

LOS INVERTEBRADOS MARINOS

Editor Responsable

Javier A. Calcagno

 VAZQUEZ
MAZZINI
EDITORES

CONICET




Universidad Maimónides

 F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

LOS INVERTEBRADOS
MARINOS

Editor responsable
Javier A. Calcagno

LOS INVERTEBRADOS MARINOS

 VAZQUEZ
MAZZINI
EDITORES

CONICET


 *Universidad Maimónides*

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

Fundación de Historia Natural Félix de Azara
Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas
CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones
Universidad Maimónides
Hidalgo 775 - 7° piso (1405BDB),
Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina.
Teléfonos: 011-4905-1100 (int. 1228)
E-mail: secretaria@fundacionazara.org.ar
Página web: www.fundacionazara.org.ar

Editor responsable:

Javier A. Calcagno

Foto de Tapa:

Sergio Massaro

Fotos de contratapa:

Foto de la izquierda, Gentileza de Agustín Schiariti
Las otras fotos son Gentileza de Cota Cero Buceo (Las Grutas, Río Negro)

Realización, diseño y producción gráfica:

José Luis Vázquez, Fernando Vázquez Mazzini y Cristina Zavatarelli

Vázquez Mazzini Editores

info@vmeditores.com.ar

www.vmeditores.com.ar

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada, o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea este electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD Rom, Internet, o cualquier otro, sin la previa autorización escrita por parte de la editorial. Este trabajo refleja exclusivamente las opiniones profesionales y científicas de los autores y no es responsabilidad de la editorial el contenido de la presente obra.

Primera edición 2014

Impreso en la Argentina

Se terminó de imprimir en el mes de Octubre de 2014, en la ciudad de Buenos Aires.

Los invertebrados marinos /

Javier A. Calcagno ... [et.al.]. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires :

Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2014.

354 p. : il. ; 17x24 cm.

ISBN 978-987-3781-02-5

1. Ciencias Naturales. I. Calcagno, Javier A.

CDD 570

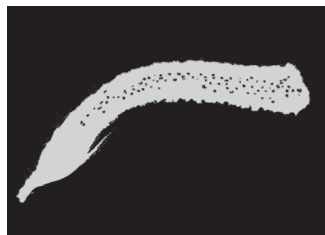
Índice

PREFACIO	7
EL ESTUDIO DE LOS INVERTEBRADOS MARINOS	9
Javier A. Calcagno	
PROTISTAS MARINOS	13
Viviana A. Alder	
RADIOLARIA (ACANTHARIA POLYCYSTINA Y PHAEODARIA)	35
Demetrio Boltovskoy y Nancy Correa	
PORIFERA	49
Laura Schejter	
CNIDARIA	67
Gabriel N. Genzano, Agustín Schiariti y Hermes W. Mianzan	
BRYOZOA.....	87
Juan López Gappa	
NEMATODA MARINOS DE VIDA LIBRE	99
Catalina T. Pastor de Ward y Virginia Lo Russo	
POLYPLACOPHORA.....	119
María G. Liuzzi	
GASTROPODA.....	133
Juliana Giménez y Maria E. Torroglosa	
BIVALVIA	147
Diego G. Zelaya y Marina Güller	
BIVALVIA: ECOLOGÍA.....	163
Héctor E. Zaixso	
BIVALVIA: Importancia económica	169
Héctor E. Zaixso	
CEPHALOPODA	173
Nicolás Ortiz y María E. Ré	
LOS MOLUSCOS COMO BIOINDICADORES	193
Sebastián E. Sabatini y Javier A. Calcagno	

POLYCHAETA.....	197
Rodolfo Elías y Lobo Orensanz	
BRACHYURA.....	205
Sven Thatje y Javier A. Calcagno	
CIRRIPEDIA	213
Jessica N. Curelovich y Javier A. Calcagno	
GALATHEIDAE, MUNIDIDAE, MUNIDOPSIDAE, EUMUNIDIDAE, CHIROSTYLIDAE, y KIWAIDAE.....	225
Patricia Pérez-Barros y Mariano J. Diez	
LITHODIDAE	243
Gustavo A. Lovrich	
AMPHIPODA.....	265
Ignacio L. Chiesa y Gloria M. Alonso	
EUPHAUSIACEA.....	277
Enrique R. Marschoff	
CHAETOGNATHA.....	289
María C. Daponte	
ECHINODERMATA.....	295
Analía F. Pérez, Damián G. Gil y Tamara Rubilar	
TUNICATA.....	317
Marcos Tatián, María C. Daponte, Ricardo Sahade y Graciela B. Esnal	
ESPECIES INVASORAS Y CONSERVACIÓN	335
Gustavo Darrigran y Santiago Torres	
NÓMINA DE AUTORES.....	353

PORIFERA

Laura Schejter



INTRODUCCIÓN

Los organismos agrupados en el Phylum PORIFERA (del griego, πόρος [poros]= canal, pasaje y φέρω [phero]=llevar) son vulgarmente conocidos bajo el nombre de “esponjas” y son exclusivamente acuáticos. Las distintas especies se encuentran distribuidas en ambientes marinos desde las profundidades abisales hasta los intermareales, con un pequeño grupo que habita ambientes de agua dulce. Su nombre científico, propuesto por R. E. Grant en 1836, refleja una peculiar y única arquitectura corporal (bauplan) consistente en un “cuerpo” surcado por canales -que pueden formar sistemas más o menos complejos- a través de los cuales circula el agua hacia adentro y fuera del individuo. De allí su apariencia con muchos poros o perforada, debido a los orificios que canalizan la entrada y salida del agua. Se han descrito hasta el momento unas 8500 especies válidas en el mundo, aunque esto representaría menos de la mitad de las especies existentes (van Soest *et al.*, 2012).

Las esponjas son los organismos pluricelulares (metazoos) más primitivos con representantes actuales y que presentan un nivel de organización extremadamente simple, sin verdaderos tejidos ni órganos, con simetría radial o sin simetría (ver Anatomía y Morfología). Los restos fósiles más antiguos conocidos de animales fueron atribuidos a esponjas marinas, recolectados en Australia y datados en aproximadamente 650 millones de años (Maloof *et al.*, 2010). Más recientemente se encontraron fósiles aún más antiguos, de una nueva especie que fue denominada *Otavia antiqua*, hallada en Namibia (África) y datada en 760 millones de años (Brain *et al.*, 2012). Los fósiles procedentes de este descubrimiento corresponderían a organismos afines a las esponjas calcáreas, con forma ovoide hasta globular-alargada y con un tamaño máximo de hasta 5 milímetros. Este último hallazgo sitúa la existencia de animales metazoos entre 100 y 150 millones de años antes de lo postulado hasta el momento. En Argentina,

el registro fósil de esponjas se remonta hasta el período Cámbrico y está basado en el hallazgo de esqueletos completos y fragmentos de esponjas, así como de espículas procedentes de sedimentos marinos encontrados en varias regiones localizadas en la Puna, en la Cordillera Oriental y Sierras Subandinas, en distintas cuencas localizadas en la Patagonia y en la formación Paraná (Beresi, 2007).

El uso de esponjas con fines domésticos, decorativos o medicinales, entre otros, ha sido registrado desde las antiguas civilizaciones como la Egipcia, la Fenicia, la Griega y la Romana (ver Historia y Usos Populares). En principio fueron consideradas plantas y el primero en incluir a las esponjas en el Reino Animal fue Aristóteles, en su tratado “Historia de los Animales” (año 350 AC), si bien en ese libro las esponjas fueron ejemplificadas como organismos que exhibían características tanto de plantas como animales (Voultsiadou, 2007). El debate acerca de si las esponjas debían ser consideradas plantas o animales continuó por bastante tiempo, y en el siglo XVIII aún se discutía sobre esta cuestión, hasta que se asentó la idea de que eran animales basados especialmente en las observaciones *in vivo* de algunas especies que eran capaces de movimientos (contracción) ante un estímulo, particularidad que sólo podría ser desarrollada por organismos del reino animal (Lévi, 1999; Voultsiadou, 2007).

Tradicionalmente, al Phylum Porifera se lo dividió en 3 clases: Calcárea, Hexactinellida y Demospongiae. Esta última es la más numerosa y abarca más del 80% de las especies conocidas (van Soest *et al.*, 2012). Pertenecen a ella, por ejemplo, aquellas especies halladas con frecuencia en los intermareales o en las playas luego de arribazones, tempestades o mareas extraordinarias. En este capítulo se considera la existencia de una cuarta clase en el phylum, denominada Homoscleromorpha, propuesta y aceptada formalmente como tal en el año 2012 sobre la base de evidencias moleculares (Gazave *et al.*, 2012).

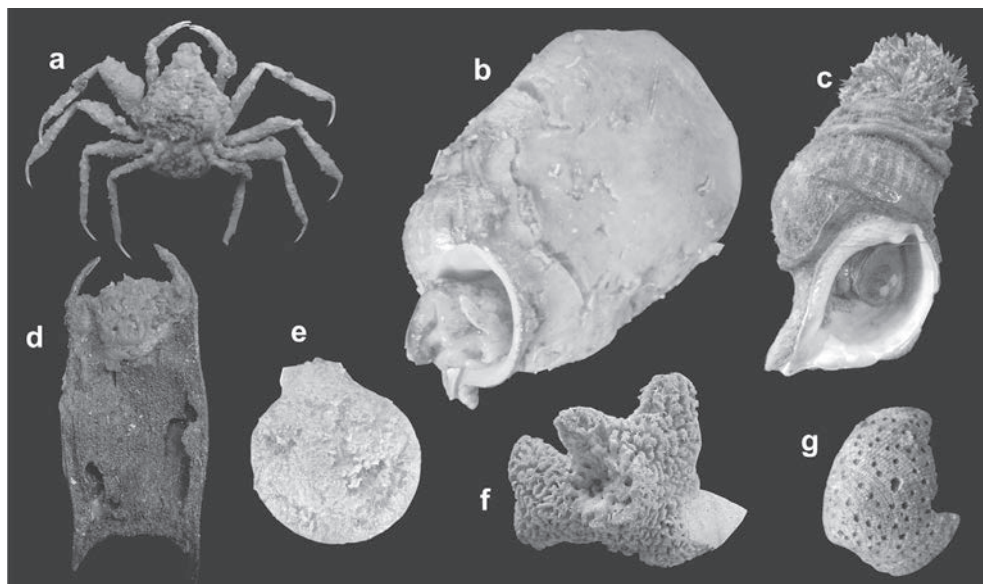


Figura 1. Esponjas y sustratos de asentamiento. a. cangrejo *Eurypodius latreillii* con el caparazón cubierto de esponjas (*Lophon proximum*, y *Haliclona* sp.); b. caracol *Fusitriton magellanicus* cubierto por *Tedania* (*Trachytodania*) *mucosa*; c. caracol *Fusitriton magellanicus* con la esponja epibionte *Dictyonella hirta* (sensu Burton, 1940) en el ápice y el tubo del poliqueto *Potamilla antarctica*; d. ovicápula de *Rajoida* con la esponja *Haliclona* sp.; e. el bivalvo *Zygochlamys patagonica* cubierto por la esponja *Lophon proximum*; f. esqueleto calcáreo del coral *Flabellum* sp. cubierto por la esponja *Clathria* sp.; g. valva de *Ameghinomya antiqua* perforada por la esponja *Cliona* sp.

