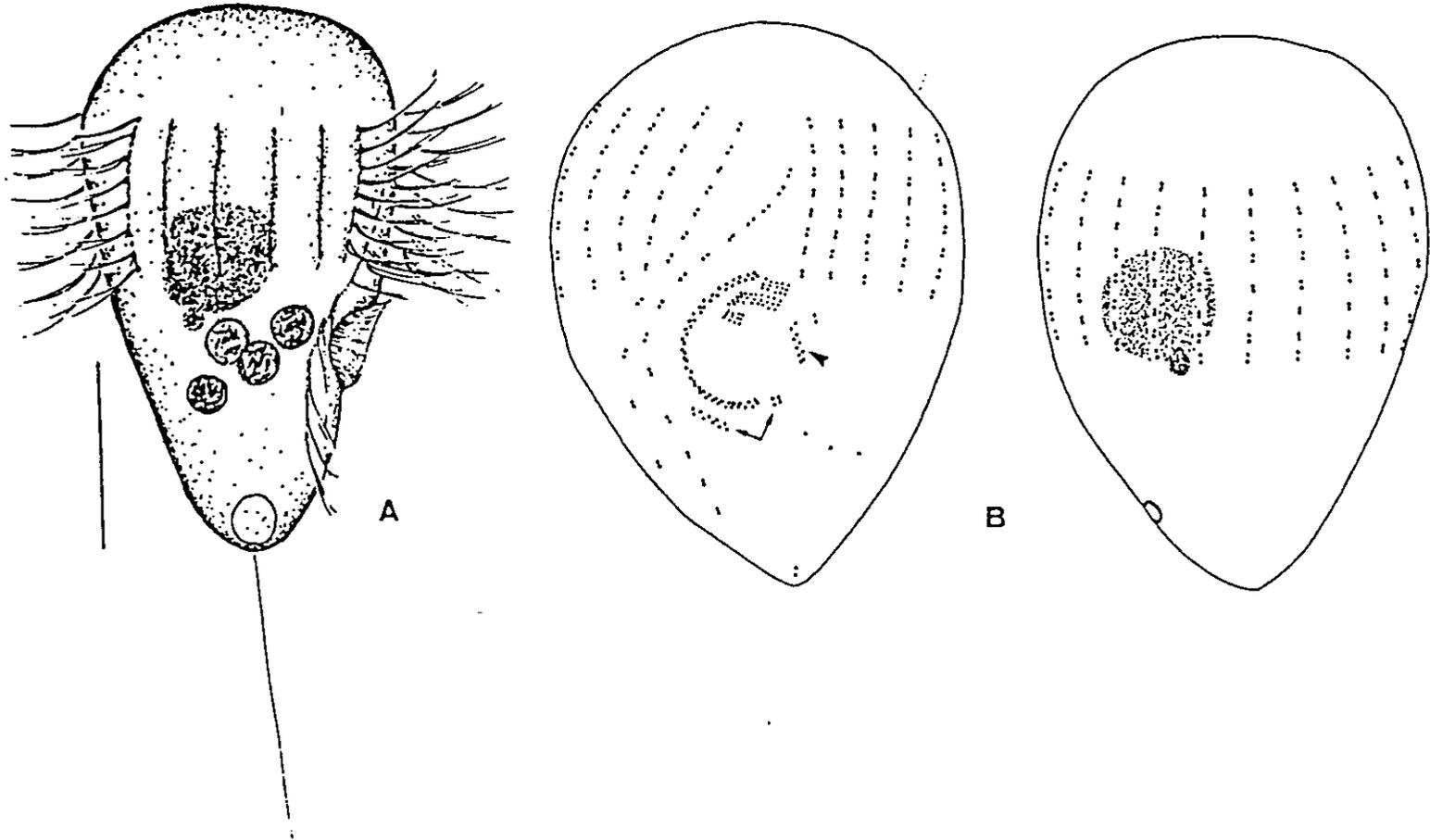


Fig. 1. *Cinetozona pyriformis* n. g., n. sp. (A) Aspecto general en vivo. (B) Infraciliación después de ser impregnado con carbonato de plata. La cabeza de flecha muestra la cinetia somática n; las flechas muestran el escutico. Barra de escala 10 μ m.

alrededor del eje principal de la célula, siendo su movimiento muy parecido al del género *Urozoa*. Debido a su pequeño tamaño y su característico movimiento puede ser fácilmente confundido con flagelados del género *Chilomonas*. La Tabla 1 muestra las principales características biométricas de *C. pyriformis*. La vacuola contráctil está situada en el extremo posterior de la célula y su poro excretor se localiza en la superficie dorsal al final de la cinetia somática 7 (Figs. 1,5). El macronúcleo suele ser uno en número, de forma esférica o elipsoidal con irregularidades, pero puede presentar hasta 4 macronúcleos de menor tamaño. Se encuentra localizado en el medio de la célula. El micronúcleo es esférico y se encuentra cercano al macronúcleo.

Infraciliación somática. El número de cinetias somáticas (SK) varía entre 21-23 pero generalmente es de 22, formando una banda de cortas filas longitudinales que rodea todo el ciliado (Fig. 2B, 3, 4). Cada cinetia se encuentra constituida por 8 dicinétidas excepto la cinetia somática 1 (SK1) que posee 14 dicinétidas, y la cinetia somática 2 (SK2) que tiene 12 dicinétidas. La SK1 en su extremo anterior comienza más abajo que el resto de las cinetias y se curva siguiendo la membrana paroral, terminado en la parte posterior de la célula. Por otra parte, la SK2 comienza al mismo nivel que las demás y presenta cierta torsión en su mitad posterior. Todas las dicinétidas se encuentran unidas por medio de una larga fibra de naturaleza proteica (Fig. 3,5). Por debajo de las tres o cuatro penúltimas cinetias somáticas y a la altura del extremo posterior de la membrana paroral, se localizan tres pares de cinetosomas, ligeramente separados del resto de las dicinétidas de la misma cinetida (Figs. 1B,2B,6). En el lado izquierdo de la cavidad bucal y por debajo de la última cinetia somática (SKn) aparece una fila de 6 a 8 pares de cinetosomas (Figs. 2-4,6), similar a la de *Cinetochilum* (Fig. 2C, cinetia 2 en Gelei, 1940). Cercano al extremo posterior de la célula en su parte más apuntada se localiza un par de cinetosomas de donde parte un único cilio caudal de unos 16-18 μm de largo.

Infraciliación oral. Está constituida por una larga membrana paroral (PM) o dicinétida oral en forma de C, con los cinetosomas dispuestos en zig-zag al igual que en el género *Cinetochilum*. Su tamaño es de 8-11 μm . Presenta tres policinetias orales (PK1, PK2 y PK3) cada una con tres filas de cinetosomas (Fig. 6), siendo la PK2 la más larga y la PK3 la más pequeña. Las tres policinetias se localizan en la mitad superior del área oral, y encerradas por la dicinétida oral. El escutico está formado por cinco pares de cinetosomas dispuestos en fila y en diagonal por debajo de la membrana paroral y por 2-3 pares de cinetosomas transversos situados en el

extremo final de la membrana paroral (Figs. 2B,3,4).

Notas ecológicas

Cinetozona pyriformis fue encontrado por primera vez en un estanque artificial de unos 10 m de largo por 3 m de ancho y con una profundidad de 0.5 m y que presentaba una población de ranas y carpas, además de una vegetación de carrizo y cañas. Posteriormente, fue nuevamente localizado en una muestra procedente del río Guadarrama. El modo de moverse de este ciliado hace que sea fácilmente confundido con flagelados del género *Chilomonas*. Otros ciliados presentes en la misma muestra fueron: *Paramecium caudatum*, *P. aurelia*, *Urocentrum turbo*, *Stentor niger*, *Pleuronema coronatum*, *Cinetochilum margaritaceum*, *Mesodinium* sp. *Halteria grandinella*, *Cyclidium glaucoma*, *Litonotus lamella* y *Prorodon* sp.

Comparación de *Cinetozona* con géneros parecidos

Entre los géneros de escuticociliados que más similitudes presentan con el género *Cinetozona* por su morfología o infraciliación se encuentran: *Uropedalium*, *Urozoa* y *Cinetochilum*, todos ellos pertenecientes a familias diferentes (Small & Lynn, 1985).

La morfología, tamaño y movimiento de *Uropedalium pyriforme* Kahl, 1935 son muy similares a los de *C. pyriformis*. Sin embargo, todas las especies descritas incluyendo *U. pyriforme*, presentan una infraciliación oral y somática diferente a *Cinetozona*. Es decir, en el género *Uropedalium* la policinetia oral 1 está formada por una fila de cinetosomas localizada en el borde anterior izquierdo de la región oral y no encerrada por la membrana paroral (Small & Lynn, 1985). Esta última nunca con forma de "C". Esto es lo que ocurre en *Uropedalium* sp., *U. antarcticum* (Thompson, 1972) y *Uronema parva* (Czapik, 1968a). En principio, *Uronema parva* y *Uropedalium* sp. en Thompson (1972) son idénticos, y aquí las combinamos bajo la especie *Uropedalium parvum*, la cual a su vez sea probablemente un sinónimo de *U. opisthostomum* (Lepsi, 1926).

La infraciliación somática de *Urozoa buetschlii* es muy similar a la de *C. pyriformis*, ya que ambas especies presentan una banda de cinetias somáticas alrededor del ecuador de la célula. Sin embargo, la infraciliación oral de *Urozoa*

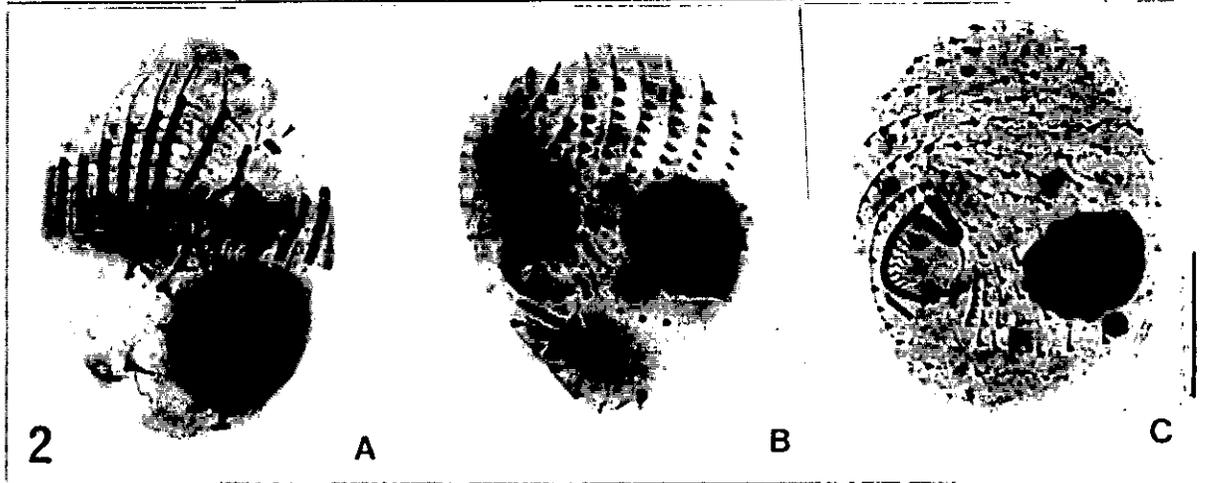


Fig. 2. *Cinetozona pyriformis* n.g., n.sp.: un "híbrido" entre los géneros *Urozona* y *Cinetochilum*. Impregnaciones con carbonato de plata. A. *Urozona buetschlii* (Cabeza de flecha muestra la policinetia 1). C. *Cinetochilum margaritaceum*. B. El "híbrido" entre ambos género, *Cinetozona pyriformis* n.g., n.sp. Escala para las tres fotografías = 10 μ m.



Fig. 3-6. *Cinetozona pyriformis* n.g., n.sp. Impregnaciones con carbonato de plata. 3,4. Infraciliación de la superficie ventral (3), y del lado derecho de la célula (4). La cabeza de flecha muestra la cinetia somática n, y el complejo del cilio caudal; las flechas muestran el escutico. 5. Infraciliación dorsal. La cabeza de flecha muestra el poro de la vacuola contráctil, y la flecha el complejo del cilio caudal. 6. Especimen dividiéndose, casi completada la bipartición, la infraciliación somática y oral prácticamente formada en el opisto. Escala = 10 μ m.

está formada por una dicinétida paroral larga y rectilínea ligeramente curvada en su extremo posterior, y la policinetia 1 nunca está encerrada por la dicinétida paroral (Fig. 2A) (observaciones personales, Jankowski, 1964, Grolière, 1975, Foissner *et al.* 1994). Consecuentemente, la organización de las estructuras orales excluye a *C. pyriformis* de la familia Urozonidae.

La dicinétida paroral en forma de "C", la estructura y disposición de las policinetias orales (encerradas dentro de la dicinétida paroral) y la forma del escutico son todas características similares de *Cinetochilum margaritaceum* (Fig. 2C) (Gelei, 1940; Puytorac, *et al.* 1974) y *Cinetozona pyriformis*. Sin embargo la infraciliación somática es diferente en ambos géneros. La morfogénesis y estamotogénesis son de nuevo, similares en ambas especies (observaciones personales, Puytorac, *et al.* 1974, Telléz, 1981). Estas características comunes justifican la inclusión de *C. pyriformis* en la familia Cinetochilidae.

Conclusión

No ha sido descrita hasta ahora ninguna especie de ciliado que presente las características "híbridas" detalladas aquí para *Cinetozona pyriformis*, y por tanto queda justificada la creación de un nuevo género de escuticociliado, *Cinetozona* con la especie tipo *Cinetozona pyriformis*.

CAPÍTULO 3

MORFOLOGÍA E INFRACILIACIÓN DE UN ESCUTICOCILIADO POCO CONOCIDO, *Sathrophilus antarcticus* THOMPSON 1972.

Los escuticociliados son muy probablemente los ciliados más ubicuos de todos. Es en este grupo de ciliados donde mejor se muestran las dos características esenciales para entender su ubicuidad y naturaleza cosmopolita: su capacidad para formar poblaciones muy numerosas en poco tiempo y su capacidad de dispersarse fácilmente, mediante quistes de resistencias u otros medios (Fenchel, 1993; Finlay, 1997).

Un ejemplo de la distribución cosmopolita de los escuticociliados lo tenemos en *Sathrophilus antarcticus*, una especie identificada por primera vez en el continente Antártico y que después de 21 años de no ser citada por ningún otro autor, hemos encontrado en varias ocasiones en España.

El objetivo de este capítulo es dar una descripción más detallada de su morfología e infraciliación.

La población de *Sathrophilus antarcticus* aquí estudiada fue encontrada en el tramo alto del río Guadarrama. Las muestras fueron mantenidas en el laboratorio a temperatura ambiente (14-20 °C) y enriquecidas con granos de trigo. Los especímenes fueron observados en vivo e impregnados con el método del carbonato de plata (Fernández-Galiano, 1994) y el de protargol (Wilbert, 1975). La terminología está basada principalmente en Corliss (1979).

Descripción

Sathrophilus antarcticus es un escuticociliado de pequeño tamaño (20-35 μm x 18-25 μm en vivo) con forma ovoide, aplanado en la parte anterior ventral (Fig.1). Tanto su extremo anterior como posterior son redondeados siendo algo más ancho en su parte anterior. La cavidad bucal se localiza en la mitad anterior del ciliado. Está formada por 3 policinetias y una membrana paroral. El citoplasma es incoloro. La vacuola contráctil es de tipo vesicular y se sitúa en el extremo posterior de la célula. El poro de la vacuola contráctil se localiza por debajo de la segunda y cuarta cinetias somáticas. El macronúcleo es redondeado aunque algunas veces presenta

Table 1. Caracterización morfométrica de la población española de *Sathrophilus edaphicus* n. sp.

Carácter	X	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Célula, largo	27.0	28	4.1	0.75	11.1	24	38	30
Célula, ancho	23.3	23	3.7	0.68	11.8	18	32	30
Área bucal	13.7	15	1.8	0.34	13.6	10	15	30
Paroral, largo	9.4	9	1.1	0.20	12.0	8	12	30
Macronúcleo, largo	11.6	12	1.7	0.31	14.9	10	15	30
Macronúcleo, ancho	10.9	10	1.7	0.31	15.7	8	15	30
Micronúcleo, tamaño	1.7	2	0.3	0.07	22.3	1	2	30
Quiste, diámetro	16.9	17	0.9	0.07	5.7	15	19	30
Nº. de cinetias somáticas	11.8	12	0.4	0.1	12.3	11	13	30
Nº. de cinetias postorales	3	3	0	0	0	3	3	30
Nº. de cinetosomas en SK1	11.9	12	0.3	0.05	2.6	11	13	30
Nº. de cinetosomas en SK2	10.9	11	0.31	0.05	2.9	10	12	30
Nº. de cinetosomas en SK3-11	9	9	0	0	0	9	9	30
Nº. de cinetosomas en SKn	10.1	10	0.3	0.05	3.0	10	11	30
Nº. de pares de cinetosomas de la paroral	8.8	9	0.3	0.07	4.3	8	9	30
Nº. de cinetosomas en el escutico	12.1	12	0.3	0.06	5.6	12	14	30
Macronúcleo, número	1	1	0	0	0	1	1	30
Micronúcleo, número	1	1	0	0	0	1	1	30

* Datos basados en 30 especímenes impregnados con carbonato de plata. Todas las medidas en μm . CV = coeficiente de variación en %; M = mediana; Max = valor máximo; Min = valor mínimo; n = tamaño de la muestra; SD = desviación estandar; SE = error estandar; X = media aritmética. SK = cinetia somática

Morfología e infraciliación de *Sathrophilus antarcticus*

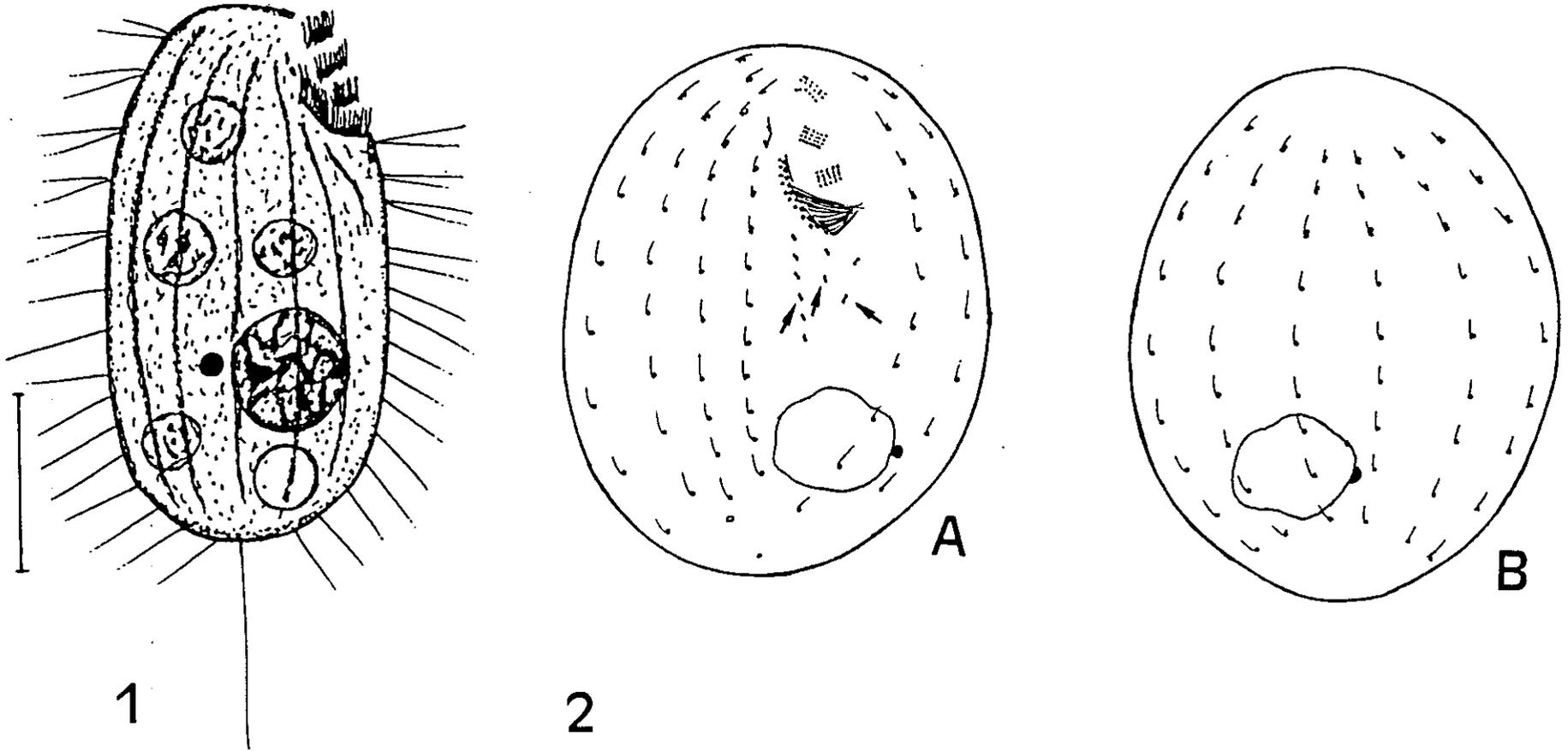


Fig. 1. *Sathrophilus antarcticus*, aspecto general en vivo. Fig. 2. Infraciliación de *Sathrophilus antarticus* después de ser impregnado con carbonato de plata. (A) Infraciliación de la superficie ventral. (B) Infraciliación de la superficie dorsal. Las cabezas de flecha muestran las cinetias postorales. Barra de escala = 10 μ m.

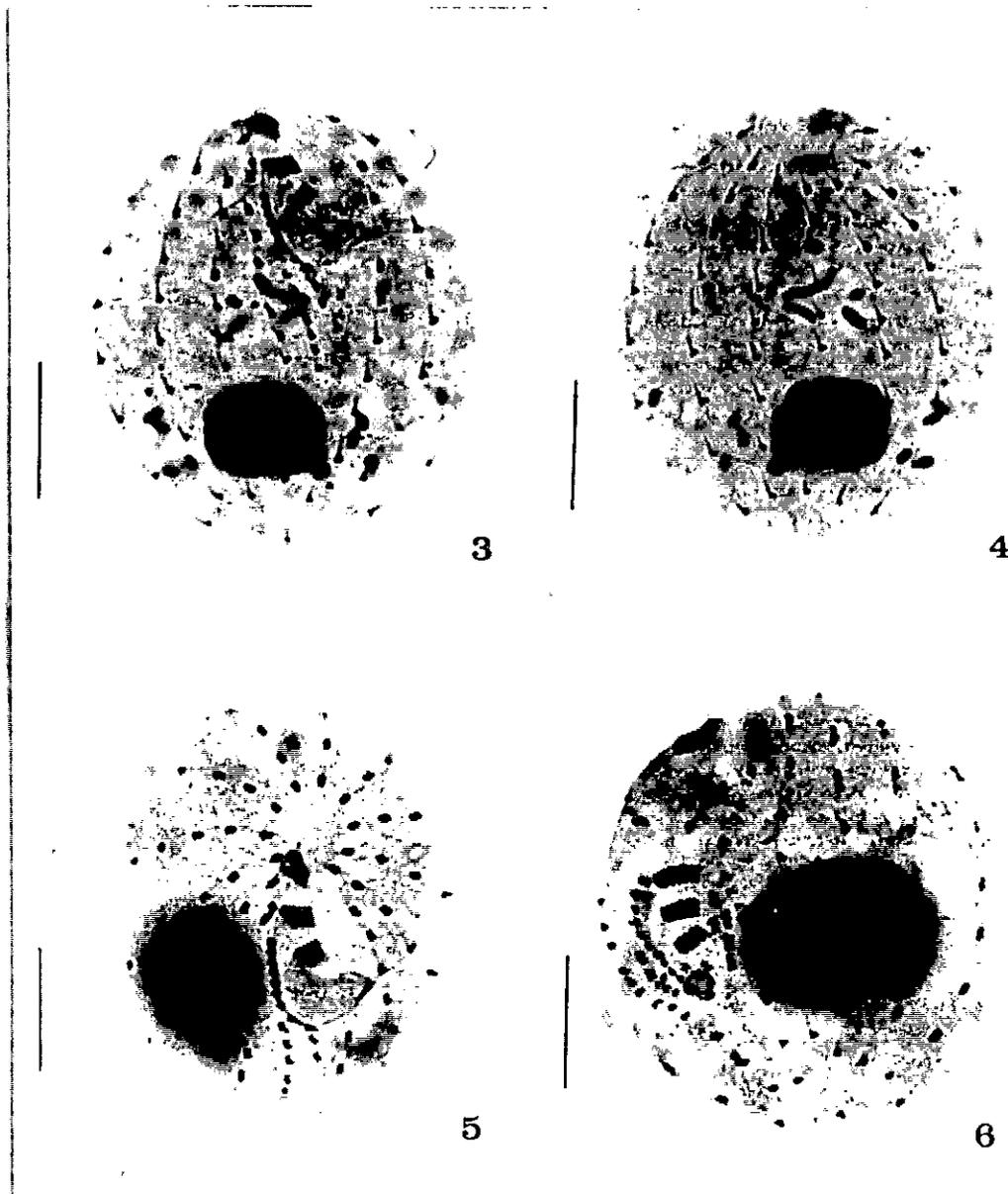
irregularidades y se encuentra situado en la mitad posterior de la célula. El micronúcleo es esférico de unas 2 μm de diámetro y próximo al macronúcleo (Fig. 1). Los principales datos biométricos se muestran en la Tabla 1.

Infraciliación somática. El número de cinetias somáticas meridianas es de 12, raramente 11-13. Cada una de ellas está formada por 9 a 12 cinétidas. Estas cinetias somáticas no alcanzan el polo anterior de la célula, dejando un pequeño casquete circular desprovisto de cilios. En el extremo posterior también existe un círculo en cuyo interior se localiza un cilio caudal.

La primera cinetia somática (SK1) presenta 12 cinétidas, encontrándose las dos primeras muy juntas entre sí y por encima de la membrana paroral. En las cinetias somáticas 2 y 3 (SK2, SK3) la primera cinétida (dicinétida) está un poco separada del resto de las cinétidas y también queda en línea y por encima de la membrana paroral (Fig. 2A). La cinetia somática 2 (SK2) posee generalmente 11 cinétidas mientras que la cinetia somática 3 (SK3) posee 9 cinétidas (Figs. 2B, 3). El resto de las cinetias somáticas (SK4-SK11) poseen 9 cinétidas excepto la última cinetia somática (SK12) que posee generalmente 10 y raramente 11, la última de las cuales se localiza en el polo posterior dando lugar al cilio caudal (Fig. 2B, 3). Todas las cinétidas somáticas meridianas presentan un fibra cinetodésmica que aparece claramente impregnada con plata.

Por debajo de la membrana paroral y del citostoma se encuentran tres cinetias postorales. La cinetia postoral derecha (PO1) es la más larga y se dispone por debajo y casi a continuación del segmento recto de la membrana paroral, paralela a la primera cinetia somática (SK1). Esta cinetia está formada por 6 cinetosomas dobles y algunas veces por 7. La cinetia postoral media (PO2) es una cinetia corta que está formada por un par de cinetosomas dobles. Se encuentra situada inmediatamente por debajo de la parte final de la membrana paroral. Y por último la cinetia postoral izquierda (PO3) es también corta y constituida por dos cinetosomas dobles situados a la misma altura que la cinetia postoral media y paralelos a la última cinetia somática (Figs. 2B, 3). Los cinetosomas que forman las cinetias postorales no son ciliados y no se observa la presencia de fibra cinetodésmica.

Infraciliación oral. Está constituida por una membrana paroral que bordea el lado derecho de la célula y por 3 membranelas (Figs. 2B,3,5). La membrana paroral consta de 9 cinetosomas dobles, los 7 anteriores se disponen en línea recta y los dos últimos se dirigen a la izquierda rodeando al citostoma. Entre los cinetosomas se observan unas fibras que unen los cinetosomas entre sí (Fig. 3).



Figs. 3-6. *Sathrophilus antarcticus*. Impregnación con carbonato de plata. 3. Infraciliación de la superficie ventral. 4. Infraciliación de la superficie dorsal. 5. Detalle del polo anterior de la célula y de la infraciliación oral. 6. Célula en división donde se observa la formación de la infraciliación oral del opisto. Barra de escala = 10 μ m.

La primera policineta o membranela (M1) tiene una posición casi apical. Está formada por tres filas que a su vez tienen 6 cinetosomas cada una. Esta membranela tiene una forma peculiar, ya que no es perfectamente rectangular como el resto de las membranelas, sino que tiene las dos primeras filas de cinetosomas paralelas entre sí mientras que la tercera fila de cinetosomas se curva hacia abajo en su extremo final derecho.

La segunda membranela (M2) se sitúa por encima de la membrana paroral a la altura de las dos primeras dicinetidas de la primera cinetia somática meridiana y está formada por cuatro filas de cinetosomas (Fig. 3,5).

La membranela tres (M3) es un poco más corta que las otras dos membranelas y está compuesta por cuatro filas de 5 cinetosomas cada una de ellas.

Tanto en la membranela 2 como en la membranela 3 los cinetosomas se disponen muy regularmente en forma rectangular.

Las tres membranelas no se disponen paralelamente entre sí, sino formando una especie de abanico al estar más separadas entre sí por el lado derecho (Fig. 5).

Comparación de *Sathrophilus antarcticus* con especies relacionadas.

