

3

ESPONJAS Y PLACOZOOS

FUNDAMENTOS Y MODELOS

Evolución de los metazoos
Tejidos epitelial y conjuntivo
Ciclos vitales y desarrollo de un metazoo

ESPONJAS (*phylum porifera*)

Estructura de las esponjas
Fisiología
Las clases de esponjas
Regeneración y reproducción
La posición filogenética de las esponjas

PLACOZOOS (*PHYLUM PLACOZOA*): ¿LOS METAZOOS MAS PRIMITIVOS?

FUNDAMENTOS Y MODELOS

Los metazoos son organismos pluricelulares, móviles y heterótrofos que pasan por un estado de blástula en el curso de su desarrollo embrionario. Aunque algunos, como las esponjas y los corales, han pasado a ser sésiles, todavía conservan en su ciclo vital una larva móvil. Los metazoos constituyen casi todo aquello que puede ser considerado como animales. Su diversidad es enorme, con muchos modelos corporales diferentes. Existen 29 filos de acuerdo con las clasificaciones más ampliamente aceptadas, y sólo uno, los Cordados, contiene animales que no sean invertebrados.

EVOLUCIÓN DE LOS METAZOOS

La mayoría de los zoólogos están de acuerdo en que los metazoos tienen un antecesor común que proviene de algunos organismos unicelulares. La **teoría colonial**, por la cual los metazoos derivan de una colonia de flagelados, es la hipótesis clásica, que mantienen en su mayoría los zoólogos contemporáneos. La teoría colonial sostiene que los flagelados son los antecesores de los metazoos; los siguientes hechos se citan como evidencia en apoyo de la existencia de dicho antecesor. Existen espermatozoides flagelados en todos los metazoos. Las células monociliadas —células con único cilio— son comunes entre los metazoos inferiores, particularmente entre las esponjas, las hidras, las anémonas de mar y los corales. Los óvulos y los espermatozoides han evolucionado en algunos flagelados, tales como el colonial y esférico *Volvox*. Aunque *Volvox* se emplea frecuentemente como modelo para el diseño del antecesor colonial flagelado, estos organismos autótrofos, con células similares a las de las plantas, no son los antecesores más verosímiles de los metazoos. Existen evidencias ultraestructurales que convierten a los coanoflagelados (pág. 31), un pequeño grupo de protozoos monoflagelados con caracteres semejantes a los animales, en los mejores candidatos. Algunos son solitarios y otros son coloniales. Los coanoflagelados tienen mitocondrias y raíces ciliares que son muy semejantes a las correspondientes de las células de los metazoos. Por otra parte, se encuentran coanocitos —células con anillo de microvellosidades formando una especie de collar alrededor de un flagelo, como es típico en los coanoflagelados— en un cierto número de grupos de animales metazoos, sobre todo en las esponjas.

La teoría colonial mantiene que el metazoo ancestral se desarrolla, probablemente, a partir de un flagelado colonial, hueco y esférico (Fig. 3-1). Las células eran

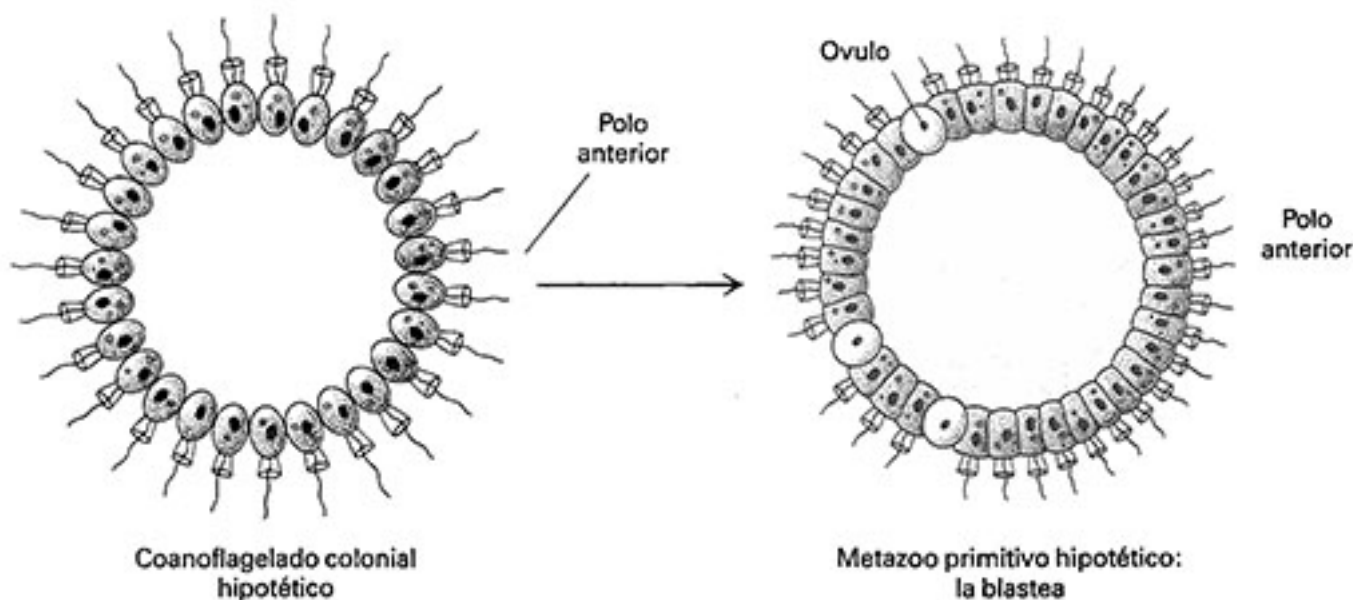


Fig. 3-1. Origen de un metazoo pluricelular hueco (blastea) a partir de un coanoflagelado.

uniflageladas en su superficie externa; la colonia poseía un claro eje anteroposterior, nadando con el polo anterior hacia delante. Las células no productoras (somáticas) se desarrollaron a partir de las reproductoras. Este estado hipotético se ha denominado **blastea** y se cree que es reflejo del estado de blástula que se produce en el desarrollo de todos los animales. Una división posterior de las funciones de las células somáticas pudo permitir el aumento de la interdependencia de las células hasta que lo que era originalmente una colonia de individuos unicelulares pasó a ser un único organismo pluricelular. La colonia de coanoflagelados se pudo haber descrito como un superorganismo debido a que todos los individuos de la colonia funcionaban colectivamente como una unidad. Este superorganismo proporcionó entonces la transición hacia un nuevo nivel de organización, pluricelular, en el cual la especialización no ocurrió por medio de órganos sino por la diferenciación de las células.

TEJIDOS EPITELIAL Y CONJUNTIVO

Aunque la diferenciación de las células es un carácter inconfundible de la organización de los metazoos, los diferentes tipos de células que forman el cuerpo de un metazoo no se distribuyen en absoluto al azar. Las células similares se agrupan juntas como **tejidos**. En la mayoría de los animales se encuentran dos tipos de tejidos, **conjuntivo** y **epitelial**. Las células epiteliales se disponen juntas formando capas que limitan espacios o forman masas secretoras (glándulas). Donde actúan como una capa limitante, las células epiteliales son delgadas y aplanadas (**epitelio escamoso**). Donde tienen funciones secretoras, fagocíticas o de absorción, tienden a ser de forma **cúbica** o **columnar** (Fig. 3-2). Incluso las esponjas, que presentan un bajo nivel de diferenciación celular, tienen tejidos semejantes a epitelios.

Las células epiteliales normalmente son ciliadas. Cada célula puede tener uno o varios cilios, pero la condición monociliada se considera primitiva, ya que se da en todos los filos más primitivos de animales, como también en un número de grupos superiores. Hay que recordar que los cilios y los flagelos tienen la misma ultraestructura, y cuando se aplica el término *flageladas* a algunas células animales, como en las esponjas, estas células simplemente se podrían denominar monociliadas.

El tejido conjuntivo se caracteriza por poseer células ampliamente espaciadas y una matriz extracelular que siempre contiene al menos agua y fibras de proteínas (Fig. 3-2). Una parte considerable de las fibras está formada por colágeno, una proteína animal. El tejido conjuntivo puede tener una función esquelética cuando tiene un gran número de fibras o cuando la matriz contiene otros componentes,

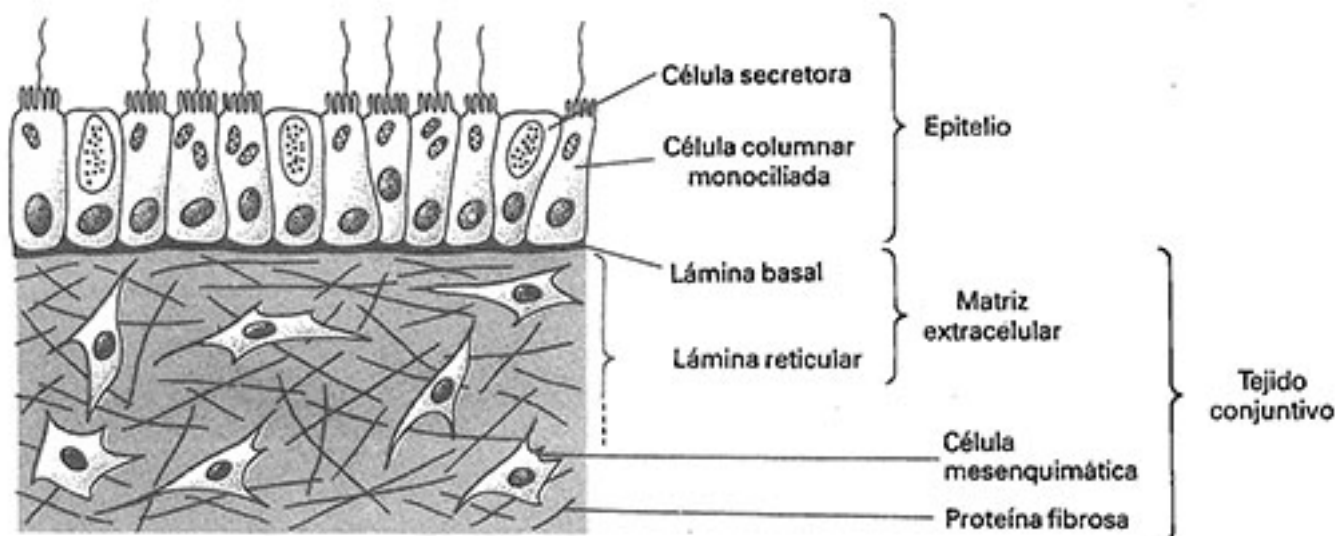


Fig. 3-2. Capa de epitelio columnar, monociliado, sobre tejido conjuntivo. Las células secretoras están mezcladas entre las células monociliadas.

como por ejemplo, pequeños trozos de sílice o de carbonato cálcico. Dichas **espículas** u **osículos** minerales proporcionan rigidez al tejido conjuntivo.