Anteriormente, esta clase fue considerada un Orden de la clase Demospongiae.

En la fase adulta, las esponjas son organismos sésiles, es decir que carecen de movilidad propia, y la mayoría de ellas viven sujetas a un sustrato que puede ser inerte (rocas) o vivo (o restos de organismos vivos) que presenta una superficie sólida para su adhesión, como en el caso de valvas de moluscos, caparazones de crustáceos, espinas de erizos de mar, etc. (Figura 1 a-f).

En algunos ambientes marinos, como la Antártida, son importantes componentes del bentos, llegando a constituir más del 50% en biomasa de muchas comunidades (Brey y Gerdes, 1997). Algunas esponjas han evolucionado con un modo de vida perforante y se las encuentra, por ejemplo, en valvas de moluscos o sustratos calcáreos (Figura 1g). Llegan a causar serios inconvenientes en especies de moluscos de cultivo, como las ostras, aunque también son responsables del deterioro de ambientes tales como los arrecifes coralinos (ver Ecología). La fase móvil del ciclo de vida está representada por una larva nadadora, producto de la reproducción sexual, a la cual, según su morfología, se le han asignado diferentes nombres: anfiblastula, parenquimela, triquimela, entre otras.

La gran mayoría de las esponjas son filtradoras y se alimentan de partículas de alimento que se encuentran en el agua que circula por el interior del organismo. Algunas especies son capaces de mantener relaciones simbióticas con algas y bacterias de las cuales pueden obtener también energía para realizar sus funciones vitales, y un grupo particular de esponjas que se cree que ha evolucionado en ambientes con características únicas como gran profundidad o cuevas y cavernas submarinas han desarrollado una alimentación carnívora (Figura 2).

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA:

Bases para una buena identificación

Quien pretenda realizar una buena identificación taxonómica de esponjas deberá comprender, como primera medida, un conjunto de términos técnicos y particulares referidos a la morfología y anatomía de los poríferos. Seguramente el compendio más completo para abordar este tipo de estudios sea el "Thesaurus of Sponge Morphology" (Boury-Esnault y Rützler, 1997), un tipo de diccionario ilustrado en donde se pueden encon-

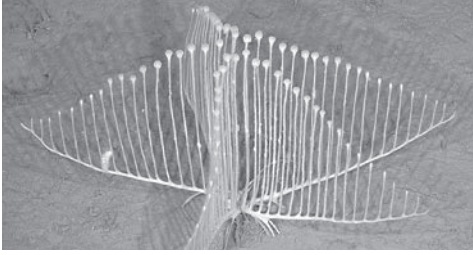


Figura 2. Esponja carnívora *Chondrocladia* (*Symmetrocladia*) *lyra*. Foto cortesía de Welton Lee, Monterey Bay Aquarium Research Institute.

trar tanto definiciones como esquemas generales de todo lo conocido. Así, la morfología externa de una esponja puede ser caracterizada como globular, pedunculada, incrustante, amorfa, foliosa, en forma de vaso o excavadora (entre otras), su ectosoma (la capa más externa que muchas veces puede diferenciarse en estas especies y cuyas

células tapizantes se conocen como pinacodermo, si bien no es un verdadero tejido) puede ser conuloso, hispido, aterciopelado, rugoso o liso (entre otros) y es importante registrar, además, los datos del color *in vivo*, la rigidez al tacto, si puede ser compresible y cualquier otro factor que ayude a la identificación, como por ejemplo, la presencia de mucus u organismos asociados. En muchos casos, la morfología externa de una misma especie puede ser variable, debida a la plasticidad que presenta este grupo de organismos.

La organización interna de una esponja es también de vital importancia para la identificación de especies y se basa en la observación de las estructuras esqueléticas tanto de las fibras orgánicas como de las espículas, que pueden presentar arreglos del tipo reticular (Figura 3), ramoso, plumoso o plumo-reticular, entre otros, además de poseer cantidades variables de espongina.

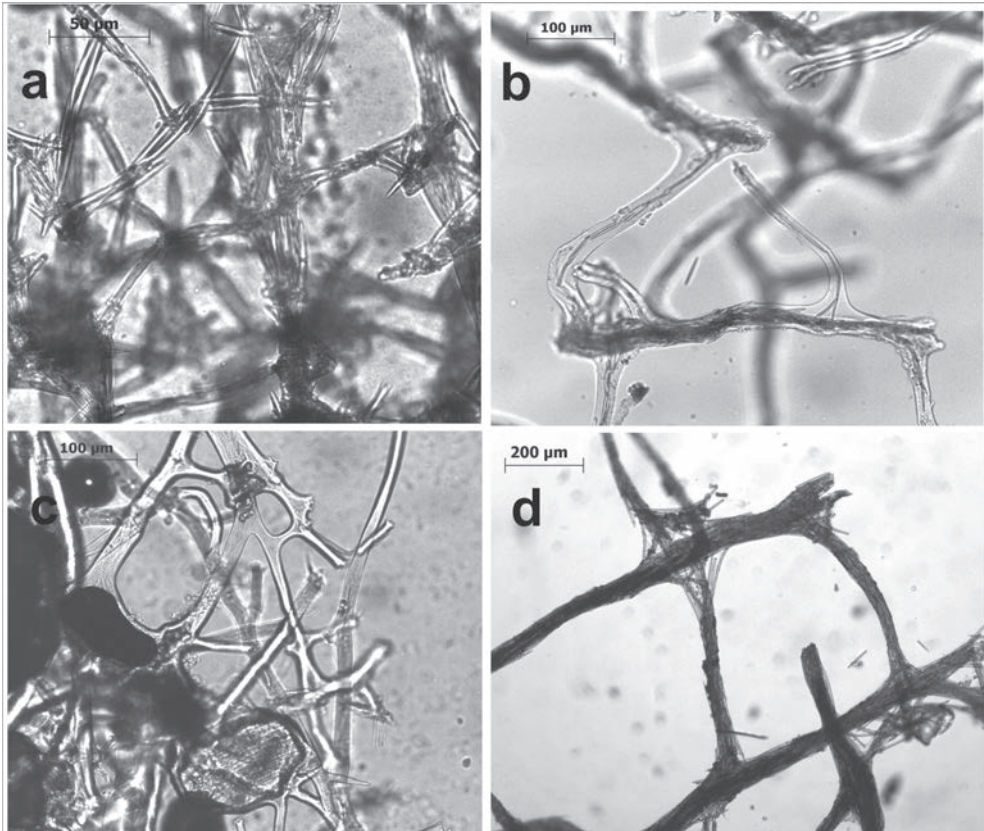


Figura 3. Distintos tipos de disposición en retículo en los esqueletos de esponjas. a. retículos de pocas espículas con poca espongina, *Chalunula* sp.; b. retículo con mucha espongina y espículas en el interior, *Callyspongia* sp.; c. retículo con espongina, sin espículas, que engloba partículas de sedimento, *Dysidea* sp.; d. retículo con muy poca espongina formado por haces de muchas espículas, *Isodictya* sp.

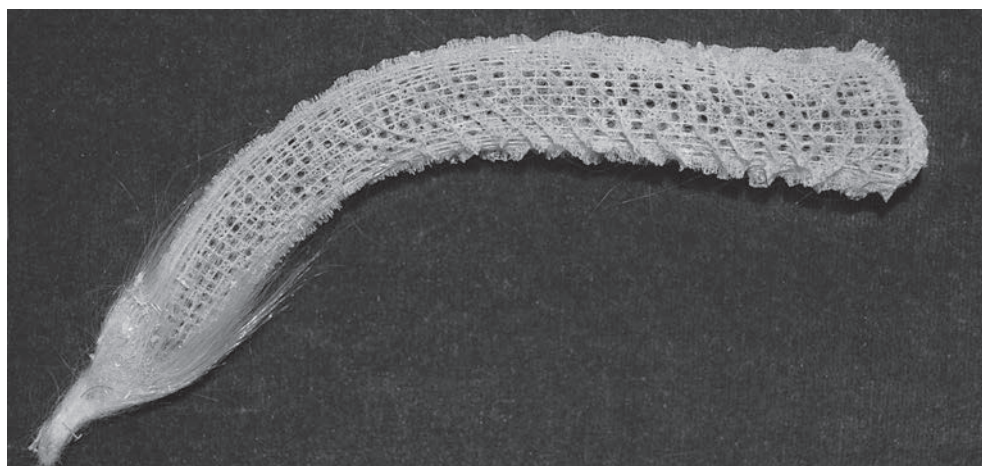


Figura 4. La esponja hexactinellida *Euplectella aspergillum*. Foto cortesía de Javier Cristobo.

Uno de los casos más notables en cuanto a arreglos esqueléticos se da en las esponjas vítreas del género *Euplectella*. Estas esponjas presentan una notable complejidad estructural que brinda una gran estabilidad al organismo a partir de materiales simples y a un costo mínimo (Aizenberg *et al.*, 2005) (Figura 4).

Las espículas son un componente esquelético conspicuo en la gran mayoría de las especies, si

bien hay algunos grupos que carecen por completo de ellas. La observación de los distintos tipos de espículas (Figura 5) presentes en un organismo es fundamental y muchas veces decisiva para realizar una buena identificación.