El género *Sathrophilus* fue creado por Stokes (1887) al describir un nuevo ciliado que denominó *Saprophilus agitatus*. Corliss (1960) en una revisión de las homonimias en los protozoos ciliados cambió el nombre genérico de *Saprophilus* (previamente ocupado por un coleóptero) por el de *Sathrophilus*, conservando la especie tipo *S. agitatus* de Stokes (Thompson, 1972, Téllez, 1981). Kahl (1930-1935) describe seis especies de *Sathrophilus*, además de la especie tipo de Stokes, pero estas descripciones se basan en observaciones de los organismos en vivo y no aportan más datos para la identificación taxonómica que los de tamaño y número de cinetias (Téllez, 1981). La primera descripción de este género que se basa en observaciones de ejemplares impregnados con las técnicas de plata es la de Stout (1956) de *Sathrophilus muscorum* que posteriormente fue estudiada por Thompson y Cone (1961a, 1961b y 1962), Buitkamp (1977), Foissner *et al.* (1982), Dragesco & Dragesco-Kernéis (1986) y, recientemente, por Foissner *et al.* (1994). Esta especie se diferencia de *Sathrophilus antarcticus* por presentar un mayor número de cinetias somáticas, 12-17 en lugar de 10-13, por no poseer cinetias postorales y por la presencia de una membranela 3 mucho más larga y rectangular que la de *S. antarcticus*.

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

Las especies *S. putrinus* de Kahl (1931), *S. vernalis* de Dragesco y Grolière (1969), *S. hovassei* de Grolière (1975) se diferencian todas ellas de *S. antarcticus* por presentar más de 12 cinetias somáticas meridianas.

Por último hay que indicar que Vuxanovici (1962) describe brevemente otra especie, *S. elongatus*, pero es de mayor tamaño que *S. antarcticus* y es tan breve la descripción que carece de detalles suficientes para permitirnos realizar una comparación con *S. antarcticus*.

Las especies *S. ovatus* (Kahl, 1930-1935) y *S. granulatus* (Czopic, 1968b) no han sido tenidas en cuenta en nuestro estudio comparativo ya que estas dos especies parecen corresponderse mejor con el género *Tetrahymena*.

Sathrophilus antarcticus fue originalmente descrito por Thompson en 1972 a partir de muestras recogidas en el Archipiélago Palmer (Antártida). Su descripción se basa tanto en datos en vivo como de su infracilación revelada con el método del nitrato de plata de Chatton-Lwoff. La población española identificada en el río Guadarrama se ajusta claramente a la descripción realizada por Thompson (1972). Se encontraron algunas pequeñas diferencias, como: el número de cinetias somáticas, la población antártica normalmente presentaba 11, mientras que en la población europea su número es 12, y en el tamaño de la célula debido a la diferente técnica de impregnación utilizada.

Resulta curioso el hecho de que esta especie no haya sido posteriormente mencionada en ningún posterior trabajo faunístico, sobre todo en los últimos realizados en la Antártida (Foissner, 1996; Petz *et al.* 1995), cuando su presencia es muy frecuente. Además de identificarla en el río Guadarrama, la hemos encontrado en muestras de suelo procedentes de la Ciudad Universitaria de Madrid, del Parque del Retiro, y en charcos ubicados en diferentes fincas de la Comunidad de Madrid.

Conclusión

Sathrophilus antarcticus es un ciliado más frecuente de lo que reflejan las publicaciones y muy probablemente presenta una distribución cosmopolita.

CAPÍTULO 4

***Cristigera pleuronemoides* ROUX, 1901: UN CILIADO COSMOPOLITA QUE INCLUYE AL MENOS TRES ESPECIES NOMINALES.**

La mayoría de los protozoos ciliados de vida libre son probablemente cosmopolitas (Fenchel, 1987,1993; Finlay *et al.* 1996a). Como ya hemos mencionado anteriormente los ciliados tienen pequeño tamaño, tamaño de poblaciones muy grandes, pueden dispersarse fácilmente por grandes áreas geográficas y las extinciones (tanto globales como locales) son probablemente raras. Especies originalmente descritas como endémicas son, con el esfuerzo suficiente, observadas en cualquier otro lugar del mundo, como por ejemplo, *Avelia martinicensis* y *Bryometopus hawaiiensis*. *Avelia martinicensis* fue descrita como endémica de la isla caribeña de Martinica (Nouzarède 1975), pero recientemente ha sido aislada en la arena de la playa de Río de Janeiro (Brasil) (Pettigrosso *et al.* (1995). *B. hawaiiensis* se creía endémica del Archipiélago de Hawái (Foissner, 1994), pero recientemente ha sido encontrada en musgos de las orillas del río Guadarrama (Olmo & Téllez 1996). Las especies "endémicas" se convierten en cosmopolitas cuando los esfuerzos de muestreo se incrementan. Actualmente, en muchas de las especies que se describen como "nuevas", la descripción se basa solamente en la infraciliación de células impregnadas con diferentes técnicas de plata, olvidándose de la morfología en vivo. Por otra parte, la mayoría de las descripciones antiguas están basadas únicamente en observaciones en vivo. Estas circunstancias han provocado el considerable aumento del número de sinónimos y, por tanto, el número total de (morfo) especies de ciliados de vida libre es muy probablemente más modesto de lo que se pensaba (Finlay *et al.* 1996b).

Cristigera pleuronemoides es un escuticociliado, que vive en ambientes acuáticos ricos en materia orgánica. Esta especie fue descubierta por Roux en Génova en 1898 (descrita en 1901), y es Kahl (1930-1935) el único que la vuelve a mencionar desde entonces. Su infraciliación nunca se había descrito y era por tanto desconocida. Curiosamente, algunas especies nuevas de *Cristigera* y géneros parecidos se han venido describiendo a lo largo de estos años, procedentes de muestras de distintas partes del mundo, pero sus descripciones están basadas exclusivamente en la infraciliación de ejemplares impregnados con técnicas de plata y no en observaciones en vivo.

Aquí nosotros investigamos la morfología en vivo, la variación morfológica natural y la infraciliación de *C. pleuronemoides*, y además comparamos esta información con las descripciones de *C. hammeri* encontrada en Canadá (Wilbert, 1986), *C. pernardi* de Suiza (Kahl, 1930-1935) y *Paurotricha cyclidiformis* de África (Dragesco & Dragesco-Kernéis, 1991).

La población de *C. pleuronemoides* aquí estudiada procede de muestras del sedimento del río Guadarrama en su tramo alto. Las muestras fueron enriquecidas con granos de trigo, y mantenidas a temperatura ambiente (14-20 °C). Los especímenes de *C. pleuronemoides* fueron pescados uno a uno utilizando un lupa estereoscópica. Estos ejemplares fueron observados en vivo e impregnados con plata. Tres tipos de técnicas de plata fueron utilizadas: el carbonato de plata (Fernández-Galiano, 1994), el método de Klein de acuerdo con Foissner (1991) y el protargol (Wilbert, 1975).

Diagnóstico de la especie

Cristigera pleuronemoides, tiene forma cuadrangular, aplanada, 45-70 µm de largo y 23-50 µm de ancho, con una depresión que corre a lo largo de toda la longitud de la superficie ventral (esto es típico de otras especies del género). El agrupamiento de la infraciliación somática es característica, con la cinetia 1 como una fila continua de dicinétidas, y la restante ciliación somática claramente agrupada en cuatro regiones: una anterior, con 19-23 cinetias, cuyas dicinétidas están muy cercanas una de otras; una ecuatorial, que incluye dos dicinétidas por cinetia; y dos regiones posteriores. Dentro de esta última, la primera se extiende a lo largo del tercio posterior de la célula y está formada por 5-10 pares de cinetosomas. La última región da origen a una banda de cilios alrededor del extremo posterior de la célula. Presenta uno o dos cilios caudales.

Descripción

La población española de *C. pleuronemoides* mide 55-70 µm de largo y 35-55 µm de ancho en vivo (Fig. 1, Tabla 1). Los organismos están comprimidos dorsoventralmente, tienen forma cuadrangular, semejante a un elipsoide aplanado en el extremo anterior y posterior (Figs. 2, 3). Las células tienen un conspicua hendidura a lo largo de su superficie ventral, y el ciliado tiene la apariencia de poseer

Tabla 1. Caracterización morfológica de *Cristigera pleuronemoides* Roux, 1901.

Carácter morfológico	Mín.	Máx.
Célula, largo	45	70
Célula, ancho	23	50
Nº. de cintias somáticas	19	23
Macronúcleo, largo	9	25
Macronúcleo, ancho	6	15
Micronúcleo, diámetro	2	5
Nº. de cilios caudales	1	2

Todas las medidas en μm , basadas en el análisis de 40 células y en los datos de Dragesco & Dragesco-Kernéis (1991), Penard (1922), Roux (1901) y Wilbert (1986). Mín = mínimo, Máx = máximo.

Fig. 1. Largo y ancho de la población española de *Cristigera pleuronemoides*.

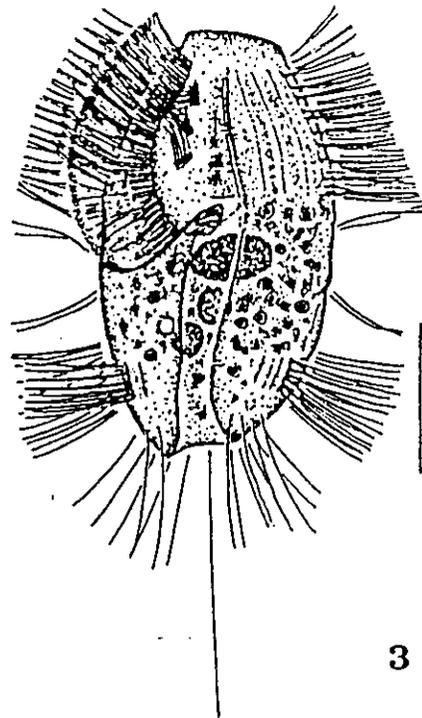
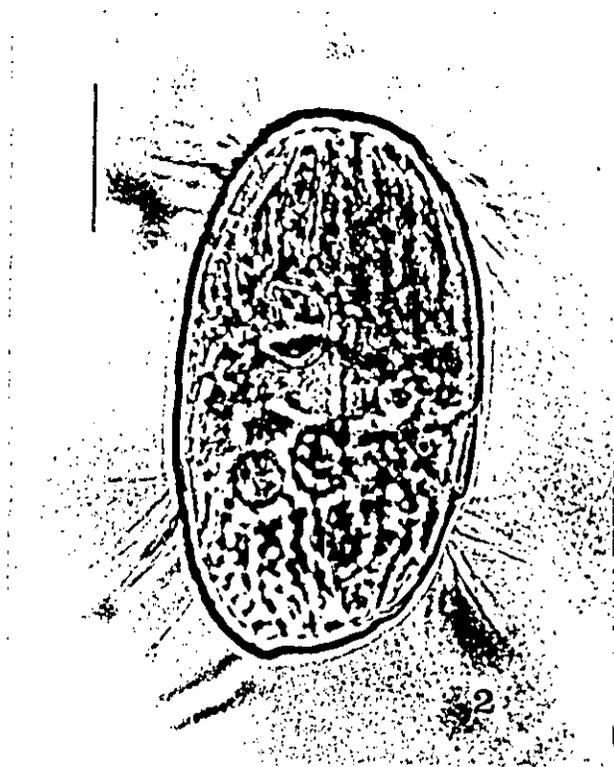
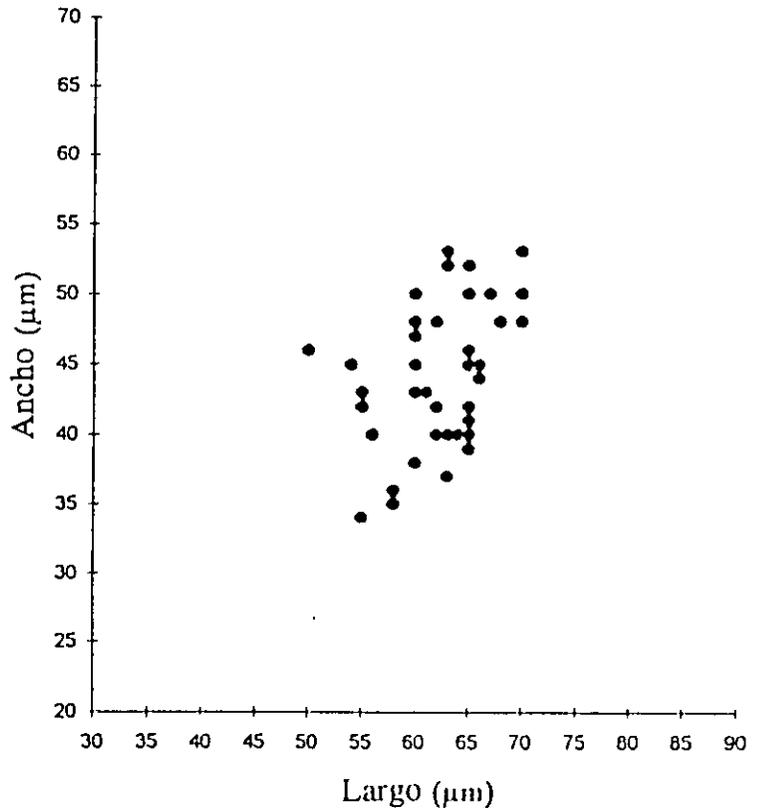


Fig. 2-3. *Cristigera pleuronemoides* en vivo. Fig. 2. Microfotografía de la superficie ventral. Fig. 3. Dibujo mostrando la superficie ventral. Escala = 25 μm .

dos diminutas valvas. Dos características identifican a *C. pleuronemoides*: (1) la disposición de la infraciliación somática en cuatro regiones, donde la infraciliación de la segunda región no se impregna normalmente con las técnicas de plata y, por tanto, no es observable; (2) los cinetosomas en la cinetia 1 están dispuestos en una fila continua.

Infraciliación somática. Las Figuras 4-8 muestran la infraciliación de *C. pleuronemoides*. La representación completa de la infraciliación de esta especie se logró sólo después de observar varios especímenes impregnados usando diferentes tipos y grados de impregnación con plata. El ecuador de la célula no se impregna con gran claridad, y su infraciliación es fácilmente interpretada de forma incorrecta. La infraciliación somática está constituida por 21-23 cinetias. Todas excepto la cinetia 1 (K1) y la n (Kn, la última cinetia somática) están formadas por cuatro regiones separadas: una anterior, una ecuatorial y dos posteriores. Las cinetias que componen la primera región son más largas en la superficie ventral, y están constituidas por 11 a 20 dicinetidas dispuestas muy juntas entre sí (Fig. 4). Esta región comprende el tercio anterior de la célula, excepto el polo anterior no ciliado de la célula donde convergen las cinetias. La segunda región esta separada de la primera y se encuentra en el ecuador de la célula. Ésta a menudo no se impregna con las técnicas de plata. Está formada por dos dicinetidas, cada una con una fibra cinetodésmica. La tercera región está formada por 5 a 10 pares de cinetosomas todos ellos muy próximos entre sí y con una fibra cinetodésmica. Esta región está situada en el tercio posterior de la célula. La infraciliación de la cuarta y última región varía con respecto a la cinetia, e incluye de uno a tres cinetosomas. Todos ellos presentan una larga fibra cinetodésmica, y forma una corona de cilios caudales. Del centro del polo posterior de la célula parte un largo cilio caudal.

Este patrón de infraciliación es constante para todas las cinetias somáticas excepto para la K1 y Kn. La mitad anterior de ambas cinetias tiene los cinetosomas dispuestos uno cercano al otro, como en un típico Cyclidiidae. La segunda mitad posee de 6 á 10 dicinetidas, cada una con una conspicua fibra cinetodésmica (Figs. 4,8). K1 es la cinetia somática con mayor número de dicinetidas y termina por encima del poro de la vacuola contráctil sobre la superficie ventral de la célula (Fig.4). Kn es más variable en longitud. Normalmente, solamente se impregna con plata la mitad anterior. Esta circunstancia puede hacer interpretar la Kn como más corta de lo que realmente es (Figs. 4,8).

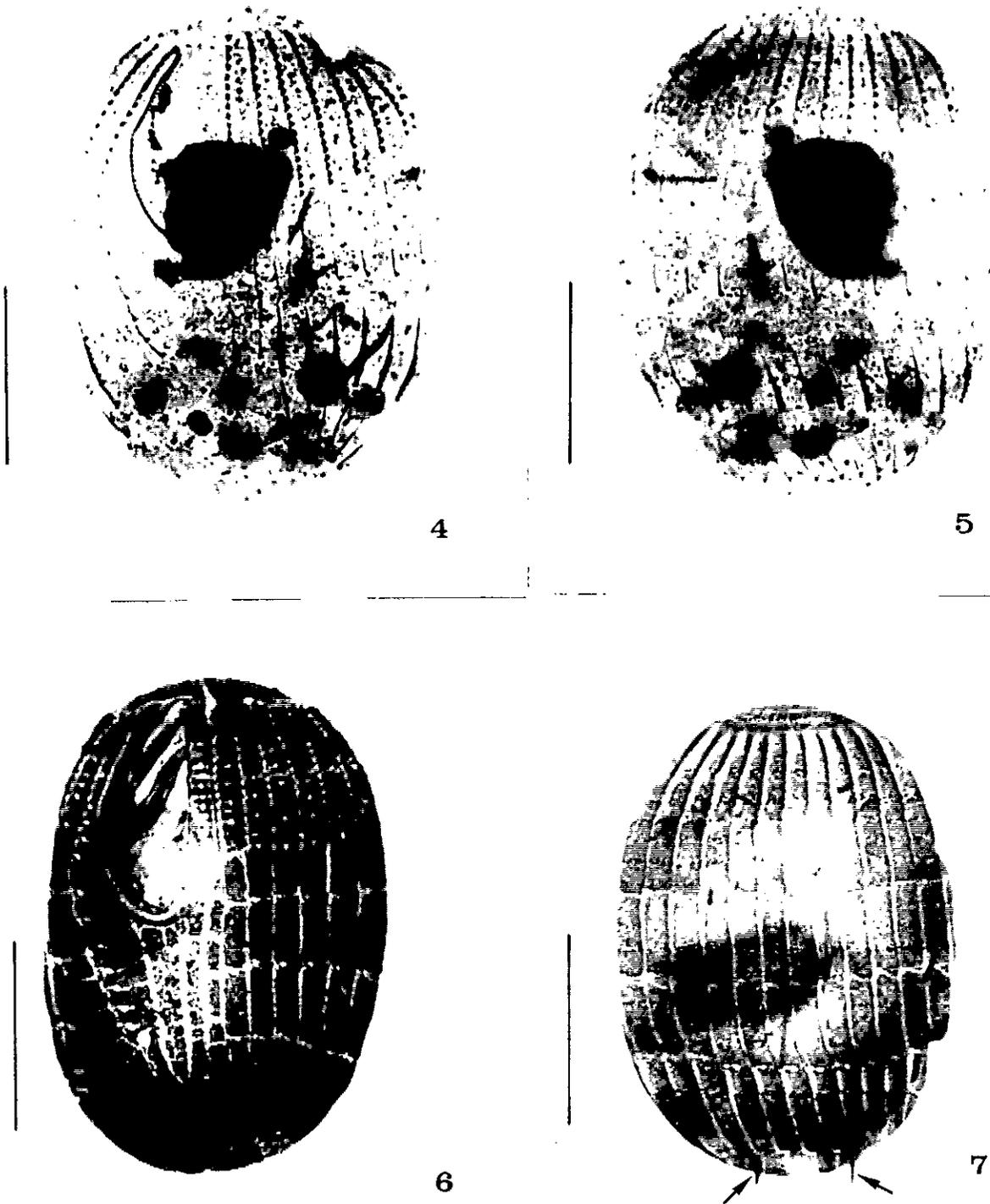


Fig. 4-7. Infraciliación y argioma de *Cristigera pleuronemoides*, revelado con carbonato de plata. Fig. 4. Infraciliación de la superficie ventral. Fig. 5. Infraciliación de la superficie dorsal. Fig. 6. Argioma de la superficie ventral. Fig. 7. Argioma de la infraciliación dorsal. Flechas señalando extrusomas. Barra de escala = 20 μ m.

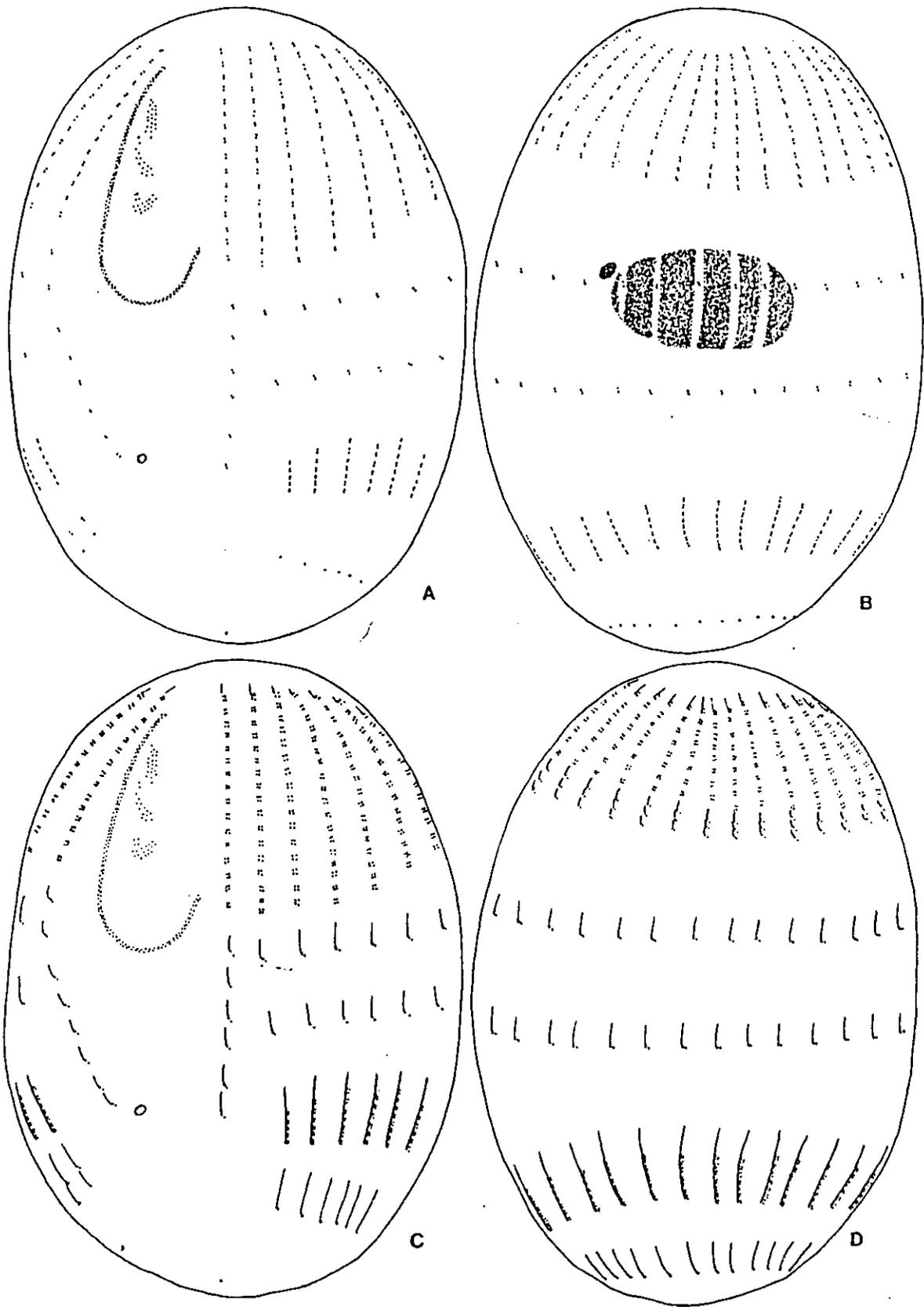


Fig. 8. Variación en el revelado de la infraciliación de *Cristigera pleuronemoides*, utilizando el método del carbonato de plata. A, C - Superficie ventral; B, D - Superficie dorsal.

Infraciliación oral. La boca está situada dentro de la depresión ventral y se extiende casi hasta el ecuador de la célula. La disposición de las estructuras orales en *C. pleuronemoides* es típica de los Cyclidiidaè. La haplocinetia (Small & Lynn, 1985) se encuentra bien desarrollada en un velo que es muy evidente cuando el organismo está inmóvil y alimentándose. Esta haplocinetia tiene forma de una "C" alargada con un lazo que se extiende en el lado izquierdo de la célula. Las tres policinetias orales se disponen oblicuamente al eje longitudinal de la dicinetia oral (Figs. 8). La policinetia oral 1 (PK1) y 2 (PK2) tienen la misma longitud, y ambas son más largas que la policinetia oral 3 (PK3). La PK1 está constituida por tres filas paralelas de cinetosomas. La PK2 es curvada; comienza cerca y al lado derecho de la PK1 como una fila de cinetosomas, ensachándose hacia el lado izquierdo en tres filas de cinetosomas. La PK3 es más ancha que las otras dos, y está formada por tres filas transversas de cinetosomas con dos pares adicionales en su lado derecho interno. El escuticovestigio no se logró observar.

Argiroma, extrusomas y aparato nuclear. El método de Klein reveló el sistema completo de las estructuras peliculares, así como los espacios de los cuerpos basales, extrusomas, y el poro de la vacuola contráctil (Figs. 6, 7). El argiroma está dividido en cinco zonas que se corresponden con el modelo de las cuatro regiones descritas en la infraciliación somática. Los extrusomas son probablemente tricocistos, y se localizan entre las cinetias somáticas. Cuando los extrusomas han sido expulsados, son más gruesos en su extremo proximal y terminan en punta en su extremo anterior (Fig.7). El macronúcleo puede ser esférico o elipsoidal, con un micronúcleo asociado a él. Ambos están normalmente situados en el ecuador de la célula o en la mitad anterior de la misma.

Distribución cosmopolita e historia taxonómica

Nosotros hemos encontrado *C. pleuronemoides* en sedimentos ricos en materia orgánica procedente de la orilla del río Guadarrama. Nuestra primera identificación de acuerdo con su morfología en vivo se ajustaba a la descripción realizada por Kahl (1930-1935) para *C. pleuronemoides* Roux, 1901. *C. penardi* descrita por Kahl (1930-1935) para la especie observada por Pernad (1922) procedente de Rouelbeau (Suiza) es muy probablemente la misma *Cristigera* -*Cristigera pleuronemoides*- ya que Roux había muestreado en el mismo lugar (Rouelbeau, Suiza). Entonces

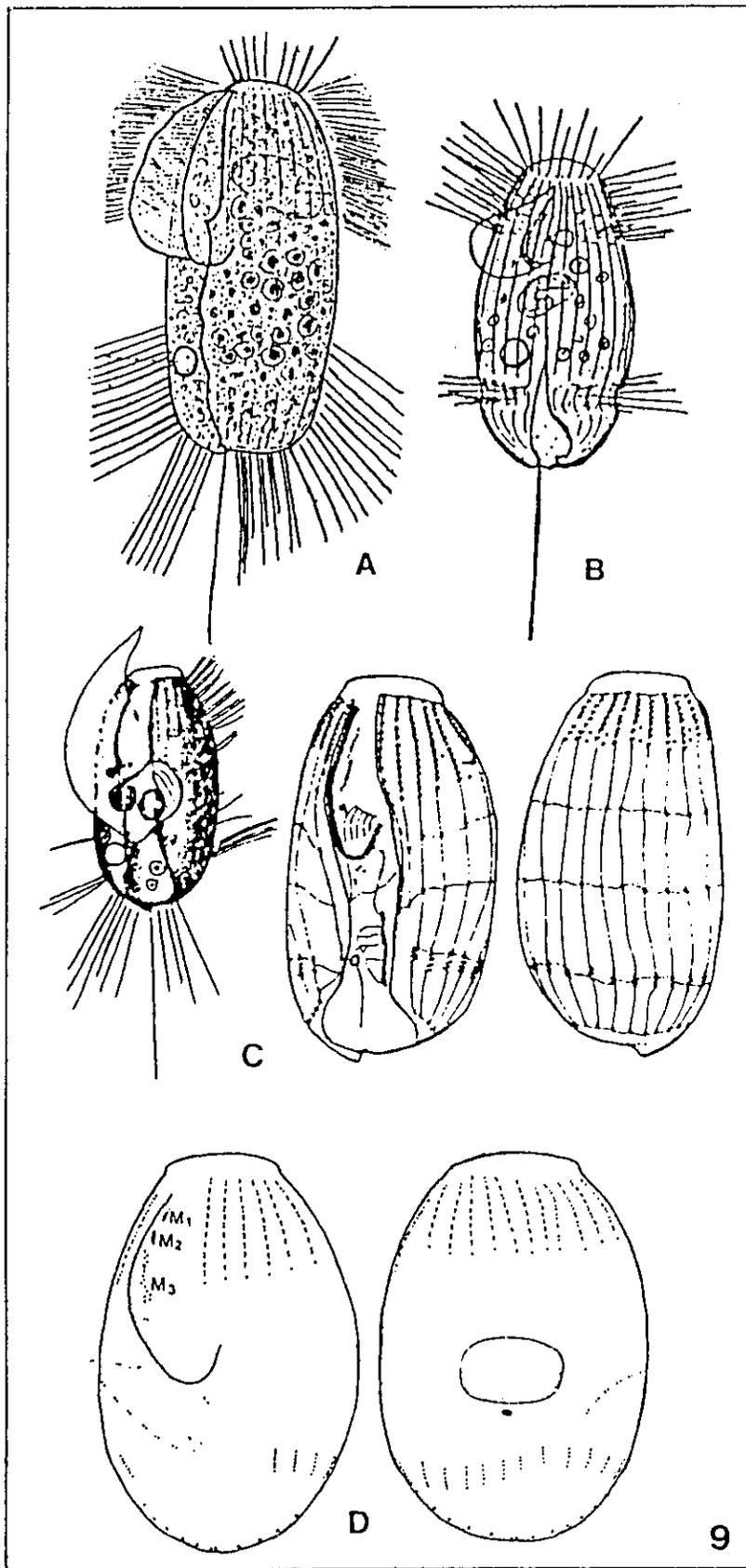


Fig. 9. *Cristigera pleuronemoides* y sus sinónimos: (A) *Cristigera pleuronemoides* Roux, 1901 (de Kahl, 1935), (B) *Cristigera penardi* Penard, 1922 (de Kahl, 1935), (C) *Cristigera hammeri* Wilbert, 1986 (de Wilbert, 1986), (D) *Pautoiricha cyclidiformis* Dragesco & Dragesco-Kernéis, 1991 (de Dragesco & Dragesco-Kernéis, 1991).

nosotros aplicamos las diferentes técnicas de impregnación de plata y obtuvimos algunos interesantes (si bien, confusos) resultados. La identificación de esta especie de acuerdo con su infraciliación no sólo se correspondía con dos especies diferentes (ninguna de ellas *C. pleuronemoides*), sino que pertenecían a dos géneros distintos: *Cristigera hammeri* Wilbert, 1986, y *Paurotricha cyclidiformis* Dragesco & Dragesco-Kernéis, 1991. La observación de suficientes individuos impregnados con las técnicas de plata mostró que no siempre se revela toda su infraciliación. Esto permitió explicar las diferentes interpretaciones que los distintos taxónomos han dado sobre la infraciliación. Tras un exhaustivo estudio comparativo de la infraciliación de *C. pleuronemoides* pudimos concluir que la especie *C. pleuronemoides* nos indican que *C. hammeri* encontrada en Canadá (Lago Ontario, cerca de Burlington, Ontario) y la especie *Paurotricha cyclidiformis* encontrada en África (en un estanque cercano al lago Tanganika) (comparar figura 8 con figura 10) son sinónimos de *C. pleuronemoides*.