El tejido conjuntivo siempre se dispone entre capas limitantes de epitelio, y es así como se constituye un compartimento de tejido conjuntivo. El epitelio puede regular el paso de algunas sustancias que entran o salen del compartimento. En unos pocos animales, como es de destacar en ciertas medusas pequeñas, el tejido conjuntivo (mesoglea) carece de células y la matriz procede enteramente de las capas epiteliales adyacentes.

CICLOS VITALES Y DESARROLLO DE UN METAZOO

Los metazoos son organismos diploides en los que la meiosis está restringida a la formación de los gametos haploides. El estado diploide se restablece en el cigoto con la fecundación. El cigoto, o huevo, es una célula polarizada cuyo eje polar discurre entre los **hemisferios animal y vegetativo**. Los dos primeros planos de división del huevo son típicamente paralelos al eje polar, y el huevo entero se divide primero en dos y después en cuatro células hijas o **blastómeros** (Fig. 3-3). Esta **segmentación total** se denomina también **holoblástica**. Los huevos contienen una cantidad variable de vitelo que se distribuye de diferentes formas. Debido a que el vitelo tiende a impedir la segmentación, tanto la cantidad como la distribución del vitelo afectan profundamente al modelo de segmentación. Cuando existe una pequeña cantidad de vitelo y está más bien distribuida uniformemente en el huevo (huevos **homolecitos** o **isolecitos**), los blastómeros resultantes de la segmentación tienden a ser del mismo tamaño. Entonces, se dice que la segmentación es total e **igual**. Cuando una cantidad moderada de vitelo se sitúa en el hemisferio vegetativo (huevos **telolecitos**), los blastómeros situados en el hemisferio animal del huevo en segmentación son más pequeños (**micrómeros**) que los del hemisferio vegetativo con vitelo (**macrómeros**). Dicha segmentación se denomina total pero **desigual** (Fig. 3-3).

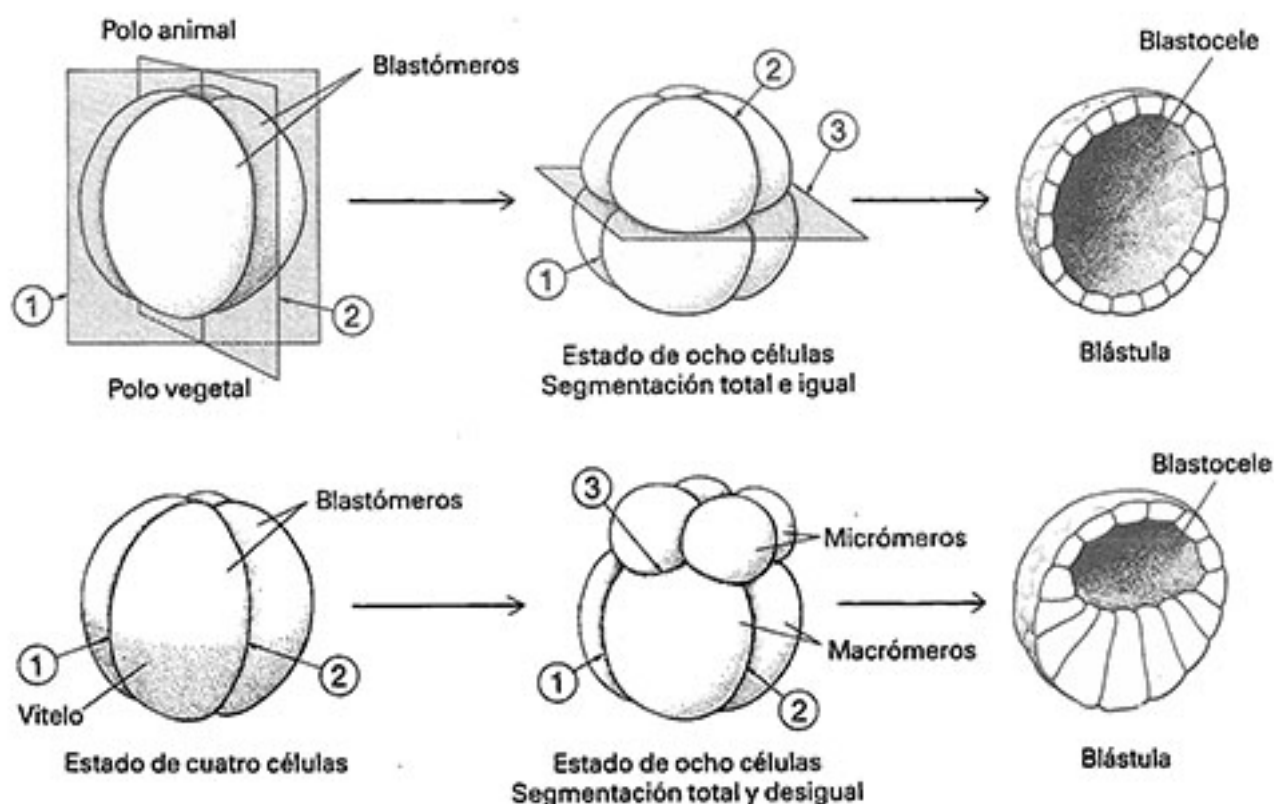


Fig. 3-3. Estados tempranos de la segmentación y blástula de un huevo con una pequeña cantidad de vitelo (arriba) y de un huevo con una cantidad moderada de vitelo concentrado en el hemisferio vegetativo (abajo). Los dos primeros planos verticales de la segmentación podrían ser los mismos en ambos. Los números indican los surcos de los planos de segmentación.

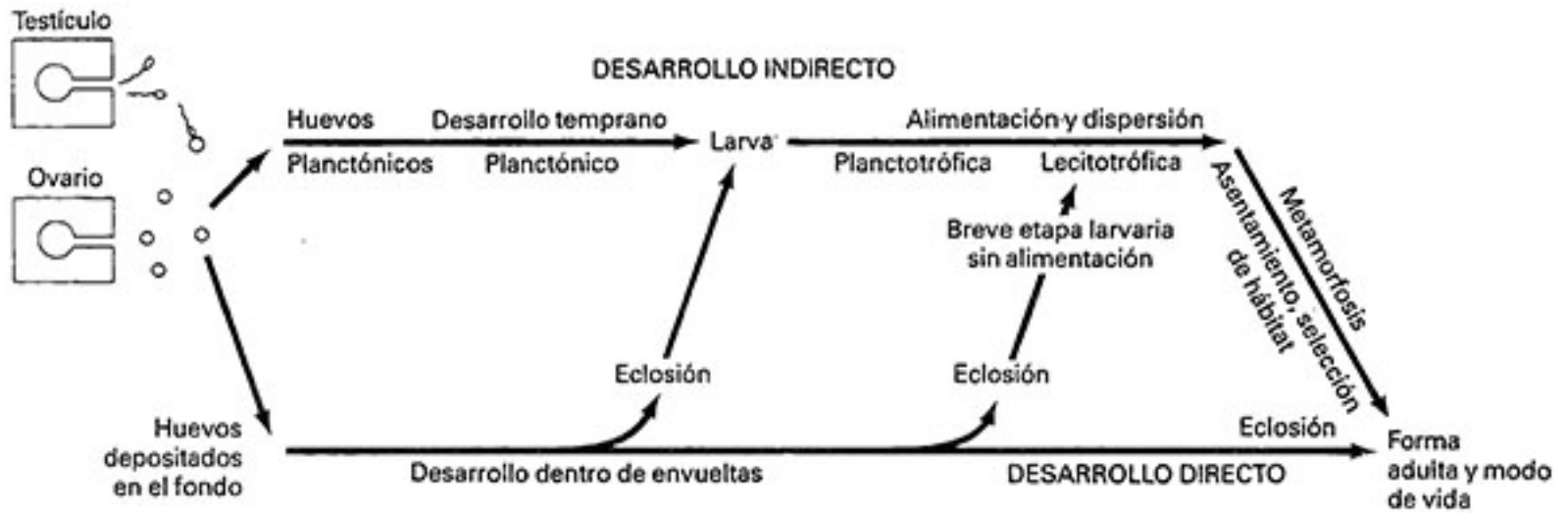


Fig. 3-4. Modelo de desarrollo en los animales.

Repetidas divisiones de la segmentación convierten al huevo en una esfera de blastómeros pequeños, denominada **blástula** (Fig. 3-3). Donde la segmentación era total e igual (huevos con poco vitelo), la pared de la blástula está formada por una única capa de blastómeros que engloban una gran cavidad llena de fluido, el **blastocelo**. Cuando hay grandes cantidades de vitelo en el hemisferio vegetativo, éste puede hacer que el blastocelo quede restringido al hemisferio animal o incluso que esté obliterado, de tal forma que la blástula sea maciza (**estereoblástula**).

En muchos animales, especialmente aquellos que viven en el mar, el desarrollo embrionario conduce a un estado de desarrollo, independiente y móvil, denominado **larva**, la cual es escasamente visible a simple vista y tiene un aspecto diferente del adulto. La larva se puede alimentar, consiguiendo una fuente externa de nutrición, y es transportada por las corrientes de marea y otras, dispersándose así la especie. Después de una vida planctónica de horas, días, o incluso semanas, la larva se fija en el fondo (si la especie es bentónica) y se transforma (**metamorfosea**) en la forma adulta asumiendo el estilo de vida adulto. Un ciclo vital que incluya una larva se dice que es **indirecto** (Fig. 3-4).

Se cree que un ciclo vital indirecto con fecundación externa y desarrollo embrionario planctónico es el modelo primitivo en los animales. En todos los grupos animales han evolucionado varias adaptaciones reproductoras que aumentan la probabilidad de fecundación y la supervivencia del embrión. Las adaptaciones que aumentan la probabilidad de fecundación están sobretodo enfocadas a aumentar la **sincronía** (los gametos se producen y liberan al mismo tiempo) y la **proximidad** (los gametos se liberan próximos unos de otros). La producción y liberación sincrónica está, en gran medida, bajo el control de señales del entorno, tales como la temperatura, la luz y las mareas. La proximidad se lleva a cabo de diferentes formas. El **hermafroditismo**, la presencia de gónadas masculinas y femeninas en el mismo individuo, es una adaptación común donde los niveles de población son bajos o donde los adultos viven fijos a alguna estructura del medio, como por ejemplo, a una roca o a un coral. En estas circunstancias, cualquier otro individuo colindante es una pareja potencial. Nótese que la mayoría de los animales hermafroditas utilizan más bien la fecundación cruzada que la autofecundación puesto que este último proceso reduce la posibilidad de variación genética. Sin embargo, el hermafroditismo supone un coste energético —el desarrollo de dos tipos de gónadas y los sistemas asociados, así como la producción de óvulos y espermatozoides (pág. 211).