Las técnicas más sencillas de observación de espículas involucran la realización de preparados para microscopio óptico denominados “transitorios” (ya que no se usa ningún tipo de bálsa-

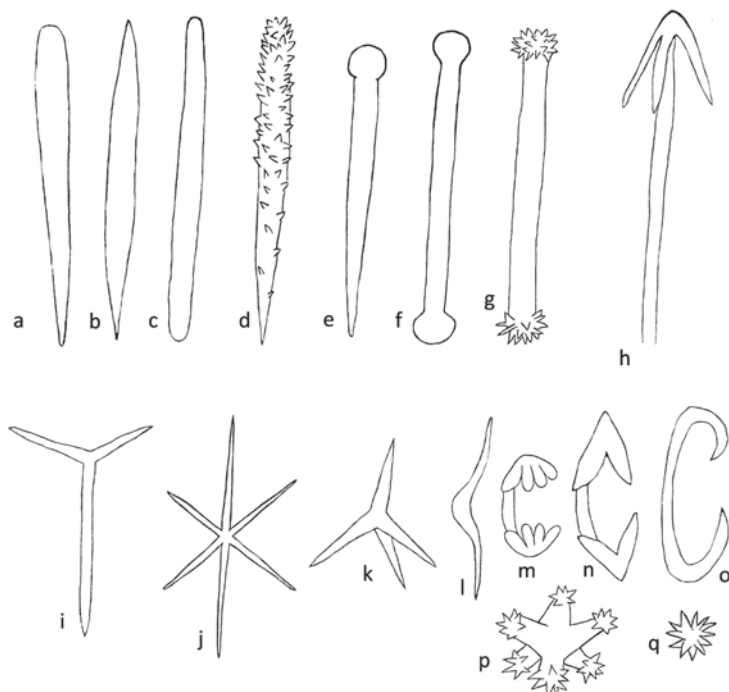


Figura 5. Dibujos esquemáticos de tipos comunes de espículas. Megascleras: a. estilo; b. oxea; c. tornote; d. acantostilo; e. tilostilo; f. tilote; g. acantotilote; h. extremo terminal de una anatriena; i. triactina; j. hexactina; k. calthrop. Microscleras: l. toxo; m y n. quelas; o. sigma; p y q. ásteres.

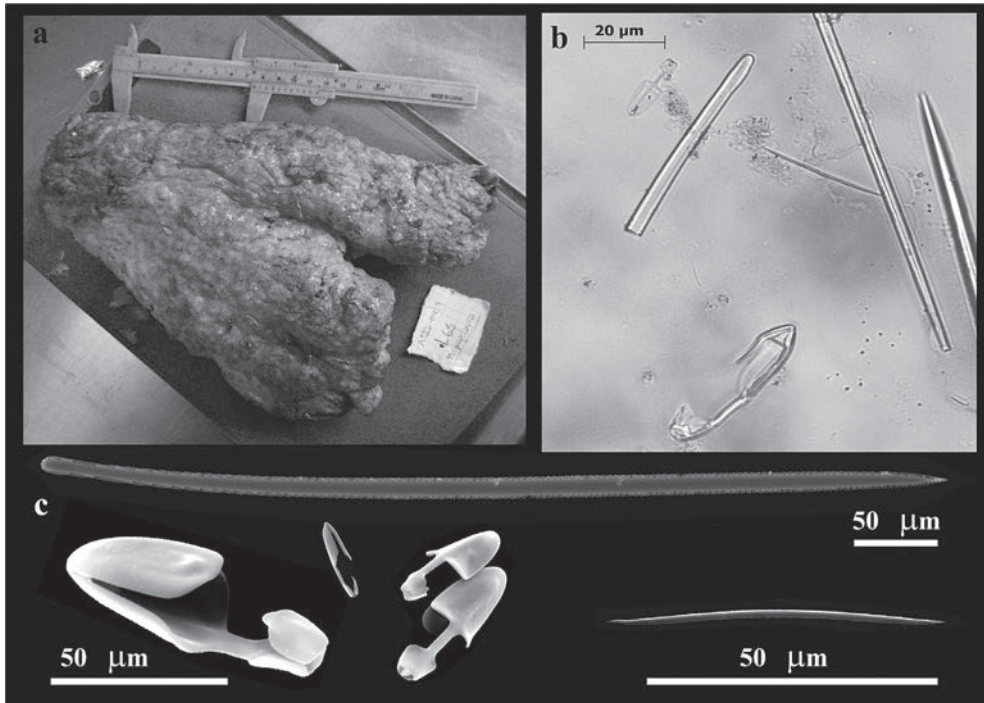


Figura 6. La esponja *Mycale (Aegogropila) magellanica*. a. vista macroscópica; b. fotografía de las espículas vistas al microscopio óptico: mycalostilos, anisostilos y ráfides; c. fotografía electrónica de barrido mostrando las mismas espículas.

mo para fijar las espículas y sellar el preparado). Consiste en la disolución de la materia orgánica de la esponja con hipoclorito de sodio en un pequeño recipiente o sobre un portaobjetos, para que permanezcan sólo las espículas, relativamente limpias, para su observación. Identificaciones y descripciones más rigurosas involucran un procesamiento más complejo del material de estudio para que sea apto para obtener imágenes a partir del uso de microscopía electrónica de barrido (ej. Figura 6).

La estructura interna de la gran mayoría de las esponjas se organiza en torno a un sistema acuífero que varía en su complejidad, y que está compuesto por células inicialmente totipotentes, que se agregan sin formar verdaderos tejidos ni órganos. El incremento en el tamaño de la esponja conlleva a diferentes modelos de plegamiento de la pared del cuerpo para que el agua recorra todo el organismo. Las células de la superficie externa de la esponja, los pinacocitos, son células aplanadas que forman un pseudo-epitelio externo denominado pinacodermo. Esta capa está atravesada por células especiales denominadas porocitos, poros dermales u ostiolos, a través de los cuales

ingresa el agua desde el exterior hacia el interior del organismo (Figura 7).

Este es el modelo generalizado que se encuentra en esponjas de las clases Demospongiae, Calcarea y Homoscleromorpha, aunque en esta última los pinacocitos son flagelados y debajo del pinacodermo existe una lámina basal. En las esponjas de la clase Hexactinellida el pinacodermo es sincicial (posee células multinucleadas generadas a partir de la fusión temprana de células embrionales).

Por otra parte, el pseudo-epitelio que tapiza las superficies internas de la esponja denominado "coanodermo", está compuesto por coanocitos. Estas son células flageladas únicas y características del phylum responsables de generar las corrientes dentro de la esponja y de la captación de partículas de alimento (bacterias, pequeños protozoos, materia orgánica disuelta, etc.) por procesos de fagocitosis y pinocitosis. Entre el pinacodermo y el coanodermo se encuentra el mesohilo, un estrato que puede variar en espesor de acuerdo al tamaño y a la especie. El mesohilo posee gran cantidad de tipos celulares desde células indiferenciadas totipotentes (arqueocitos) hasta células

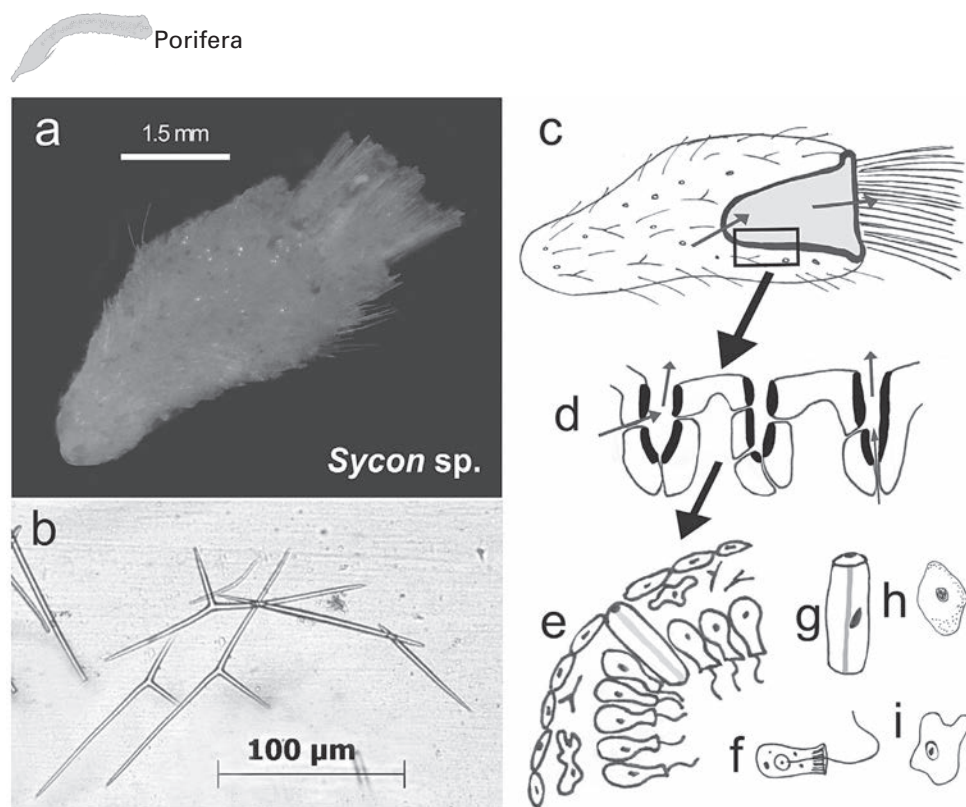


Figura 7. Clase Calcarea. Esponja *Sycon* sp. a. fotografía de un ejemplar colectado en Patagonia; b. fotografía de las espículas vistas en microscopio óptico; c. Esquema general de la esponja. Las flechas muestran la circulación del agua; d. detalle del plegamiento de la pared del organismo: la zona sombreada muestra el área del coanodermo; e. esquema detallado mostrando los diferentes tipos de células y su disposición; f. coanocito; g. porocito; h. pinacocito; i. amebocito.

diferenciadas con funciones variadas tales como producción de gametos (gonocitos), secreción de espículas y de las fibras de esponjina y de colágeno (esclerocitos, lofocitos, colenocitos, espongocitos, etc.) y transporte de nutrientes y desechos (amebocitos), entre otras. En el esquema más simple de circulación del agua dentro de un individuo denominado asconoide (presentado por algunas esponjas calcáreas y en estadíos embrionarios tempranos de muchas especies), el agua ingresa al interior de la esponja a través de los porocitos del pinacodermo. Luego es canalizada directamente al atrio o esponjocelo, cavidad interna de la esponja recubierta por coanocitos, para finalmente ser expelida hacia el exterior a través del ósculo, junto con los productos de desecho, las gametas, etc. En esponjas con sistemas acuíferos más complejos como el siconoide (Figura 7) y el leuconoide, los coanocitos no se encuentran en el esponjocelo, sino que se encuentran tapizando canales o cámaras (respectivamente) que desembocan luego en el atrio o en una serie de canales

exhalantes que llevan el agua hacia uno o varios ósculos. Alrededor de los ósculos pueden existir células especiales con fibrillas contráctiles (miocitos), los cuales regulan la apertura y cierre de los mismos. Los diferentes modelos de circulación del agua están descriptos en la gran mayoría de los libros de zoología general.