Conclusión

C. pleuronemoides muestra una amplia distribución geográfica y muy probablemente cosmopolita.

C. pleuronemoides es un ejemplo de múltiples sinónimos taxonómicos, resultados que apoyan la proposición de Finlay *et al.* (1996a).

CAPÍTULO 5

NUEVOS ASPECTOS SOBRE LA MORFOLOGÍA, INFRACILIACIÓN Y MORFOGÉNESIS DE *Gonostomum strenua* ENGELMANN, 1862.

Gonostomum strenua fue descrito por primera vez por Engelmann en 1862 y posteriormente, (si bien de manera somera) por Kahl (1930-1935), Stiller (1974) y Maeda y Carey (1984). Recientemente, una población asiática de *Gonostomum strenua* ha sido descrita por Song (1990). Esta especie fue entonces separada de *G. affine*, la cual había sido previamente considerada como un sinónimo (Hemberger, 1982).

En este capítulo mostramos datos nuevos sobre la morfología y morfogénesis de una población europea de *Gonostomum strenua*, observaciones que vamos a comparar con la población asiática descrita por Song (1990).

La población europea de *G. strenua* fue encontrada en muestras de musgo procedentes de las piedras de los márgenes del tramo alto del río Guadarrama. Una vez en el laboratorio las muestras de musgo se saturaron con agua destilada siguiendo el método de la placa Petri no inundada descrito por Foissner (1992). Los ciliados fueron cultivados con una infusión al 0.25 % de hojas de cereal desecadas (Cerophyl). El enquistamiento de las células se produjo cada 6 ó 7 días. En estos cultivos viejos, el exquistamiento fue inducido al añadir cultivo nuevo o simplemente agua destilada. Los estudios morfológicos y de infraciliación están basados en observaciones en vivo y en impregnaciones con el método del carbonato de plata (Fernández-Galiano, 1994, Olmo & Téllez, 1997) y el método del portargol (Wilbert, 1975).

Morfología e infraciliación

Tamaño en vivo de 80-130 x 20-55 μm , forma elipsoidal, con el extremo anterior apuntado y el posterior redondeado (Fig. 1). La vacuola contráctil se encuentra próxima al citostoma. Los extrusomas, después de su expulsión, son de forma de huso, de unos 6 μm de largo; algunas veces pueden impregnarse con plata. Las vacuolas digestivas se encuentran llenas de bacterias. El movimiento del ciliado es moderadamente rápido y normalmente se arrastran entre las partículas del

Morfología e infraciliación de *Gonostomum strenua*

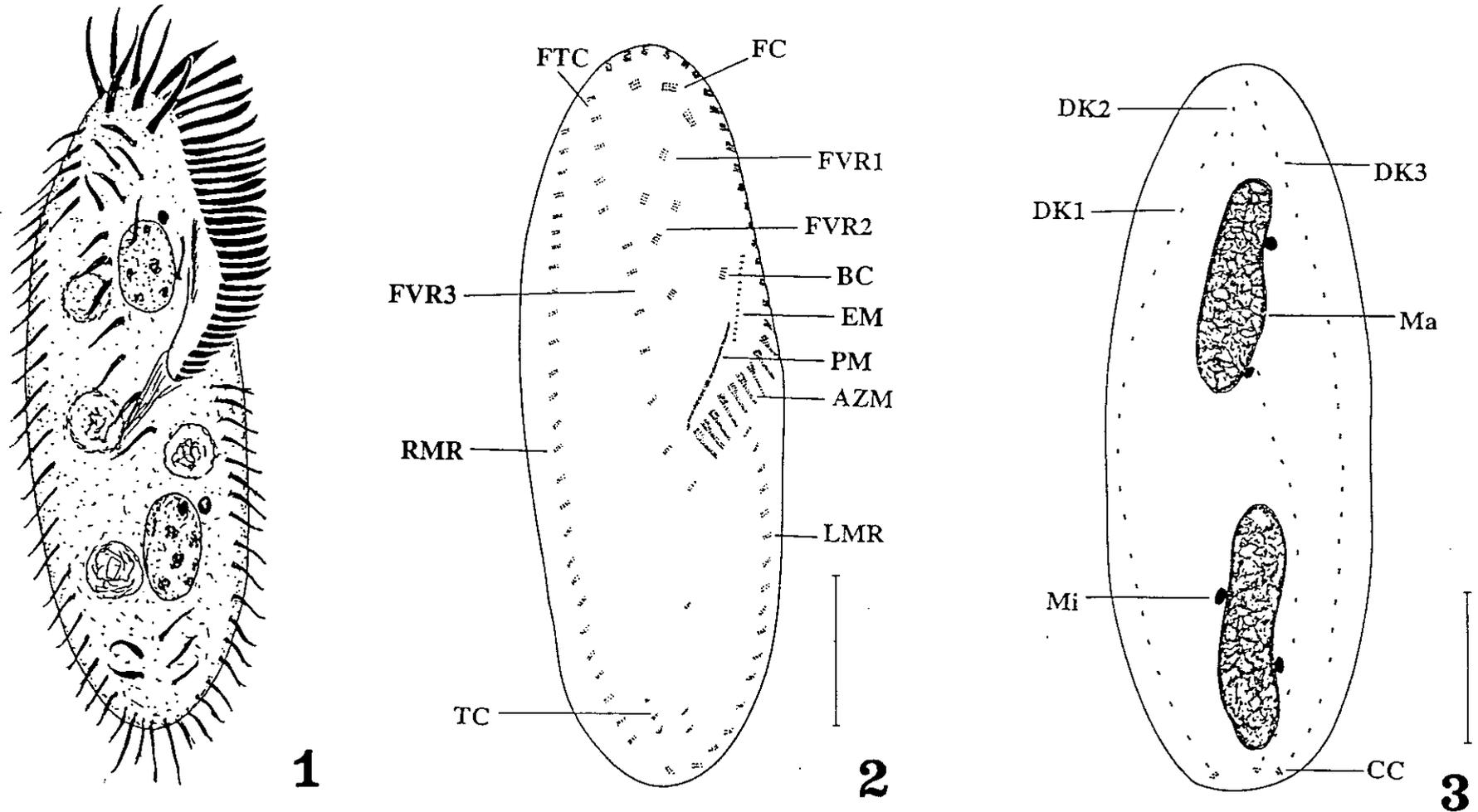


Fig. 1. Aspecto general en vivo. **Fig. 2.** Infraciliación ventral. **Fig. 3.** Infraciliación dorsal. AZM= Zona adoral de membranelas, BC= Cirro bucal, CC= Cirros caudales, DK 1-3= Cinetias dorsales 1-3, EM= Membrana endoral, FC= Cirros frontales, FTC= Cirros frontoterminals, FVR 1-3= Filas frontoventrales, LMR= Fila marginal izquierda, Ma= Macronúcleo, Mi= Micronúcleo, PM= membrana paroral; RMR= Fila marginal derecha; TC= Cirros transversos, Escala = 25 μ m.

Tabla 1. Caracterización morfométrica de la población europea de *Gonostomum strenua*¹⁾ (1ª línea) y de la población de China ²⁾ (2ª línea) datos de Song (1990).

Carácter	X	M	SD	CV	Min	Max	n
Célula, largo	124.9	120	9.8	7.9	110	145	30
	103.8	-	7.8	7.6	88	119	11
Célula, ancho	51.4	50.5	6.4	12.5	40	65	30
	37.0	-	4.9	13.4	28	44	11
ZAM, longitud	58.6	60	2.5	4.3	55	65	30
	54.5	-	7.2	13.2	41	69	11
Macronúcleo, largo	38.9	40	4.2	10.9	30	50	30
	17.1	-	2.3	13.4	13	20	16
Macronúcleo, ancho	16.8	15	2.2	13.2	15	20	30
	9.1	-	1.6	18.2	6	13	16
Macronúcleo, número	2	2	0	0	2	2	30
	2	-	0	0	2	2	17
Micronúcleo, diámetro	4.4	4	0.5	11.3	4	5	30
	2.3	-	0.3	13.5	1.9	2.8	16
Micronúcleo, número	3.5	4	0.9	26.5	2	5	30
	2.1	-	0.3	15.7	2	3	17
AZM, número	29.4	29	2.0	7.0	26	34	30
	29.5	-	2.1	7.3	26	33	11
RMR, número de cirros	26.9	27	1.9	7.2	23	30	30
	25.8	-	1.9	7.6	23	29	13
LMR, número de cirros	17.4	17	2.0	11.6	16	22	30
	17.7	-	5.2	29.6	17	21	13
Cirro bucal, número	1	1	0	0	1	1	30
	1	-	0	0	1	1	17
FVR 1, número de cirros	2.1	2	0.3	16.2	2	3	30
	2.1	-	0.2	11.8	2	3	17
FVR 2, número de cirros	3.1	3	0.4	15.5	2	4	30
	3.3	-	0.4	14.3	3	4	17
FVR 3, número de cirros	6.9	7	0.8	11.6	6	8	30
	7.2	-	0.5	7.4	6	8	17
FT, número de cirros	4.9	5	0.6	13.4	4	6	30
	4.4	-	0.6	14.0	4	6	17
Cirros frontales, número	3	3	0	0	3	3	30
	3	-	0	0	3	3	17
Cirros transversos, número	4.2	4	0.5	13.6	4	6	30
	5.8	-	0.7	13.1	4	7	17
cirros caudales, número	3	3	0	0	3	3	30
	3	-	0	0	3	3	17
Cinetias dorsales, número	3	3	0	0	3	3	30
	3	-	0	0	3	3	17
Quiste, diámetro	39.4	40	1.4	3.7	36	42	30
	-	-	-	-	-	-	-

¹⁾ Datos basados sobre especímenes impregnados con carbonato de plata y seleccionados al azar. ²⁾ Datos basados sobre especímenes impregnados con protargol. Medidas en μm . x - media aritmética; M - mediana; SD - desviación estándar; SE - error estándar de la mediana; CV - coeficiente de variación; Min - valor mínimo; Max - valor máximo; n - tamaño de la muestra.

sedimento, cuando nada libremente lo hace rotando alrededor de su eje longitudinal.

El área bucal es relativamente estrecha. La membrana paroral (PM) es recta y sus cinetosomas dispuestos en zig-zag. La longitud de la membrana endoral (EM) es aproximadamente la mitad de la membrana paroral y está formada por pares de cinetosomas. La zona adoral de membranelas (AZM) ocupa el 50 % de la longitud de la célula. Cada membranela está constituida por 4 cinetias; dos superiores cortas, con 3-5 cinetosomas, y dos largas, con 14-16 cuerpos basales.

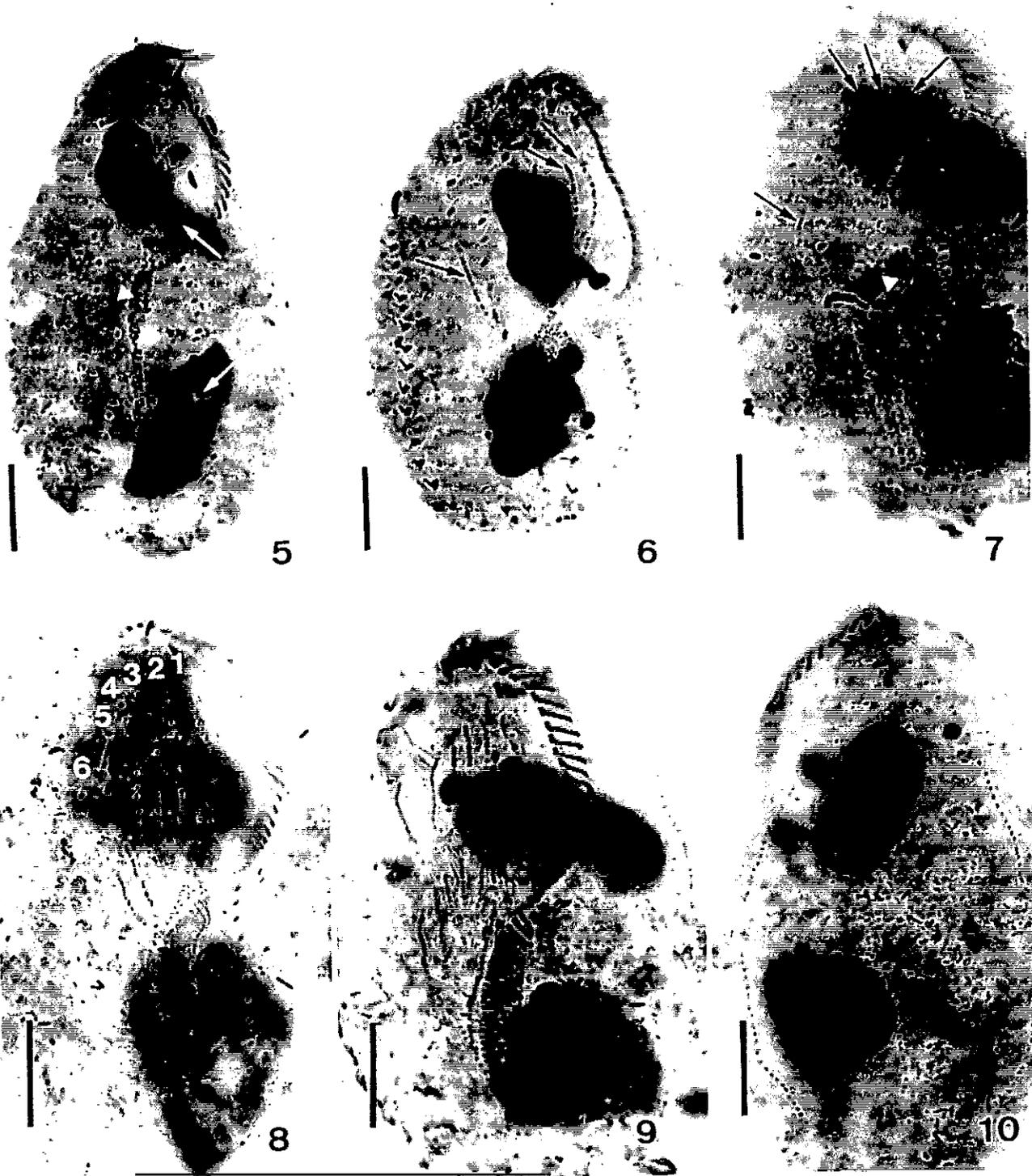
La infraciliación somática ventral presenta tres cirros frontales (FC), un cirro bucal cercano al extremo anterior de la membrana paroral, una corta fila de cirros fronto-terminales (FTC), tres filas de cirros frontoventrales (FVR), dos filas de cirros marginales, la derecha e izquierda (RMR, LMR), y 4 ó 5 pequeños cirros transversos (TC) (Fig. 2). En el lado dorsal presenta tres cinetias dorsales cada una terminada en un cirro caudal (CC). El número de dicinetias dorsales por cinetia es de 14-25 (Fig. 3).

El aparato nuclear está formado por dos macronúcleos elipsoidales, con uno o más (2-5) micronúcleos situados cercanos a ellos. Este ciliado puede formar quistes de resistencia de forma esférica de unas 40 µm de diámetro.

Morfogénesis

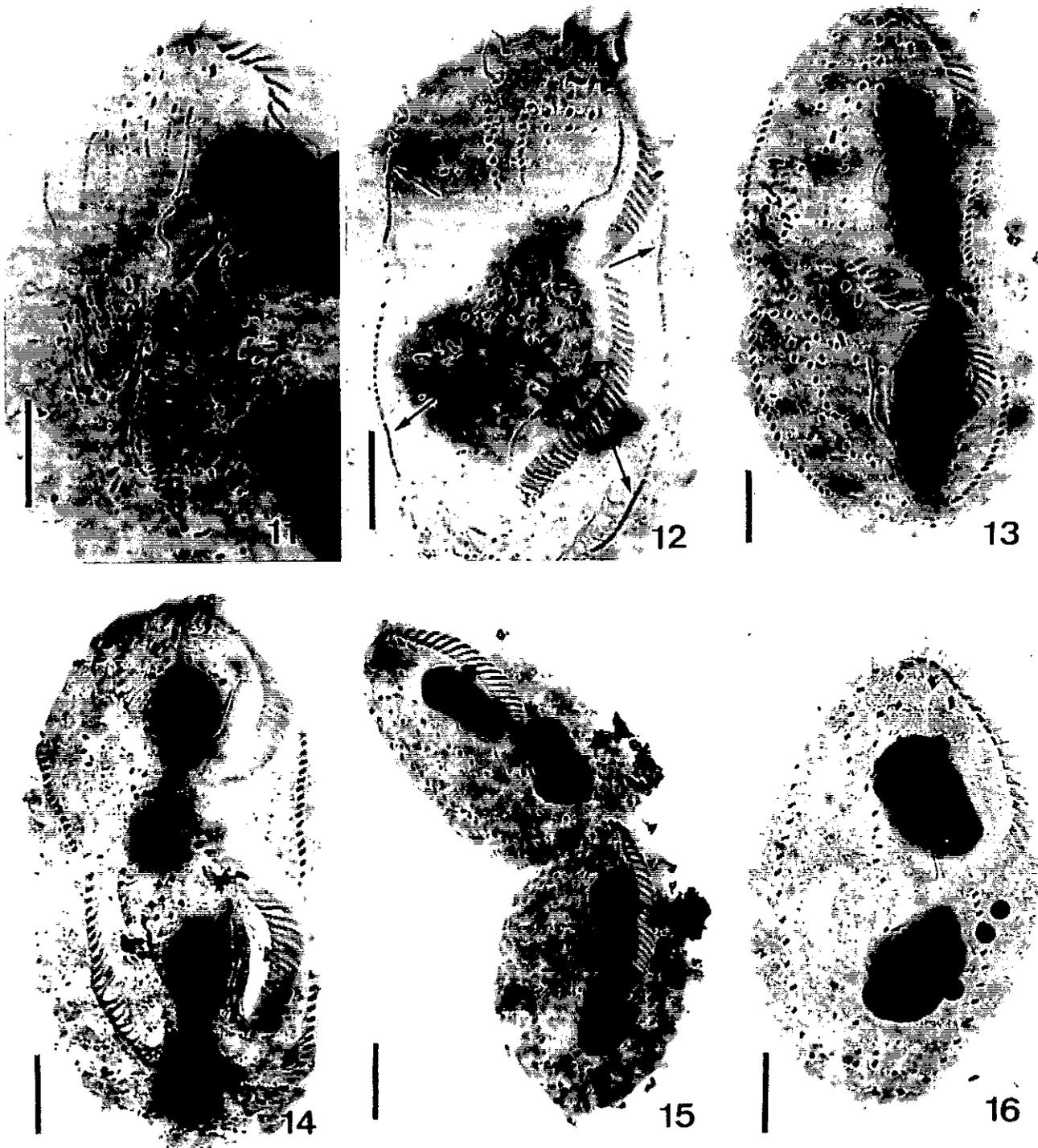
Estomatogénesis: El primordio oral se origina apocinéticamente con la proliferación de cuerpos basales que forman un estrecho campo anárquico. El primordio oral crece para formar un largo campo de cinetosomas que se extiende entre la zona adoral de membranelas y la parte posterior de la célula (Fig. 5). Después se produce la proliferación y diferenciación de las membranelas del opisto (Figs. 6-12). La diferenciación de las membranelas del opisto se produce posteriormente mientras que el primordio de las membranas ondulantes se separa como un grupo de cinetosomas a la derecha de la zona adoral de membranelas que se está diferenciando (Figs. 7-9). La zona de membranelas parental es retenida mientras que la parte anterior de la membrana paroral y endoral parentales se reorganiza.

Desarrollo de los primordios cirrales: Cuando el primordio oral del opisto comienza a aumentar su tamaño en el área anterior, hay una proliferación del último cirro de los cirros frontotermiales, y el anlagen I aparece a la izquierda del anlagen



Figs. 5-9. Microfotografías de *Gonostomum strenua* en división. Impregnación con carbonato de plata. Visión ventral. 5. Estadío temprano de división mostrando el desarrollo del primordio oral (cabeza de flecha). Las flechas indican las bandas de replicación en los macronúcleos. 6-7. Estadíos tempranos de división mostrando el desarrollo de los primordios primarios (flechas) y de la zona adoral de membranelas (cabeza de flecha). 8. Estadío medio de división mostrando los seis primordios primarios (números 1-6). 9. Estadío medio de división mostrando la segregación de los primordios primarios. Barra de escala = 20 μ m.

Fig. 10. Estadío medio de división mostrando el desarrollo de los primordios dorsales en visión dorsal. Barra de escala = 20 μ m.



Figs. 11-15. Microfotografías de *Gonostomum strenua* en división. Impregnación con carbonato de plata. Visión ventral. 11. Estadío medio de división mostrando la formación de los nuevos cirros en el anlagen. 12. Estadío medio de división mostrando los primordios de las filas marginales (flechas) y condensación de los macronúcleos. 13-15. Últimos estadíos de división mostrando la migración de los nuevos cirros y separación de las células. Barra de escala = 20 μ m.

Fig. 16. Infraciliación revelada con carbonato de plata de *Gonostomum strenua* recién dividido en visión ventral. Barra de escala = 20 μ m.

II. Al mismo tiempo hay también una desorganización del cirro bucal y de las primeras filas de cirros frontoventrales (Figs. 6-7). Finalmente, tiene lugar la diferenciación de la tercera fila frontoventral. El resultado final es el desarrollo de seis anlagen (Fig. 8). En el curso posterior de la morfogénesis los primordios primarios se separan dando lugar a 6 anlagen, tanto en el protero como en el opisto (Fig. 9).

Desarrollo de los primordios somáticos: Los primordios marginales pueden observarse dentro de las filas de cirros marginales tanto en el protero como en el opisto (Fig. 12). Al mismo tiempo, cada uno de los anlagen de la superficie dorsal se separa y migra a lo largo de las cinetias dorsales parentales (Fig. 10). El desarrollo de la infraciliación dorsal no muestra características especiales.

Diferenciación de los nuevos cirros: La segregación de los nuevos cirros es la siguiente: los cirros frontales se originan de los anlagen I, II, y III; los cirros frontotermiales del anlagen VI; el cirro bucal del anlagen II; los cirros frontoventrales de los anlagen II, IV y V; y, finalmente, los cirros transversos del anlagen V y VI (Song, 1990) (Figs. 12-14).

El aparato nuclear: Cuando comienza la morfogénesis cortical cada segmento macronuclear muestra una banda de replicación (Fig. 5). Los fragmentos de macronúcleos se fusionan (Fig. 12). Posteriormente los macronúcleos comienzan a alargarse y finalmente se dividen en dos fragmentos (Fig. 13). Finalmente, ocurre una nueva división formado dos segmentos de macronúcleo, uno para el protero y otro para el opisto (Figs. 14-15). En general, el aparato nuclear presenta un modelo de división similar al de otros hipotricos que poseen dos segmentos macronucleares y dos o más micronúcleos.

Discusión

La población europea de *Gonostomum strenua* presenta pequeñas diferencias respecto a la población asiática descrita por Song (1990). Las principales diferencias son: 1) el número de micronúcleos es de 2-5 (media 4) en la población europea en lugar de 2-3 (media 4) en la población asiática; 2) el número de cirros transversos

es de 4-6 (media 4) en la población europea mientras que la asiática presenta de 4-7 cirros (media 6) (Tabla 1).

Las diferencias observadas en el tamaño de la célula y de los macronúcleos así como en el diámetro de los micronúcleos, son debidas seguramente a los diferentes métodos de impregnación utilizados (Tabla 1).

Sin embargo, las principales diferencias con respecto a la población asiática descrita por Song (1990) residen en los primeros estadios de la morfogénesis. Las dos diferencias observadas más importantes son: **A)** la desdiferenciación y proliferación del último cirro de los cirros frontotermiales, y **B)** que en la población europea no se forman 5 filas de cinetosomas en la parte anterior y derecha del primordio oral.

El resto de la morfogénesis es similar a la descrita por Song (1990), y la morfogénesis en general es también muy similar a la de *G. affine* descrita por Hemberger (1982).

Según estas características morfológicas y morfogenéticas, *Gonostomum strenua* puede pertenecer al género *Gonostomum* o al género *Amphisiella*. La pregunta, entonces, es: ¿pertenece *Gonostomum strenua* al género *Gonostomum* y es por tanto un oxitríquido? o ¿pertenece al género *Amphisiella* y por tanto es un anfisiélido?.

El género *Gonostomum* Sterky, 1878, según la reciente revisión de los géneros de hipotricos pertenecientes al grupo de los oxitríquidos realizada por Berger y Foissner (1997), se caracteriza por presentar una zona de membranelas y membrana ondulante tipo *Gonostomum* (Foissner *et al.* 1991), cirros frontoventrales en forma de V, cirros ventrales postorales a la derecha de la zona adoral, menos de cuatro cirros transversos, una fila derecha e izquierda de cirros marginales, tres cinetias dorsales, presencia de cirros caudales y la ontogénesis de la ciliación dorsal es de tipo 1 (las nuevas cinetias dorsales se originan únicamente por proliferación de los cinetosomas dentro de las cinetias dorsales parentales) (Foissner y Adam, 1983). Según nuestros resultados *Gonostomum strenua* no pertenece al género *Gonostomum*, ya que no cumple algunas de las características anteriormente mencionadas, como son: la disposición de los frontoventrales en forma de V y la presencia de menos de 4 cirros transversos. Además, *G. strenua* no presenta las características típicas de los ciliados oxitríquidos tales como: (1) presentar más de 18 cirros frontoventrales, (2) los cirros no se agrupan según la típica disposición de los oxitríquidos y (3) la segregación por primordios longitudinales no es 1,3,3,3,4,4

sino que es 1,2,2-3,3-4,8-11,7-10 (Song, 1990; Olmo & Téllez, 1997).

Por otra parte, los anfisiélidos, según Eigner & Foissner (1994), se caracterizan por presentar la fila anfisiélida de cirros medioventral (ACR = amphisiellid median cirral row). El segmento anterior de la ACR está formado por los cirros del anlagen ventral más derecho y el segmento posterior por los cirros del segundo anlagen ventral de la derecha. En ocasiones, un tercer segmento puede estar implicado en la formación de la ACR, el cual es formado por anlagen vecinos a los anteriormente mencionados. A los ciliados anfisiélidos pertenece el género *Amphisiella* Gourret & Roeser, 1888. Este género se caracteriza por presentar una ACR originada de los dos anlagen situados más a la derecha, presentar más de un cirro a la izquierda de la ACR, poseer cirros transversos, también originados a partir de más de un anlagen y por la ausencia de cirros caudales (Eigner & Foissner 1994). *Gonostomum strenua* se ajusta a estas características ya que presenta una ACR formada por los cirros frontoterminals (FTC) junto con la tercera fila de cirros frontoventrales (FVR3), formadas a partir de los dos anlagen situados más a la derecha y presenta 4-7 cirros transversos. La única característica que no cumple es que *G. strenua* presenta 3 cirros caudales, pero según Eigner (comunicación personal) este carácter tiene valor para diferenciar especies y no géneros.

Conclusión

Según nuestros resultados morfológicos y sobre todo morfogenéticos. y teniendo en cuenta la nueva definición del grupo de los oxitríquidos y del género *Gonostomum* dada por Berger y Foissner (1997), *Gonostomum strenua* no es un oxitríquido ni pertenece al género *Gonostomun* sino que pertenece al género *Amphisiella*. Por tanto, nosotros proponemos que *Gonostomum strenua* pase a denominarse *Amphisiella strenua* nov. comb.

CAPÍTULO 6

MORFOLOGÍA, INFRACILIACIÓN Y MORFOGÉNESIS DEL CILIADO COSMOPOLITA *Pseudouroleptus caudatus* HEMBERGER, 1985.