Muchos animales hermafroditas no son **hermafroditas simultáneos** sino que son **protándricos**, es decir, que primero desarrollan testículos y más tarde ovarios. O sea, el sexo del individuo cambia de masculino a femenino durante el curso de su vida reproductora. La secuencia inversa no es común.

Hay que tener en cuenta que, aunque existe una buena correlación entre hermafroditismo y vida sésil, hay algunos grandes grupos de animales no sésiles, como los platelmintos, en los que el origen del hermafroditismo no está muy claro.

Otra adaptación común para la proximidad es la **fecundación interna**, que puede conducir a un amplio rango de modificaciones en el aparato reproductor (esto se analizará en capítulos posteriores). Cuando hay fecundación interna, normalmente se produce una menor cantidad de gametos que cuando la fecundación es externa en el agua.

La principal desventaja del desarrollo planctónico es la depredación sobre los embriones en desarrollo y las larvas. Encerrando los huevos con envueltas protectoras fijas al fondo o criándolos dentro de un progenitor, los primeros estados embrionarios ya no tienen lugar en el plancton. La eclosión, o liberación desde la cría al estado de larva, todavía permite las ventajas de la alimentación y la dispersión planctónicas. En muchos grupos de animales con larvas, la vida larvaria está reducida mediante el mantenimiento del suficiente vitelo dentro de las células larvarias, que asegura así la nutrición; la larva, que no se alimenta, tiene una función de dispersión. En otros, se prescinde de la larva y el desarrollo es **directo**: los jóvenes eclosionan como adultos en miniatura o juveniles.

Todas estas modificaciones del modo de vida se pueden encontrar con frecuencia en distintas especies dentro de una misma clase de animales. El desarrollo directo, normalmente, lo presentan los animales de agua dulce debido al peligro de las corrientes y la turbidez, pero existen muchas excepciones.

ESPONJAS (*phylum porifera*)

Las esponjas, que constituyen el filo Porifera, son los animales pluricelulares más primitivos. Carecen de órganos, pero tienen un tejido conjuntivo bien desarrollado, en el que las células llevan a cabo una variedad de funciones. Comparadas con las de otros metazoos, las células de las esponjas muestran un grado tan alto de independencia que el cuerpo de las mismas se asemeja, en algunos aspectos, a una colonia de protozoos. Las esponjas están especializadas en ser sésiles y en tener un modelo corporal inusual, construido alrededor de un sistema de canales acuíferos. El que las esponjas fuesen sésiles y careciesen de cualquier movimiento detectable convenció a Aristóteles, Plinio y otros naturalistas de la antigüedad de que eran plantas. De hecho, hasta 1765 no se observaron por primera vez las corrientes de agua internas, lo que definitivamente estableció la naturaleza animal de las esponjas.

Con excepción de unas 150 especies dulciacuícolas, las aproximadamente 5 000 especies descritas de esponjas son animales marinos. Abundan en todos los mares y dondequiera que haya rocas, conchas, maderos sumergidos o corales que les sirvan de sustrato. Incluso algunas especies viven en fondos blandos arenosos y fangosos. Casi todas las esponjas prefieren las aguas más bien someras, aunque algunos

grupos, incluyendo la mayor parte de las esponjas vítreas, viven en aguas profundas.

ESTRUCTURA DE LAS ESPONJAS

Las esponjas son de tamaño muy variado. Algunas esponjas calcáreas tienen las dimensiones de un grano de arroz, pero hay una especie que excede el metro de altura y diámetro. Algunas son radialmente simétricas, pero la mayoría son irregulares y exhiben formas de crecimiento masivas, erectas, incrustantes o ramificadas (Figs. 3-5, 3-6 y 3-12). La mayoría de las especies comunes tienen colores vivos. Es frecuente encontrar esponjas verdes, amarillas, naranjas, rojas y púrpuras, pero el significado de la coloración es incierto. Se ha sugerido para algunas especies una función de protección frente a la radiación solar y como coloración de advertencia.

La estructura de las esponjas es única porque está construida en torno a un sistema de canales de agua, una disposición que se relaciona con el modo de vida sésil del grupo. Esta estructura es la llave para el entendimiento de muchos aspectos de la biología de las esponjas. La mejor manera de comprender la estructura básica y la histología de las esponjas es comenzar con las formas radiales más simples. Dichas esponjas se denominan **asconoides**, un término es-

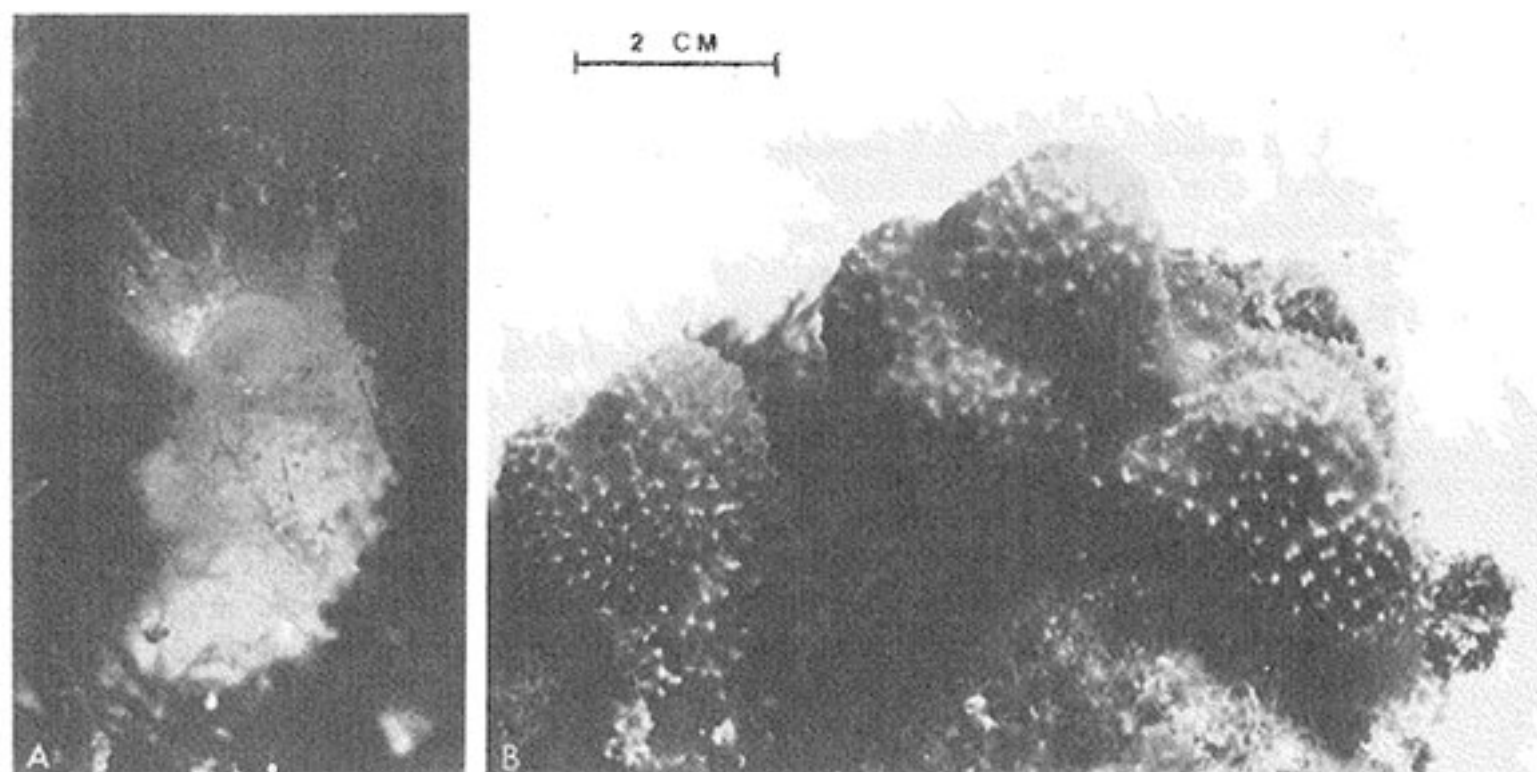


Fig. 3-5. A, una pequeña esponja siconoide calcárea. El cuerpo en forma de jarra de este individuo no tiene más de 5 mm de longitud. El gran ósculo está rodeado por largas espículas. B, *Dysidea etheria*, una esponja leuconoide antillana, de color azul claro. A la izquierda se aprecia un ósculo. (A y B cortesía de Betty M. Barnes.)

estructural y no taxonómico. Estas esponjas son tubulares y siempre pequeñas (Fig. 3-7). *Leucosolenia*, que es uno de los pocos géneros actuales de esponjas asconoides, sólo en raras ocasiones excede los 10 cm de altura. Las esponjas asconoides generalmente no son solitarias, pero están compuestas por grupos de tubos fusionados a lo largo de sus ejes longitudinales o por sus bases.

La superficie de una esponja asconoide está perforada por muchos orificios pequeños denominados **ostiolos** (o poros **inhalantes**), de donde deriva el nombre Porifera (que tiene poros). Dichos poros desembocan en la cavidad interior, el **espongocele** (o **atrio**), que a su vez se abre al exterior a través del **ósculo**, una amplia abertura situada en el extremo superior del tubo. Una corriente constante de agua pasa a través de los poros inhalantes hacia el espongocele y sale por el ósculo.

La pared del cuerpo es relativamente simple. La superficie exterior está cubierta por células aplanadas, denominadas **pinacocitos**, que constituyen el pinacodermo. A diferencia del epitelio de casi todos los animales, no existe lámina basal ni uniones intercelulares, y los márgenes de los pinacocitos son contráctiles, de modo que el animal puede reducir ligeramente su tamaño. Los pinacocitos basales segregan el material que fija la esponja al sustrato. Cada poro está formado por un **porocito**, es decir, una célula en forma de anillo que se extiende desde la superficie externa hasta el espongocele. El orificio, o

luz, del porocito forma el poro inhalante, u ostiolo, que se abre o cierra por contracción.

Debajo del pinacodermo se encuentra el **mesohilo** (también conocido a veces como mesénquima), formado por una matriz gelatinosa de proteína que contiene material esquelético y células ameboides. El mesohilo es equivalente al tejido conjuntivo de otros metazoos.