El movimiento del flujo de agua en la esponja fue descubierto y estudiado en detalle desde comienzos del siglo XIX, especialmente en los trabajos de Grant y Dutrochet (Lévi, 1999), si bien existen algunas observaciones anteriores a estos estudios. Las esponjas se comportan como verdaderas bombas de agua vivientes y aunque el flujo del agua no es permanente a lo largo del día, o de la estación del año y la tasa de filtración también depende de la especie, se sabe que muchas especies son capaces de filtrar un volumen equivalente al propio en menos de un minuto (Reiswig, 1971; Savarese *et al.*, 1997). De allí su importancia en muchos ambientes marinos.

La excepción a este modelo general y filtrador



fue descubierta en la década del 90', a partir del estudio de algunas especies halladas en cavernas a las que no se les había encontrado un sistema acuífero ni la existencia de poros sobre la superficie. Se trata de las denominadas "esponjas carnívoras" (ver Ecología), especies que por habitar en áreas de aguas profundas o cavernas submarinas no habían podido ser estudiadas y observadas en detalle sin la ayuda de la tecnología apropiada (Vacelet y Boury-Esnault, 1995; Levi, 1999) (Figura 2).

REPRODUCCIÓN

El estudio de la biología y ecología de las esponjas, tiene sus primeras bases en la antigüedad. Aristóteles (en "Historia de los Animales", año 350 AC) ya había hecho sus observaciones sobre la capacidad de regeneración de las esponjas (reproducción asexual), ya que un nuevo organismo podía generarse a partir de un fragmento desprendido de un individuo original (Voultsiadou, 2007).

Los mecanismos de reproducción y dispersión de las esponjas son variados. La reproducción asexual explota el carácter totipotente de muchas de las células, existiendo además procesos de gemación, fragmentación y estructuras especiales denominadas gémulas (estas últimas sólo en esponjas de agua dulce). Por otra parte, la reproducción sexual tiene por resultado la formación de una larva que representa la única fase móvil de estos organismos, fase de gran importancia en la dispersión y colonización de nuevos ambientes. Un estudio detallado e ilustrado sobre los diferentes tipos de larvas conocidos fue desarrollado por Maldonado y Berquist (2006).

La reproducción sexual tiene varios componentes importantes. Las esponjas pueden ser dioicas o monoicas, dependiendo de la especie, siendo el modelo hermafrodita el más común, usualmente con producción de gametas femeninas y masculinas en períodos alternados. Los detalles de la embriología de la mayoría de las especies son desconocidos, si bien se asume que en la mayoría de los casos el embrión se transforma en una larva nadadora o reptante que representa el período activo de dispersión. En los casos en los que se conocen los procesos reproductivos, las gametas se originan de la diferenciación de coanocitos o de arqueocitos en células denominadas gonocitos. No hay gónadas ni ductos reproductivos. Los espermatozoides son liberados

en el flujo exhalante de la esponja (flujo de agua que se dirige hacia el ósculo y es expelido hacia el exterior), e ingresan en otro individuo a través del flujo de agua incurrente o inhalante. La fertilización es casi siempre interna. Los espermatozoides son englobados (pero no digeridos) por los coanocitos, los cuales cambian su morfología y función inmediatamente para transformarse en células ameboides que dejan las cámaras o canales coanocitarios y migran para transferir el espermatozoide, transformado en un espermatozocito, al oocito. Luego de la fertilización se genera un cigoto que comienza su crecimiento, muchas veces dentro de la esponja. En los casos en donde el individuo adulto presenta relaciones simbióticas con otros organismos como ciertas bacterias, se sabe que las células nodrizas (cuya función primordial es la de nutrir al embrión) son las encargadas de transmitirlos.

Las generalizaciones sobre las larvas de las esponjas y su desarrollo deben ser tomadas con cautela debido a que los datos existentes sobre morfología, desarrollo y ciclos de vida se basan en estudios de menos del 15% de las especies conocidas. De las especies conocidas, pueden derivarse dos tipos diferentes de larvas: aquellas compactas, sin una cavidad (ej. parenquimela) y aquellas que poseen una cavidad interna (ej. anfíblastula, diférula, clavoblastula). Las esponjas suelen poseer larvas ciliadas (con excepción de aquellas especies que presentan larvas hoplitome-lla –ver más abajo–) y son lecitotróficas, aunque para algunas especies se ha informado la capacidad de absorber materia orgánica disuelta y hasta nanoflagellados por procesos de fagocitosis, aunque esto no sea lo más común. Una vez liberadas forman parte de lo que se conoce con el nombre de meroplancton.

El período de vida libre suele ser corto, y luego de que la larva encuentra un sustrato adecuado de asentamiento, la metamorfosis y la aparición del sistema acuífero inicial pueden demorar entre 1 y varios días, dependiendo de la especie estudiada. Las características generales de las larvas conocidas se presentan a continuación:

Anfíblastula: larva hueca, ovoide, relativamente pequeña, con grupos anteriores de células flageladas y grupos posteriores de células no flageladas (macrómeros y micrómeros), con cuatro células distintivas en cruz. Es típica de Calcaronea (Clase Calcárea).

Calcíblastula: larva hueca, sin diferenciación de

células anteriores o posteriores, de forma ovoide y completamente ciliada. Se libera completamente desarrollada del organismo parental; está presente en especies de la clase Calcarea.

Clavablástula: larva hueca, típica de Clavaxinellidae.

Parenquimela: larva sólida, elongada, completamente ciliada o con pequeñas regiones descubiertas, a veces con un penacho posterior, relativamente grande y muchas veces pigmentada, presente en varias especies de demospongiarias. En su interior hay células diversas que se encuentran presentes en el mesohilo de adultos, fibras de colágeno, espículas y puede haber también microsimbiontes.

Disfúcula: el nombre de este tipo de larva se debe a que durante el desarrollo del embrión, éste puede verse como una esfera hueca dentro de una esfera. Son típicas del Orden Halisarcida.

Hoplitomela: es única entre los poríferos ya que no es ciliada y tiene un esqueleto larval con espículas que no están en la fase adulta. Es globular y se ha descrito para 2 especies de demospongiarias pertenecientes a los géneros *Alectona* y *Thoosa*.

Cinctoblástula: larva típica de Homoscleromorpha, hueca, esférica, en general completamente ciliada, muy similar a la anfiblástula.

Triquimela: es típica de algunas hexactinélidas, es sólida, de forma bicónica, con células ciliadas en la región ecuatorial. Presentan una característica única que es la presencia de células subepiteliales multinucleadas. Pueden presentar simbiontes en el mesohilo larval.

(Adaptado de Maldonado y Bergquist, 2006 y Maldonado, 2006)

SISTEMÁTICA

Definición General del Phylum Porifera: Organismos metazoos sésiles con un sistema acuífero inhalante (con poros externos) y exhalante (ósculos), en los cuales una capa de células flageladas diferenciadas (coanocitos) genera corrientes unidireccionales de agua a través del cuerpo de los organismos. Poseen además células móviles capaces de diferenciarse en otros tipos celulares (totipotentes). Son organismos que presentan una alta plasticidad y morfología, contando con elementos esqueléticos tales como fibras de colágeno y esponjina, espículas silíceas, calcíticas o de esponjina en las diferentes especies (adaptado de Hooper y van Soest, 2002).

A la luz de los conocimientos actuales, este Phylum monofilético (Philippe *et al.*, 2009) se divide en 4 clases (también monofiléticas), 25 órdenes, 128 familias y unos 680 géneros, si bien de manera permanente se proponen cambios a partir de nuevos descubrimientos (van Soest *et al.*, 2012). Al momento, la mejor herramienta confeccionada para la identificación y caracterización de las esponjas a nivel mundial y hasta la categoría taxonómica de género es el compendio *Systema Porifera*, un libro de dos volúmenes editado por J.N.A. Hooper y R.W.M. van Soest, publicado en el año 2002, y cuyos capítulos han sido elaborados por especialistas de todo el mundo. El complemento que permite actualizar permanentemente los conocimientos taxonómicos que se proporcionan en ese compendio (como sinonimias, nuevas especies o clasificaciones, etc.) es el portal de internet denominado "World Porifera Database" (<http://www.marinespecies.org/porifera/>), desarrollado por los mismos autores del Libro y en colaboración con todos los taxónomos del mundo, el cual es parte de otra iniciativa mundial denominada WoRMS (World Register of Marine Species - <http://www.marinespecies.org/>) cuyo objetivo es la creación y actualización permanente de una base de datos mundial con todas las especies marinas conocidas (Costello *et al.*, 2013).

1. Clase Calcarea

Se agrupan en esta clase unas 680 especies actuales de esponjas marinas cuyo esqueleto está compuesto exclusivamente por espículas de carbonato de calcio, generalmente libres, que pueden ser biactinas, triactinas o tetractinas (sólo megascleras, Figura 5i y Figura 7). Son la única clase que presenta los tres tipos de sistema acuífero descritos en la bibliografía clásica (asco-noide, siconoide y leuconoide) (ej., *Sycon* sp., Figura 7), ya que en las otras 3 clases el sistema acuífero ha evolucionado y se ha complejizado a partir del esquema leuconoide. La mayoría de las especies de este grupo son de pequeño tamaño, desde algunos milímetros a pocos centímetros, si bien en algunas áreas arrecifales ciertas especies son capaces de desarrollar tamaños superiores a 20 centímetros (adaptado de Hooper y van Soest, 2002). Son organismos vivíparos y para las especies estudiadas se han reconocido como tipos larvales la anfiblástula y la calciblástula (Maldonado, 2006).

Existen 2 subclases: Calcinea y Calcaronea, la



primera de las cuales posee a su vez 2 órdenes (Clathrinida y Murrayonida), mientras la segunda subclase que es la más numerosa con más de 500 especies, posee 3 órdenes (Leucosolenida, Lithonida y Baerida).