El género *Pseudouroleptus* fue creado por Hemberger en 1985. Este género presenta las siguientes características (Eigner & Foissner (1994) y Petz & Foissner (1996)): durante la morfogénesis, el primordio oral se origina muy próximo a la ACR (fila anfisiélida de cirros medioventral); el comienzo del anlagen de la ACR tiene lugar dentro de la ACR y ésta se forma a partir de los tres anlagen situados más a la derecha; normalmente un cirro postperistomial se desarrolla a partir del tercer anlagen de la derecha; presencia de un cirro a la izquierda de la ACR; todas las cinetias dorsales se desarrollan intracínéticamente; la fila de cirros transversos es tan larga como la longitud de la célula, paralela a la ACR, y se origina de un sólo anlage; presencia de cirros caudales.

La especie tipo es *Pseudouroleptus caudatus* Hemberger, 1985. Hemberger (1982) también describió su morfogénesis. En este capítulo, nuestro objetivo es dar una descripción más detallada de su morfología, infraciliación y morfogénesis y aportar nuevos datos sobre su reorganización.

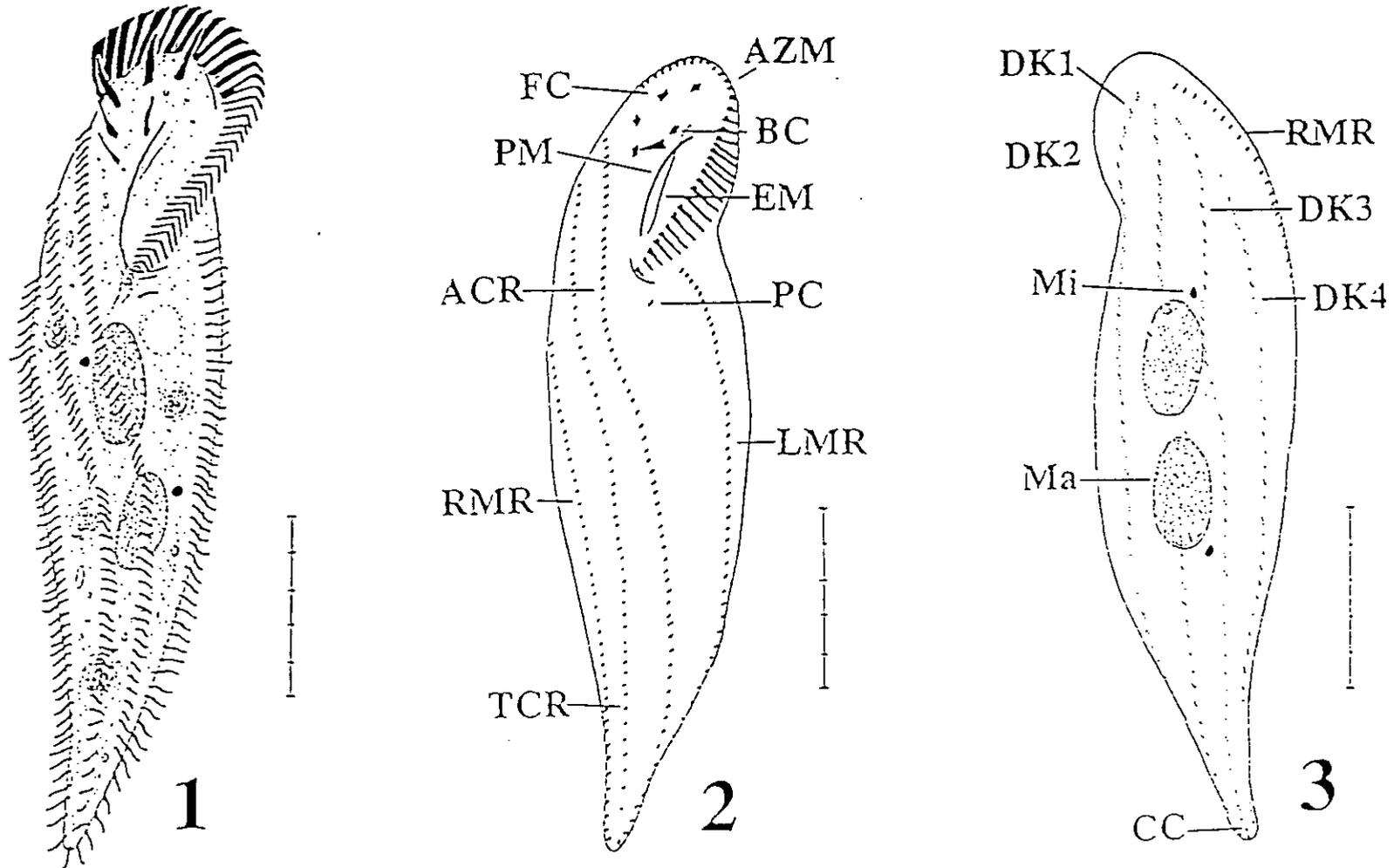
Pseudouroleptus caudatus fue aislado de muestras de sedimento procedentes del río Guadarrama, en un punto situado a unos 4 km de la población de Cercedilla (4° 3'W, 40° 45' N). Los estudios en vivo fueron realizados con un microscopio de contraste de fase y usando metilcelulosa al 2% como método para impedir su movimiento. Se utilizó el método del protargol (Wilbert, 1975) y el microscopio electrónico de barrido (Valbonesi & Luporini, 1990) para el estudio de su morfología e infraciliación. Todos los intentos para conseguir un cultivo puro fracasaron. La terminología utilizada es de acuerdo a los siguientes autores: Borrer (1972), Corliss (1979), Foissner (1982), Hemberger (1982), Eigner & Foissner (1994) y Petz & Foissner (1996).

Morfología e infraciliación

Tamaño en vivo de 150-270 x 40-70 µm. Las principales características biométricas de *P. caudatus* se recogen en la Tabla 1.

Célula alargada, con el extremo anterior redondeado y el posterior apuntado. Los ciliados de esta especie son flexibles, aplanados dorsoventralmente y

Morfología e infraciliación de *Pseudouroleptus caudatus*

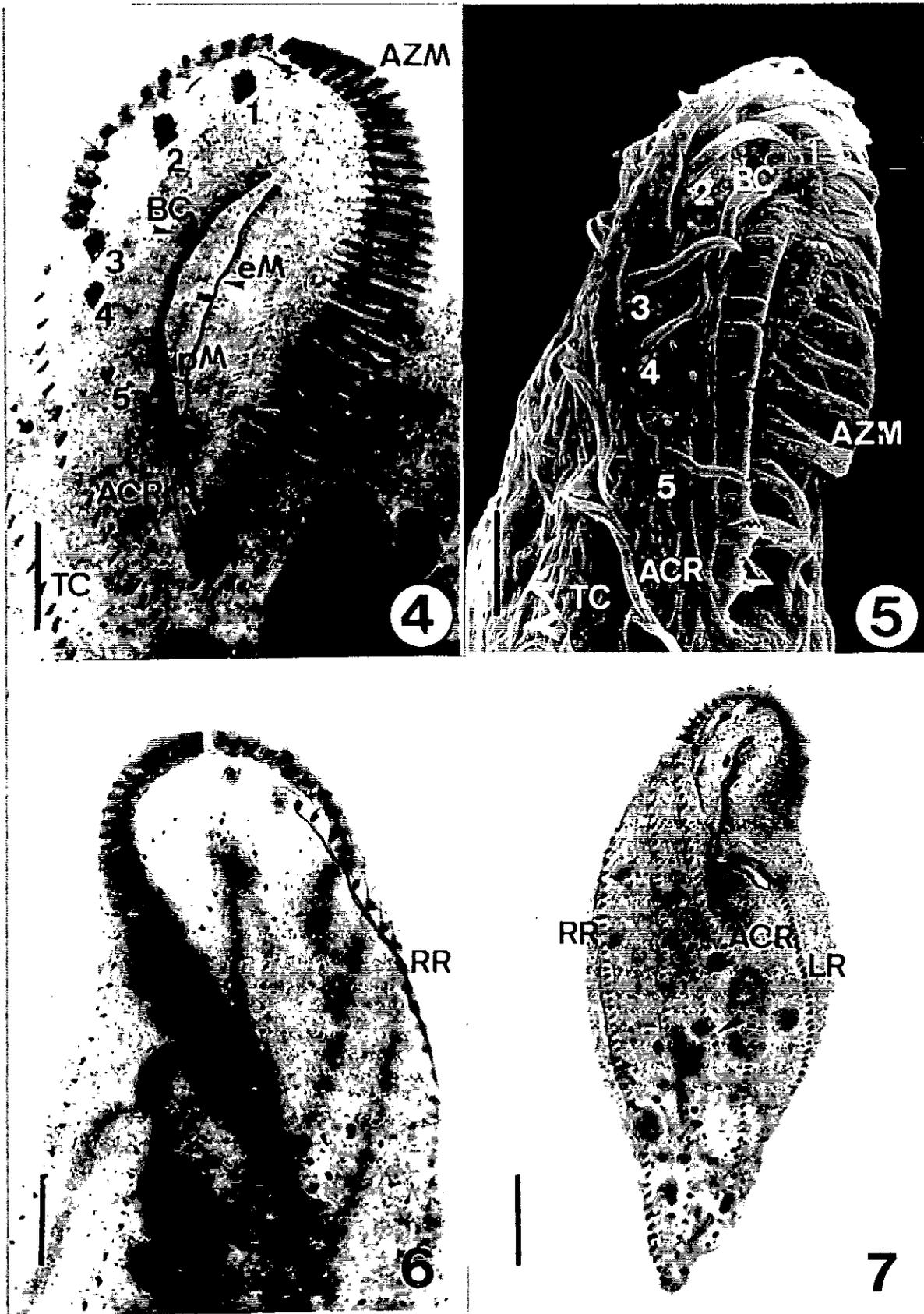


Figs. 1. *Pseudouroleptus caudatus* en vivo. Fig.2-3. *P. caudatus* impregnado con protargol. Fig. 2. Infraciliación ventral. Fig. 3. Infraciliación dorsal. ACR = Fila anfisielida de cirros, AZM = Zona adoral de membranelas, BC = Cirro bucal, CC = Cirro caudal, DK 1-4 = Cinetia dorsal 1-4, EM = membrana endoral, FC = Cirro frontal, LMR = Fila marginal izquierda, Ma = Macronúcleo, Mi = Micronúcleo, PC = Cirro peristomial, PM = Membrana paroral, RMR = Fila marginal derecha, TCR = Fila transversa de cirros. La cabeza de fecha indica el cirro a la izquierda de la ACR. Escala = 10 μ m

Tabla 1. Caracterización morfológica de *Pseudoroalepius caudatus*.

Carácter	\bar{X}	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Célula, largo	217.1	220	27.9	5.1	12.8	160	280	30
Célula, ancho	66	65	11.4	2.0	17.3	45	90	30
Zona adoral de membranelas, longitud	67.9	65.5	9.0	1.6	13.3	55	85	30
Macronúcleo, largo	43	45	4.6	0.8	10.8	35	50	30
Macronúcleo, ancho	21.8	22	2.3	0.4	10.7	18	25	30
Micronúcleo, largo	10.2	10	1.1	0.2	10.7	8	12	30
Micronúcleo, ancho	7.6	8	1.2	0.2	16.8	6	10	30
Macronúcleo, número	2	2	0	0	0	2	2	30
Micronúcleo, número	2,6	2	0.9	0.2	35.8	2	5	30
Membranelas adorales, número	49.3	49.5	5.1	0.9	10.3	40	60	30
Fila marginal derecha, número de cirros	59.9	60	4.9	0.9	8.2	48	68	30
Fila marginal izquierda, número de cirros	52.0	52.5	5.5	1.0	10.6	39	62	30
Cirros frontales, número	3	3	0	0	0	3	3	30
Cirro bucal, número	1	1	0	0	0	1	1	30
Cirros a la izquierda de la ACR, número	1.2	1	1.4	0.1	31.1	1	2	30
Fila de cirros transversal, número de cirros	58.3	58	4.8	0.8	8.2	47	68	30
Fila anfisielida de cirros, número de cirros	51.8	54	5.9	1.0	11.4	40	63	30
Cirros postperistomial, número	1.2	1	0.6	0.1	55.3	0	2	30
Cirros caudales, número	3.4	3	0.5	0.1	14.7	3	4	20
Cinetias dorsales, número	4.1	4	0.3	0.1	7.4	4	5	30

Datos basados sobre especímenes impregnados con protargol. Medidas en μm . \bar{x} - media aritmética; M - mediana; SD - desviación estándar; SE - error estándar de la media aritmética; CV - coeficiente de variación; Min- valor mínimo; Max - valor máximo; n - Tamaño de la muestra.



Figs. 4-7. Infraciliación oral y somática de *Pseudouroleptus caudatus*. Fig. 4. Infraciliación oral revelada con protargol. Fig. 5. Infraciliación oral con microscopía electrónica de barrido. Fig. 6. Detalle de la infraciliación dorsal con protargol. Fig. 7. Infraciliación ventral con protargol. Cabezas de felchas muestran una fila medioventral extra. ACR = Fila anfiyélica de cirros, AZM = Zona adoral de membranelas, BC = Cirro bucal, CC = Cirro caudal, DK = Cinetias dorsales, eM = membrana endoral, FC = Cirro frontales, LR = Fila marginal derecha, Ma = Macronúcleo, Mi = Micronúcleo, PC = cirro peristomial, pM = membrana paroral, RR = Fila marginal derecha, TCR = Fila de cirros transversos. 1,2,3 = Cirros frontales, 4,5 = Cirros a la izquierda de la ACR. Escala = 10 μ m.

ligeramente torcidos a lo largo del eje principal de la célula (Figs. 1,2,7). Los dos macronúcleos elipsoidales están situados en la izquierda de la célula. Cercanos a ellos se encuentran de 2-5 micronúcleos ovoides. La vacuola contráctil se localiza en el lado izquierdo de la célula y por debajo del extremo posterior de la AZM. Se observa fácilmente en los individuos vivos. La película del ciliado está provista de gránulos corticales incoloros de un diámetro de 1-1,3 μm . El citoplasma suele presentar un color marrón o negro debido principalmente al alimento ingerido.

La zona adoral de membranelas ocupa un tercio de la longitud de la célula, está formada por 40-60 membranelas, cada una con 4 filas de cinetosomas (Fig. 4,5,7). La membrana endoral se localiza en el lado derecho de la cavidad bucal y está formada por una sola fila de cinetosomas. La membrana paroral está formada por una serie de filas cortas de cinetosomas (2-6 cinetosomas) dispuestas oblicuamente entre sí siendo las de mayor longitud las situadas en el centro de la membrana paroral. La membrana paroral y endoral normalmente se cruzan en su mitad anterior (Fig. 5).

La ciliación somática ventral está formada por tres cirros frontales, con el cirro frontral derecho situado por debajo del comienzo de la primera membranela del extremo anterior de la AZM (Figs. 2,4,7). Uno o dos cirros se localizan a la derecha de la ACR. El cirro bucal se sitúa cerca del extremo anterior de la membrana ondulante. Por debajo del vértice peristomial suele presentar uno o dos cirros postperistomiales, en raras ocasiones puede faltar. La fila anfisiélida de cirros (ACR) comienza cerca del extremo distal de la AZM y termina en el lado izquierdo del extremo posterior de la célula. La otra fila de cirros medioventrales es de hecho una fila de cirros transversos, la cual se extiende paralela a la ACR (Figs. 2,7). Algunos individuos impregnados muestran una fila corta extra de cirros entre la ACR y la fila de cirros transversos (Fig. 7). La fila de cirros maginal derecha (RR) comienza en la superficie dorsal cercana al extremo anterior de la célula (Fig. 6); ambas filas de cirros maginales (RR, RL) se extienden hasta el extremo posterior de la célula. La ciliación dorsal está constituida por 4 filas, cada una de ellas con 30-55 dicinetidas. En el extremo posterior de la superficie dorsal presenta de 3-4 cirros caudales (CC) (Fig. 3).

Notas ecológicas

Pseudouroleptus caudatus es un ciliado bentónico y omnívoro que se alimenta

de bacterias, ciliados (por ejemplo *Chilodonella uncinata*) y de diatomeas.

Esta especie puede formar una cápsula de protección ante condiciones ambientales adversas, la cual se desprende en presencia de una solución al 2% de metilcelulosa (Figs. 8-10) (Ver apartado discusión)



Figs. 8-10. *Pseudouroleptus caudatus* desprendiéndose de la cápsula envolvente.
Barra de escala = 75 μm .

P. caudatus se mueve lentamente por el detritus. Puede formar quistes de resistencia esféricos de unos 50-60 μm de diámetro, con una cubierta adornada de pequeñas espinas. Es una especie muy probablemente cosmopolita, ya que su descripción original procede de muestras recogidas en la selvas peruanas y nosotros los hemos encontrado en el río Guadarrama (España). Esta especie fue encontrada en asociación con otras especies de ciliados indicadoras de β -mesosaprobiedad, tales como *Paramecium aurelia*, *Halteria grandinella* y *Chilodonella uncinata*.

Morfogénesis

El aparato nuclear y las filas de cirros marginales se dividen de forma similar al resto de los ciliados hipotricos anfisiélidos y, por tanto, no serán comentados porque no son objeto de la investigación aquí desarrollada.

Estado 1: (Figs. 11, 18). La estomatogénesis comienza cercana a la ACR. Tanto la ACR como el cirro postperistomial aparecen sin cambios.

Estado 2: (Fig. 12). Un campo de cuerpos basales se desarrolla a lo largo del lado izquierdo de la ACR y se extiende hacia las membranas ondulantes. El cirro postperistomial parece disolverse y se incorpora en este campo en su parte anterior.

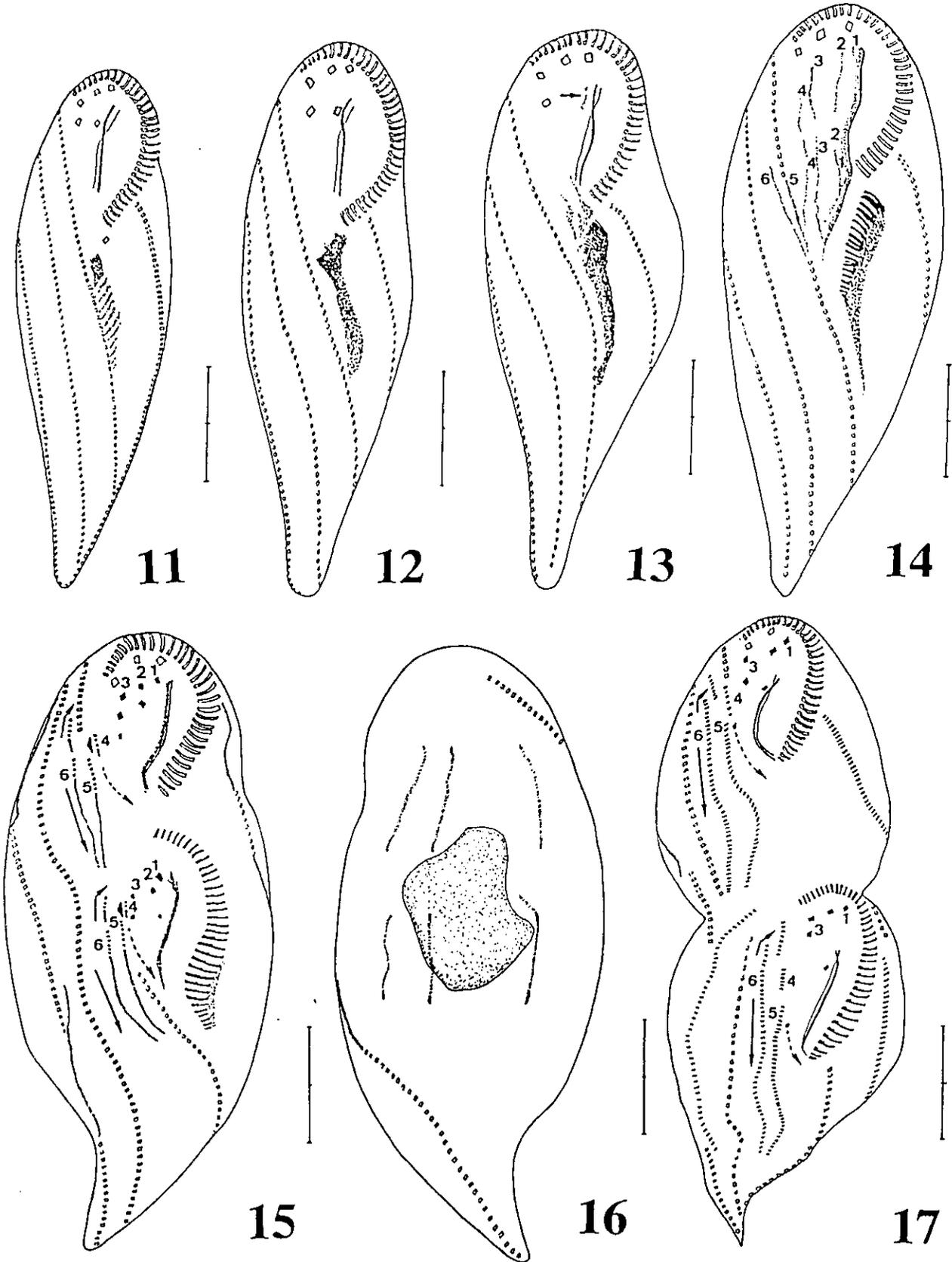


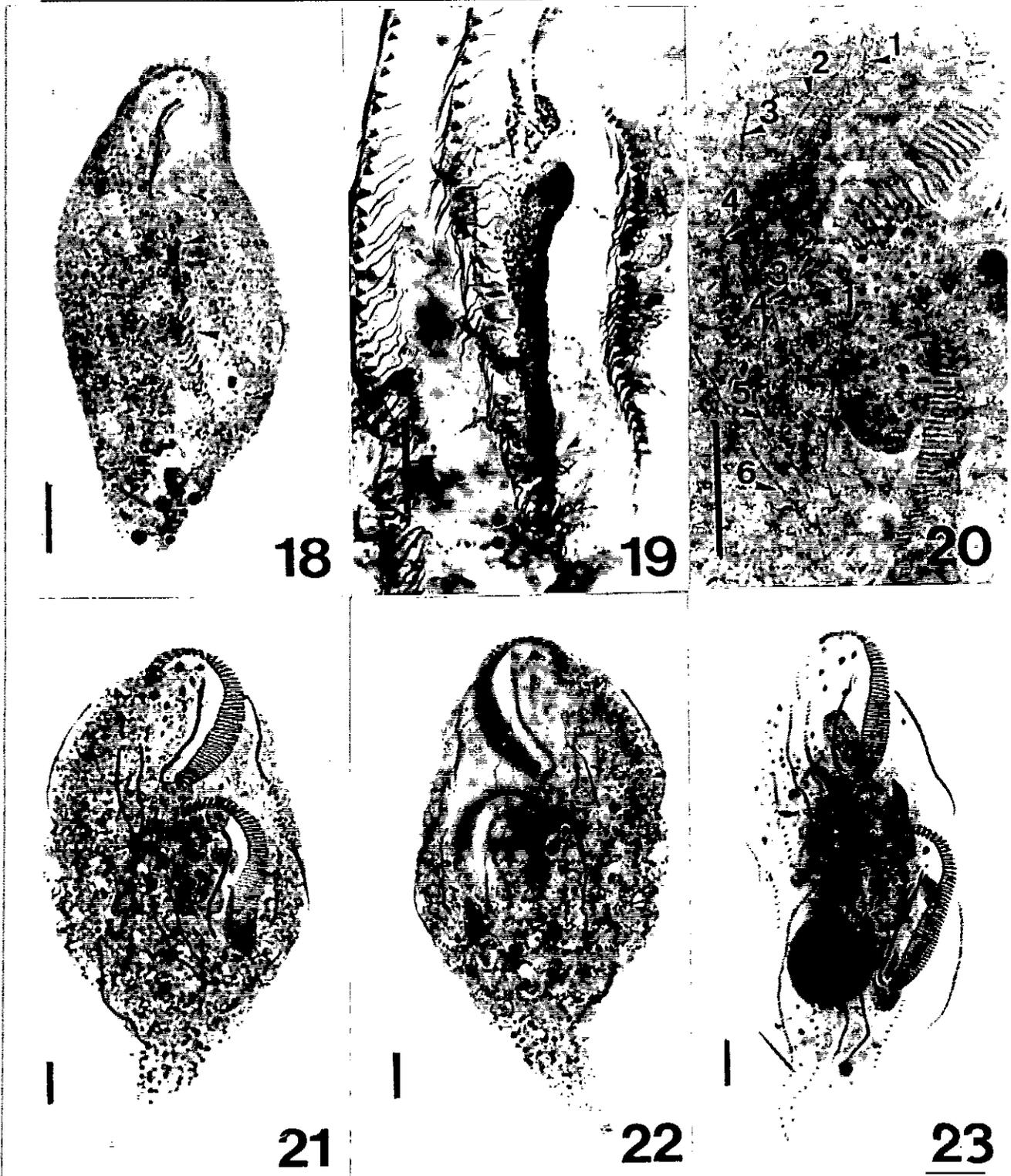
Fig. 11-17. Morfogénesis de *Pseudouroleptus caudatus*. Impregnación con protargol. Fig. 11-12. Estado temprano de división mostrando el origen del primordio oral. Fig. 13. Estado temprano de división mostrando la formación del anlagen en el opisto, diferenciación de las membranelas y desintegración del cirro bucal (flecha). Fig. 14. Estado medio de división mostrando la formación de los 6 anlagen (1-6). Fig. 15-17. Estados últimos de división mostrando la segregación y emigración de los cirros. Fig. 16. Desarrollo de la infraciliación dorsal. Barra de escala = 20 μ m.

Estado 3: (Figs. 13, 19). En la parte posterior del primordio oral y por su extremo anterior comienza a diferenciarse la nueva zona adoral de membranelas, mientras que en su parte anterior comienzan a formarse los anlagen 1-3 del opisto. El cirro bucal se desorganiza para formar una fila de cuerpos basales.

Estado 4: (Figs. 14, 20). La formación de la zona adoral de membranelas del opisto continúa hacia el extremo posterior. Las membranas ondulantes parentales se desorganizan dando origen al anlagen 1 del protero. La fila de cuerpos basales procedentes de la desorganización del cirro bucal se alarga y da origen al anlagen 2 del protero. El cirro de la izquierda de la ACR se desorganiza y forma el anlagen 3 del protero. El anlagen 4 del protero muy probablemente se forma de novo. Los cirros en la parte central de la ACR sufren una desorganización formando una fila de cuerpos basales que darán origen al anlagen 5 del protero y del opisto. El anlagen 6 tanto del protero como del opisto en este estado está unido y puede originarse de novo o procedente de la desorganización de la ACR. Al final de este estado podemos observar 6 primordios tanto en el protero como en el opisto que además se van a comportar de la misma manera.

Estado 5: (Figs. 15,17,21,23). La formación de la zona adoral de membranelas del opisto está casi completa. Los primordios en el protero y en el opisto siguen un desarrollo paralelo. El anlagen 1 se divide longitudinalmente para formar la membrana paroral y endoral, además del primer cirro frontal. El anlagen 2 da origen al nuevo cirro bucal y al segundo cirro frontal. El anlagen 3 da origen al tercer cirro frontal y al cirro/s más a la izquierda de la ACR. El anlagen 4 da origen a los cirros que migran en dos direcciones, los cirros más anteriores migran hacia la derecha, alineándose con el anlagen 5, y los cirros más posteriores darán origen al cirro/s postperistomial. El anlagen 6 migra también en dos direcciones, los cirros más posteriores migran posteriormente para dar origen a la fila de cirros transversos y los cirros más anteriores se alinearán con los cirros originados a partir del anlagen 5, y se situarán por encima de los cirros anteriores del anlagen 4, que también migran hacia el anlagen 5. Todos ellos juntos constituirán la nueva ACR.

Las nuevas cinetias dorsales 1-3 se desarrollan dentro de las cinetias dorsales parentales (Fig. 16, 22). La cinetia 4 se forma por posterior fragmentación de la nueva cinetia dorsal 3. Normalmente uno, raramente dos, cirros caudales se diferencian en el extremo posterior de las nuevas cinetias dorsales.



Figs. 18-23. Morfogénesis de *Pseudouroleptus caudatus* impregnado con protargol. **Fig. 18.** Estado temprano de división mostrando el primordio oral próximo a la ACR (cabezas de flechas). **Fig. 19.** Primordio oral con formación de membranelas en su parte anterior y formación de al menos dos anlagen en el opisto. **Fig. 20.** Estado medio de división mostrando la formación de los 6 anlagen tanto en el opisto como en el protero. **Fig. 21.** Estado último de división mostrando la segregación de los cirros. **Fig. 22.** Visión dorsal en últimos estados de división mostrando el desarrollo de las nuevas cinetias dorsales y, en sus extremos posteriores, el desarrollo de los cirros caudales. **Fig. 23.** Último estado de división mostrando la migración de los cirros y el comienzo de la citocinesis. Números 1-6 = Anlagen 1-6. Barra de escala = 25 μ m

La migración de los cirros continua mientras la citocinesis comienza. El cirro postperistomial alcanza su posición normal en las células justo antes de dividirse.

Reorganización

La reorganización morfológica es muy semejante al desarrollo del protero en las células en división. Las células en reorganización se pueden distinguir de las células en división porque en las primeras se puede observar una reorganización en las membranelas de la zona posterior de la AZM. Se forman 6 anlagen que se desarrollan de la misma manera que ocurre en el protero de las células en división. No se ha observado la secuencia completa de la reorganización.

Discusión

Pseudouroleptus es uno de los géneros incluidos por Eigner & Foissner (1994) y Petz & Foissner (1996) en la familia anfielidae.