El esqueleto es relativamente complejo y proporciona una estructura de soporte a las células vivas del animal. (A fin de evitar repeticiones, la explicación del esqueleto de las esponjas es aplicable a todo el filo y no sólo a las esponjas asconoides.) El esqueleto puede constar de espículas calcáreas, espículas silíceas, fibras de espongina proteínica o una combinación de estas dos últimas. Las espículas, de formas variadas, son importantes para la identificación y la clasificación de las especies (Fig. 3-8). Con el uso de estas estructuras se ha desarrollado una amplia nomenclatura para la taxonomía de las esponjas. El sufijo -axón se refiere al número de ejes que tiene una espícula, mientras que -actina denota el número de radios o puntas. Las espículas monoaxónicas tienen forma de agujas o varillas y pueden ser curvas o rectas, con los extremos en punta, en forma de clavo o de gancho, mientras que las triaxónicas pueden tener tres o seis (hexactinas) puntas. Estos términos se aplican a las **meGascleras**, espículas grandes que constituyen el elemento de soporte principal del esqueleto. Las **microscleras**, espículas considerable-

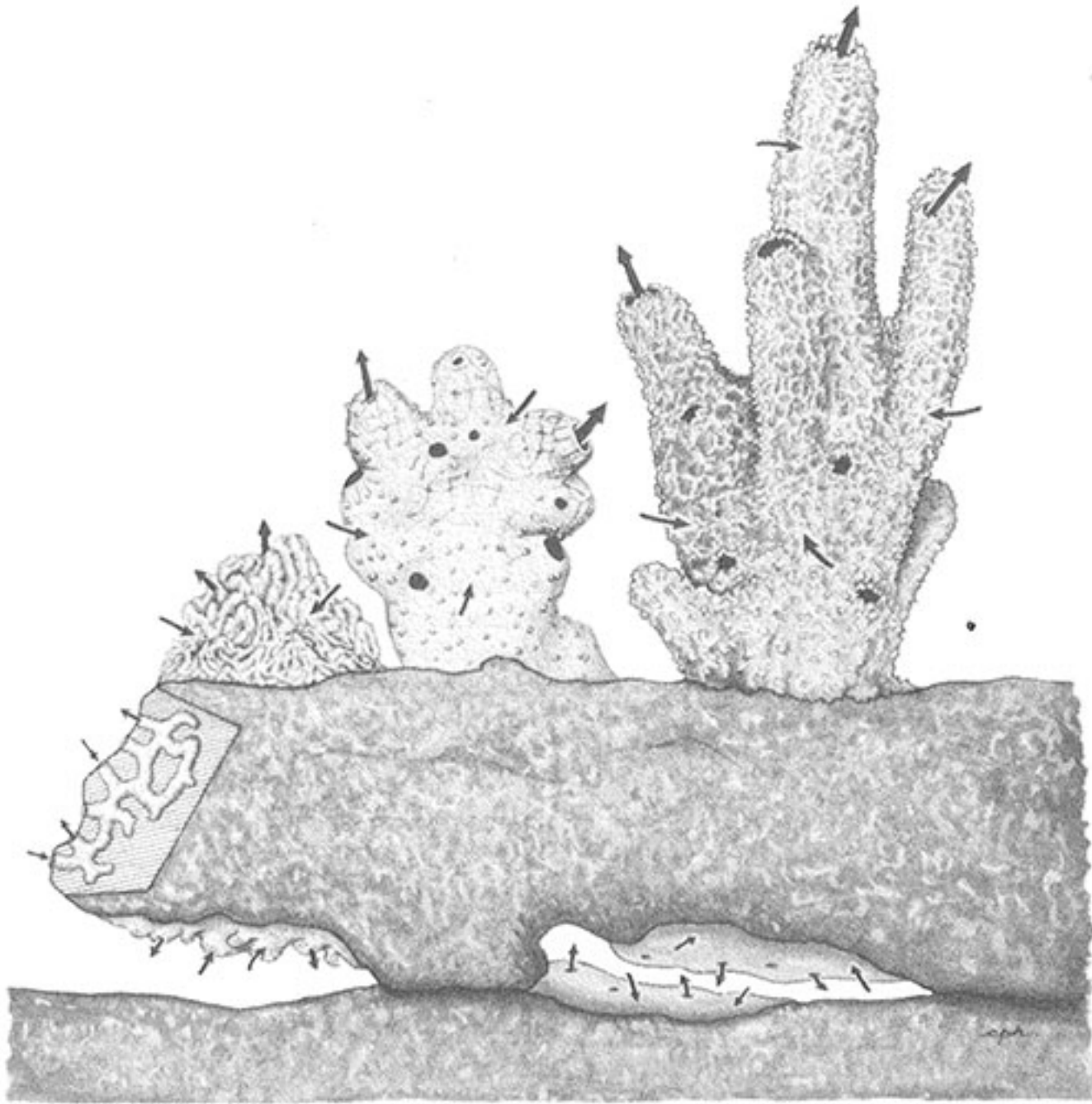


Fig. 3-6. Relación entre la forma de las esponjas y la utilización del sustrato. *A*, las dos esponjas masivas de la derecha, situadas encima de la roca, necesitan una superficie expuesta, pero su forma erecta les permite utilizar agua situada muy por encima del sustrato y su área de fijación es relativamente pequeña en comparación con la superficie total del cuerpo. *B*, las esponjas incrustantes situadas por debajo de la roca utilizan buena parte de su superficie para fijarse, pero su forma baja e incrustante les permite explotar el espacio de grietas y otros sitios confinados. *C*, la esponja que está en la superficie vertical a la izquierda de la roca utiliza espacios que se hallan *dentro* del sustrato. Las flechas pequeñas indican el movimiento de agua hacia el interior de la esponja y las flechas grandes señalan la salida de agua por los ósculos.

mente más pequeñas, tienen su propia terminología especializada.

El esqueleto se localiza principalmente en el mesohilo, aunque es frecuente que las espículas asomen a través del pinacodermo. La disposición de las espículas está organizada, con varios tipos combinados con frecuencia en agrupamientos característicos (Figs. 3-8 F y G). Pueden estar entrecruzadas o fusionadas unas con otras. La organización de una parte del cuerpo puede diferir de la de otra parte. Las

microscleras, por ejemplo, sostienen el pinacodermo que recubre los canales acuíferos.

El mesohilo de todas las esponjas contiene fibrillas de colágeno dispersas, pero muchas esponjas también poseen un esqueleto de fibras gruesas que se conectan entre sí (Fig. 3-9). Las fibras están formadas por **espongina**, una proteína fibrosa parecida al colágeno. Algunas esponjas contienen tanta espongina que su textura es dura y parecida a la del caucho, y en muchas especies las espículas silíceas es-

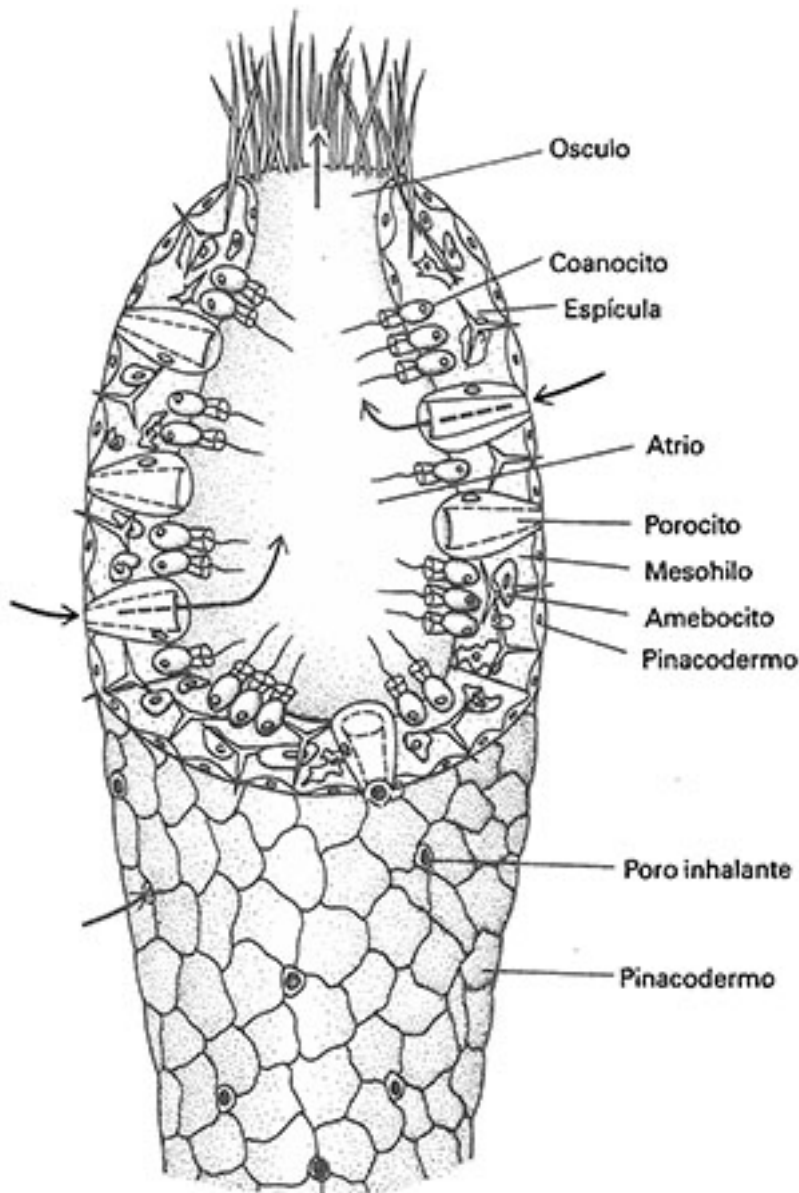


Fig. 3-7. Diagrama de una esponja asconoide parcialmente cortada. (Basado en un dibujo de Buchsbaum. B-E, tomado de Minchin en Jones.)

tán embebidas parcial o totalmente en las fibras de esponjina para endurecerlas (Figs. 3-9 C y D).

Entre las células ameboides del mesohilo existen varios tipos. Los **arqueocitos**, células grandes con núcleos también grandes, son fagocíticos e intervienen en la digestión. Los arqueocitos se consideran totipotentes, es decir, son capaces de transformarse en otros tipos de células que sean necesarios dentro del animal. También existen células fijas, denominadas **colenocitos**, que están ancladas por medio de largos filamentos citoplásmicos y segregan las fibras de colágeno dispersas. Muchas esponjas poseen células móviles, que también secretan estas fibras.

El esqueleto de espículas está producido por esclerocitos ameboides. Por lo general, de uno a varios **esclerocitos** están implicados en la secreción de cada espícula en las esponjas calcáreas, y el proceso de secreción es relativamente complejo. Por ejemplo, una espícula de tres puntas está segregada por

tres esclerocitos que derivan de un amebocito, denominado escleroblasto. Los tres esclerocitos se fusionan parcialmente para formar un triplete de células (Fig. 3-8 B a E). Luego, cada miembro del triplete se divide y entre cada par de células hijas se fabrica una punta o radio. Las tres puntas se fusionan por sus bases. Cada uno de los tres pares de esclerocitos se desplaza en seguida hacia fuera a lo largo del radio, de tal forma que una célula segrega el extremo y la otra engruesa la base de la espícula (Fig. 3-8 E). El esqueleto de esponjina está segregado por **espongocitos**.