2. Clase Hexactinellida

Se encuentran en esta clase las llamadas “esponjas vítreas”, organismos exclusivamente marinos cuyos ancestros se remontan al Período Proterozoico Tardío. Poseen generalmente coloraciones grisáceas o amarronadas, pueden tener tamaños que varíen entre 0.5 cm de diámetro hasta 2 metros (en el caso de *Aphrocallistes vastus* o *Anoxycalyx (Scolymastra) joubini*), con una gran variedad de morfologías pudiendo presentar, entre otras, forma de saco, vaso, tubos o ramificaciones, pero nunca tienen forma incrustante (ej. *Euplectella* sp., Figura 4). Se cree que actualmente existen unas 620 especies que habitan todos los océanos del mundo en aguas profundas de entre 200 y hasta 6000 metros, y en unas pocas regiones (Antártida, sur de Nueva Zelanda, cuevas submarinas del Mediterráneo y aguas costeras del Pacífico Norte) se encuentran también algunas especies a profundidades inferiores a los 20 metros. Se caracterizan por poseer espículas silíceas triaxónicas y hexactinas (megascleras y microscleras) (Figura 5 j,p,q) y tejidos sinciales. Precisamente este tipo de tejido las hace organismos únicos en el planeta, ya que este sistema que alberga todos los tipos celulares en organismos de esta clase funciona no solamente para el transporte del alimento a través de todo el organismo, sino que además permite la transferencia de señales eléctricas, que funcionarían de manera análoga a un sistema nervioso. Los individuos son vivíparos y las larvas que se conocen en este grupo son del tipo triquimela (adaptado de van Soest *et al.*, 2012 y Leys *et al.*, 2007).

Se reconocen 2 subclases, caracterizadas por el tipo de microscleras que presentan: la subclase Amphidiscophora (con anfídiscos) y la Hexaterophora (con hexásteres). La primera de estas subclases posee solamente un orden actual (Amphidiscosida) que a su vez contiene 3 familias (Hyalonematidae, Phoronematidae y Monorhaphididae). La segunda subclase es la más importante en cuanto a número de especies y diversidad y posee 16 familias agrupadas en 4 órdenes (Aulocalycoida, Hexactinosida, Lychniscosida, Lyssacosinida).

3. Clase Demospongiae

Esta es la más grande y diversa de todas las clases del Phylum, que abarca a más del 80% de las especies conocidas, lo cual representa alrededor de 7000 especies válidas (ej., Figuras 1 y 2). La mayor parte de estas especies son marinas, si bien algunas habitan exclusivamente agua dulce y salobre. Pertenecen a esta clase las esponjas con esqueletos compuestos por fibras orgánicas o fibrillas de colágeno, espículas silíceas mono o tetraxónicas (nunca triaxónicas) que pueden subdividirse, al igual que las hexactinellidas, en mega y microscleras y hasta, ocasionalmente, especies sin un esqueleto (Figuras 3, 5, 6). Un único género (*Darwinella*) posee espículas de espongina. El tipo larval conocido más generalizado es la parenquimela, con una estrategia reproductiva vivípara u ovípara. Algunas especies poseen larvas denominadas hoplitomella y disférula (Maldonado, 2006).

Se reconocen actualmente 13 órdenes, 3 de los cuales se asemejan por poseer espículas tetraxónicas (Spirophorida, Astrophorida y “Lithistida”), tres órdenes de esponjas que carecen de espículas silíceas y que antes fueron denominados colectivamente como esponjas córneas o “Keratosa” (Dictyoceratida, Dendroceratida y Verongida), un orden caracterizado por la presencia de un tipo particular de microscleras denominadas quelas (Poecilosclerida), un orden con esponjas que poseen un esqueleto basado en un arreglo reticulado de espículas simples diactinales (Haplosclerida) -dentro del cual el suborden Spongillina agrupa a las esponjas que habitan aguas dulces en seis familias y un complemento de *incertae sedis*-, cuatro órdenes basados en combinaciones únicas de características no excluyentes de espículas o arreglos esqueléticos (Hadromerida, Halichondrida, Agelasida y Chondrosida) y algunas especies agrupadas bajo la denominación “Demospongiae *incertae sedis*”.

La diversidad de esta clase es la mayor de todas, e incluye especies como las conocidas “esponjas de baño” (por ejemplo, género *Spongia*, Orden Dictyoceratida) utilizadas antiguamente en las culturas mediterráneas, las esponjas perforantes (Orden Hadromerida - Figura 1g- aunque hay esponjas perforantes que pertenecen a otros órdenes), muchas de las especies de esponjas que incrustan caparazones de cangrejos araña, caracoles, erizos y otros invertebrados, camuflándolos y decorándolos en su ambiente (mayormente

Orden Poecilosclerida) (Figura 1), como también las esponjas carnívoras (mayormente Orden Poecilosclerida), siendo en este último caso uno de los ejemplos más impactantes el de la especie de aguas profundas del Pacífico recientemente descripta *Chondrocladia* (*Symmetrocladia*) *lyra* (Figura 2).

4. Clase Homoscleromorpha

Esta cuarta clase, correspondiente al antiguo Orden Homosclerophorida, fue considerada tradicionalmente parte de la Clase Demospongiae. A la luz de nuevos descubrimientos basados en evidencias moleculares se confirió a este grupo de especies la categoría taxonómica de Clase y se las separó definitivamente de las demospongias. Dentro de esta clase se agrupa a las esponjas que poseen las siguientes características: larva del tipo cinctoblástula con incubación de los embriones, pinacitos flagelados, membrana basal, elementos esqueléticos (si están presentes) que consisten en espículas silíceas tetraxónicas (calthrops, Figura 5k) y sus derivados sin diferenciación de micro y megascleras. Comprende 2 Familias (Oscarellidae y Plakinidae), 7 géneros y menos de 100 especies descriptas hasta el momento (adaptado de Gazave *et al.*, 2012).

DISTRIBUCIÓN

Las esponjas se distribuyen en todos los océanos del mundo, desde los intermareales costeros hasta las profundidades abisales. Algunas especies habitan exclusivamente agua dulce. Van Soest *et al.*, (2012), empleando la información del portal *World Porifera Database* y en base a datos “conservadores” diagramaron la riqueza de esponjas por ecoregión (Figura 8).

Resulta evidente que existen *hotspots* localizados en el NE del Océano Atlántico, en el Mediterráneo, en el Caribe, al sur de la India, al Este de Australia y en las aguas cercanas a Japón, mientras que las áreas más pobres se encuentran en el Océano abierto. De todos modos, muchas de estas áreas están sub-exploradas o sub-muestreadas y el conocimiento de los diferentes grupos de esponjas está relacionado directamente con el número de especialistas que se han dedicado a estudiarlos a lo largo del tiempo.

En lo referente al Océano Atlántico Sudoccidental que involucra a la Plataforma Continental Argentina, López Gappa y Landoni (2005) realizaron un relevamiento histórico de la bibliografía conocida con el fin de mostrar los patrones de distribución de poríferos en Argentina y destacar las

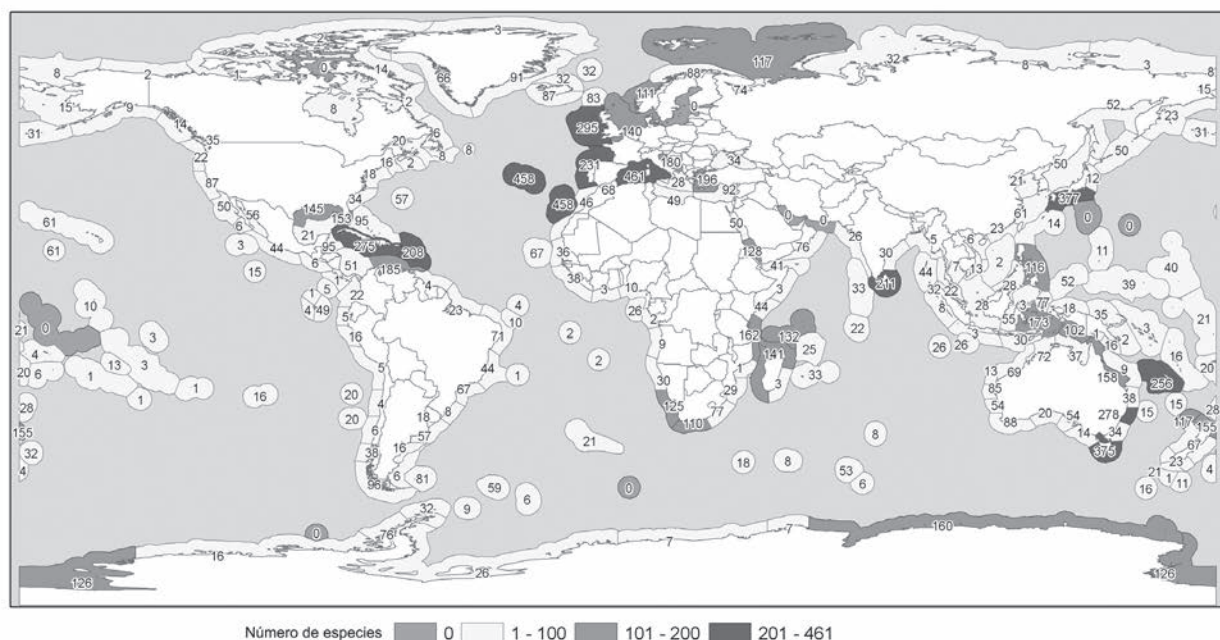


Figura 8. Riqueza estimada de esponjas en el mundo, en las diferentes regiones. Tomado de van Soest. *et al.*, 2012 (imagen cortesía del autor).

especies más comunes. De este modo, se mostró que gran parte de los datos provenían de alrededor de 30 trabajos, siendo la mayoría de los registros producto de especímenes recolectados en las expediciones históricas del *Challenger*, *Discovery* y *William Scoresby*, y algunos otros datos provenientes de ejemplares almacenados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (trabajos de Burton publicados en 1932 y 1934). Asimismo, muchos registros del intermareal y áreas costeras están basados en contribuciones realizadas más recientemente por Elena Cuartas, investigadora argentina que dedicó alrededor de 10 años al estudio de estos organismos. La espongofauna de Tierra del Fuego estuvo a su vez muy bien estudiada por el investigador italiano Michele Sará (Sará, 1978), quien fue uno de los grandes pioneros del estudio de las esponjas en el mundo. La distribución de especies resultante mostró un patrón que tiene más que ver con el esfuerzo de muestreo que con la distribución real de las especies, mostrando áreas intensamente estudiadas, como la provincia de Buenos Aires y los alrededores de las Islas Malvinas, mientras que la mayoría del área de plataforma y talud carecía de registros por falta de muestreos específicos. Más recientemente y con posterioridad a la publicación del trabajo de López Gappa y Landoni (2005), fueron publicados varios trabajos sobre riqueza de esponjas, nuevos registros y descripción de varias especies nuevas para la ciencia. Estos trabajos abarcaron las áreas del borde externo de la Plataforma Continental Argentina (Schejter *et al.*, 2006, 2011, 2012), un cañón submarino (Bertolino *et al.*, 2007), el litoral bonaerense (Urteaga y Pastorino, 2007) y las Islas Malvinas (Goodwin *et al.*, 2011). En la Figura 9 se muestra el patrón original de riqueza de especies reportado por López Gappa y Landoni (2005) con la inclusión de los aportes de los trabajos posteriores publicados entre el 2005 y el 2013. Como es evidente, queda aún mucho por conocer sobre la espongofauna Argentina en materia de riqueza, diversidad y distribución, además de resolver interrogantes sobre historia de vida, ecología o bioquímica de las especies.