La morfología de la población europea de *Pseudouroleptus caudatus* se ajusta claramente a la descripción hecha por Hemberger (1985) basada en una población peruana. Las únicas diferencias observadas fueron: la presencia en algunos individuos de un segundo cirro a la izquierda de la ACR y que, además, en ocasiones puede aparecer un segundo cirro postperistomial.

Se ha descrito que algunos ciliados tales como *Blepharisma* (Giese, 1973), *Stentor* (Tartar, 1961) y *Tetrahymena* (Tiedtke, 1976) pueden formar una cápsula de protección. Nosotros hemos observado que *Pseudouroleptus caudatus* también forma una envuelta protectora, la cual puede desprenderse en fragmentos o bien formando una envuelta a modo de cápsula. En *Blepharisma* y *Stentor* todavía no se conocen los orgánulos que producen el material de la cápsula. En *Tetrahymena* los mucocistos son los que producen esta sustancia (Tiedtke, 1976). En *P. caudatus* la cápsula envolvente es producida por los gránulos corticales que muy probablemente son mucocistos.

Los procesos morfogenéticos observados en la población europea de *P. caudatus* son muy similares a los descritos por Hemberger (1982). Curiosamente, Martín *et al.* (1981) describieron la morfogénesis de *P. caudatus*, pero ellos identificaron su ciliado como *Uroleptus* sp., que también se ajusta a la morfogénesis descrita por nosotros.

En la bibliografía se mencionan además de *Pseudouroleptus caudatus* otras cuatro especies pertenecientes al género *Pseudouroleptus*, que son: *P. terrestris* (Hemberger, 1985), *P. humicola* (Gellért, 1956, Hemberger, 1982), *P. procerus* (Berger & Foissner, 1987) y *P. buitkampii* (Foissner, 1982, Berger & Foissner, 1987). Sin embargo, ninguna de ellas se ajusta a las características propuestas para el género *Pseudouroleptus* de Eigner & Foissner (1994) y Petz & Foissner (1996) y, por tanto, es necesario determinar a que otros géneros pertenecen estas cuatro especies.

Dentro de los géneros incluidos en la familia anfisielidae se encuentra el género *Hemiamphisiella*, con una única especie, *Hemiamphisiella terricola*. La morfogénesis de esta especie es muy similar a la de *Pseudouroleptus caudatus*, diferenciándose principalmente en la longitud de cirros transversos que origina el anlagen 6, siendo una pequeña fila en *H. terricola* y una larga fila en *P. caudatus*.

Conclusión

Pseudouroleptus caudatus muy probablemente es un ciliado cosmopolita ya que ha sido identificado en la selva peruana y ahora en España.

Por otra parte, *Hemiamphisiella terricola* y *Pseudouroleptus caudatus* se encuentran estrechamente relacionados filogenéticamente debido a que su morfología y morfogénesis son muy similares.

CAPÍTULO 7

MORFOLOGÍA Y MORFOGÉNESIS DE *Uroleptus lacteus* (KAHL, 1932) BORROR, 1972: UN CILIADO HIPOTRICO POCO CONOCIDO.

El género *Uroleptus* Ehrenberg, 1981 es un género poco conocido, repleto de numerosas especies; la mayoría de ellas descritas muy someramente (Borrór and Wicklow, 1983).

El género muestra las siguientes características diagnósticas (Borrór, 1979): una fila de cirros marginales derecha y otra izquierda, una fila de cirros medioventrales en zigzag, dos cirros se originan por cada primordio medioventral oblicuo, cirros frontales hipertrofiados, cirros transversos a menudo reducidos y el extremo posterior de la célula estrecho en forma de "cola".

Nosotros consideramos como Borrór (1972) que el género *Uroleptus* es un sinónimo del género *Paruroleptus*, ya que la única diferencia entre ambos géneros es la presencia o ausencia de cirros transversos, un carácter que puede pasar fácilmente desapercibido, un hecho que Kahl (1932) autor de la descripción original del género *Paruroleptus* ya lo indicó.

El objetivo de este capítulo es describir la morfología y morfogénesis de *Uroleptus lacteus*, un ciliado hipotrico poco conocido, y compararla con los géneros y las especies relacionadas con el fin de mejorar las características diagnósticas del género *Uroleptus*.

La población estudiada de *Uroleptus lacteus* procede de musgos de las piedras presentes en el lecho del río Guadarrama, en su tramo alto. En el laboratorio las muestras de musgo fueron saturadas con agua destilada siguiendo el protocolo de la placa Petri no inundada descrito por Foissner (1992). Las observaciones morfológicas y morfogénicas, están basadas en impregnaciones con protargol (Wilbert, 1975).

Morfología e infraciliación

Tamaño en vivo 80-120 x 24-45 μm , lanceolado, con el extremo anterior redondeado y el extremo posterior terminado en una pequeña "cola", la cual está torcida hacia la derecha (Fig. 1). Vacuola contráctil próxima al citostoma. Citoplasma incoloro con pequeñas gotas lipídicas y el contenido de las vacuolas

Tabla 1. Caracterización morfométrica de *Uroleptus lacteus*.

Carácter	X	M	SD	CV	Min	Max	n
Célula, largo	129	130	7.7	5.9	120	150	30
Célula, ancho	41.2	40	3.8	12.2	35	50	30
AZM, longitud	33.3	32.5	4.0	12.0	30	45	30
Macronúcleo, largo	19.4	20	1.7	8.8	15	22	30
Macronúcleo, ancho	16.5	17	2.2	13.6	12	20	30
Micronúcleo, diámetro	2.1	2	0.3	16.2	1.5	3	30
Micronúcleo, número	2.4	2	0.8	34.1	2	5	30
Membranelas adorales, número	25.3	25	1.5	6.1	24	30	30
Cirros marginales derechos, número	20.2	20	2.2	11.0	16	24	30
Cirros marginales izquierdos, número	22.6	23	4.1	8.9	18	26	30
Pares de cirros medioventrales, número	13.7	14	0.9	6.5	12	16	30
Cirros frontales anteriores, número	3	3	0	0	3	3	30
Cirros frontoterminal, número	2	2	0	0	2	2	30
Cirros bucales, número	1	1	0	0	1	1	30
Cirros transversos, número	3.9	4	0.4	9.3	3	5	30
Cirros caudales, número	3	3	0	0	3	3	30
Cinetias dorsales, número	4.7	5	0.4	9.0	4	5	30

Datos basados sobre especímenes impregnados con protargol y seleccionados al azar. Medidas en μm . X - media aritmética; M - mediana; SD - desviación estándar; CV - coeficiente de variación; Min - valor mínimo; Max - valor máximo; n - tamaño de la muestra.

Morfología e infraciliación de *Uroleptus lacteus*

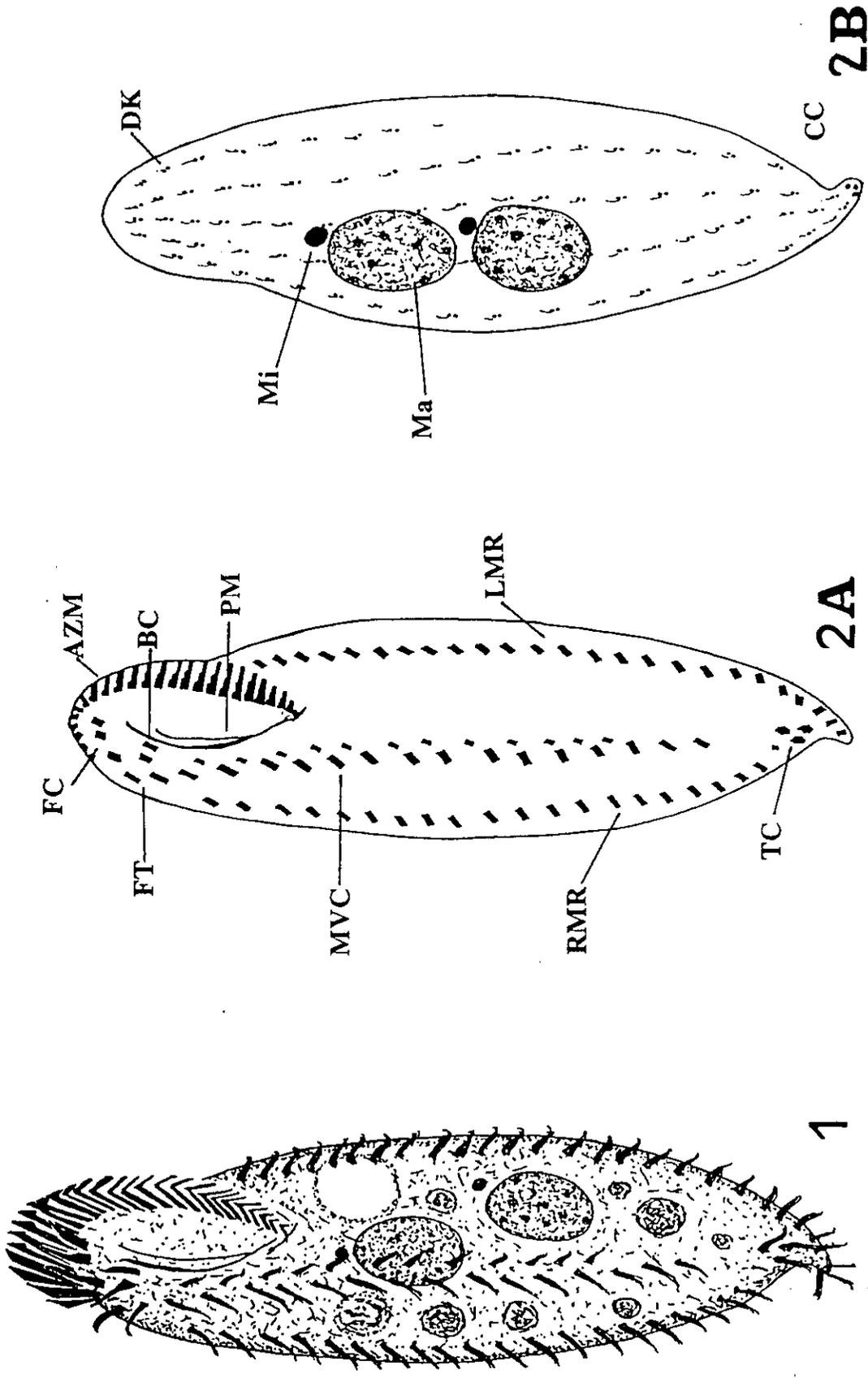


Fig. 1. Aspecto general in vivo de *Uroleptus lacteus* con protargol. Fig. 2. Infraciliación de *Uroleptus lacteus* con protargol. A. Infraciliación de la superficie ventral. B. Infraciliación de la superficie dorsal. AZM = zona adoral de membranas; BC = cirro bucal; CC = cirros caudales; DK = cirros caudales; FC = cirros frontales; FT = cirros frontoterminales; LMR = fila marginal izquierda; LMR = fila marginal derecha; Ma = macronúcleo; Mi = micronúcleo; MVC = cirros medioventrales; PM = membrana paroral; RMR = fila marginal izquierda; TC = cirros transversos. Escala = 25 μ m.

digestivas formado, principalmente, por algas verdes, partículas minerales y bacterias. El aparato nuclear está formado por dos macronúcleos esféricos o elipsoidales, situados en la mitad izquierda de la célula, y por dos micronúcleos, cada uno de ellos próximo a cada segmento macronuclear. Las principales características biométricas de *Uroleptus lacteus* se recogen en la Tabla 1.

La ciliación bucal está formada por una zona adoral de membranelas (AZM) y dos membranas ondulantes, la membrana paroral y endoral, situadas a lo largo del lado derecho del peristoma. Ambas membranas ondulantes terminan al mismo nivel cerca de la porción proximal de la zona adoral de membranelas. La AZM ocupa 1/3 de la longitud del cuerpo y está constituida por 24-30 membranelas.

La ciliación somática ventral comprende: tres cirros frontales bien patentes, con el cirro frontal más derecho o tercer cirro frontal situado por debajo de la porción distal de la zona adoral de membranelas, dos cirros frontotermiales o migratorios, localizados a la derecha y por encima de los cirros medioventrales, un cirro bucal o malar cercano al extremo anterior de la membranas ondulantes, una fila de cirros medioventrales situados entre la fila de cirros marginales derecha e izquierda y constituida por pares de cirros dispuestos en zig-zag. El número de pares de cirros es de 12-16. Generalmente los dos o tres últimos cirros de la fila medioventral no forman pares y suelen presentarse solos. Cuatro cirros transversos, el anterior es más pequeño que el resto y está formado por cuatro a seis cinetosomas. Las filas marginales se extienden hasta el extremo posterior de la célula y se encuentran separadas en este extremo por los cirros transversos (Fig. 1,2).

Los cilios dorsales se agrupan en cuatro cinetias dorsales tan largas como la célula, y formadas por 16 a 20 dicinétidas y una cinetia dorsal más corta que presenta de 8 a 10 pares de cinetosomas y que únicamente recorre la mitad anterior de la célula (Figs. 1,2). El número de cirros caudales es de tres.

Notas ecológicas

Uroleptus lacteus aparece en musgos, y se alimenta de bacterias y algas. Se mueve lentamente, reptando entre las partículas de detritus o en el fondo de la placa Petri. Como un típico habitante de un biotopo edáfico, esta especie fue encontrada en asociación con otros ciliados como *Colpoda steinii*, *Colpoda inflata*, *Colpoda cucullus* y *Epispathidium regium*.

Morfogénesis

El aparato nuclear y las filas de cirros marginales se dividen de forma similar al resto de los hipotricos que presentan una fila de cirros maginales derecha y otra izquierda y por tanto no serán comentados.

Estado 1: (Fig. 3). La estomatogénesis comienza con la proliferación de pequeños grupos de cinetosomas dispuestos próximos a la fila de cirros medioventral en su mitad posterior y en su lado izquierdo. Los cirros de la fila medioventral permanecen inalterados.

Estado 2: (Fig. 4). Los cinetosomas incrementan en número y forman dos campos en el opisto: un campo anterior pequeño, y otro largo posterior. El campo anterior dará origen a dos primordios: el que origina las membranas ondulantes (UM) del opisto y el que origina los cirros frontales, ventrales y transversos también del opisto. El campo posterior dará origen al primordio de la zona adoral de membranelas del opisto.

Estado 3: (Fig. 5). En el campo posterior comienza la desdiferenciación de las membranelas adorales en su extremo anterior. Uno o dos pares de cirros medioventrales son disgregados e incorporados al campo anterior. En el extremo más anterior de este campo anterior comienzan a formarse pequeños primordios diagonales que darán origen a los pares de cirros que forman la fila medioventral. En el extremo posterior del campo anterior se observa la proliferación de una estrecha fila de cinetosomas. En el protero, se forma una pequeña fila de cinetosomas a la derecha y por debajo de la membrana paroral.

Estado 4: (Fig. 6). La formación de la zona adoral de membranelas del opisto continua desarrollándose posteriormente. Igualmente continúan originándose nuevos primordios diagonales, formando una estructura a modo de escalera. El anlagen de las membranas ondulantes del opisto se localiza a la derecha de la nueva AZM y prolifera paralela a ella. En el protero, la pequeña fila de cinetosomas descrita en el estado anterior continua proliferando y además se produce la desdiferenciación de uno de los cirros medioventrales que se une al extremo posterior de esta pequeña fila de cinetosomas.

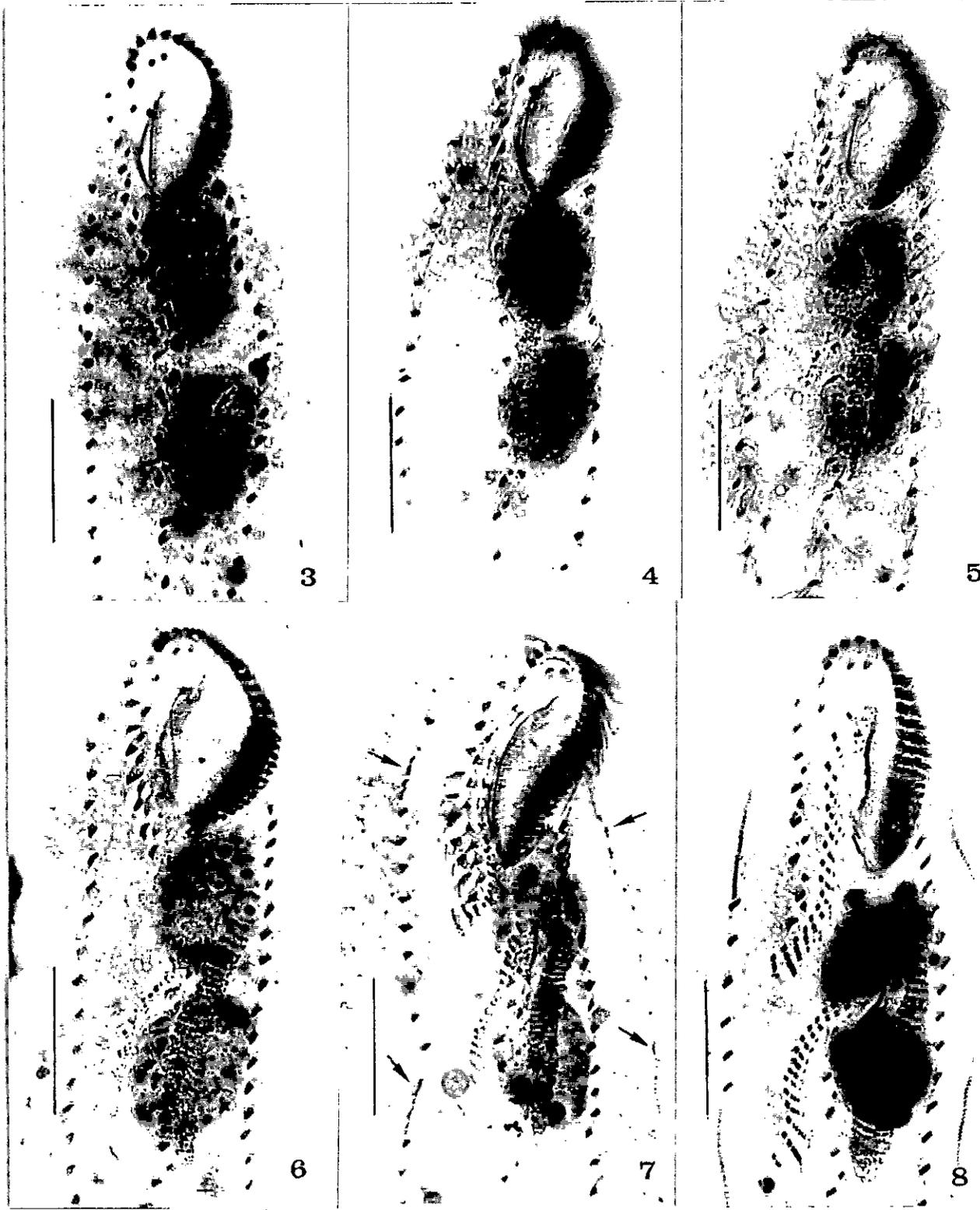


Fig. 3-8. Microfotografías de *Uroleptus lacteus* en división. Impregnación con protargol y en visión ventral. 3-4. Estado temprano de división mostrando el desarrollo del primordio oral. Las flechas indican las bandas de replicación en los macrónucleos. 5-6. Estado temprano de división mostrando la formación de la zona adoral de membranelas y de los primordios diagonales del opisto. 7-8. Estado medio de división mostrando la casi completa formación de la zona adoral de membranelas y los primordios diagonales comienzan a condensarse tanto en el protero como en el opisto. Las flechas indican la formación de los primordios de la fila marginal derecha e izquierda. Barra de escala = 25 μ m.

Estado 5: (Figs. 7,8). La formación de la zona adoral de membranelas del opisto está casi finalizada. Los cortos primordios diagonales continúan formándose y comienzan a condensarse tanto en el protero como en el opisto. El cirro bucal se disgrega. El primordio de la fila marginal derecha e izquierda se desarrolla dentro de las filas marginales parentales, tanto en el protero como en el opisto. Igualmente dentro de las cinetias parentales dorsales 1, 2 y 3 comienza la proliferación de cinetosomas, tanto en el protero como en el opisto.

Estado 6: (Figs. 9,10). Los cortos primordios diagonales están casi condesados, excepto los tres últimos que serán los que den origen a los cirros transversos. Por encima del primordio de la fila marginal derecha se forma un nuevo primordio que dará origen posteriormente a las cinetias dorsales 4 y 5.

Estado 7: (Figs. 11-14). La zona adoral de membranelas del opisto está completamente formada. Todos los primordios diagonales cortos están condesados. Los cirros frontales y los frontoterminals migran anteriormente. Los cirros transversos migran posteriormente. Los cirros caudales se desarrollan en el extremo posterior de las cinetias dorsales 1, 2 y 3. Durante todo el proceso, la AZM parental se mantiene, junto con la fila de cirros medioventral. Después de producirse la división los cirros pertenecientes a la fila medioventral parental son degradados.

Comparación morfológica de *Uroleptus lacteus* con otras especies del mismo género

El género *Uroleptus* ha sido revisado por Borrer (1972) y por Hemberger (1982). Sin embargo, continúa siendo un género muy controvertido con numerosas especies, muchas de ellas someramente descritas.

Dentro del género *Uroleptus* podemos distinguir morfológicamente aquellas especies que presentan un extremo posterior terminado en una "cola" bien patente, como ocurre en *Uroleptus retractilis* (Song & Warren, 1996), *U. caudatus* (Grolière, 1975, Dragesco & Dragesco-Kérneis, 1986) o *U. rattulus* (Foissner *et al.*, 1991) y especies que presentan una pequeña "cola" como *Uroleptus gallina*, *U. musculus* y *U. piscis* (Foissner *et al.*, 1991). Por otra parte, también dentro del género *Uroleptus* podemos diferenciar especies que poseen numerosos cirros transversos dispuestos en

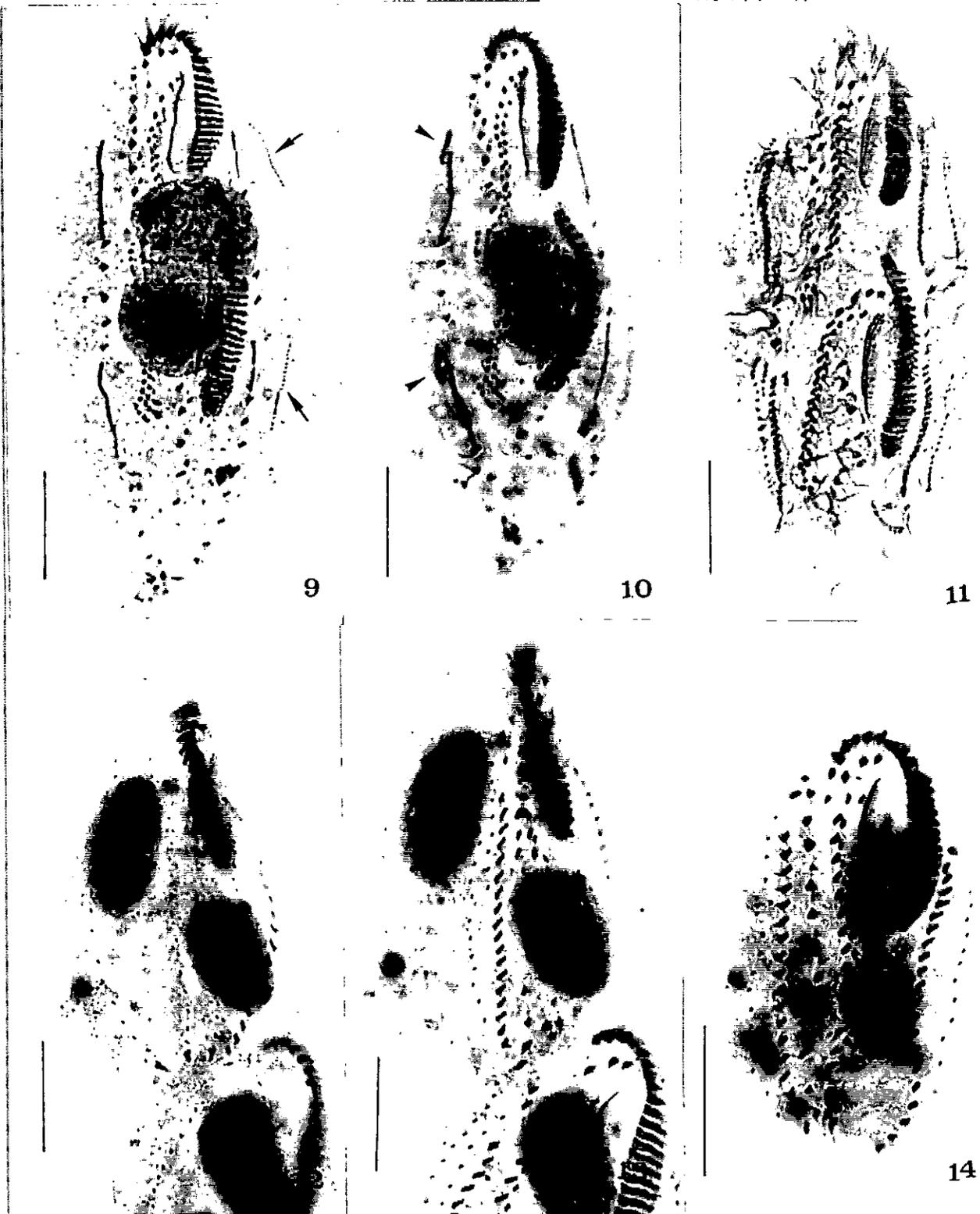


Fig. 9-14. Microfotografías de *Uroleptus lacteus* en disivión. Impregnación con protargol y en visión ventral. 9-10. Estado medio de división mostrando la casi completa condensación de los primordios diagonales. Las flechas indican la proliferación de los cinetosomas dentro de la cinetia dorsal 1. La cabeza de flecha muestran la formación del primordio que dara origen a las cinetias dorsales 4 y 5. 11. Estado medio de división mostrando la completa formación de la infraciliación ventral tanto del opisto como del protero. 12-13. Últimos estados de división mostrando la nuevas cinetias dorsales y los cirros caudales del protero. 14. Célula recién dividida mostrando todavía parte de la infraciliación parental. Barra de escala = 25 μ m.

una fila longitudinal en el extremo posterior de la célula como ocurre en *U. gallina*, *U. musculus* o *U. piscis* (Foissner *et al.*, 1991), y especies que poseen un escaso número de cirros transversos (4-6) localizados por debajo de la fila de cirros medioventrales como ocurre en *U. caudatus* (Grolière, 1975, Dragesco & Dragesco-Kérneis, 1986).

Uroleptus lacteus fue originalmente descrito por Kahl (1932) como *Holosticha* (*Paruroleptus lacteus*), posteriormente por Wenzel (1953) con el nombre de *Uroleptus lepisma* y más recientemente por Vuxanovici (1963) como *Paruroleptus pectinatus* (Hemberger, 1982). Estos sinónimos son debidos, principalmente, a las descripciones soméras realizadas para esta especie y a la falta de información sobre su infraciliación. Según nuestras observaciones, *U. lacteus* se caracteriza por presentar un extremo posterior terminado en una pequeña "cola" y por un pequeño número de cirros transversos por debajo de la fila de cirros medioventrales, características que no cumplen conjuntamente ninguna de las especies de *Uroleptus* anteriormente mencionadas.

Comparación morfogenética de *Uroleptus lacteus* con géneros y especies parecidas

En la mayoría de los urostílidos la zona adoral de membranelas parental está completamente desdiferenciada durante los procesos morfogenéticos como por ejemplo en *Pseudokeronopsis* (Wirnsberger, 1987) o en *Thigmokeronopsis* (Wicklow, 1981; Petz, 1995). También existen formas intermedias donde sólo unas pocas membranelas cercanas al citostoma se renuevan, como por ejemplo en *Holostichia similis* (Hemberger, 1982), *Keronella gracilis* (Wiackowski, 1985) o *Bakuella pampinaria* (Eigner and Foissner, 1992). Sin embargo, en el género *Uroleptus* la zona adoral de membranelas se mantienen totalmente. Ésta es una clara diferencia de este género con respecto a todos los demás géneros de urostílidos.

Por otra parte, el género *Uroleptus*, al igual que en otros urostílidos, presenta las siguientes características morfogenéticas: el cirro paroral se diferencia del extremo anterior de la membrana ondulante. La ciliación frontal procede de una serie de más de 5 primordios diagonales cortos. La mayoría de los primordios diagonales están dispuestos oblicuamente al eje longitudinal de la célula. Estos primordios se diferencian en dos cirros cada uno de ellos y se disponen en zig-zag, dando origen a la fila de cirros medioventral. Y los cirros transversos se originan del extremo

posterior de los primordios diagonales más posteriores (Borror y Wicklow, 1983).

Sin embargo, a diferencia del resto de los urostílidos la mayoría de la ciliación parental ventral se conserva hasta después de producirse la citocinesis.

La morfogénesis de *Uroleptus lacteus* es muy similiar a la morfogénesis descrita por Martín *et al.* (1981) para *Holosticha (Parauroleptus) musculus*. Ambas morfogénesis se diferencian únicamente en el número de primordios dorsales que se originan en el extremo anterior de la fila marginal derecha, cuatro en la especie descrita por Martín *et al.* (1981) y dos en *Uroleptus lacteus*. Muy probablemente ambas especies sean la misma.

Redefinición del género *Uroleptus*

Los procesos que suceden durante la morfogénesis muestran imprevistas homologías pero también muestran diferencias fundamentales en especies que presentan una morfología muy similar (Martín *et al.*, 1981; Borror & Wicklow, 1982; Eigner, 1994; Eigner & Foissner, 1994). El conocimiento de los procesos morfogenéticos es necesario para reconocer las especies y colocarlas en su sistema natural.