En el lado interno del mesohilo y recubriendo el espongocelo existe una capa de células, los **coanocitos**, que tienen una estructura muy similar a la de los protozoos coanoflagelados (Fig. 3-16). El coanocito es ovoide, con uno de sus extremos adyacente al mesohilo. El extremo opuesto se proyecta dentro del espongocelo y tiene un flagelo rodeado por un collar de microvellosidades. Los coanocitos se encargan de mover el agua a través de la esponja y de obtener alimento. (Ambos procesos se describen más adelante con más detalle.) Es importante entender que el espongocelo y los coanocitos que lo recubren no son homólogos al tubo digestivo de otros animales y los coanocitos no son derivados endodérmicos. De hecho, no existe endodermo en las esponjas. Las esponjas carecen de tubo digestivo, y esta condición es primitiva.

La estructura asconoide primitiva impone limitaciones de tamaño bien definidas. Un aumento en el volumen del espongocelo no va acompañado por un aumento suficiente en el área superficial de la capa de coanocitos para mantener el flujo de agua necesario. A esto se debe que las esponjas asconoides sean siempre pequeñas.

Los problemas del flujo de agua y el área superficial se han superado, durante la evolución de las esponjas, mediante un plegamiento de la pared del cuerpo y, en muchas especies, con la disminución del espongocelo. El plegamiento aumenta el área superficial de la capa de coanocitos y la disminución del espongocelo reduce el volumen de agua que es necesario hacer circular. El resultado neto de estos cambios es un flujo de agua mucho mayor y más eficaz a través del cuerpo. Así es posible que el organismo sea más grande aunque por lo general se pierde la simetría radial primitiva.

Las esponjas presentan diversos grados en el cambio recién descrito. Las que exhiben los primeros grados de plegamiento de la pared del cuerpo se denominan **esponjas siconoides**. A este tipo pertenecen los conocidos géneros *Grantia* y *Sycon* (= *Scypha*). En la estructura siconoide la pared del cuerpo se ha "plegado" formando sacos externos que penetran en

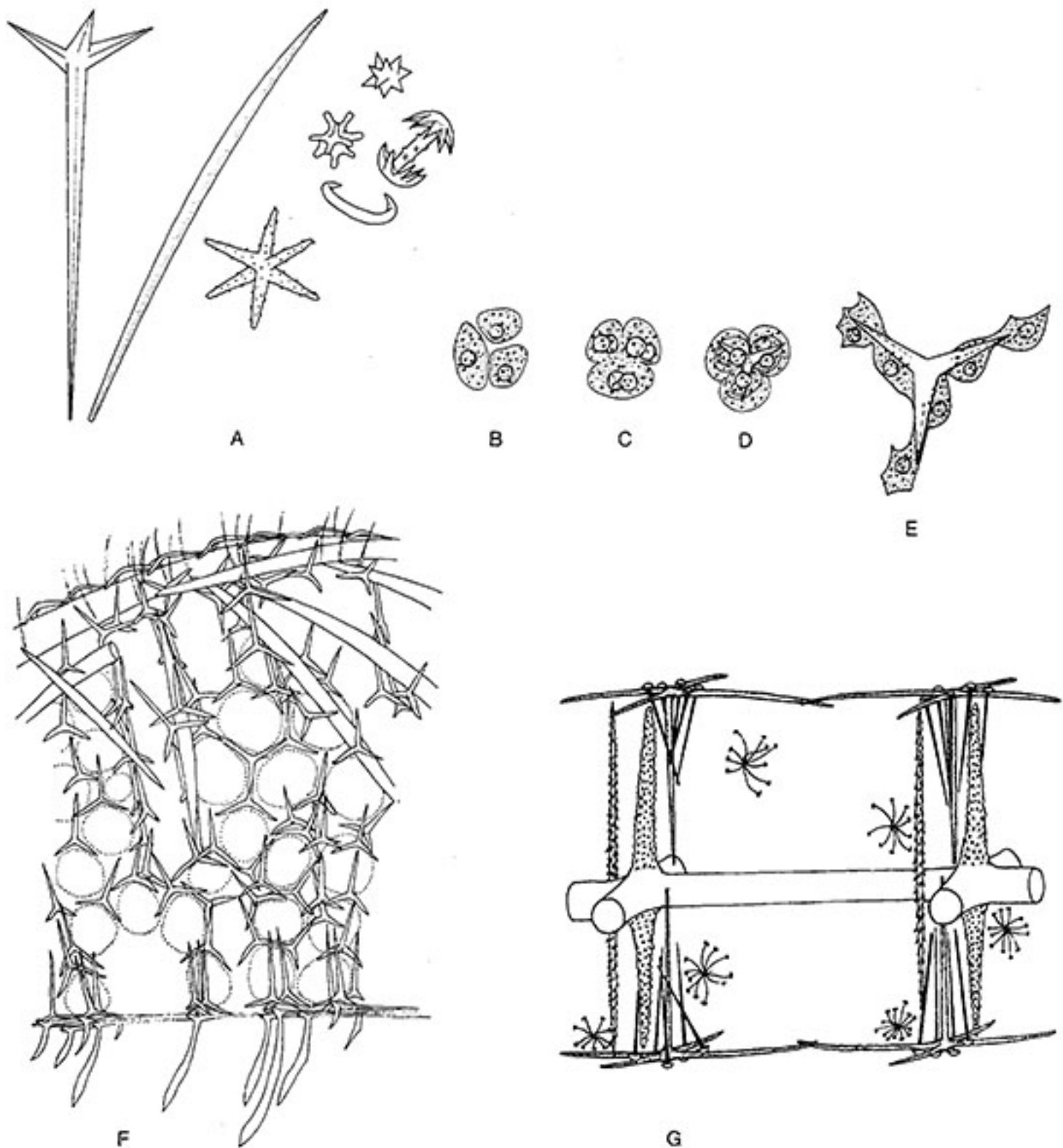


Fig. 3-8. A, espículas de esponja en las que se aprecia las variaciones de forma y tamaño (megascleras y microscleras). B-E, secreción de una espícula calcárea trirradial. F, corte de una parte de una esponja calcárea leuconoide, en el cual se muestran las espículas en su posición natural. G, espículas de la esponja hexactinélida *Farrea sollaris* en su posición natural. (B-E, según Michin en Jones. F, según Borojevic. G, según Schulze, ambos en Berquist, P. R. 1978. *Sponges*. Hutchinson, London, págs. 147-151.)

el cuerpo desde el exterior y evaginaciones que se proyectan hacia fuera desde el espongocele (Fig. 3-10 B y C). Los dos sacos formados por plegamiento no se conectan, sino que se encuentran alternados y sus fondos son ciegos.

En este tipo de esponja más avanzado, los coanocitos ya no recubren el espongocele sino que están confinados a las evaginaciones, que reciben el nombre de **canales radiales o flagelados**. Las invaginaciones correspondientes al lado del pinacodermo se

conocen como **canales inhalantes** y están recubiertos por pinacocitos. Los dos tipos de canales están conectados por medio de **prosopilos**, que son el equivalente de los poros de las esponjas asconoides. Así, el agua fluye a través de los canales inhalantes, los prosopilos, los canales flagelados y el espongocele, para salir a través del ósculo.

Un grado ligeramente más especializado de la estructura siconoide ocurre cuando los pinacocitos y el mesohilo ocluyen los extremos abiertos de los cana-