HISTORIA Y USOS POPULARES

Las esponjas conocidas como “esponjas de baño” tienen quizás, la historia mejor documentada en referencia a los usos prácticos que se les

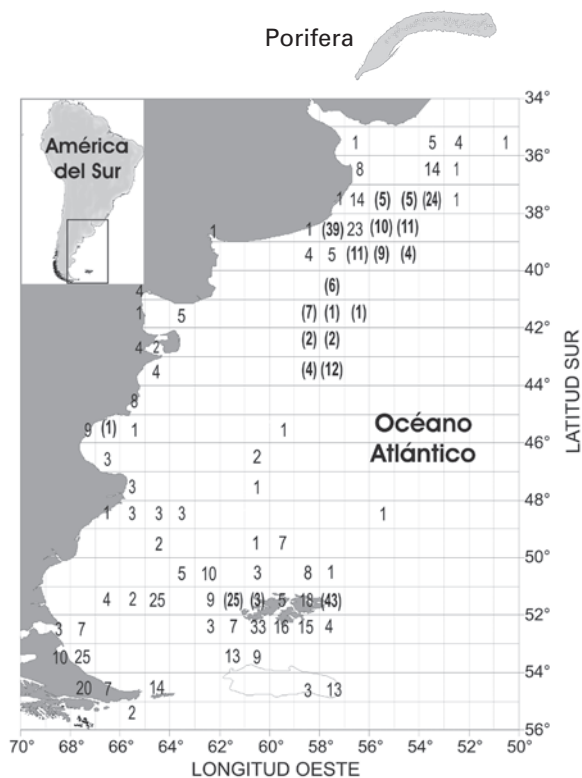


Figura 9. Riqueza estimada de esponjas marinas en el Mar Argentino. Imagen modificada a partir de López Gappa y Landoni (2005). Los valores entre paréntesis corresponden a datos modificados o registros posteriores a la fecha de publicación del trabajo original.

han dado a estos organismos. Desde las culturas Mediterráneas, a lo largo de unos 5000 años, las primeras referencias de esponjas empleadas en decoraciones pueden remontarse a la Grecia antigua, al Palacio de Knossos, alrededor del 1900 AC (Pronzato y Manconi, 2008). El efecto decorativo de la pintura aplicada sobre las paredes al emplearse una esponja como elemento (por ejemplo, *Hippospongia comunis* o *Spongia officinalis* en el Mediterráneo) ha sido ampliamente documentado. El uso de estos organismos a lo largo de la historia ha sido muy variado, aunque el empleo de un fragmento de esponja en la higiene personal o limpieza general ha sido, sin dudas, el uso más popular. Las esponjas, luego de ser colectadas y antes de ser empleadas con fines domésticos, pasaban por un proceso de sacudidas, apisonamientos y limpieza con agua de mar, procedimiento que propiciaba la eliminación del material orgánico dejando sólo las fibras limpias. Luego de ello, las esponjas eran cortadas y llevadas a los mercados, donde se vendían.

Otros usos, quizás menos conocidos, fueron el empleo de esponjas como suplementos dentro de los cascos de los soldados en el Imperio Romano. También se utilizaban esponjas embebidas en jugo de limón diluido y vinagre como método anticonceptivo (“esponjas vaginales”), esponjas embebidas con sustancias anestésicas para las cirugías antiguas (“esponjas soporíferas”) o con otras sustancias para prevenir o curar diferentes malestares, y hasta como comida (ver revisiones y detalles en Voultsiadou, 2007; Pronzato y Manconi, 2008; Nemoy, 2009). Posiblemente la mención más extraordinaria que exista sobre estos organismos fue el empleo de grandes cantidades de esponjas para secar un lago durante un levantamiento militar en la antigüedad (Nemoy, 2009). Es necesario destacar que muchos pueblos de las antiguas culturas Mediterráneas tenían una economía basada en la recolección de invertebrados marinos, siendo las esponjas algunos de los más importantes, motivo por el cual no es extraño que la historia del buceo está también íntimamente asociada a estos organismos (Rützler, 1999). Los buzos que recolectaban esponjas recibían nombres especiales como “sponge-hunters” o “sponge-swimmers” (Voultsiadou, 2007) y una parte de la literatura y poesía antigua también estuvo dedicada a aquellos buceadores recolectores de esponjas que afrontaban diariamente los peligros del mar para cumplir con su trabajo, y que corrían el riesgo de perecer víctimas, por ejemplo, de ataques de tiburones. Muchas muertes estuvieron asociadas a la recolección de esponjas en las primeras épocas del uso de las escafandras, ya que se desconocían las medidas de seguridad y las etapas de descompresión del buceo de profundidad, lo que provocaba decesos debidos a embolias y complicaciones derivadas de esta actividad. Pequeños poblados en Grecia, como la isla de Kalymnos, han sobrevivido a través de los siglos únicamente con el comercio de esponjas, conservando casi intacta la tradición de recolección de esponjas hasta mediados del siglo XIX, con una cultura completamente embebida en esta tarea incluyendo una danza de despedida para los pescadores de esponjas que partían a trabajar (Warn, 2000). En la actualidad, esta actividad aún se desarrolla en esta isla, junto con el turismo y el adiestramiento para buzos.

Si bien los datos no son demasiados precisos, muchas áreas del Mediterráneo (desde las épocas de las culturas griega y romana) y del Caribe

(desde comienzos del 1900) fueron sobreexplotadas en lo referente a la recolección de esponjas. Existen reportes en Túnez en el año 1882 de una flota de 850 barcos que albergaban unos 2000 trabajadores abocados a la recolección de esponjas. En épocas más recientes, las tendencias mundiales muestran una captura global reportada para la recolección de esponjas de 200 toneladas en el año 1985, si bien décadas antes, entre 1927 y 1932, la FAO (siglas inglesas para referirse a la “Food and Agriculture Organization of the United Nations”) llegó a reportar una captura promedio para el Mar Mediterráneo de 350 toneladas al año, mientras que para el Mar Caribe, esta cifra alcanzaba las 100 toneladas al año. En la actualidad, y considerando la primera década del siglo XXI, la Pesquería de esponjas del área del Mar Mediterráneo produjo alrededor de 50 toneladas anuales en promedio, siendo Túnez, Grecia y Libia los principales países productores, y con una importancia menor, Egipto y Turquía (Pronzato y Manconi, 2008). Esta caída abrupta en los últimos 50 años no se debe tanto a la sobreexplotación del recurso sino a la introducción de las esponjas plásticas en el mercado, hecho que sucedió alrededor de la década del 50 del siglo pasado.

Hoy, la venta de “esponjas de baño” obtuvo un renovado y pequeño auge en tiendas naturistas, aunque no tienen ya ningún otro uso directo. De todos modos, las esponjas han recobrado su importancia debido a un enfoque completamente distinto, constituido por la búsqueda de sustancias activas (metabolitos secundarios). Dentro de los organismos marinos son uno de los grupos principales que los presenta, ya que se ha demostrado que tanto las esponjas como su fauna bacterial asociada son fuentes importantes de sustancias con cualidades antiinflamatorias, antibacteriales, antitumorales y antifouling, entre otros (Hassan Belarbi *et al.*, 2003; Gerwick y Moore, 2012). Este tipo de estudios también ha sido desarrollado por investigadores argentinos, con fauna local, con resultados prometedores (por ejemplo, Bartolotta *et al.*, 2009; Patiño *et al.*, 2013), si bien el traspaso de información desde el descubrimiento y descripción de una nueva molécula o sustancia, los ensayos requeridos para comprobar el potencial de acción, los test experimentales y finalmente la fabricación masiva de un producto son tareas que requieren tiempos que a veces superan las décadas.

El primer género considerado válido y erigido



para una esponja fue *Spongia*, descrito por Linnaeus en 1759. Sin embargo, las primeras descripciones de esponjas en la lengua escrita son mucho más antiguas y pueden rastrearse hasta la Grecia arcaica, en los libros de Homero (La Ilíada y La Odisea), siglo VIII AC. Luego, los filósofos Aristóteles, Aristóteles, y Plinio, entre los más conocidos, dedicaron parte de sus trabajos a estudiar estos organismos y sentaron las primeras bases y conocimientos sobre la biología y ecología de las esponjas, así como sus cualidades para el empleo en medicina. Las primeras diagnósticas conocidas para este grupo de organismos estuvieron basadas en la observaciones de Aristóteles de las “esponjas de baño” (Orden Dictiocerata) y registrados en el libro “Historia de los Animales”.

Por último, es interesante mencionar una antigua tradición japonesa que consiste en regalarle a las parejas de recién casados un ejemplar seco de la esponja del género *Euplectella*, conocida como “canasta de flores de Venus”, como símbolo de amor y fidelidad (Figura 4). Esta tradición nace del hecho de que esta esponja aloja usualmente en su interior a una pareja de camarones de la familia Spongicolidae que ingresan a la esponja en un estadio juvenil, transcurriendo todo su ciclo vital dentro de la esponja y permaneciendo en el interior hasta la muerte.