El género *Uroleptus* es morfológicamente muy similar al género *Holosticha*, diferenciándose morfológicamente únicamente en la presencia o ausencia del extremo posterior de la célula terminado en "cola", un caracter muy ambiguo. Sin embargo, si tenemos en cuenta los procesos morfogenéticos, nuestros resultados indican que sus morfogénesis son claramente diferentes.

Teniendo en cuenta los nuevos datos morfogenéticos obtenidos para *U. lacteus*, y con el fin de poder diferenciar el género *Uroleptus* del género *Holosticha*, la nueva diagnosis del género *Uroleptus* Ehrenberg, 1831 es la siguiente: una fila de cirros marginales a la derecha y otra a la izquierda de la célula. Los cirros de la fila medioventral dispuestos en zig-zag. Cada primordio diagonal corto origina dos cirros. Tres cirros frontales, uno bucal y dos frontotermiales. Cirros transversos presentes y el extremo posterior terminado en "cola". La zona adoral de membranelas parental es mantenida en el protero. La mayoría de la ciliación frontal es conservada hasta después de producirse la citocinesis.

Conclusión

La descripción completa de la morfogénesis de *Uroleptus lacteus*, y de su morfología, nos permite hacer la caracterización taxonómica exacta de esta especie. Asimismo, esta investigación sobre *U. lacteus* proporciona la concisa definición del género *Uroleptus*, y revela la existencia de múltiples sinónimos dentro de la taxonomía de los ciliados hipotricos.

CAPÍTULO 8

INFRACILIACIÓN BUCAL Y SOMÁTICA DE *Microthorax pusillus* ENGELMANN 1862 Y ANÁLISIS COMPARATIVO CON ESPECIES RELACIONADAS.

El género *Microthorax* comprende numerosas especies de las cuales únicamente seis han sido descritas empleando técnicas de impregnación argéntica. En vivo son todas muy similares entre sí, y su correcta identificación requiere la utilización de dichas técnicas. A pesar de la mejora en la observación de la infraciliación de este género, las diferencias entre las distintas especies no está todavía clara, (por los motivos que se explican en este capítulo).

Una de estas especies es *Microthorax pusillus*, un ciliado nasúlido que fue descrito originalmente por Engelmann en 1862. Foissner (1979) redescibió esta especie completando las descripciones existentes anteriormente de Kahl (1931), Klein (1928) y Roux (1901). Recientemente, Foissner *et al.* (1994) y Leitner & Foissner (1997) han aportado nuevos datos biométricos con células impregnadas con protargol. Uno de los objetivos de este capítulo es obtener nuevos datos sobre la infraciliación bucal y somática de *M. pusillus* utilizando el método del carbonato de plata (Fernández-Galiano, 1994). Asimismo, compararemos nuestras observaciones con las diferentes poblaciones europeas de *M. pusillus* y con las otras especies de este género.

Microthorax pusillus fue encontrado en Diciembre de 1995 en muestras del bentos del río Guadarrama, en su tramo alto cerca de Cercedilla (Madrid). Las muestras fueron mantenidas a temperatura ambiente con "Cerophyl" al 0,2% o con granos de trigo que se añadieron periódicamente. La infraciliación fue revelada con dos técnicas de plata: la del carbonato de plata y la del protargol (Wilbert, 1975; Foissner, 1991). La terminología utilizada sigue la de Foissner (1985).

Morfología e infraciliación

Microthorax pusillus presenta una forma típica, con el margen izquierdo de la célula casi recto, mientras que el margen derecho es convexo. La célula es aplanada y está comprimida lateralmente, presentado unos delicados salientes en el extremo anterior del margen izquierdo. Las células en vivo miden 20-35 μm de largo y 15-25 μm de ancho. Los principales datos morfométricos se muestran en la Tabla 1.

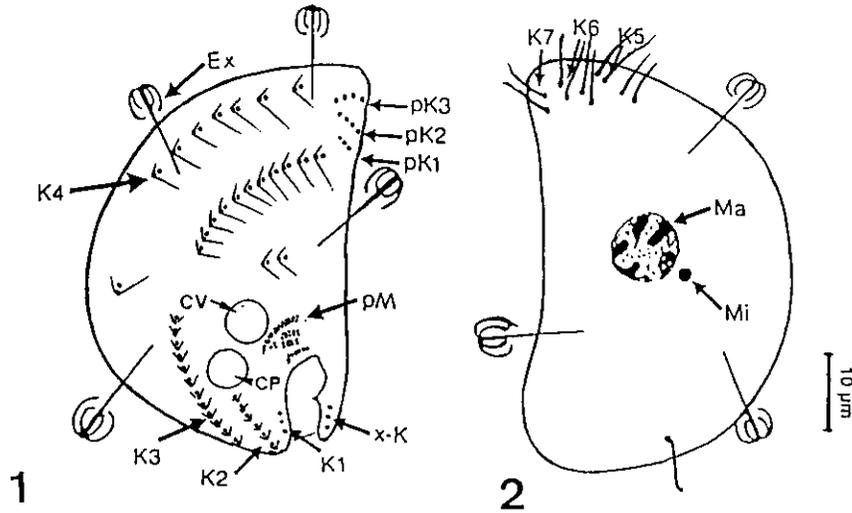
Tabla 1. Características morfométricas de *Microthorax pusillus*.¹⁾

Carácter	X	M	SD	CV	Min	Max	n
Célula, largo	44.2	45.0	4.2	9.5	35.0	50.0	20
	23.6	24.0	2.5	10.7	19.0	30.0	30
Célula, ancho	38.6	39.0	3.2	8.3	30.0	45.0	20
	12.6	13.0	1.6	12.9	10.0	17.0	30
Macronúcleo, largo	15.2	15.0	1.8	12.3	12.0	19.0	20
	4.9	5.0	0.6	11.6	4.0	6.3	30
Macronúcleo, ancho	16.2	16.5	1.8	11.6	14.0	19.0	20
	4.5	4.0	0.7	15.9	3.8	6.0	30
Micronúcleo, diámetro	4.0	4.0	0.8	20.3	3.0	5.0	20
	-	-	-	-	-	-	-
Cinetias somáticas, n°. en el lado derecho	4.0	4.0	0.0	0.0	4.0	4.0	20
	4.0	4.0	0.0	0.0	4.0	4.0	30
Cinetias somáticas, n°. en el lado izquierdo	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	20
	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	30
Cinetia somática 1, n°. de cuerpos basales	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	20
	3.4	3.0	0.6	18.3	3.0	5.0	30
Cinetia somática 2, n°. de cuerpos basales	17.3	18.0	0.9	5.6	16.0	18.0	20
	13.2	13.0	0.9	6.9	12.0	15.0	30
Cinetia somática 3, n°. de cuerpos basales	47.6	48.0	1.3	2.9	46.0	50.0	20
	27.4	27.0	2.9	10.5	23.0	36.0	30
Cinetia somática 4, n°. de cuerpos basales	15.2	16.0	1.0	6.6	14.0	16.0	20
	16.3	16.0	1.1	6.5	16.0	20.0	30
Cinetia somática 5, n°. de cuerpos basales	3.7	4.0	0.6	17.7	4.0	6.0	20
	7.9	8.0	-	-	7.0	8.0	30
Cinetia somática 6, n°. de cuerpos basales	4.7	4.0	0.9	20.3	3.0	4.0	20
	4.0	4.0	0.5	11.4	3.0	5.0	30
Cinetia somática 7, n°. de cuerpos basales	2.5	3.0	0.5	20.0	2.0	3.0	20
	2.9	3.0	-	-	2.0	3.0	30
Cinetias preorales, número	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	20
	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	30
Cinetia preoral 1, n°. de cuerpos basales	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	20
	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	30
Cinetia preoral 2, n°. de cuerpos basales	4.0	4.0	0.0	0.0	4.0	4.0	20
	4.0	4.0	0.0	0.0	4.0	4.0	30
Cinetia preoral 3, n°. de cuerpos basales	4.0	4.0	0.7	16.9	3.0	5.0	20
	4.0	4.0	0.0	0.0	4.0	4.0	30
Cinetia-x, n°. de cuerpos basales	3.0	3.0	0.0	0.0	3.0	3.0	20
	3.0	3.0	-	-	3.0	4.0	30
Extrusomas, longitud	13.2	13.5	1.3	10.3	11.0	15.0	20
	-	-	-	-	-	-	-

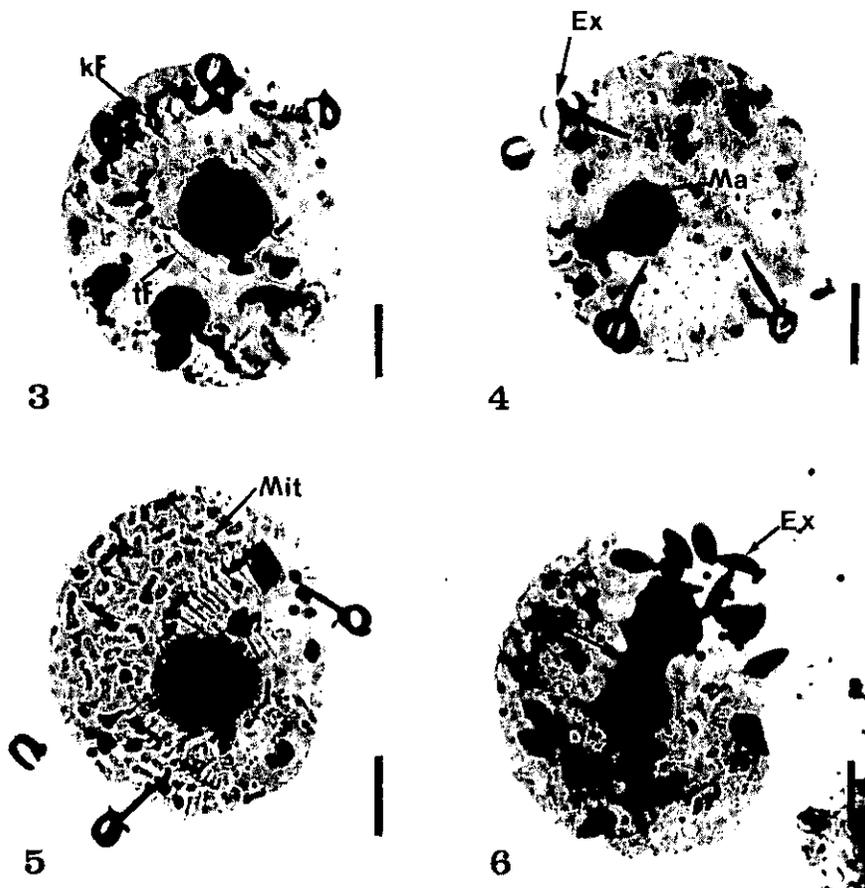
¹⁾ Población española, 1ª línea; todos los datos basados en células impregnadas con carbonato de plata. Población austríaca procedente de la plata depuradora situada en Siggerwiesen (Leitner & Foissner 1997), 2ª línea, Todos los datos basados en células impregnadas con protargol. Todas las medidas en μm . CV - coeficiente de variación en %, M - media, Max - máximo, Min - mínimo, n - número de especímenes investigados, SD - desviación estandar, X - media aritmética.

El aparato oral se localiza en una depresión en el tercio ventral posterior de la célula. La infraciliación bucal consiste en tres membranelas adorales y una membrana paroral. La primera y segunda membranela adoral están formadas por dos filas de cinetosomas, cada una con 6 ó 7 cinetosomas. La membrana adoral posterior también tiene dos filas de cinetosomas pero es de menor tamaño. La membrana paroral (10 μm) se sitúa a la derecha de la cavidad oral, comienza muy cerca y por encima de la primera membrana adoral y está compuesta por pares de cinetosomas. El cyrtos es invisible in vivo.

La infraciliación somática está constituida por 7 cinetias somáticas (K1-K7), tres cinetias preorales (pK1-pK3) y una corta cinetia-x (Figs. 1-5). La longitud de los cilios es de 8-10 μm , agrupados individualmente o en pares. Las cinetias somáticas 1-4, cinetias preoral y la cinetia-x se encuentran en el lado derecho de la célula. Las cinetia somática 1 (K1) está formada por 3 cuerpos basales individuales. Las cinetias somáticas K2-K4 no son continuas pudiéndose diferenciar dos partes, una anterior y otra posterior. La parte posterior de la cinetia 2 (K2) presenta 6-7 pares de cuerpos basales, mientras que la parte anterior presenta sólo 2 pares de cuerpos basales. La parte posterior de la cinetia 3 (K3) presenta de 11-13 pares de cinetosomas, mientras que la parte anterior presenta de 11-12 pares de cinetosomas. La parte posterior de la cinetia 4 (K4) sólo tiene 1 par de cuerpos basales, mientras que la parte anterior muestra de 6-7 pares de cuerpos basales. Los pares de cuerpos basales del lado derecho están asociados con una corta fibra cinetodésmica y una fibra transversa. Los pares de cuerpos basales de la parte anterior de las cinetias somáticas K2, K3 y K4 muestran una fibra transversa de 5-8 μm de largo, mientras que los pares de cuerpos basales de la parte posterior de estas cinetias (K3-K4) presentan una corta fibra transversa (1-3 μm). Las tres cinetias preorales se localizan por encima de la cavidad oral. La preoral 1 (pK1) presenta 3 cuerpos basales, la cinetia preoral 2 (pK2) presenta 4, y la cinetia preoral 3 (pK3) presenta 3-5 cinetosomas. La cinetia-x se localiza próxima al margen izquierdo de la célula en su parte posterior y está formada por 3 cinetosomas ciliados. Las cinetias somáticas 5, 6 y 7 (K5-K7) se localizan en el lado izquierdo de la célula (Figs. 2,4) y están formadas por cuerpos basales individuales. La cinetia somática 5 (K5) presenta 5-6 cuerpos basales, la cinetia 6 (K6) presenta de 3-4 y la K7 tiene 2-3 cuerpos basales (Figs. 2,4). La película y el endoplasma son incoloros. Las mitocondrias se localizan debajo de la película (Fig. 5). Los tricocistos son de forma de huso y se encuentran dispersos sobre toda la célula, cuando son expulsados presenta en su extremo



Figs. 1-2. *Microthorax pusillus* después de ser impregnado con carbonato de plata. **Fig.1.** Infraciliación del lado derecho. **Fig. 2.** Infraciliación del lado izquierdo. CP = Citopigio, CV = Vacuola contráctil, Ex = Extrusomas, K 1-7 = Cinetias somáticas, Ma = Macronúcleo, Mi = Micronúcleo, pM = membrana paroral, pK 1-3 = Cinetias preorales, x-K = Cinetia-x. Escala = 10 µm.



Figs. 3-6. *Microthorax pusillus* después de ser impregnado con carbonato de plata. **Fig. 3-4.** Infraciliación somática del lado derecho e izquierdo. **Fig. 5.** Mitocondrias del lado derecho. **Fig. 6.** En división. Ex = Extrusomas, kF = fibra cinetodésmica, tF = Fibra transversa, Mit = Mitocondrias. Escala = 10 µm.

anterior una especie de arpeo (Figs. 1-6). La vacuola contráctil se localiza en la parte superior derecha a la cavidad oral. El citopigio se localiza por debajo de la vacuola contráctil y es de tamaño muy similar a esta última. El aparato nuclear está formado por un macronúcleo esférico en posición central y un micronúcleo esférico adyacente al macronúcleo.

Notas ecológicas

Microthorax pusillus fué encontrado en el bentos del río Guadarrama. Las células se mueven en el medio líquido rotando sobre su eje longitudinal, pero también pueden reptar sobre las partículas de detritus. Se alimenta de bacterias.

Esta especie fue encontrada en asociación con otros ciliados tales como: *Tretrahymena* sp. *Dexiostoma campylum*, *Glaucoma scintillans*, *Paramecium caudatum*, *Chilodonella uncinata*, *Spirostomum minus*, *Uronema nigricans*, y *Cyclidium glaucoma*.

Discusión

El género *Microthorax* ha sido revisado sólomente por Kahl (1931) desde su descripción por Engelmann en 1862. La mayoría de las especies han sido descritas únicamente en vivo, y ésta es probablemente la razón por la que este género comprende tantas especies (Olmo, 1997). Aquí vamos a realizar una revisión de aquellas especies de *Microthorax* de las que disponemos datos tanto en vivo como de su infraciliación (Tabla 2).

La población española de *Microthorax pusillus* es muy similar a las poblaciones austríacas descritas por Foissner (1979) y recientemente por Leitner & Foissner (1997) (Tabla 2). Se han observado pequeñas diferencias en el tamaño de las células en vivo entre la población española y austríaca. Estas diferencias se pueden explicar si tenemos en cuenta que el tamaño en vivo de *M. pusillus* puede variar dependiendo de las condiciones ambientales (Leitner y Foissner, 1997). Las diferencias encontradas con respecto al tamaño de las células impregnadas y de los núcleos (macronúcleo y micronúcleo) son debidas a las diferentes técnicas de impregnación utilizadas, siendo las medidas obtenidas con el carbonato de plata mayores que las obtenidas con el protargol. Respecto a la infraciliación, las diferencias más acusadas son respecto al número de cinetosomas presentes en las

Tabla 2. Caracterización de seis especies del género *Microthorax*.

Carácter	<i>M. australis</i>	<i>M. leptopharyngiformis</i>	<i>M. transversus</i>	<i>M. simplex</i>	<i>M. simulans</i>	* <i>M. pusillus</i>
Célula, largo ¹⁾	20-25	30-40	30-40	30-40	25	19-50
Célula, ancho ¹⁾	10-15	20-25	15-20	20-25	15	10-45
Cinetias somáticas, nº del lado derecho	4	4	4	4	3	4
Cinetias somáticas, nº del lado izquierdo	3	3	3	3	3	3
Cinetia somática 1, nº de cuerpos basales	3	4-5	3	4-6	-	3-5
Cinetia somática 2, nº de cuerpos basales	9	18-26	14-20	17-22	7-8	12-18
Cinetia somática 3, nº de cuerpos basales	8	40-47	39-54	40-45	9	25-50
Cinetia somática 4, nº de cuerpos basales	11-13	11-15	20-24	31-38	13	14-20
Cinetia somática 5, nº de cuerpos basales	5	7-8	6	7-9	6	4-8
Cinetia somática 6, nº de cuerpos basales	4	5-6	3	4-6	7-8	3-5
Cinetia somática 7, nº de cuerpos basales	2	3	3	3	4	2-3
Cinetias preorales, número	3	3	3	3	3	3
Cinetia preoral 1, nº de cuerpos basales	2-3	3	3	3	4	3
Cinetia preoral 2, nº de cuerpos basales	4	4	4	3-5	8	4
Cinetia preoral 3, nº de cuerpos basales	4-5	4	5	3-5	8	3-5
Cinetia-x, nº de cuerpos basales	3	3	3	2-3	4	3-4

Datos de *Microthorax australis* de Foissner & O'Donoghue 1990; datos de *M. leptopharyngiformis*, *M. simplex*, *M. transversus* y *M. simulans* de Foissner 1985; *Microthorax pusillus* datos de Leitner & Foissner 1997 y de la población española. Datos basados en células impregnadas con protargol. * Datos basados en células impregnadas con carbonato de plata y con protargol. ¹⁾ Todos las medidas en vivo y en μm .

cinetias somáticas 2 y 3 (K2 y K3). En Foissner (1979) el número de cuerpos basales de la cinetia somática 2 (K2) es de 10-12, en Leitner y Foissner (1997) de 12-15 y el obtenido por nosotros de 16-18. En la cinetia somática 3 (K3) el número de cuerpos basales es de 28-32 en Foissner (1979), de 23-36 en Leitner y Foissner (1997) y de 46-50 el obtenido por nosotros. Estas diferencias pueden ser debidas también a las diferentes técnicas de impregnación utilizadas: en Foissner (1979) la técnica utilizada fue la del nitrato de plata seco, que proporciona unos resultados pobres y en la que es sumamente difícil diferenciar los cinetosomas. En la población austríaca descrita por Leitner y Foissner (1997), estos autores utilizaron el método del protargol, técnica que en muchas ocasiones tampoco da buenos resultados debido a que no provoca la pérdida de los cilios y, por tanto es difícil de apreciar el número real de cuerpos basales. Nosotros hemos utilizado el método del carbonato de plata, técnica que permite visualizar bien los cinetosomas e incluso las fibras asociadas a ellos.

Otras especies de *Microthorax* de las que se posee datos en vivo y de su infraciliación son: *M. transversus* (Foissner, 1985), *M. simulans* (Foissner, 1985), *M. leptopharyngiformis* (Foissner, 1985), *M. simplex* (Foissner, 1985) y *M. australis* (Foissner & O'Donoghue, 1990) (Tabla 2).

M. simulans se diferencia del resto de las especies de *Microthorax* anteriormente mencionadas porque presenta tres cinetias somáticas en su lado derecho en lugar de cuatro (Fig. 7). *M. simplex* y *M. leptopharyngiformis* presentan las cinetias somáticas 3 y 4 (K3 y K4) continuas (Figs. 8-9). Muy probablemente estas especies sean sinónimas, ya que la única diferencia en su infraciliación es el número de cinetosomas presentes en la cinetia somática 4, de 11-15 en *M. leptopharyngiformis* frente a los 31-38 en *M. simplex* (Tabla 2).

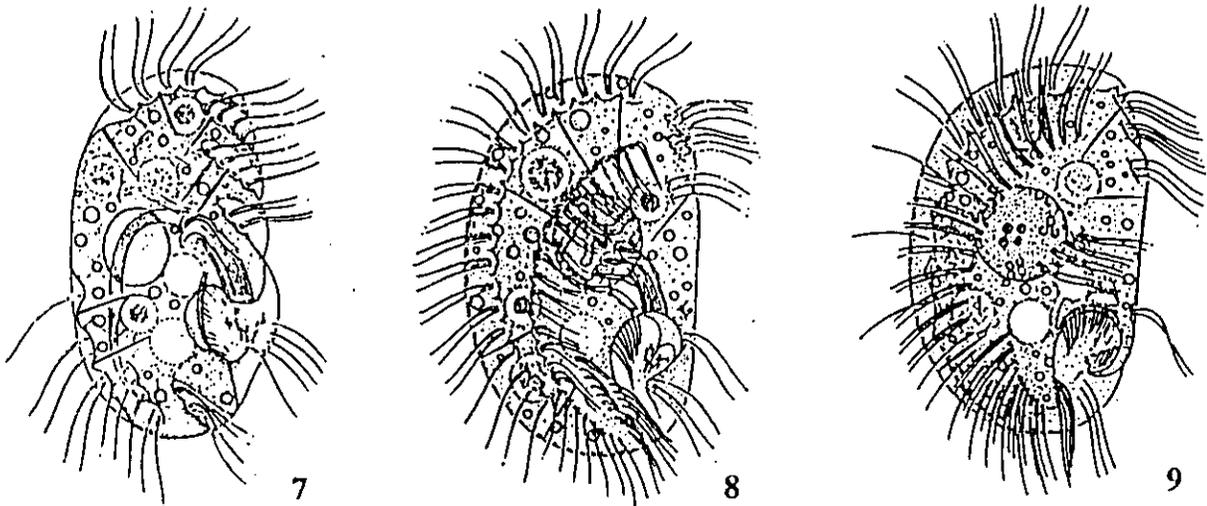
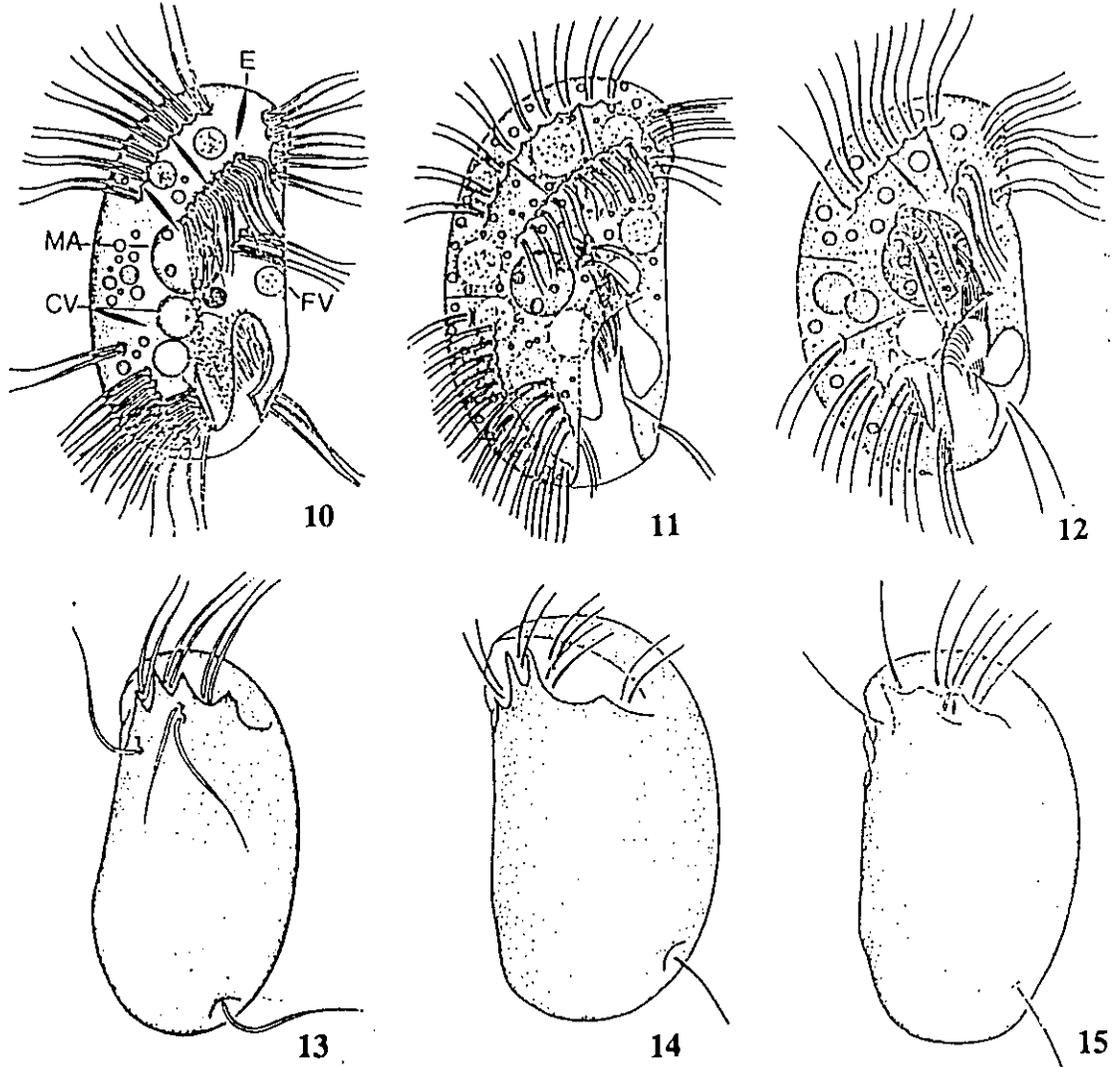


Fig. 7. *Microthorax simulans* en vivo, lado derecho. Fig. 8. *M. simplex* en vivo, lado derecho. Fig. 9. *Microthorax leptopharyngiformis* en vivo, lado derecho. Dibujos de Foissner (1985) y Foissner et al. (1994).

Por último, *M. australis*, *M. transversus* y *M. pusillus* son muy similares entre sí (Figs. 10-15), presentan las cinetias somáticas 3 y 4 (K3 y K4) interrumpidas en la mitad de la célula y su infraciliación difiere ligeramente en el número de cinetosomas de las cinetias somáticas de su lado derecho (Tabla 2). Leitner y Foissner (1997), sugieren que estas especies muy probablemente tengan el rango de subespecies. Nosotros pensamos que realmente son la misma especie y por tanto *M. australis* y *M. transversus* son sinónimos de *M. pusillus*.



Figs. 10-15. *Microthorax pusillus* y sus sinónimos: Fig. 10,13. *M. pusillus* en vivo. Fig. 10. Lado derecho. Fig. 13. Lado izquierdo. Fig. 11,14. Antes *M. transversus* en vivo. Fig. 11. Lado derecho. Fig. 14. Lado izquierdo. Fig. 12,15. Antes *M. australis* en vivo. Fig. 12. Lado derecho. Fig. 15. Lado izquierdo. Todos los dibujos en Leitner & Foissner (1997).

Conclusión

El número de especies del género *Microthorax* se reduce considerablemente cuando tenemos en cuenta las dificultades que surgen a la hora de interpretar los resultados obtenidos con los diferentes métodos de impregnación argéntica, y en el hecho de que algunas especies pueden variar sus características morfológicas dependiendo de las condiciones del medio.

CAPÍTULO 9

DESCRIPCIÓN DE UNA POBLACIÓN EUROPEA DE *Bryometopus hawaiiensis* FOISSNER, 1994.

El género *Bryometopus* Kahl, 1932 incluye 9 especies descritas por Kahl (1935) y Foissner (1993) que pueden distinguirse por varias características (Tabla 1). *Bryometopus hawaiiensis* ha sido recientemente descrito por Foissner (1994) y se diferencia de las otras especies de *Bryometopus* por la presencia de mucocistos bien patentes y por la característica infraciliación de la membrana paroral. A pesar de que Foissner considera esta especie como rara y probablemente endémica del Archipiélago de Hawai, nosotros hemos encontrado una población en España que puede ser reconocida como *B. hawaiiensis*.

El objetivo de este capítulo es describir la población europea de *B. hawaiiensis* y compararla con la población tipo de Hawai con el fin de determinar su naturaleza cosmopolita.