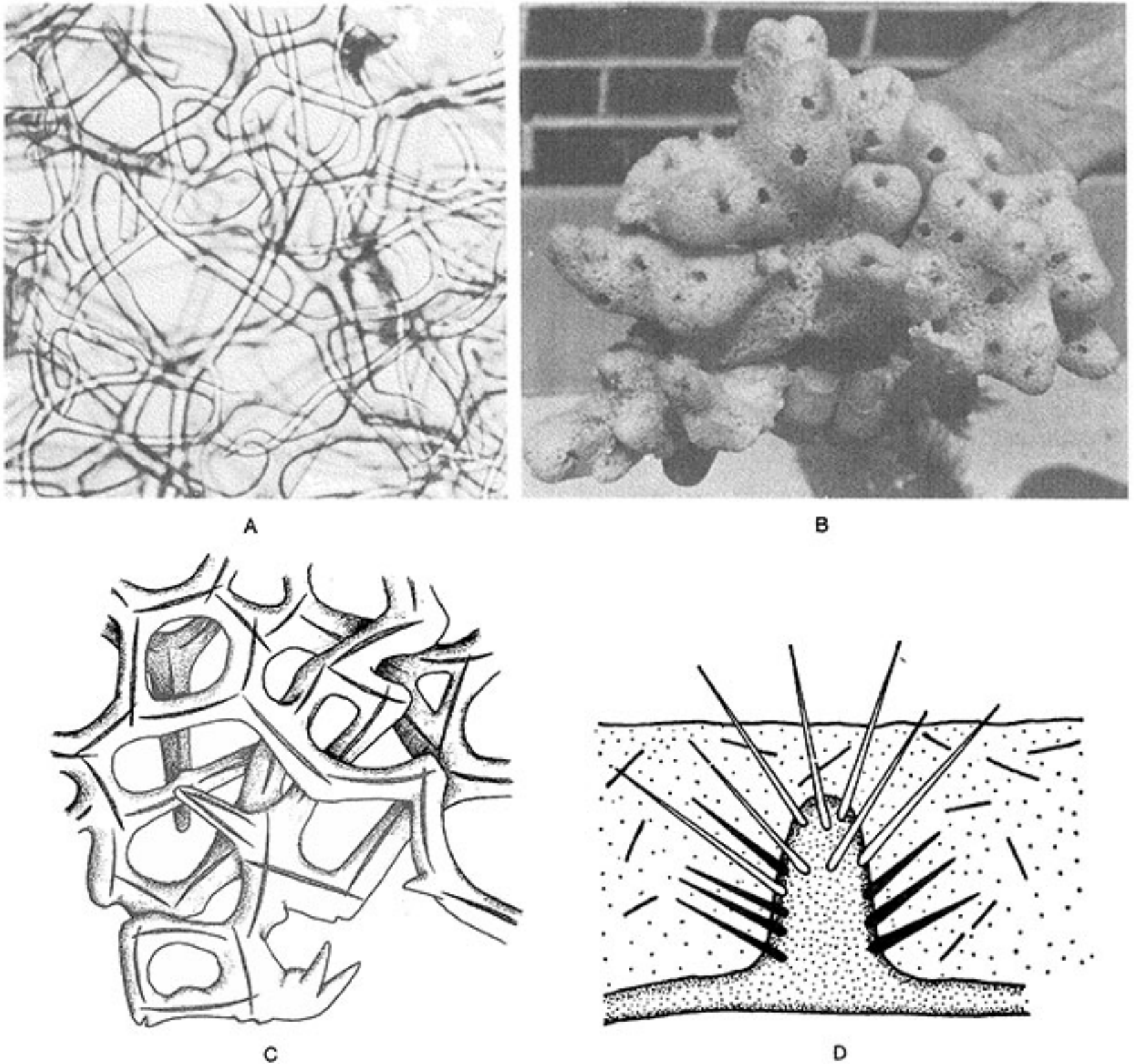
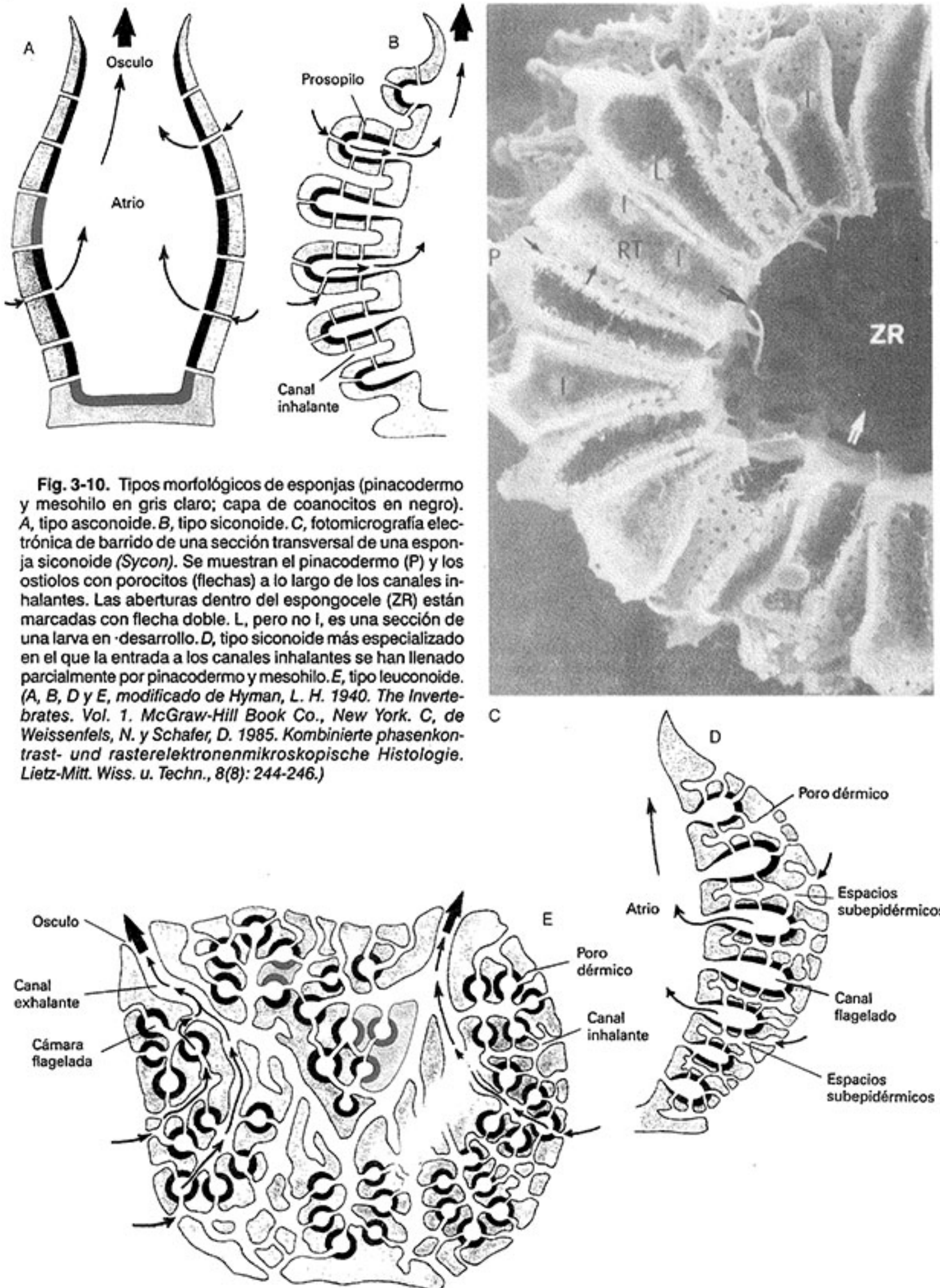


Fig. 3-9. A, fotomicrografía de fibras de espongina (aparecen translúcidas). B, esqueleto de espongina de una esponja comercial (*Spongia*) del Mediterráneo. Los orificios grandes son ósculos. C, red de espongina de *Endectyon*, en la que se aprecian embebidas las espículas. D, esponja con un tipo de espícula parcialmente embebido en la espongina. (A, cortesía de General Biological Supply House, Inc. B, cortesía de Betty M. Barnes. D, de Bergquist, P. R. 1978. *Sponges*. Hutchinson, London, pág. 46.)

les inhalantes (Fig. 3-10 D), aunque sigue habiendo aberturas ostiolares que permiten el paso del agua hacia los canales inhalantes. A pesar del plegamiento de la pared del cuerpo, las esponjas siconoides todavía conservan la simetría radial.

El mayor grado de plegamiento tiene lugar en las esponjas leuconoides (Fig. 3-10 E). Los canales flagelados se han transformado para dar lugar a cámaras flageladas pequeñas y redondas, y el espongocele,

normalmente, se ha reducido a los conductos de agua que llevan al ósculo. El agua entra en la esponja a través de los ostiolos y penetra en los espacios subdérmicos, que conducen a canales inhalantes ramificados. Estos a su vez desembocan en las cámaras flageladas a través de los prosopilos. El agua sale de la cámara a través de un **apopilo** y luego discurre a través de los canales exhalantes, los cuales se van ampliando a medida que se unen a otros



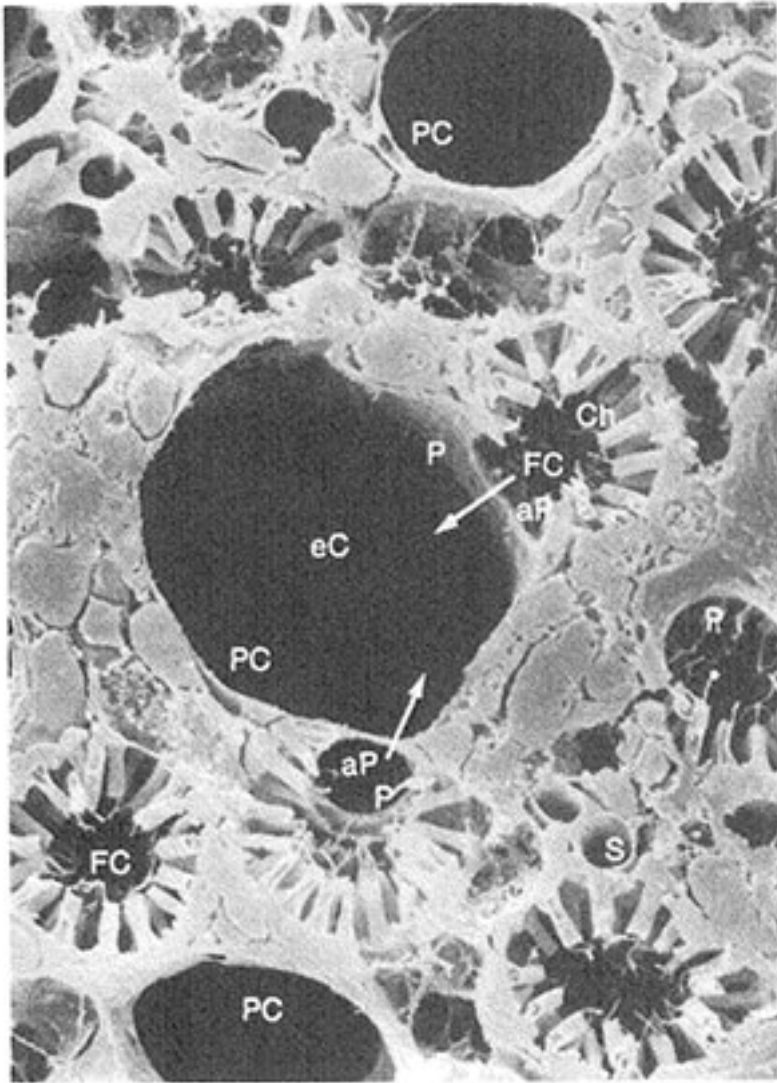


Fig. 3-11. Micrografía electrónica de barrido de un corte de la esponja dulciacuícola *Ephydatia fluviatilis*. En esta sección se aprecia que varias cámaras flageladas (FC) con coanocitos (Ch) rodean un amplio canal exhalante (eC) cuya pared está formada por pinacocitos (PC). Los apopilos (aP) de las cámaras flageladas pasan a través de porocitos (P). Dentro del mesohilo (M) se pueden ver algunos arqueocitos (A), espículas (S) y espongina (Sp). (De Weissentels, N. 1982. *Bau und Funktion des Süßwasserschwamms Ephydatia fluviatilis*. IX. *Rasterelektronenmikroskopische Histologie und Cytologie. Zoomorphology*, 100: 75-87.)

canales. Finalmente, un solo canal amplio desemboca en el exterior a través del ósculo. Estos canales están recubiertos por pinacocitos. El número de cámaras flageladas puede ser enorme; por ejemplo, *Microciona prolifera* contiene 10 000 cámaras por mm^3 , cada una tiene de 20 a 39 μm de diámetro y unos 57 coanocitos. El mesohilo suele ser considerablemente más grueso que en las esponjas asconoides. Los porocitos pueden formar los ostiolos y también los prosopilos y apopilos en el endopinacodermo (Fig. 3-11).

Casi todas las esponjas tienen estructura leuconóide, lo que prueba la eficacia de este tipo de organización. Las esponjas leuconóides pueden alcanzar tamaños considerables, porque cualquier aumento en su masa incrementa el número de cámaras flageladas

necesarias para propulsar el agua a través de la nueva masa. Pueden ser incrustantes o erectas, con cuerpos aplanados o ramificados, aunque muchas especies tienen forma de jarra o tubo y sus canales exhalantes desembocan en una amplia cámara central (Fig. 3-12 y 3-14). En vez de uno solo, pueden presentar muchos ósculos.