ECOLOGÍA

Estos organismos filtradores son muy eficientes y de vital importancia en los ambientes marinos, cumpliendo diversos roles, entre ellos funcionando como verdaderos filtros biológicos del mar y conectando los nutrientes del agua con las comunidades bentónicas. Asimismo, a través de sus organismos simbioses tienen un rol muy importante en el ciclo del nitrógeno de los mares oligotróficos. Algunas especies cumplen un papel relevante en la bioerosión y/o modelado de ambientes complejos como los arrecifes de coral (Carballo *et al.*, 2008) o en bancos naturales de bivalvos o cultivos de ostras (Carver *et al.*, 2010), mientras que otras, por el contrario, cumplen una función importante en ligar y estabilizar sustratos no consolidados construyendo formaciones arrecifales (Wulff, 1984).

Las esponjas son organismos sésiles en su fase adulta y requieren de algún tipo de elemento que les proporcione estabilidad en el sustrato. De este modo, algunas especies han desarrollado rizomas

para anclarse en el sedimento (ej. Figura 2) mientras que otras han optado por crecer adheridas a superficies sólidas. Estas superficies pueden estar en el ambiente marino de manera natural (como los afloramientos rocosos del fondo marino o las costas) o de manera artificial (como las escoleras o paneles flotantes de marinas en los puertos). Una tercera posibilidad es el establecimiento de relaciones epibióticas, en donde las esponjas se adhieren a organismos vivos (o a veces también a los restos de ellos) (Figura 1). Este tipo de asociación se establece especialmente en ambientes fangosos o arenosos. La Plataforma Continental Argentina posee más del 70% de su superficie cubierta por sedimentos blandos, principalmente arena y fango en menor medida, situación que propicia el establecimiento de relaciones epibióticas. Los moluscos y los crustáceos son seguramente los organismos más empleados como sustrato viviente (basibionte) por esponjas, además de otros organismos sésiles. Este tipo de relación acarrea una serie de implicancias para los organismos sustrato y sus esponjas epibiontes que han sido mayormente descritas como mutualismos, es decir, como relaciones en las que ambas partes obtienen un beneficio de la asociación. De esta manera, muchos organismos basibiontes obtienen una apariencia camuflada debida a la esponja que puede funcionar como una defensa contra algunos predadores (además de las propias defensas químicas que pueda tener la esponja epibionte) en tanto que las esponjas obtienen un sustrato para asentarse y movilidad que puede estar asociada al transporte a áreas con mayor disponibilidad de alimento y también a la dispersión, entre otros factores (Wulff 2006 y 2012). En el Mar Argentino, son muchas las relaciones epibióticas que se han registrado para las esponjas (Figura 1), y contribuyen en gran medida a la biodiversidad existente en las comunidades del fondo marino (Schejter *et al.*, 2011).

Otro tipo de interacciones de las esponjas con otros organismos son la competencia, la predación y la simbiosis.

-Competencia: esta interacción ecológica puede producirse entre especies diferentes de esponjas o entre esponjas y otros organismos comúnmente por el sustrato (Figura 1 a y c). Fenómenos de este tipo pueden afectar la morfología de las especies, pueden involucrar cambios en las tasas de crecimiento y pueden producir sobre-crecimiento de una especie sobre otra. Es frecuente la mediación

química a partir de sustancias específicas repelentes que son elaboradas por la propia esponja o por bacterias asociadas.

-Predación: los invertebrados han sido reportados como los principales consumidores de esponjas, al menos en aguas templadas, si bien se sabe que muchos peces y algunas tortugas pueden incluir esponjas en sus dietas (ej., Dunlap y Pawlik, 1996, 1998). Entre los principales predadores de esponjas se encuentran los opistobranquios, los asteroideos, los equinoideos y además, los crustáceos y poliquetos endobiontes. Numerosos estudios se han desarrollado en muchas esponjas que habitan ambientes desde el trópico hasta los polos, y que involucran el compromiso entre el crecimiento y la fabricación de compuestos químicos para defensa (por ejemplo, sustancias con feo sabor para un predador o citotóxicos), así como el uso de defensas estructurales como las espículas (la mayoría de estos estudios han sido citados en los trabajos de Wulff ya mencionados). En este sentido, las tasas de crecimiento de las esponjas se relacionan inversamente a la posesión de defensas si la fabricación de las mismas se da por la propia esponja, sean del tipo químico o físico. Aquellas especies que se ha demostrado mediante experimentos ecológicos que presentan defensas químicas han sido frecuentemente estudiadas de manera posterior desde un punto de vista químico-farmacológico.

Un curioso caso de interacción y que constituye la excepción a la definición convencional del Phylum Porifera está dado por las denominadas “esponjas carnívoras”, la mayoría de las cuales pertenece a la Familia Cladorhizidae (Demospongiae), especies habitantes de aguas profundas y cavernas submarinas (esta Familia está actualmente compuesta por las especies agrupadas en los géneros *Abyssocladia*, *Asbestopluma*, *Cercicladia*, *Chondrocladia*, *Cladorhiza*, *Lollipopcladia* y *Neocladia*) (Figura 2). Este grupo de extrañas esponjas carecen de un sistema acuífero y no se alimentan por filtración. El sistema acuífero puede estar presente en algunos géneros, pero es relicto o está modificado para cumplir funciones de sostén o turgencia. Estas esponjas carnívoras y depredadoras se alimentan usualmente de pequeños crustáceos que quedan cautivos al acercarse a la superficie de la esponja, que actúa como un sistema de fijación de rulos y ganchos similar al “velcro”, debido a la gran cantidad de espículas que presenta (quelas modificadas). Una vez que el

crustáceo ha sido retenido, la esponja reacomoda unos filamentos especiales propios del grupo, generando a veces nuevos filamentos, hasta que envuelve por completo a la presa, que termina siendo digerida en el término de algunos días (Vacelet y Boury-Esnault, 1995). Se sospecha además que especies de otras familias podrían también presentar este tipo de alimentación, como en el caso de algunas especies de los géneros *Euchelipluma* y *Esperiopsis* (Orden Poeciloclerida), y que además, dadas las similitudes con algunas esponjas fósiles, este tipo de alimentación podría ser mucho más antiguo de lo que se creía (Vacelet, 2007).

-Simbiosis: existe una gran diversidad de organismos simbióticos asociados con las esponjas, desde procariotas hasta peces, y que pueden hallarse ya sea dentro de los canales o atrios de las esponjas como dentro de sus células. Con respecto a los microorganismos, puede mencionarse que existen 3 grupos diferentes de asociaciones: la gran mayoría está representada por simbioses del mesohilo de la esponja, algunos microorganismos pueden ser intracelulares y algunos otros viven en el interior de la esponja y presentan características similares a las comunidades de microorganismos presentes normalmente en el agua. En algunas especies de esponjas tropicales se sabe que estos microorganismos pueden constituir hasta el 40% del volumen total de la esponja; el carbono fijado por estos simbioses (algunos fotosintéticos) puede constituir más del 50% de los requerimientos energéticos de muchas especies, además de constituir a partir de las sustancias químicas que elaboran, una importante defensa química (Webster y Taylor, 2012). Tal porcentaje de microorganismos en la esponja puede inclusive, tornarla verdosa, semejando un alga. La estructura de muchas esponjas en sí misma ofrece refugio y protección para muchos otros organismos, fauna conocida usualmente con el término de “endobionte”. Así, las esponjas pueden alojar en sus canales o en su atrio de manera permanente u ocasional crustáceos, poliquetos, moluscos y hasta peces (ejemplo local en la especie *Mycale magellanica*, Figura 6, Schejter *et al.*, 2012). Este tipo de asociación entre organismos de diferentes especies y que suele agruparse colectivamente empleando el término simbiosis (cuyo significado es “vida en común”) puede presentar diferentes grados de compromiso entre los participantes, que van desde relaciones mutuamente benéficas o mutualismo, comensales y hasta de parasitismo.



FILOGENIA Y “BARCODING”

Hasta hace poco tiempo, los estudios que empleaban técnicas moleculares filogenéticas con el afán de establecer y clarificar las relaciones entre los diferentes grupos de metazoos y el ancestro común de todos ellos determinaban, contradictoria y alternativamente, un origen monofilético o parafilético para los poríferos (ej. Borchellini *et al.*, 2001; Nielsen, 2008). Estos resultados ambiguos pueden explicarse considerando el escaso número de especies muestreadas, o bien una elección inadecuada de los taxones, muchas veces asociada a la disponibilidad de muestras. En el trabajo de Philippe *et al.* (2009) se discuten estos antecedentes, demostrando a la luz de los conocimientos actuales y a partir de un muestreo abarcativo que considera especies de esponjas pertenecientes a las 4 clases mencionadas, un origen monofilético para el phylum. Se especula que el ancestro común de los metazoos habría tenido una organización basada en un eje polar, tal como sucede en las larvas de las esponjas y en los adultos de esponjas tales como las de las clases Hexactinélida y Homoscleromorpha, y que la asimetría presentada por la mayoría de las demospongias sería un carácter derivado más que ancestral.

Si bien la noción del uso de una secuencia específica de ADN para la identificación de especies no es un concepto nuevo, fue a partir del 2003 que comenzó a darse mayor énfasis en los estudios catalogados dentro de un proyecto internacional conocido como “Barcode of Life” (<http://www.barcodeoflife.org/>), que se conoce en español

como el “Código de Barras Genético”. Este proyecto fue instituido con el fin de crear una mega base de datos mundial en la cuál se vuelque la información genética obtenida a partir del seguimiento de un protocolo estandarizado de todas las especies del planeta, y que en mayor medida, para que la información quede disponible de manera permanente. En lo que respecta a los animales, la región de genes propuesta para este protocolo estándar consta de 658 pares de bases y se halla en el gen mitocondrial de la enzima citocromo c-oxidasa (COI) (Valentini *et al.*, 2008). Uno de los subproyectos abarca el Phylum Porifera y la información disponible puede obtenerse en el portal <http://www.spongebarcoding.org/> (Wörheide *et al.*, 2007 y Vargas *et al.*, 2012).