La población europea de *B. hawaiiensis* fue encontrada en muestras de musgos procedentes de las piedras presentes en lecho del río Guadarrama, en su tramo alto. En el laboratorio, las muestras de musgo fueron saturadas con agua destilada siguiendo el método de la placa Petri no inundada descrito por Foissner (1992). Los estudios morfológicos y de infraciliación están basados en observaciones en vivo y en impregnaciones con el método del carbonato de plata (Fernández-Galiano, 1994).

Morfología e infraciliación

Las células vivas de *B. hawaiiensis* tienen forma elipsoidal. Los principales datos morfométricos se muestran en la Tabla 2.

La infraciliación somática está formada por 25-30 cinetias de las cuales las situadas a la derecha de la cara ventral y las de la cara dorsal son las más largas, con 25 a 33 dicinéticas (Figs. 1, 2, 5, 6, 7). La cavidad bucal se sitúa en la parte anterior izquierda de la célula y está limitada en su lado izquierdo por una zona adoral de organelas (aO) constituida por 33-40 organelas, dispuestas de forma sigmoide. Cada organela está compuesta por tres cinetias: la superior es la más corta,

Morfología e infraciliación de *Bryometopus hawaiiensis*

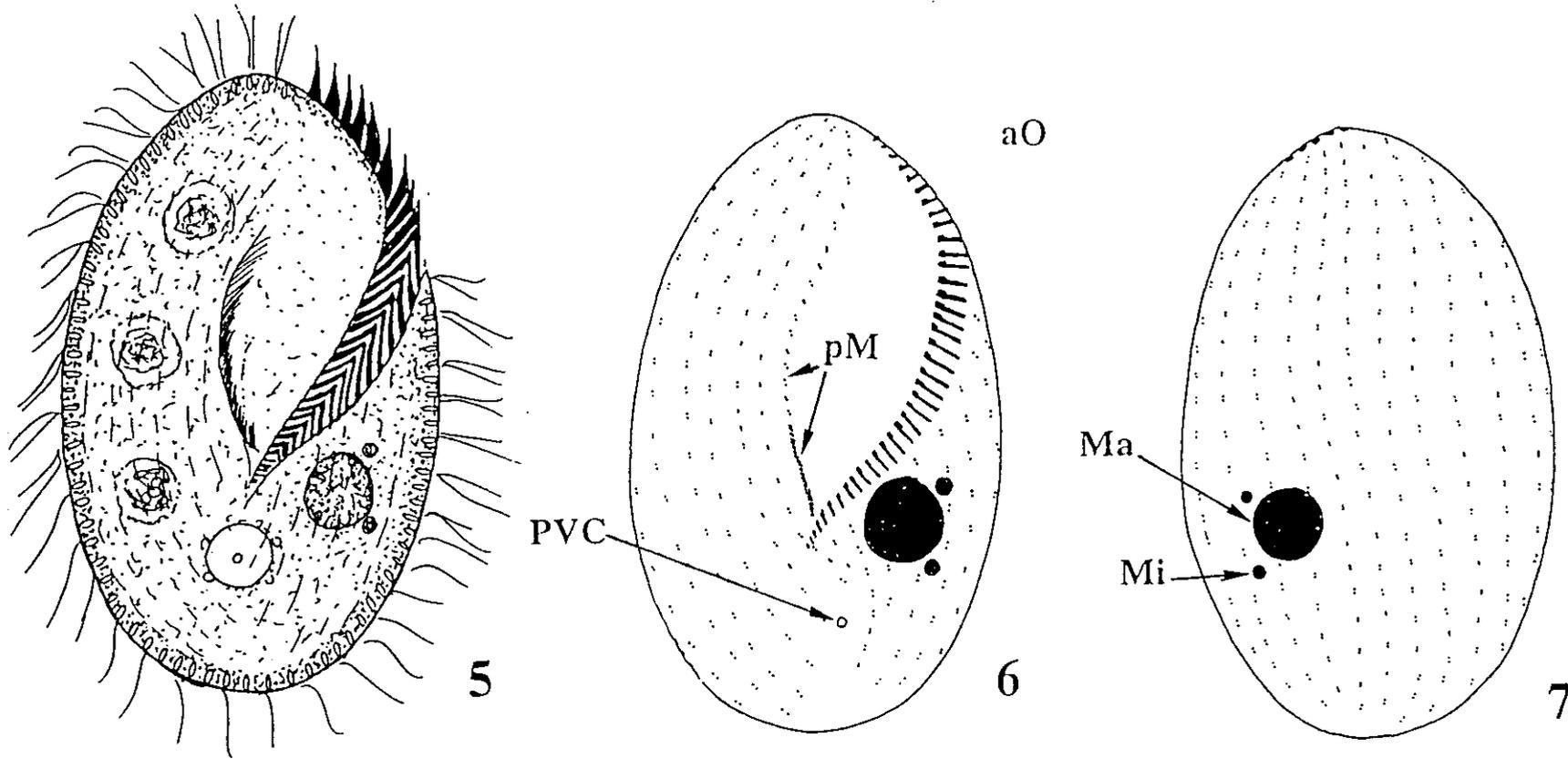


Fig. 5. Aspecto general in vivo. Fig.6. Infraciliación ventral. Fig.7. Infraciliación dorsal. aO= Organellas adorales, Ma= Macronúcleo, Mi= Micronúcleo, pM= Membrana paroral, PVC= Poro de la vacuola contráctil.

Tabla 1. Características diagnóstico de las especies de *Bryometopus*¹⁾

Especies	Forma	Tamaño ²⁾ (µm)		n	AO	mi
		Longitud	Anchura			
<i>B. atypicus</i> FOISSNER, 1980.	Ovoide	50-85	30-40	17-30	17-23	1
<i>B. balantoidioides</i> FOISSNER, 1993.	Reniforme	50-70	25-35	15-16	25-26	1
<i>B. chlorelligerus</i> FOISSNER, 1980.	Elíptico	75-95	-	40	25	2
<i>B. edaphonus</i> FOISSNER, 1980.	Elíptico	40-60	-	16-20	-	1
<i>B. hawaiiensis</i> FOISSNER, 1994.	Elíptico	50-70	35-45	25-30	31-42	1-4
<i>B. pseudochilodon</i> KAHL, 1932.	Variable	40-80	-	20-42	15-30	2-9
<i>B. sphagni</i> (PENARD, 1922.) KAHL, 1932.	Variable	77-130	-	40-65	40-54	1-4
<i>B. triquetrus</i> FOISSNER, 1993.	Triangular	45-55	25-35	16-20	16-27	1
<i>B. viridis</i> FOISSNER, 1980.	Ovoide	70-115	37-70	70-80	45-60	1

²⁾ Medidas in vivo. n - Número de cinetias somáticas, AO - Número de organelas adorales, mi - Número de micronúcleos.¹⁾ Datos de Foissner (1993, 1994).

Tabla 2. Caracterización morfológica de *Bryometopus hawaiiensis*. Población europea, 1ª línea; todos los datos basados en especímenes impregnados con carbonato de plata. Población tipo (Foissner, 1994), 2ª línea; datos del tamaño de la célula y macronúcleo basados en células impregnadas con protargol; los otros caracteres medidos en individuos impregnados con carbonato de plata. Todas las medidas en μm .

Carácter	x	M	SD	CV	Min	Max	n
Célula, largo	68.7	70.0	5.0	7.4	60	75	16
	51.6	52.0	4.4	8.5	45	63	21
Célula, ancho	37.7	38.0	2.7	7.3	30	42	16
	30.1	30.0	2.6	8.6	27	37	21
Macronúcleo, largo	21.6	21.5	2.1	9.6	18	26	16
	11.4	11.0	1.6	14.0	8	11	21
Macronúcleo, ancho	21.0	21.0	2.0	9.5	18	25	16
	9.6	9.0	1.3	13.4	8	11	21
Cinetias sómaticas, número	27.4	27.0	1.4	5.2	25	30	16
	27.3	27.5	1.9	7.1	25	30	10
Organellas adorales organelles, número	36.5	36.0	2.3	6.3	33	40	16
	35.1	35.0	2.9	8.3	31	42	11
Dicinétidas parorales, número	38.4	40.0	3.8	9.9	30	42	16
	29.2	28.8	3.5	11.8	24	36	11
Macronúcleos segmentos, número	1.0	1.0	0	0	1	1	16
	1.0	1.0	0	0	1	1	11
Micronúcleos, número	2.2	2.0	0.9	44.0	1	4	14
	1.0	1.0	0	0	1	1	11

CV - coeficiente de variación en %, M - mediana, Max - máximo, Min - mínimo, SD - desviación standard, n - tamaño de la muestra, x - media aritmética mean.

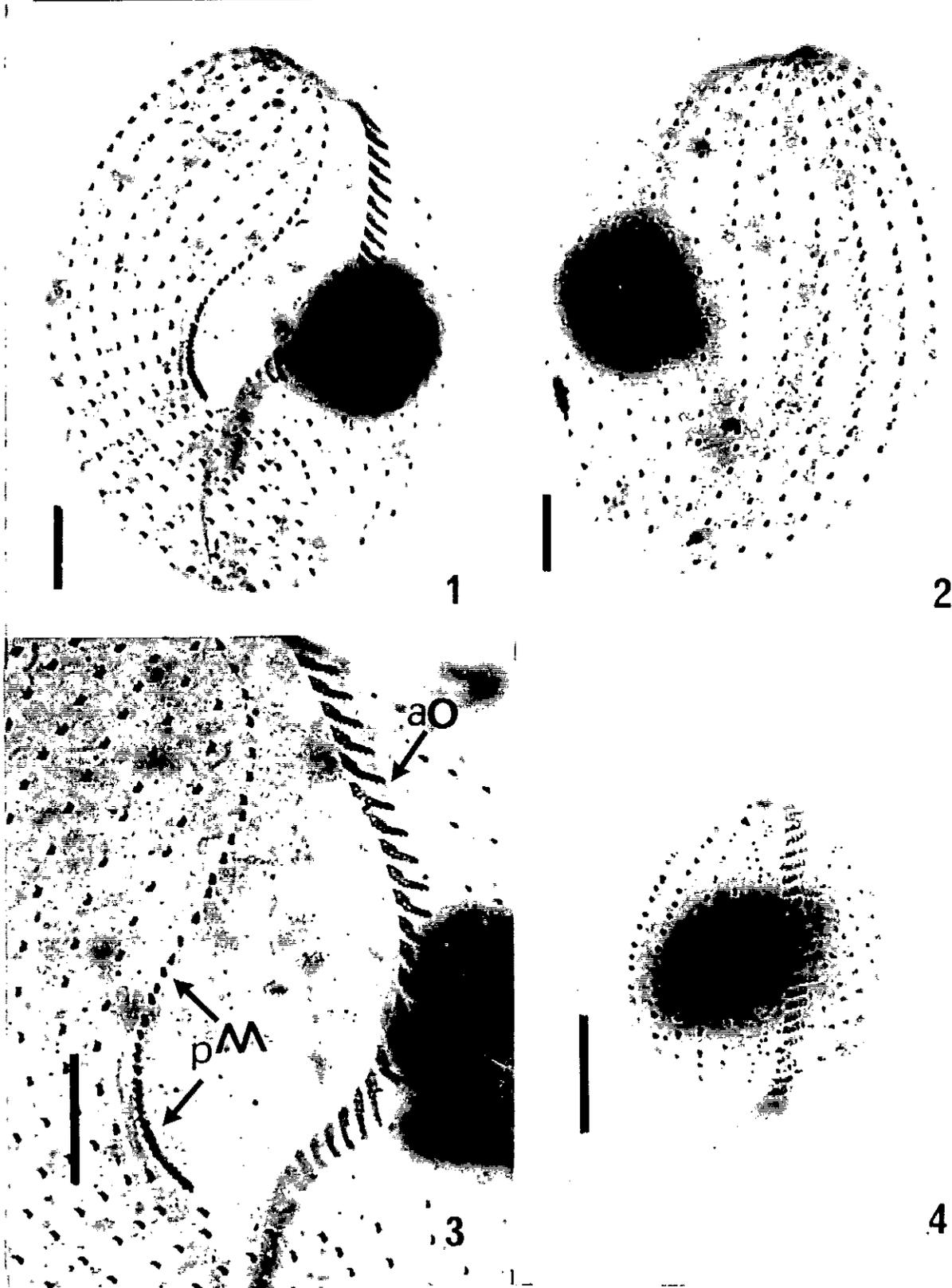
con 4-6 cuerpos basales, y las otras dos más largas con 8-10 cuerpos basales (Fig. 3, 6). La citofaringe es corta, de forma tubular y está invadida por unas 10 organelas adorales. La membrana paroral (pM) es muy larga, de forma sigmoidal, y constituida por aproximadamente 40 dicinétidas que van desde el polo anterior de la célula hacia la abertura oral. La organización de las cinétidas de la paroral es la característica más representativa en esta especie: la parte anterior está formada por 12-20 dicinétidas espaciadas (similares a las de las cinetias somáticas) mientras que las últimas 15-20 dicinétidas están muy juntas. La vacuola contráctil tiene un poro y se localiza en el tercio posterior de la célula, en la zona postoral. Ésta se encuentra rodeada por pequeñas vesículas colectoras, visibles durante la diástole de la misma. El citoplasma es incoloro y el córtex presenta unos conspicuos extrusomas. El aparato nuclear está formado por un macronúcleo esférico y por uno a cuatro (normalmente dos) micronúcleos, adyacentes al macronúcleo. La posición del macronúcleo es muy constante, en el lado izquierdo de la célula, en un área delimitada por la porción proximal de la zona adoral de organelas, el poro de la vacuola contráctil y el margen izquierdo de la célula.

Notas ecológicas

Las células se mueven rápidamente en medio líquido por rotación alrededor de su eje longitudinal, también pueden reptar sobre las partículas del suelo y de detritus. *Bryometopus hawaiiensis* se encontró en musgos, y se alimenta de bacterias y algas. Puede formar quistes de resistencia esféricos de 30 μm de diámetro. Dentro del quiste se produce la desorganización y reorganización de las estructuras bucales antes del desenquistamiento. El primordio de las organelas adorales se dispone paralelo y a la derecha de una cinetia con los cinetosomas espaciados que posteriormente formará la membrana paroral (Fig. 4). Como un típico habitante de un biotopo edáfico, esta especie fue encontrada en asociación con otros ciliados como *Phacodinium metchnikoffi*, *Epispathidium regium*, *Spathidium muscicola*, *Platyoprhya vorax* y *Kreyella minuta*.

Discusión

La población de *B. hawaiiensis* estudiada aquí fue primeramente descrita como una nueva especie, *B. muscicola* por Olmo y Téllez, 1995. Esto fue debido al



Figs. 1-4. *Bryometopus hawaiiensis* impregnado con carbonato de plata. 1,2. Infraciliación somática y oral de la superficie ventral y dorsal. 3. Detalle de la zona adoral de organelas y de la membrana paroral. 4. Quiste en estado de exquistamiento mostrando los primordios de las estructuras orales. aO = Zona adoral de organelas, pM = membrana paroral. Escala de barra = 10 μ m.

desconocimiento de la anterior descripción de *B. hawaiiensis* por Foissner (1994), cuya publicación apareció en una revista científica poco común y, por tanto no comprobada ordinariamente en nuestros barridos bibliográficos para taxonomía de ciliados. La infraciliación de la membrana paroral y su disposición es la característica de diagnóstico más importante en *B. hawaiiensis*. Como ambas poblaciones de ciliados son muy similares y presentan esta misma característica, la población aquí descrita es, por tanto, *B. hawaiiensis* Foissner, 1994.

La población aquí estudiada difiere de la especie tipo en el tamaño de las células; las células son más largas (60-75 μm vs. 45-63 μm) y más anchas (30-42 μm vs. 27-37 μm). El macronúcleo es también más largo, su dimensión es de 21 μm en lugar de 11 μm . Sin embargo, estas diferencias obtenidas en las medidas pueden ser debidas a que los especímenes impregnados con el carbonato de plata sean más alargados y aplanados que aquellos impregnados con protargol. El número de dicinétidas en las cinetias dorsales es también una característica importante: 25-33 en la población española frente a 12-19 en la población de Hawai. El número de micronúcleos es asimismo una característica diagnóstico en la población europea, variando su número entre 1-4, mientras que la especie tipo sólo presenta un micronúcleo.

Foissner (1994) considera que *B. hawaiiensis* debía ser una especie rara, ya que él no la había encontrado antes, en las aproximadamente 1000 muestras de suelo y musgo recogidas alrededor del mundo. Por tanto, asumió que esta especie probablemente fuera endémica del Archipiélago de Hawai. Sin embargo, considerando nuestro hallazgo, esta especie puede considerarse como cosmopolita, a pesar de que la población europea presenta algunas ligeras diferencias morfológicas.

Foissner (1994) considera que *B. hawaiiensis* es una especie limnética o del suelo o musgo. La población española fue encontrada en musgos. Por tanto, esta especie probablemente sea un verdadero habitante del musgo si consideramos que siempre aparecía asociada con otras especies muscícolas como *Phacodinium metchnikoffi*.

Conclusión

Los endemismos son raros o muy probablemente no existan como lo demuestra la población europea de *Bryometopus hawaiiensis*.

CAPÍTULO 10

COMPARACIÓN DE DIVERSIDADES LOCALES: PRIEST POT Y EL RÍO GUADARRAMA.

La diversidad de los protozoos ciliados de diferentes hábitats y lugares del mundo ha sido estudiada por varios autores, sobre todo en los últimos años. Entre ellos podemos destacar los trabajos realizados por Dragesco y Dragesco-Kernéis (1986) en el África tropical, los de Foissner (1987) en el suelo, los de Grolière (1975) en las turberas, los de Wenzel (1953) en los musgos, los de Wilbert (1995) en los lagos salinos, los de Fenchel *et al.* (1995) en un fiordo de Dinamarca, los de Finlay *et al.* (1993) en el sedimento del río Duratón, los de Sola *et al.* (1996), Gracia *et al.* (1989) y Gracia e Igual (1987) en ríos españoles, los de Madoni (1990) en el lago Kinneret en Israel, los de López-Ochoterena (1966) en el lago Chapultepec de México, los de Smith (1978) y Foissner (1996) en la Antártida o los de Foissner y O'Donoghue (1990) en Australia.

Sin embargo, son escasos los estudios comparativos respecto a la diversidad de especies presentes en los diferentes hábitats.

En este capítulo se pretende comparar la diversidad presente en los musgos de dos áreas locales ampliamente separadas como son el río Guadarrama en España y la laguna denominada Priest Pot en el Reino Unido. Además, se compara la diversidad de los protozoos ciliados de diferentes zonas del mundo con el fin de determinar la naturaleza cosmopolita de los protozoos ciliados y sus consecuencias en su distribución global.

Las características de los puntos muestreados en el río Guadarrama se han mencionado en el capítulo de material y métodos.

Priest Pot es un pequeño lago situado en el Distrito de los Lagos en Inglaterra, cuyas coordenadas geográficas son 54° 22' N, 2° 59' W, su altitud de 63 m y su superficie de una hectárea. Las muestras de musgos fueron recogidas en los márgenes del lago y procedían de los tocones y ramas de los árboles o propiamente del suelo.

La identificación de las especies se realizó en vivo y utilizando las diferentes técnicas de impregnación argénticas mencionadas en el capítulo de Material y Métodos.

Comparando diversidades

Las especies identificadas en los musgos del río Guadarrama y de Priest Pot se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Especies identificadas en los musgos del río Guadarrama y de Priest Pot (Inglaterra).

ESPECIE	GUADARRAMA	PRIEST POT
<i>Aspidisca cicada</i> (O.F. MÜLLER, 1786) CLAPARÈDE & LACHMANN, 1858.	+	-
<i>Aspidisca lynceus</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1830.	+	+
<i>Aspidisca turrata</i> (EHRENBERG, 1831) CLAPARÈDE & LACHMANN, 1858	-	+
<i>Blepharisma hyalinum</i> PERTY, 1849	+	+
<i>Blepharisma lateritium</i> (EHRENBERG, 1831) STEIN, 1859	+	-
<i>Blepharisma musculus</i>	-	+
<i>Blepharisma steini</i>	-	+
<i>Blepharisma undulans</i> STEIN, 1867	+	-
<i>Bresslaua vorax</i> KAHL, 1931	+	-
<i>Bryometopus atypicus</i> FOISSNER, 1980	+	-
<i>Bryometopus hawaiiensis</i> FOISSNER, 1994	+	-
<i>Bryometopus pseudochilodon</i> KAHL, 1932	+	+
<i>Bryometopus sphagni</i> (PERNARD, 1922) KAHL, 1932	+	+
<i>Bryophyllum penardi</i>	-	+
<i>Bryophyllum tegularum</i> KAHL, 1931	+	-
<i>Coleps hirtus</i> (O. F. MÜLLER, 1786) NITZSCH, 1827	+	+
<i>Colpoda aspera</i> KAHL, 1926	+	+
<i>Colpoda cucullus</i> (O. F. MÜLLER, 1773) GMELIN, 1790	+	+
<i>Colpoda inflata</i> (STOKES, 1884) KAHL, 1931	+	+
<i>Colpoda maupasi</i> ENRIQUES, 1908	+	-
<i>Colpoda steiini</i> MAUPAS, 1883	+	+
<i>Cyclidium glaucoma</i> O.F. MÜLLER, 1773	+	+

<i>Cyrtohymena</i> sp.	+	-
<i>Cyrtolophosis enlogata</i> (SCHEWIAKOFF, 1892) KAHL, 1931	+	-
<i>Cyrtolophosis mucicola</i> STOKES, 1885	+	+
<i>Depranomonas revoluta</i> PENARD, 1922	+	+
<i>Epispathidium regium</i> FOISSNER, 1984	+	-
<i>Euplotes patella</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1831	+	-
<i>Euplotes</i> sp1	+	-
<i>Euplotes</i> sp2	-	+
<i>Frontonia depressa</i> (STOKES, 1886) KAHL, 1931	+	+
<i>Furgasonia trichocystis</i> (STOKES, 1894) FOISSNER, 1989	+	+
<i>Gastronauta membranaceus</i> BUETSCHLI, 1889	+	-
<i>Gonostomum strenua</i> ENGELMAN, 1862	+	-
<i>Grossglockeneria acuta</i> FOISSNER, 1980	+	-
<i>Histiculus muscorum</i> (KAHL, 1932) CORLISS, 1960	+	+
<i>Holosticha monilata</i> KAHL, 1928	+	+
<i>Holosticha multistilata</i> KAHL, 1928	+	-
<i>Homalogastra setosa</i> KAHL, 1926	+	-
<i>Keronopsis</i> sp.	+	-
<i>Kreyella minuta</i> FOISSNER, 1979	+	-
<i>Lembadion lucens</i> (MASKELL, 1887) KAHL, 1931	-	+
<i>Leptopharynx costatus</i> MERMORD, 1914	+	+
<i>Metopus hasei</i> SODHEIM, 1929	+	-
<i>Nassula picta</i> GREEFF, 1888	+	-
<i>Oxytricha hymenostomata</i> STOKES, 1887	+	-
<i>Oxytricha</i> sp.	+	-
<i>Phacodinium metchnikoffi</i> CERTES, 1891	+	+
<i>Platyophrya vorax</i> KAHL, 1926	+	+
<i>Rhabdostyla</i> sp.	+	-
<i>Sathrophilus antarcticus</i> THOMPSON, 1972	+	-
<i>Sathrophilus muscorum</i> (KAHL, 1931) CORLISS, 1960	+	+
<i>Spathidium amphoriforme</i>	-	+
<i>Spathidium lionotiforme</i>	-	+

<i>Spathidium muscicola</i> KAHL, 1930	+	-
<i>Spathidium</i> sp.	+	-
<i>Steinia candens</i> KAHL, 1932	+	-
<i>Steinia platystoma</i> (EHRENBERG-STEIN, 1859)	-	+
<i>Stylonychia pustulata</i> (O.F. MÜLLER, 1773) EHRENBERG, 1835	+	+
<i>Tetrahymena rostrata</i> (KAHL, 1926) CORLISS, 1952	+	-
<i>Trachelius ovum</i> (EHRENBERG, 1831) EHRENBERG, 1838	-	+
<i>Uroleptus caudatus</i> (STOKES, 1886) KAHL, 1932	+	-
<i>Uroleptus lacteus</i> (KAHL, 1932) BORROR, 1972	+	+
<i>Vorticella infusionum</i> DUJARDIN, 1841	+	-
<i>Woodruffides terricola</i> FOISSNER, 1987	+	-

Si comparamos las especies identificadas en los musgos del río Guadarrama y Priest Pot, el 70 % de las especies son las mismas en ambos sistemas. Sin embargo el número de especies identificadas en Priest Pot ha sido de 32, mientras que en el río Guadarrama ha sido de 55. Estas diferencias se deben fundamentalmente al tiempo de muestreo y al número de muestras analizadas, un mes y 6 muestras en Priest Pot frente a tres años y más de 30 muestras en el río Guadarrama. Esto nos indica claramente que dependiendo de los esfuerzos realizados podemos identificar más o menos especies diferentes. Ésta puede ser una de las razones por las que muchas especies sean todavía consideradas como endémicas.

Además estos resultados nos indican la naturaleza cosmopolita de los protozoos ciliados ya que hemos analizado dos hábitats muy similares en diferentes lugares del mundo y se han identificado las mismas especies.

Si por otra parte comparamos el número de especies nuevas encontradas por diferentes autores que han estudiado recientemente la diversidad de especies en diferentes lugares del mundo, obtenemos los resultados de la Tabla 2.

Aproximadamente entre un 3 % y un 10 % de especies son nuevas, aunque si consideramos el concepto de morfoespecie este valor se acerca más al 3%. La única excepción la encontramos en Esteban *et al.* (1993), la cual se puede explicar si tenemos en cuenta que era un hábitat investigado por primera vez y que presentaba unas características químicas muy particulares (Finlay *et al.* 1991).

Estos resultados nos indican nuevamente que los protozoos ciliados son

cosmopolitas, los endemismos son improbables y es muy difícil encontrar especies nuevas en hábitats comunes.

Tabla 2. Ejemplos de recientes estudios sistemáticos sobre la diversidad de especies de protozoos ciliados en diferentes partes del mundo.

Fuente	Nº de especies identificadas	Nº de especies nuevas	Porcentaje de especies nuevas
Dragesco & Dragesco-Kernéis, 1986 (África tropical)	267	31	12
Gracia <i>et al.</i> , 1989 (Río Llobregat)	105	29*	27
Madoni, 1990 (Lago Kinneret, Israel)	36	6*	16
Foissner <i>et al.</i> , 1992 (Varios substratos en un río de Alemania)	209	18*	9
Finlay <i>et al.</i> , 1993 (Sedimento, río Duratón)	65	8	12
Esteban <i>et al.</i> , 1993 (Anaerobio , laguna Arcas-2, Cuenca)	14	7	50
Fenchel <i>et al.</i> , 1995 (Columna de agua en un fiordo de Dinamarca)	37	1	3
Foissner, 1995 (Suelo de selva en Costa Rica)	80	7	9
Wilbert, 1995 (Lagos salados de Canada y Egipto)	96	4	4
Sola <i>et al.</i> , 1996 (Río Henares)	67	1 + 8*	13
Foissner, 1996 (Suelo y musgos de la Antártida)	64	5 + 5*	15
Foissner, 1997 (Cuatro ríos de Alemania)	156	1 + 2	2
Especies identificadas en Priest Pot	248	1	0.01
Especies identificadas en el río Guadarrama	192	1 + 22*	12

* Especies que no han sido identificadas a nivel de especie.

Conclusión

Los protozoos ciliados son cosmopolitas: iguales hábitats en diferentes lugares del mundo están ocupados por las mismas especies. Encontrar nuevas especies en hábitats ya estudiados es difícil, y por tanto, los endemismos son raros.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

- 1.- Los protozoos ciliados presentan una distribución cosmopolita, donde hábitats similares están ocupados por las mismas especies.
- 2.- Los endemismos en los protozoos ciliados son raros o muy probablemente no existan.
- 3.- La diversidad de ciliados de vida libre es menor de lo que en principio puede parecer o de lo que realmente se pensaba.
- 4.- Se han generado un gran número de sinónimos debido a la falta de revisiones bibliográficas, a interpretaciones subjetivas de los datos y a las someras descripciones de las especies. El estudio detallado de la morfología y morfogénesis empleando diversas técnicas microscópicas muestra que, efectivamente, el número de sinonimias en la taxonomía de ciliados es muy grande.
- 5.- Todavía es posible identificar especies nuevas de ciliados, incluso en hábitats comúnmente estudiados. En éstos, las especies nuevas que quedan por descubrir son, seguramente, de tamaño celular muy pequeño lo que les hace pasar fácilmente desapercibidas con microscopía óptica.
- 6.- El concepto de morfoespecie es un concepto válido y funcional para los protozoos ciliados.
- 7.- Los datos morfogenéticos nos permiten diferenciar especies morfológicamente muy similares.

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

Augustin H., Foissner W. y Adam H. 1984. An improved pyridinated silver carbonate method which needs few specimens and yields permanent slides of impregnated ciliates (Protozoa, Ciliophora). *Mikroskopie* (Wien). **41**: 134-137.

Berger H. y Foissner W. 1987. Morphology and biometry of some soil hypotrichs (Protozoa: Ciliophora). *Zool. Jb. Syst.* **114**: 193-239.

Berger H. y Foissner W. 1997. Cladistic Relationships and Generic Characterization of Oxytichid Hypotrichs (Protozoa, Ciliophora). *Arch. Protistenkd.* **148**: 125-155.

Borror A.C. 1972. Revision of the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa). *J. Protozool.* **19**: 1-23.

Borror A.C. 1979. Redefinition of the Urostylidae (Ciliophora, Hypotrichida) on the basis of morphogenetic characters. *J. Protozool.* **26**: 544-550.