Casi todas las esponjas leuconóides tienen uno de dos tipos generales de estructura interna, independientemente de su forma externa. En un primer tipo, el cuerpo es sólido y los canales inhalantes y exhalantes adyacentes corren normalmente paralelos, introduciendo agua hacia las cámaras flageladas y extrayéndola hacia los ósculos, que están dispersos en la superficie (Fig. 3-13 A, B y C). En el otro tipo, el cuerpo es hueco y los ósculos están confinados a las partes superiores o distales del mismo. Los canales excurrentes no se dirigen hacia la superficie, sino que desembocan en la cavidad interna, que conduce hacia un ósculo distal (Figs. 3-13 D, E, F y G).

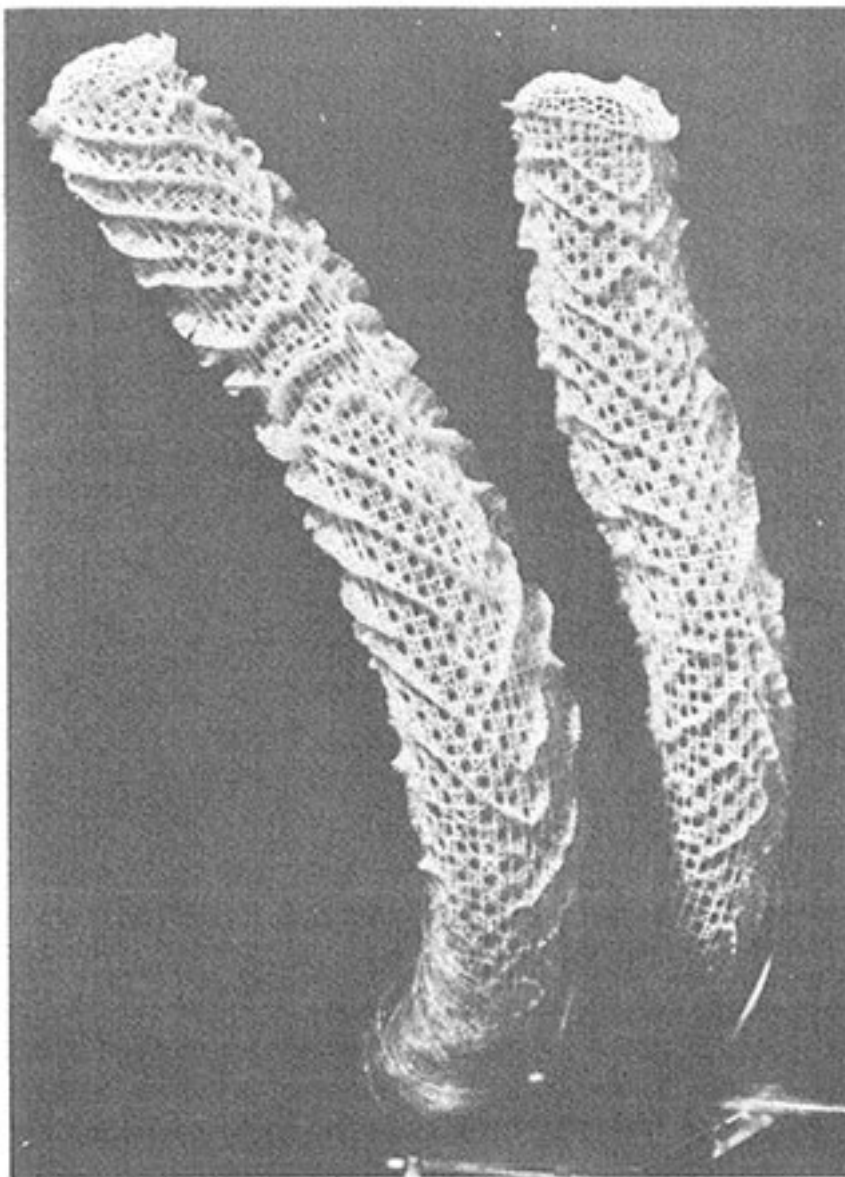
Es obvio que el plan estructural leuconóide apareció evolutivamente más de una vez en las esponjas y, en algunos casos, pudo estar involucrada una fase siconóide previa.

FISIOLOGÍA

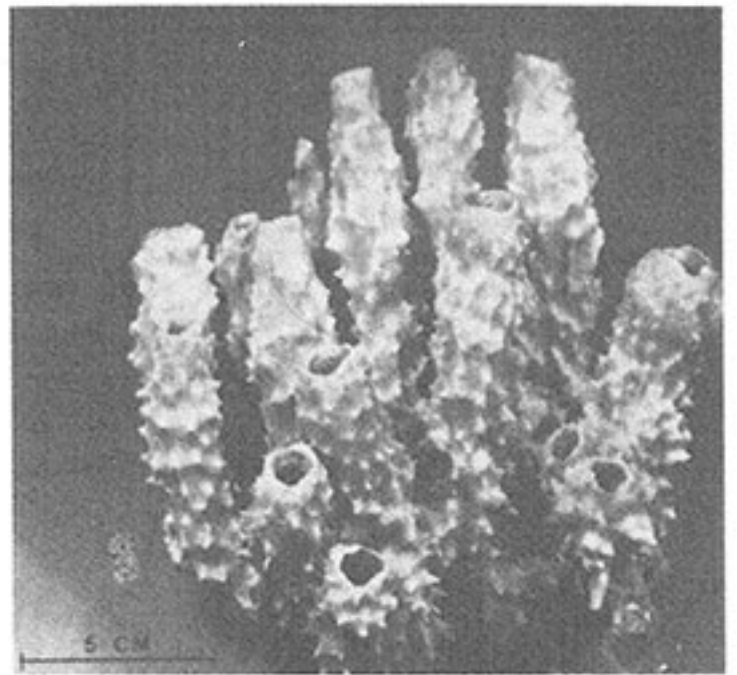
La fisiología de una esponja depende en gran medida de la corriente de agua que fluye a través del cuerpo. El agua lleva oxígeno y alimento a las células y elimina sus desechos. Incluso los óvulos y los espermatozoides entran y salen de las esponjas con las corrientes de agua. El volumen de agua bombeado por una esponja es notable. Un ejemplar de *Leuconia (Leucandra)*, esponja leuconóide de 10 cm de altura y 1 cm de diámetro, tiene aproximadamente 2 250 000 cámaras flageladas y bombea 22.5 l de agua al día. La velocidad de flujo es máxima en el ósculo y mínima en las cámaras flageladas, ya que esas dos regiones tienen, respectivamente, las áreas transversales totales menor y mayor del organismo (Fig. 3-15). Mediante la regulación de la amplitud del ósculo y el cierre de los ostiolos, el animal puede controlar la velocidad de flujo e incluso detenerlo por completo. En algunas Demosponjas el control del ósculo se facilita gracias a un tipo especial de célula del mesohilo denominada **miocito**, la cual tiene algunas semejanzas en cuanto a forma y contractilidad con las células musculares lisas. Sin embargo, a diferencia de las verdaderas células musculares, los miocitos que rodean el ósculo no hacen contacto entre sí.

La corriente se produce por el batido plano de los flagelos de los coanocitos, aunque los flagelos de

A



B



C



D



E

Fig. 3-12. A, la canasta de Venus, *Euplectella*, una esponja hexactinélida en la que las espículas están fusionadas formando una celosía. B, *Callyspongia*, una esponja leuconoide tropical (Demospongiae) con cuerpo de forma tubular. C, *Phyllospongia*, una esponja en forma de hoja cogida en un arrecife del archipiélago Fiji. D, *Poterion*, una enorme esponja leuconoide en forma de copa (Demospongiae). E, esponja llamada "hígado de pollo", *Chondrilla*, una esponja incrustante muy común en las Antillas, dotada de un duro esqueleto de espongina parecido al cartilago (Demospongiae). (A, cortesía del American Museum of Natural History. B-E, cortesía de Betty M. Barnes.)

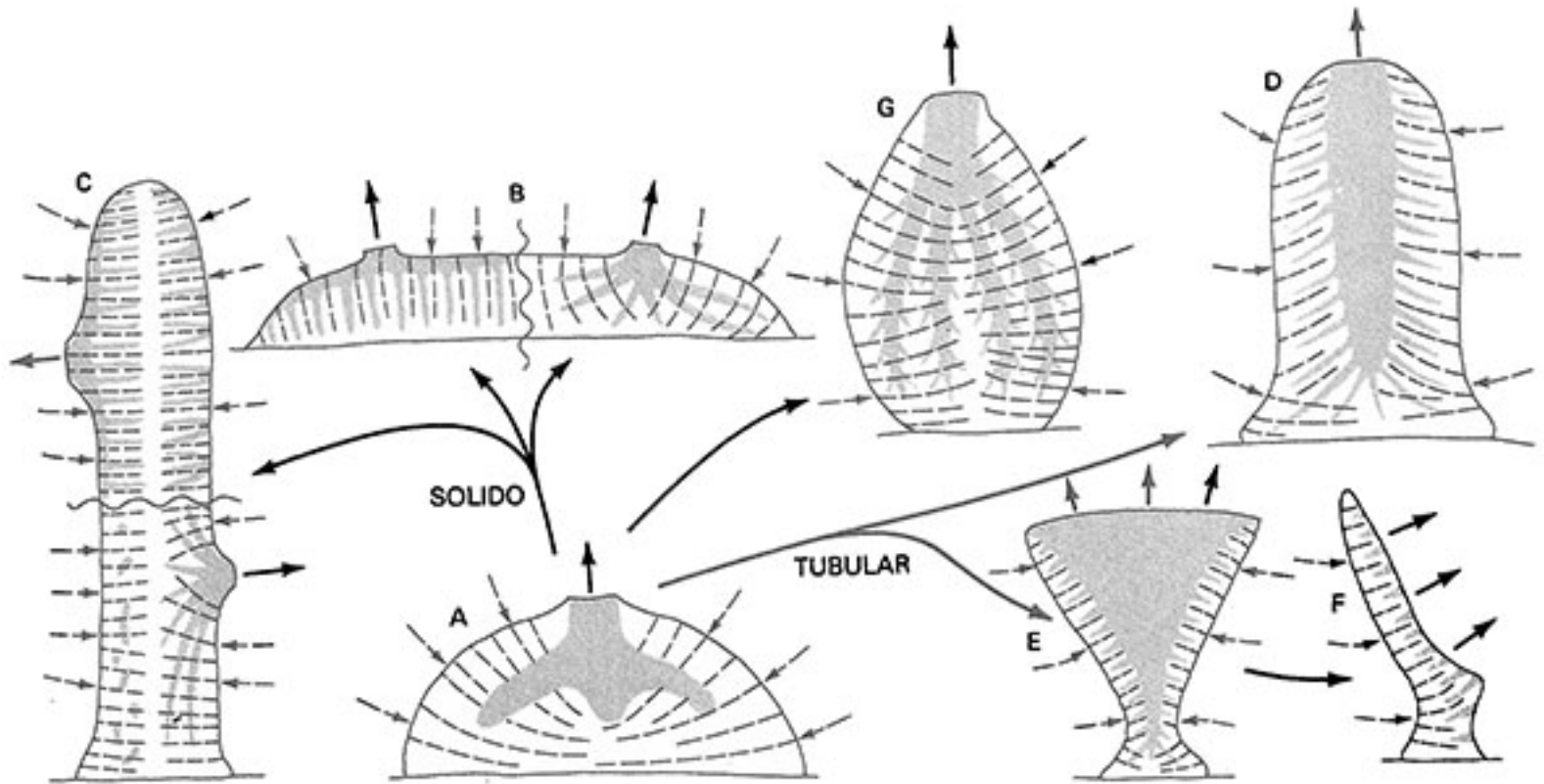


Fig. 3-13. Diagrama de los dos tipos de estructura de las esponjas, sólida (A, B y C) y tubular (D, E, F y G), y su relación con la forma de la esponja. El sistema inhalante se indica por medio de flechas y líneas punteadas; el sistema exhalante se representa con flechas y líneas gruesas continuas. Véase el texto para mayores detalles. (De Reiswig, H. M. 1975. *The aquiferous systems of three marine Demospongiae*. *J. Morphol.*, 145(4): 493-502.)