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todos los amigos y colegas del mundo de las esponjas por muchas de las imágenes y figuras que me proporcionaron para ilustrar este capítulo, por la bibliografía facilitada y por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron el trabajo: Matilde Beresi, Javier Cristobo, Juan López Gappa, Rody Elías, Lonny Lundsten y Welton Lee (y por su intermedio al Monterey Bay Aquarium Research Institute), Philippe Nemo, Rob van Soest. Asimismo, quisiera agradecer a Claudia Bremec y Eduardo Spivak por las valiosas sugerencias y comentarios que mejoraron la versión inicial de este capítulo. Financiamiento parcial: PICT 2013-0629. CONTRIB. INIDEP N° 1882”

BIBLIOGRAFIA

- Aizenberg J., Weaver J.C., Thanawala M.S., Sundar V.C., Morse D.E. y Fratzl P. 2005. Skeleton of *Euplectella* sp.: structural hierarchy from the nanoscale to the macroscale. *Science* 309:275-278.
- Bartolotta S.A., Scuteri M.A., Hick A.S., Palermo J., Rodriguez Brasco M.F., Hajdu E., Mothes B., Lerner C., Campos M. y Carballo M.A. 2009. Evaluation of genotoxic biomarkers in extracts of marine sponges from Argentinean South Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369(2):144-147.
- Beresi M.S. 2007. Fossil sponges of Argentina: a review. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custodio M.R., Hajdu E., Lóbo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Rio de Janeiro. Museu Nacional, p 11-21.
- Bertolino M., Schejter L., Calcinaí B., Cerrano C. y Bremec C. 2007. Sponges from a submarine canyon of the Argentine Sea. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custodio M.R., Hajdu E., Lóbo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Rio de Janeiro. Museu Nacional. p 189-201.
- Borchiellini C., Manuel M., Alivon E., Boury-Esnault N., Vacelet J. y Le Parco Y. 2001. Sponge paraphyly and the origin of Metazoa. *Journal of Evolutionary Biology* 14, 171-179.
- Boury-Esnault N. y Rützler K.. 1997. Thesaurus of Sponge Morphology. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (596): 1-55.
- Brain C.K.B., Prave A.R., Hoffmann K.H., Fallick A.E., Botha A., Herd D.A., Sturrock C., Young I., Condon D.J. y Allison S.G.. 2012. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossils from Namibia. *South African Journal of Science* 108(1/2). 658pp.
- Brey T. y Gerdes D. 1997. Is Antarctic benthic biomass really higher than elsewhere? *Antarctic Science* 9(3):266-267.
- Burton M. 1932. Sponges. *Discovery Reports* 6: 237-392, láminas 48-57.
- Burton M. 1934. Sponges. Further Zoological Results Swedish Antarctic Expedition 1901-1903 under the direction of Dr. Otto Nordenskjöld 3:1-58.
- Burton M. 1940. Las Esponjas marinas del Museo Argentino de Ciencias Naturales. (Parte 1). *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"* 40 (6): 95-121, láminas I-VIII.
- Carballo J.L., Bautista-Guerrero E. y Leyte-Morales G.E.. 2008. Boring sponges and the modeling of coral reefs in the east Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 356:113-122.
- Carver C.E. Thériault I. y Mallet A.L., 2010. Infection of cultured eastern oysters *Crassostrea virginica* by the boring sponge *Cliona celata*, with emphasis on sponge life history and mitigation strategies. *Journal of Shellfish Research* 29(4):905-915.
- Costello M.J. Bouchet P., Boxshall G., Fauchald K., Gordon D., Hoeksema B.W., Poore G.C.B., Van Soest R.W.M., Stohr S., Walter T.C. *et al.* . 2013. Global coordination and standardisation in marine biodiversity through the World Register of Marine Species (WoRMS) and related databases. *Plos One* 8(1):e51629.
- Dunlap M. y Pawlik J.R. 1996. Video-monitored predation by Caribbean reef fishes on an array of mangrove and reef sponges. *Marine Biology* 126: 117-123.
- Dunlap M. y Pawlik J.R. 1998. Spongivory by parrotfish in Florida mangrove and reef habitats. *Marine Ecology* 19(4):325-337.
- Gazave E., Lapébie P. Ereskovsky A.V., Vacelet J., Renard E., Cárdenas P. Borchiellini C., 2012. No longer Demospongiae: Homoscleromorpha formal nomination as a fourth class of Porifera. *Hydrobiologia* 687:3-10.
- Gerwick W.H. y Moore B.S. 2012. Lessons from the Past and Charting the Future of Marine Natural Products Drug Discovery and Chemical Biology. *Chemistry & Biology* 19: 85-98.
- Goodwin C., Jones J., Neely K. y Brickle P. 2011. Sponge biodiversity of the Jason Islands and Stanley, Falkland Islands with descriptions of twelve new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91(Special Issue 2): 275-301.
- Hassan Belarbi E., Contreras Gómez A., Chisti Y., García Camacho F. y Molina Grima E. 2003. Producing drugs from marine sponges. *Biotechnology Advances* 21:585-598.
- Hooper, J.N.A. y van Soest, R.W.M. 2002. *Systema Porifera. A Guide to the Classification of Sponges*. 2 vol. Kluwer Academic, Plenum Publishers. Nueva York, EEUU, 1764 pp.
- Lévi C. 1999. Sponge science, from origin to outlook. *Memoirs of the Queensland Museum* 44:1-7.
- Leys S., Mackie G.O. y Reiswig H.M. 2007. The biology of glass sponges. *Advances in Marine Biology* 52, 145 pp.
- López Gappa J. y Landoni N.A. 2005. Biodiversity of Porifera in the Southwest Atlantic between 35 S and 56 S. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 7(2):191-219.
- Maldonado M. 2006. The ecology of sponge larva. *Canadian Journal of Zoology* 84:175-194.
- Maldonado M. y Bergquist PR. 2006. Phylum Porifera. En: *Atlas of Marine Invertebrate Larvae*. Young C.M. (ed). Elsevier. Barcelona. pp. 21-50.
- Maloof A., Rose C., Beach R., Samuels B., Calmet C., Erwin D., Poirier G., Yao N. y Simons F. 2010. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia. *Natural Geoscience* 3 (9): 653-659.
- Nemoy P. 2009. *Sponge Ecology: Historical Aspects and Recent Findings from the Mediterranean Coast of Israel*. Tesis de Maestría, Universidad de Haifa, Israel, 84 pp.



- Nielsen C. 2008. Six major steps in animal evolution: Are we derived sponge larvae? *Evolution and Development* 10: 241–257.
- Patiño Cano L.P., Bartolotta S.A., Casanova N.A., Silex G.E., Portmann E., Schejter L., Palermo J.A. y Carballo M.A. 2013. Isolation of acetylated bile acids from the sponge *Siphonochalina fortis* and DNA damage evaluation by the comet assay. *Steroids* 78:982–986.
- Philippe H., Derelle R., Lopez P., Pick K., Borchellini C., Boury-Esnault N., Vacelet J., Renard E., Houliston E., Quéinnec E. *et al.* 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. *Current Biology* 19:706–712.
- Pronzato R. y Manconi R. 2008. Mediterranean commercial sponges: over 5000 years of natural history and cultural heritage. *Marine Ecology* 29:146–166.
- Reiswig H.M. 1971. In situ pumping activities of tropical Demospongiae. *Marine Biology* 9:38–50.
- Rützler K. 1999. Sponge Diving - Professional but not for profit. En: *Methods and Techniques of Underwater Research Proceedings of the American Academy of Underwater Sciences*. Lang M.A. y Baldwin C.C. (eds). Smithsonian Institution. Washington. pp 183–205.
- Sará M. 1978. Demospongie di acque superficiali della Terra del Fuoco (Spedizione A.M.F. Mares-G.R.S.T.S. e S.A.I.). *Bolletino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*. 46: 7–117.
- Savarese M., Patterson M.R., Chernykh V.I. y Fialkov V.A. 1997. Trophic effects of sponge feeding within Lake Baikal's littoral zone: 1. In situ pumping rates. *Limnology and Oceanography* 42: 171–178.
- Schejter L., Calcinaï B., Cerrano C., Bertolino M., Pansini M., Giberto D. y Bremec C., 2006. Porifera from the Argentine Sea: Diversity in Patagonian scallop beds. *Italian Journal of Zoology* 73(4):373–385.
- Schejter L., Bertolino M., Calcinaï B., Cerrano C. y Bremec C. 2011. Epibiotic sponges on the hairy triton *Fusitriton magellanicus* in the SW Atlantic Ocean, with the description of *Myxilla (Styloptilon) canepai* sp. nov. *Aquatic Biology* 14(1):9–20.
- Schejter L., Chiesa I.L., Doti B.L. y Bremec C. 2012. *Mycale (Aegogropila) magellanica* (Porifera: Demospongiae) in the southwestern Atlantic Ocean: endobiotic fauna and new distributional information. *Scientia Marina* 76(4):753–761.
- Urteaga D. y Pastorino G.. 2007. *Pione angelae* Sp.Nov. (Porifera: Hadromerida: Clionidae) a new species of boring sponge inhabiting pagurized shells from the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:1431–1439.
- Vacelet J. y Boury-Esnault N. 1995. Carnivorous sponges. *Nature* 373:373–375.
- Vacelet J. 2007. Diversity and evolution of deep-sea carnivorous sponges. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custódio M.R., Hajdu E., Lôbo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Museu Nacional. Rio de Janeiro. pp.107–115.
- Valentini A., Pompanon F. y Taberlet P. 2008. DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution* 24(2):110–117.
- Vargas S., Schuster A., Sacher K., Büttner G., Schatzle S., Lauchli B., Hall K., Hooper J.N.A., Erpenbeck D. y Wörheide G.. 2012. Barcoding sponges: an overview based on comprehensive sampling. *Plos One* 7(7):e39345.
- Van Soest R.W.M., Boury-Esnault N., Vacelet J., Dohrmann M., Erpenbeck D., De Voogd N.J., Santodomingo N., Vanhoorne B., Kelly M. y Hooper J.N.A. 2012. Global diversity of sponges (Porifera). *Plos One* 7(4):e35105.
- Voultsiadou E. 2007. Sponges: an historical survey of their knowledge in Greek antiquity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:1757–1763.
- Warn F. 2000. Bitter Sea. The real story of Greek sponge diving. *Guardian Angel Press, Reino Unido*. 114 pp.
- Webster N.S. y Taylor M.W. 2012. Marine sponges and their microbial symbionts: love and other relationships. *Environmental Microbiology* 14(2):517–524.
- Wörheide G., Erpenbeck D. y Menke C. 2007. The Sponge Barcoding Project: aiding in the identification and description of poriferan taxa. En: *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Custódio M.R., Hajdu E., Lôbo-Hajdu G. y Muricy G. (eds). Museu Nacional. Rio de Janeiro. pp. 123–128.
- Wulff J.L. 1984. Sponge-mediated coral reef growth and rejuvenation. *Coral Reefs* 3:157–163.
- Wulff J.L. 2006. Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology* 84:146–166.
- Wulff J.L. 2012. Ecological interactions and the distribution, abundance, and diversity of sponges. *Advances in Marine Biology* 61:273–344.