Borror A.C. y Wicklow B.J. 1982. Non-homology of median rows in hypotrich with only three longitudinal rows of cirri. *J. Protozool.* **29**: 285A.

Borror A.C. y Wicklow B.J. 1983. The suborder *Urostylina* Jankowski (Ciliophora, Hypotrichida): morphology, systematics and identification of species. *Acta Protozool.* **22**: 97-126.

Buitkamp U. 1977. Die Ciliatengana der Savanne van Lamto (Elfenbein Küste). *Acta Protozool.* **16**: 249-276.

Chatton E. y Lowff A. 1930. Imprégnation, par diffusion argentique, de l'infaciliature des ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* **104**: 834-836.

Chatton E. y Lowff A. 1936. Techniques pour l'étude des protozoaires, spécialement de leurs structures superficielles (cinétome et argyrome). *Bull. Soc. fr. Microsc.* **5**: 25-39

Corliss J.O. 1960. The problem of homonyms among generic names of Ciliated Protozoa, with proposal of several new names. *J. Protozool.* **7**: 269-278.

Corliss J.O. 1979. *The ciliated Protozoa: characterization, classification and guide to the literature.* 2nd ed. Oxford, Pergamon Press, New York.

Curds C. R. 1982. *British and Other Freshwater Ciliated Protozoa. Part 1. Ciliophora: Kinetofragminophora.* London, Cambridge, University Press.

Curds C. R. 1985. A revision of the Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora). 1. *Acineta* and its morphological relatives. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **48**: 175-129.

- Curds C. R., Gates, M. A. y Roberts, D. McL. 1983.** *British and Other Freshwater Ciliated Protozoa. Part 2. Ciliophora: Oligohymenophora and Polyhymenophora.* Cambridge, Cambridge, University Press.
- Czapik A. 1968a.** La morphologie de *Uronema elegans* Maupas et de *Uronema parva* n. sp. *Acta protozool.* 5: 225-228.
- Czapik A. 1968b.** La famille Tetrahymenidae et son importance dans la systématique et l'évolution des ciliés. *Acta Protozool.* 5: 315-357.
- Darbyshire J. F. 1975.** Soil protozoa animalcules of the subterranean microenvironment. En "*Soil Microbiology*", Walker N. (ed), Butterworths, London and Boston, 147-163.
- Dogiel V. A. 1965.** *General Protozoology.* Clarendon Press, Oxford.
- Dragesco A., Dragesco J., Coste F., Gasc C., Romestand B., Raymond J.C. y Bouix G. 1995.** *Philasterides dicentrarchi*, n. sp., (Ciliophora, Scuticociliatida), a Histophagous Opportunistic Parasite of *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758), a Reared marine Fish. *Europ. J. Protistol.* 31: 327-340.
- Dragesco J. y Dragesco-Kernéis A. 1986.** *Ciliés Libres de l'Afrique Intertropicales.* Paris, ORSTOM.
- Dragesco J. y Dragesco-Kernéis A. 1991.** Free-living ciliates from the coastal area of Lake Tanganyika (Africa). *Europ. J. Protistol.* 26: 216-235.
- Dragesco J. y Grolière C. A. 1969.** Le cilie *Sathrophilus vernalis* n. sp. (Holotricha Hymenostomata). *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse.* 4: 281-290.
- Eigner P. 1994.** Divisional Morphogenesis and Reorganization in *Eschaneustyla brachytona* Stokes, 1886 and Revision of the Bakuellinae (Ciliophora, Hypotrichida). *Europ. J. Protistol.* 30: 462-475.
- Eigner P. y Foissner W. 1992.** Divisional Morphogenesis in *Bakuella pampinaria* nov. spec. and Reevaluation of the Classification of the Urostylids (Ciliophora, Hypotrichida). *Europ. J. Protistol.* 28: 460-470.
- Eigner P. y Foissner W. 1994.** Divisional Morphogenesis in *Amphisiellides illuvialis* n. sp., *Paramphisiella caudata* (Hemberger) and *Hemiamphisiella terricola* Foissner, and Redefinition of the Amphisiellidae (Ciliophora, Hypotrichida). *J. Euk. Microbiol.* 41: 243-261.
- Esteban G., Finlay B.J. y Embley T.M. 1993.** New species double the diversity of anaerobic ciliates in a Spanish lake. *FEMS Microbiol. Lett.* 109: 93-100.
- Esteban G., Fenchel T. y Finlay B.J. 1995.** Diversity of free-living morphospecies in the ciliate genus *Metopus*. *Arch. Protistenkd.* 14: 137-164.

- Esteban G., Guhl B.E., Clarke K.J., Embley T.M. y Finlay B.J. 1993.** *Cyclidium porcatum* n. sp.: a free-living anaerobic Scuticociliate containing a stable complex of hydrogenosomes, Eubacteria and Archaeobacteria. *Europ. J. Protistol.* **29**: 262-270.
- Esteban G. y Olmo J.L. 1997.** *Cristigera pleuronemoides* Roux, 1091: a Cosmopolitan ciliate that Embraces at least Three Nominal Species. *Europ. J. Protistol.* **33**: (en prensa).
- Fenchel T. 1987.** *Ecology of protozoa. The biology of free-living phagotrophic protists.* Science Tech Publishers, Madison, Wisconsin.
- Fenchel T. 1993.** There are more small than large species?. *Oikos.* **8**: 375-378.
- Fenchel T., Bernard C., Esteban G., Finlay B.J., Hansen J.H. y Iversen N. 1995.** Microbial diversity and activity in a Danish fjord with anoxic deep water. *Ophelia*, **43**: 45-100.
- Fenchel T. y Finlay B.J. 1991.** The biology of free-living anaerobic ciliates. *Europ. J. Protistol.* **26**: 201-215.
- Fernández-Galiano D. 1966.** Algunas modificaciones y nuevas precisiones sobre el método de impregnación en masa de los ciliados por el carbonato de plata. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.).* **64**: 95-98.
- Fernández-Galiano D. 1976.** Silver impregnation of ciliated protozoa; procedure yielding good results with the pyridinated silver carbonate method. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **95**: 375-378.
- Fernández-Galiano D. 1994.** The ammoniacal silver carbonate method as a general procedure in the study of protozoa from sewage (and other) waters. *Wat. Res.* **28**: 495-496.
- Finlay B.J. 1997.** The diversity and ecological role of protozoa in fresh water. En "*The microbiological quality of water*". Freshwater Biological Association Special Publications. Ed, D.W. Sutcliffe. 108-125.
- Finlay B.J. y Berninger U.G. 1984.** Coexistence of congeneric ciliates (Karyorelictida: *Loxodes*) in relation to food resources in two freshwater lake. *J. An. Ecol.* **53**: 929-943.
- Finlay B.J., Clarke, K.J. Vicente E. y Miracle, M.R. 1991.** Anaerobic ciliates from a sulphide-rich solution lake in Spain. *Europ. J. Protistol.* **27**: 148-159.
- Finlay B.J., Corliss J.O., Esteban G. y Fenchel T. 1996a.** Biodiversity at the microbial level: the number of free-living ciliates in the biosphere. *Quart. Rev. Biol.* **71**: 221-237.
- Finlay B.J., Esteban G. y Fenchel T. 1996b.** Global diversity and body size. *Nature.* **383**: 132-133.
- Finlay B. J., Rogerson A. y Cowling A.J. 1988.** *A beginner's guide to the Collection, Isolation, Cultivation and Identification of Freshwater Protozoa.* Freshwater Biological Association, Ambleside, 1-77.

- Finlay B. J., Téllez C, y Esteban G. 1993.** Diversity of free-living ciliates in a Spanish stream in winter. *J. Gen. Microbiol.* **139**: 2855-2863.
- Foissner W. 1979.** Taxonomische Studien über die Ciliaten des Großglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). Familien Microthoracidae, Chilodonellidae und Furgasoniidae. *Sber. Akad. Wiss. Wien.* **188**: 27-43.
- Foissner W. 1982.** Ökologie und Taxonomie der Hypotrichida (Protozoa: Ciliophora) einiger österreichischer Böden. *Arch. Protistenk.* **126**: 19-143.
- Foissner W. 1985.** Morphologie und Infraciliatur der Genera *Microthorax* und *Stammeridium* und Klassifikation der Microthoracina JANKOWSKI 1967 (Protozoa: Ciliophora). *Zool. Anz.* **214**: 33-53.
- Foissner W. 1987.** Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progr. Protistol.* **2**: 69-212.
- Foissner W. 1988.** Gemeinsame Arten in der terricolen Ciliatenfauna (Protozoa: Ciliophora) von Australien und Afrika. *Stapfia, Linz*, **17**: 85-133.
- Foissner W. 1991.** Basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa. *Europ. J. Protistol.* **27**: 313-330.
- Foissner W. 1992.** Estimating the species richness of soil protozoa using the "non-flooded petri dish method". En: "*Protocols in Protozoology*" (Eds. J.J. Lee & A.T. Soldo). Society of Protozoologists, Allen Press, Lawrence, Kansas. B-10.1 a B-10.2.
- Foissner W. 1993.** *Colpodea (Ciliophora)*. G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York.
- Foissner W. 1994.** *Bryometopus hawaiiensis* sp. n., a new colpodid ciliate from a terrestrial biotope of the Hawaiian Archipelago. *Annls. Naturhist. Mus. Wien.* **96B**: 19-27.
- Foissner W. 1995.** Tropical protozoan diversity: 80 ciliates species (Protozoa, Ciliophora) in a soil samples from a tropical dry forest of Costa Rica, with descriptions of four new genera and seven new species. *Arch. Protistenkd.* **145**: 37-79.
- Foissner W. 1996.** Faunistics, Taxonomy and Ecology of Moss and Soil Ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Antarctica, with Description of New Species, Including *Pleuroplitoides smithi* gen.n., sp.n. *Acta Protozool.* **35**: 95-123.
- Foissner W. 1997.** Faunistic and Taxonomic Studies on ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Clean Rivers in Bavaria (Germany), with Descriptions of New Species and Ecological Notes. *Limnol.* **27**: 179-238.
- Foissner W. y Adam H. 1983.** Morphologie und Morphogenese des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera* sp. n. (Ciliophora, Oxytrichidae). *Zool. Scr.* **12**: 1-11.

- Foissner W., Adam H. y Foissner I. 1982. Morphologie, Infraciliatur und Silberliniensystem einiger wenig bekannter Scuticociliatida (Protozoa, Ciliophora). *Zool. Jb. Syst.* 109: 443-468.
- Foissner W., Blatterer H, Berger H. y Kohmann F. 1991. *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band I: Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichia, Colpoda*. Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft 1/91: 1-478.
- Foissner W., Berger H. y Kohmann F. 1992. *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band II: Peritichia, Heterotrichida, Odontostomatida*. Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft 1/92: 1-502.
- Foissner W., Berger H. y Kohmann F. 1994. *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band III: Hymenostomata, protomatida, Nassulida*. Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft 1/94: 1-548.
- Foissner W., Berger H., Blatterer H. y Kohmann F. 1995. *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band IV: Gymnostomatea, Loxodes, Suctoria*. Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft 1/95: 1-540.
- Foissner W. y O'Donoghue P.J. 1990. Morphology and infraciliature of some freshwater ciliates (Protozoa; Ciliophora) from Western and South Australia. *Invert. Taxon.* 3: 661-696.
- Foissner W., Unterweger A. y Henschel T. 1992. Comparasion of direct stream bed and artificial substrate sampling of ciliates (Protozoa, Ciliophora) in a mesosaprobic river. *Limnol.* 22: 97-104.
- Gelei G. 1940. *Cinetochilum* und sei Neuronemensystem. *Arch. Protistenk.* 94: 57-79.
- Gellért J. 1956. Ciliaten des sich unter dem Moosrasen auf Felsen gebildeten Humus. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* 6: 337-359.
- Giese A.C. 1973. *Blepharisma*. Stanford University Press, Stanford.
- Gracia M. P., Castellon C., Igual J. y Sunyer R. 1989. Ciliated Protozoan communities in a fluvial ecosystem. *Hidrobiol.* 183: 11-31.
- Gracia M. P. y Igual J. 1987. Estudio faunístico ecológico de los protozoos ciliados del río Llobregat (España). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)* 83: 113-127.
- Grolière C. A. 1975. Étude de quelques ciliés hyménostomes des eaux acides de la region de Besse-en-Chandesse. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse.* 9: 79-109.
- Grolière C. A. y Njiné T. 1973. Étude comparée de la dynamique des populations de Ciliés dans différents biotopes d'une mare de forêt pendant une année. *Protistologica.* 9: 5-16.

Hemberger H. 1982. *Revision der Ordnung Hypotrichida STEIN (Ciliophora, Protozoa) an Hand von Protargolpräparaten und Morphogenesedarstellungen.* Diss. Univ. Bonn.

Hemberger H. 1985. Neue Gattungen und Arten hypotricher Ciliaten. *Arch. Protistenk.* **130**: 397-417.

Jankowski A. W. 1964. Morphology and evolution of ciliophora. III. Diagnoses and phylogenesis of 53 sapropelebiotics, mainly of the order Heterotrichida. *Arch. Protistenk.* **107**: 185-294.

Jones A. R. 1974. *The ciliates.* Hutchinson & Co LTD. London. 1-207.

Kahl A. 1930-1935. *Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinnidae.* In: Dahl, F. (ed), *Die Tierwelt Deutschlands*, G. Fischer, Jena.

Klein B. M. 1928. Die Silberliniensysteme der Cilliaten. Weitere Resultate. *Arch. Protistenk.* **62**: 177-260.

Klein B. M. 1958. The "dry" silver method and its proper use. *J. Protozool.* **5**: 99-103.

Kudo R. 1966. *Protozoology.* Ed. Charles C. Thomas, Springfield, Illinois. 1-1174.

Leitner A.R. y Foissner W. 1997. Morphology and infraciliature of *Microthorax pusillus* ENGELMANN 1862 and *Spathidium deforme* KAHL 1928, two ciliates (Protozoa, Ciliophora) from activated sludge. *Linzer biol. Beitr.* **29/1**: 349-368.

Maeda M. y Carey P.G. 1984. A revision of the genera *Trachelostyla* and *Gonostomum* (Ciliophora, Hypotrichida) including redescrptions of *T. pediculiformis* (COHN, 1866) KAHL, 1932 and *T. caudata* KAHL, 1932. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* **47**: 1-17.

Madoni P. 1990. The ciliated protozoa of the monomictic Lake Kinneret (Israel): species composition and distribution during stratification. *Hidrobiol.* **190**: 111-120.

Martín J., Fedriani C. y Nieto J. 1981. Étude comparée des processus morphogénétiques d'*Uroleptus* sp. (Kahl, 1932) et de *Holosticha (Parauroleptus) musculus* (Kahl, 1932) (Ciliés Hypotriches). *Protistologica.* **17**: 215-224.

Maguire B. 1963. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monographs.* **33**: 161-185.

Noland L. E. y Godjdic M. 1967. Ecology of free-living protozoa. En "*Research in Protozoology*", vol 2. Chen T. T. (ed.). Pergamon. Oxford. 215-266.

Nouzarède M. 1975. Sur un nouveau genre de Protozoaires ciliés géants mésopsammiques appartenant famille des Geleidae (Kahl). *C. R. Acad. Sci. série D. Paris.* **280**: 625-628.

- Olmo J. L. 1997.** New data about the somatic and buccal infraciliature of *Microthorax transversus* FOISSNER 1985 (Ciliophora, Nassulida). *Linzer biol. Beitr.* **29/1**: 341-348.
- Olmo J. L. y Téllez C. 1995.** Study of the ciliate community from moss on *Vitis vinifera*. *J. Euk. Microbiol.* **42**: 81A.
- Olmo J. L. y Téllez C. 1996.** An European population of *Bryometopus hawaiiensis* Foissner, 1994 (Protozoa, Ciliophora). *Acta Protozool.* **35**: 317-320.
- Olmo J. L. y Téllez C. 1997.** New aspects of morphology and morphogenesis of *Gonostomum strenua* Engelmann, 1862 (Ciliophora, Hypotrichida). *Arch. Protistenkd.* **148**: 191-197.
- Paulin J. J. 1996.** Morphology and Cytology of Ciliates. En: "*Ciliates: Cells as Organisms*". Ed. Hausmann/Bradbury. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York.
- Penard E. 1922.** *Études sur les Infusoires d'eau Douce*. Genève.
- Pettigrosso R. E., Cazzaniga N. J. y Rodrigues De Santa Rosa M. 1995.** The giant psammophilous ciliate *Avelia martinicensis* (Ciliophora, Protoheterotrichida) in Guanabara Bay, Brazil, with taxonomic and nomenclatural notes. *Iheringia, Sér. Zool. Porto Alegre.* **78**: 73-83.
- Petz W. 1995.** Morphology and Morphogenesis of *Thigmokeronopsis antarctica* nov. spec. and *T. crystallis* nov. spec. (Ciliophora, Hypotrichida) from Antarctic Sea Ice. *Europ. J. Protistol.* **31**: 137-147.
- Petz W. y Foissner W. 1996.** Morphology and morphogenesis of *Lamtostyla edaphoni* Berger and Foissner and *Onychodromopsis flexilis* Stokes, two hypotrichs (Protozoa: Ciliophora) from Antarctic soils. *Acta Protozool.* **35**: 257-280.
- Petz W., Song W. y Wilbert N. 1995.** Taxonomy and ecology of the ciliate fauna (Protozoa, Ciliophora) in the endopalgalial and pelagial of the Weddell Sea. *Antarctica. Stapfia. (Linz).* **40**: 1-223.
- Puytorac de, P, Didier P, Detcheva R, y Grolière C. 1974.** Sur la morphogénèse de bipartition et l'ultrastructure du cilié *Cinetochilum margaritaceum* Perty. *Protistologica.* **10**: 223-238.
- Repak A.J. 1992.** Immobilization methods for protozoa. En: "*Protocols in Protozoology*" (Eds. J.J. Lee & A.T. Soldo). Society of Protozoologists, Allen Press, Lawrence, Kansas. C-1.1.
- Revill D. L., Stewart K. W y Schlichting H. E. 1967.** Passive dispersal of viable algae and protozoa by certain craneflies and midges. *Ecology.* **48**: 1023-1027.
- Roberts D. M. y Causton H. 1988.** Silver nitrate impregnation of Ciliated Protozoa. *Arch. Protistenkd.* **135**: 299-318.

- Roux J. 1901.** Faune Infusorienne des Eaux Stagnantes des Environs de Genève. *Mém. Inst. nat. genovais.* 19.
- Schlichting H. E. y Sides S. L. 1969.** The passive transport of aquatic microorganisms by selected Hemiptera. *J. Ecol.* 57: 759-764.
- Silva Neto I. D. da 1992.** Observations sur l'ultrastructure du Cilié *Myxophorus anomalocardiae* gen. nov. (Scuticociliatida, Thigmophryidae), parasite du bivalve *Anomalocardia brasiliana* Gmelin, 1791. *Europ. J. Protistol.* 28: 421-429.
- Small E. B. y Lynn D. H. 1985.** Phylum Ciliophora Doflein, 1901. En "*An Illustrated Guide to the Protozoa*". Lee, J.J., Hutner, S.H. & Bovee, E.C. (ed.), Society of Protozoologists, Kansas.
- Smith H. G. 1978.** The distribution and ecology of terrestrial protozoa of sub-Antarctic and maritime Antarctic islands. *Br. Antarct. Surv. Sci. Rep.* 95: 1-104.
- Sola A., Longás J. F., Serrano S. y Guinea A. 1996.** Influence of environment characteristics on the distribution of ciliates in the River Henares (Central Spain). *Hidrobiol.* 324: 237-252.
- Song W. 1990.** A comparative analysis of the morphology and morphogenesis of *Gonostomum strenua* (ENGELMANN, 1862) (Ciliophora, Hypotrichida) and related species. *J. Protozool.* 37: 249-257.
- Song W. y Warren A. 1996.** A redescription of the marine ciliates *Uroleptus retractilis* (Claparède and Lachmann, 1858) comb. n. and *Epiclintes ambiguus* (Müller, 1786) Bütschli, 1889 (Ciliophora, Hypotrichida). *Acta Protozool.* 35: 227-234.
- Stiller J. 1974.** Járólábaeskas csillósok-Hypotrichida. *Fauna Hung.* 115: 1-189.
- Stokes A. C. 1887.** Notices of new American fresh water infusoria. *Jl R. microsc. Soc.*, 1: 35-40.
- Stout J. D. 1956.** Reaction of ciliates to environmental factors. *Ecol.* 37: 178- 191.
- Tartar V. 1961.** *The Biology of Stentor*, Pergamon Press, New York, 413.
- Telléz C. 1981.** *Morfología cortical y morfogénesis en tres géneros de escuticociliados Filasterinos (Uronema, Cinetochilum y Sathrophilus)*. Tesis doctoral. UCM. 1- 320.
- Thompson J.C. 1972.** Ciliated protozoa of the Antarctic peninsula. En: "*Antarctic Terrestrial Biology*". Ed.: LLano, G.A. Antarctic Research Serie: 261-288.
- Thompson J.C. y Cone M.V. 1961a.** A redescription of the hymenostome ciliate *Sathrophilus (Saprophilus Stokes) muscorum* (Kahl, 1931, Corliss, 1960) with particular attention to the buccal apparatus. *Progress in Protozoology. Ist. Inter. Congress on Protozoology, Prague, August (1961),* 85.

- Thompson J.C. y Cone M.V. 1961b.** The buccal infraciliature of *Sathrophilus* (*Saprophilus*) *muscorum* (Kahl, 1931) Corliss, 1960. *Va. J. Sci.*, **12**: 165.
- Thompson J.C. y Cone M.V. 1962.** A redescription of the hymenostome ciliate *Sathrophilus* (*Saprophilus*) *muscorum* (Kahl, 1931) Corliss, 1960 with particular attention to the buccal apparatus. *Va. J. Sci.* **14**: 16-22.
- Tiedtke A. 1976.** Capsule shedding in *Tetrahymena*. *Naturwissenschaften*. **63**: 93.
- Tuffrau M. y Laval-Peuto M. 1978.** Les ciliés endocommensaux d'un taret de côte d'ivoire, *Teredo adami*, mollusque Teredinidae. II. Infraciliature et polymorphisme de *Biggaria caryoselaginelloides* Tchang, 1958 (Hymenostome). *Protistologica*. **24**: 217-224.
- Valbonesi A. y Luporini P. 1990.** A new marine species of *Euplotes* (Ciliophora, Hypotrichida) from Antarctica. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, **56**: 57-61.
- Vuxanovici A. 1962.** Contributii la sistematica Ciliatelor. *Stud. si. Cerc. (Biol. Anim.)*. **4**: 549-573.
- Vuxanovici A. 1963.** Contributii la studiul speciilor din subordinul Hypotricha (Ciliata) (Nota 1). *Stud. si. Cerc. (Biol. Anim.)*. **14**: 199-222.
- Warren A. 1986.** A revision of the genus *Vorticella* (Ciliophora: Peritrichida). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*. **50**: 1-57.
- Wenzel F. 1953.** Die Ciliaten der Moosrasen trockner Standorte. *Arch. Protistenk.* **99**: 70-141.
- Wiackowski K. 1985.** The morphology and morphogenesis of *Keronella gracilis* n. gen., n. spec. (*Hypotrichida*, *Ciliophora*). *Protistologica*. **21**: 81-91.
- Wicklów B. J. 1981.** Evolution within the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa): Ultrastructure and Morphogenesis of *Thigmokeronopsis jahodai* (n. gen., n. sp.); Phylogeny in the Urostylina (Jankowski, 1979). *Protistologica*. **17**: 331-351.
- Wilbert N. 1975.** Eine verbesserte Technik der Protargolimprägung für Ciliaten. *Mikrokosmos*. **64**: 171-179.
- Wilbert N. 1986.** Ciliaten aus dem Interstitial des Ontario Sees. *Acta Protozool.* **25**: 379-396.
- Wilbert N. 1995.** Benthic ciliates of salt lakes. *Acta Protozool.* **34**: 271-288.
- Wirnsberger E. 1987.** Division and Reorganization in the Genus *Pseudokeronopsis* and Relationships between Urostylids and Oxytrichids (Ciliophora, Hypotrichida). *Arch. Protistenkd.* **134**: 149-160.

ANEXO

Los resultados mostrados en los diferentes capítulos de la presente Tesis han dado origen a las siguientes publicaciones y comunicaciones a congresos:

PUBLICACIONES

Olmo J. L. & Téllez, C. (1996): Ciliados armofóridos de España. Guía de identificación y revisión de la bibliografía. *Tomo Extraordinario, Real Sociedad de Historia Natural*. 63-67.

Olmo J. L. & Téllez C. (1996): An European Population of *Bryometopus hawaiiensis* Foissner, 1994 (Protozoa:Ciliophora). *Acta Protozool.* **35**: 317-320.

Olmo J. L. (1997): New data about the somatic and buccal infraciliature of *Microthorax transversus* FOISSNER 1985 (Ciliophora, Nassulida). *Linzer biol. Beitr.* **29/1**: 341-348.

Olmo J. L. & Téllez C. (1997): The ammoniacal silver carbonate method applied to oxytrich ciliates. *Quekett Journal of Microscopy*, **38**: 3-5.

Olmo J. L. & Téllez C. (1997): New aspects of the morphology and morphogenesis of *Gonostomum strenua* ENGELMANN, 1862 (Ciliophora, Hypotrichida). *Arch. Protistenk.* **148**: 191-197.

Esteban F. G. & Olmo J. L. (1997): *Cristigera pleuronemoides* Roux, 1901: a cosmopolitan ciliate that embraces at least three nominal Species. *Europ. J. Protistol.*, **33**, (En prensa).

Olmo J. L. & Téllez C. (1998): Diversidad de los ciliados peniculinos de España. Guía de identificación y revisión de la bibliografía. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*. (En prensa)

RESÚMENES DE TRABAJOS PUBLICADOS

Olmo J. L. & Téllez C. (1995): Study of the ciliate community from a moss on *Vitis vinifera*. *J. Euk. Microbiol.*, **42**. 81A.

Olmo J. L. & Téllez C. (1995): A new colpodid ciliate from a mosses, *Bryometopus muscicola* nov. sp. (Ciliophora, Colpodea). *Europ. J. Protistol.* **31**.A.

Olmo J. L. (1997): La tecnología multimedia al servicio del estudio de los protozoos ciliados. *Libro de resúmenes del Congreso Internacional de Informática Educativa* 97.

TRABAJOS EN REVISIÓN

Olmo J. L. & Calvo, P. : Further Studies on Morphology, Infraciliature and Morphogenesis of *Pseudouroleptus caudatus* HEMBERGER, 1985 (Ciliophora, Hypotrichida). En revisión para la revista "Limnológica".

Olmo J. L., Téllez C. & Esteban G. F. : *Cinetozona pyriformis* n. g., n. sp.: an "Hybrid" of the Ciliate Genera *Urozona* and *Cinetochilum*. En revisión en la revista "Journal of Eukaryotic Microbiology".

TRABAJOS EN PREPARACIÓN

Morphology and Morphogenesis of *Uroleptus lacteus*, (Ciliophora, Hypotrichida).

Morfología e infracilación de un escuticociliado cosmopolita poco conocido, *Sathrophilus antarcticus* Thompson 1972.

COMUNICACIONES A CONGRESOS

Internacionales

Olmo J. L. & Téllez C. (1994): Study of the ciliate community from a moss on *Vitis vinifera*". *XXXIIIe Reunion Annuelle Nice. Congrès du G.P.L.F.. Nice 12-15 mai 1994.*

Olmo J. L. & Téllez C. (1995): A new colpodid ciliate from mosses, *Bryometopus muscicola* n. sp. (Ciliophora, Colpodea). *Second European Congress of Protistology and Eighth European Conference on Ciliate Biology. Clermont-Ferrand, July 21-26, 1995.*

Olmo J. L. (1997): La tecnología multimedia al servicio del estudio de los protozoos ciliados". *Congreso Internacional de Informática Educativa 97. Madrid. Noviembre 27-29, 1997.*

Nacionales

Olmo J. L., Franco C. & Téllez C. (1994): Los protozoos ciliados como bioindicadores de la calidad del agua en un tramo del río Tajo. *Symposium sobre los Ecosistemas Acuáticos de Castilla- La Mancha. Cuenca, Octubre 19-21 de 1994.*

Olmo J. L. & Téllez C. (1995): Estructura de la comunidad de protozoos ciliados del bentos en el tramo alto del río Guadarrama. *XV Congreso Nacional de Microbiología. Madrid, 25-28 de Septiembre de 1995.*

Olmo J. L. & Téllez C. (1996): Ciliados armofóridos de España. Guía de identificación y revisión de la bibliografía. *XII Bienal de la Real Sociedad de Historia Natural. Madrid, del 14 al 18 de marzo de 1996.*

Franco C. & Olmo J. L. (1996): Estructura y diversidad de las comunidades de protozoos ciliados de sistemas fluviales. *I Reunión Científica del Grupo Especializado de Protozoología de la S.E.M. Córdoba. 1996.*

Olmo J. L. (1996): Ciliados heterotríquidos del río Guadarrama. Tablas y claves de identificación. *I Reunión de Protozoología de la S.E.M. Córdoba. 1996.*

Llano R. & Olmo J. L. (1996): Morfología e infraciliación de dos poblaciones de *Uroleptus caudatus* (Ciliophora; Hypotrichia). *I Reunión Científica del Grupo Especializado de Protozoología de la S.E.M. Córdoba. 1996*

Olmo J. L. & Calvo P. (1996): Morfología, infraciliación y morfogénesis de *Pseudouroleptus caudatus* HEMBERGER 1985 (Ciliophora, Hypotrichia). *I Reunión Científica del Grupo Especializado de Protozoología de la S.E.M. Córdoba. 1996*