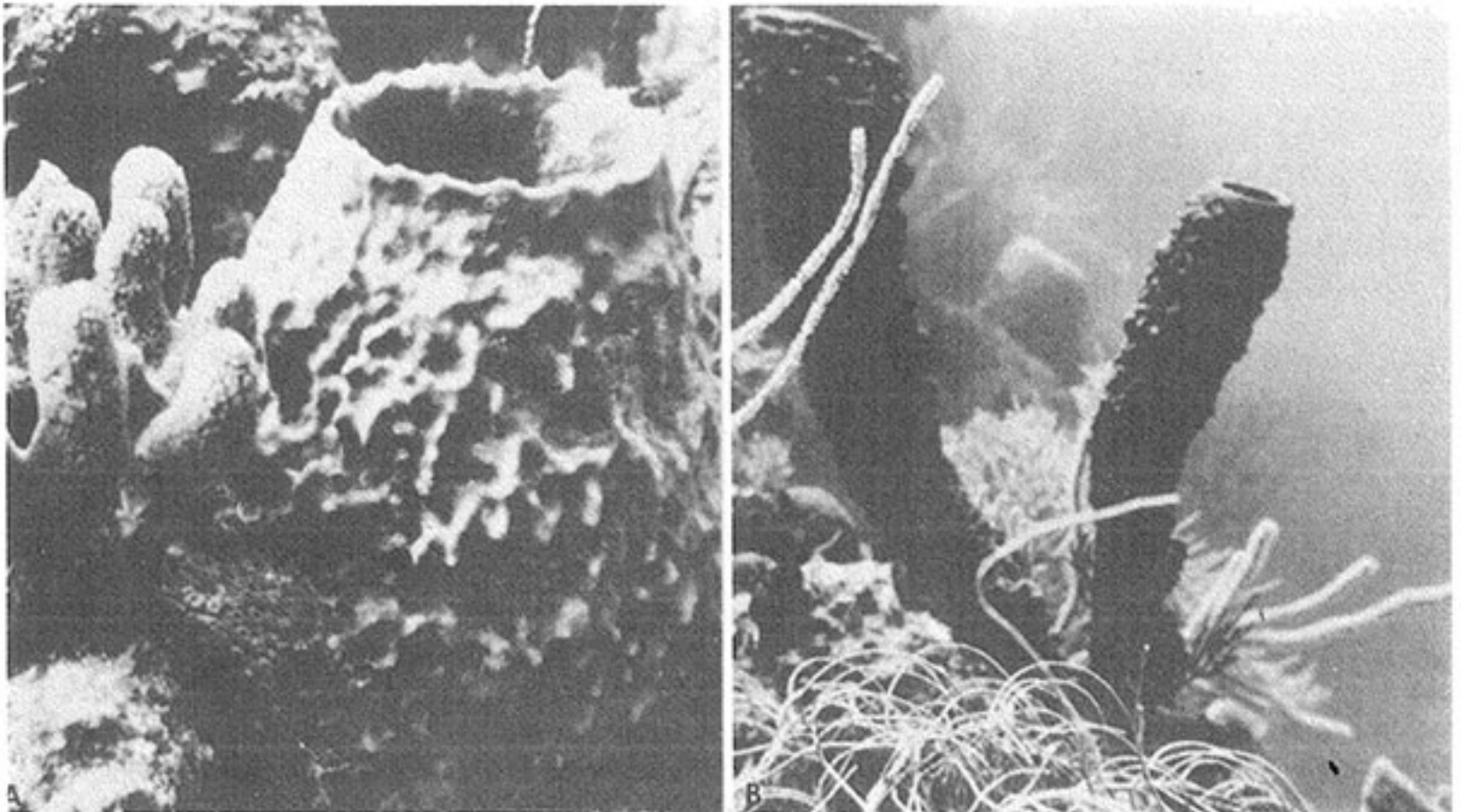
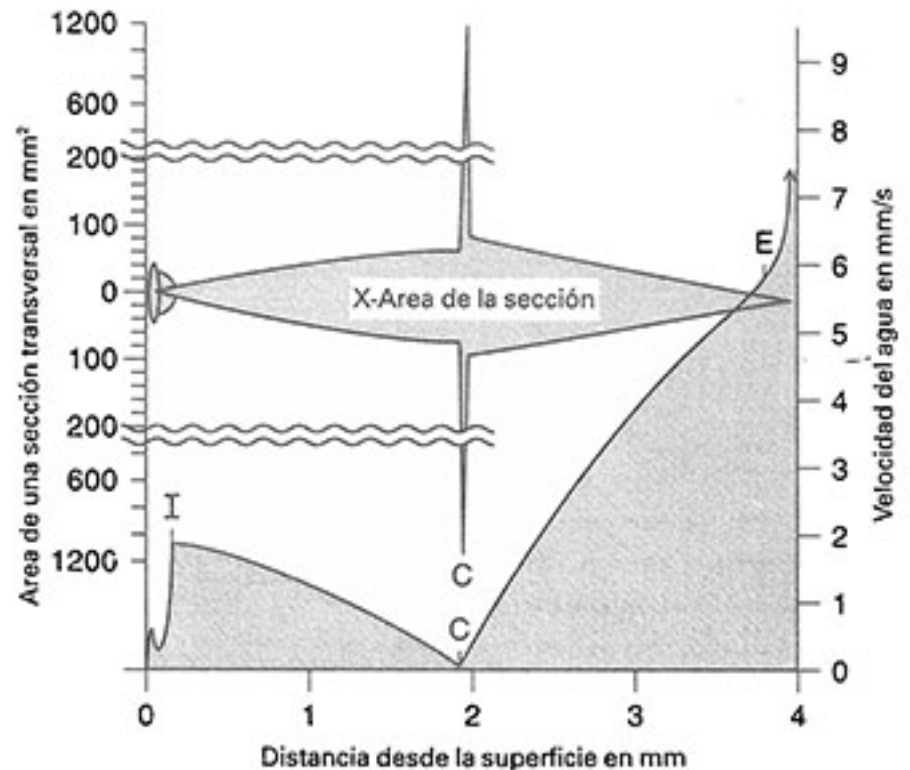


Fig. 3-14. A, un ejemplar de *Xestospongia muta*, una esponja antillana en forma de jarra. A la izquierda de la esponja se aprecia un coral escleractínico. B, *Verongia*, una esponja antillana tubular que, normalmente, alcanza los 50 cm o más de longitud. Los animales circundantes en forma de plantas son gorgonias. (A y B, cortesía de David Barnes.)

Fig. 3-15. Velocidad del agua que pasa a través de las diferentes partes del sistema de canales de *Microciona prolifera*, con respecto al área en sección de las vías. I es la superficie inhalante; C son las cámaras de coanocitos; E son las aberturas de los canales exhalantes; O es el ósculo. (De Reiswig, H. M. 1975. *The aquiferous systems of three marine Demospongiae*. *J. Morphol.*, 145(4): 493-502.)



una cámara cualquiera no están coordinados ni sincronizados. Los coanocitos están orientados hacia el apopilo y cada flagelo se mueve desde su base hasta el extremo moviendo el agua desde las cámaras flageladas (Fig. 3-16 A). Como resultado, el agua entra en las cámaras desde los canales inhalantes a través de los pequeños prosopilos localizados entre las bases de los coanocitos. Después es conducida hasta el centro de la cámara y sale hacia el canal exhalante a través del apopilo, de mayor calibre.

Cuando una esponja está expuesta a una corriente externa de agua, ésta fluye pasivamente a través del cuerpo si lo permiten ciertas condiciones estructurales, como la presencia de ósculos elevados. Este efecto hidrodinámico indudablemente contribuye al paso del agua en aquellas esponjas que viven expuestas a corrientes de moderadas a fuertes. Sin embargo, muchas esponjas alcanzan su máximo desarrollo en aguas relativamente tranquilas o viven en espacios reducidos.

Algunas esponjas exhiben un ritmo diurno en la propulsión de agua a través de sus cuerpos, mientras que otras tienen un flujo de agua endógeno y errático. Determinadas condiciones externas, como las aguas turbulentas ocasionadas por las lluvias, pueden detener el flujo de agua independientemente de las condiciones internas.

Las esponjas son animales filtradores y dependen de la corriente de agua que pasa a través del cuerpo como fuente de alimento. Estas se alimentan de partículas orgánicas sumamente finas. Estudios realizados sobre tres especies de esponjas de Jamaica han demostrado que el 80% de la materia orgánica con-

sumida por las mismas es demasiado pequeña para verla con el microscopio ordinario. El 20% restante consta de bacterias, dinoflagelados y otros organismos planctónicos pequeños.

Al menos en las aguas tropicales, existe unas siete veces más carbono disponible en la fracción invisible que en el nivel planctónico. La capacidad de las esponjas para utilizar esta fuente de alimento explica, sin lugar a dudas, su éxito como organismos sésiles, sobre todo en aguas tropicales.

Al parecer, la selección de partículas alimenticias depende del tamaño de éstas, que son filtradas mientras pasan a través de las cámaras flageladas. Sólo las partículas inferiores a cierto diámetro pueden penetrar a través de los ostiolos o pasar a través de los prosopilos. Otro mecanismo de filtración consiste en unos filamentos citoplásmicos extendidos a través de los canales inhalantes. Los coanocitos capturan las partículas más finas, quizás por filtración a través del collar del coanocito (Fig. 3-16 B), pero el mecanismo no está del todo claro. Las microvellosidades tienen de 0.03 a 0.10 μm por separado y están conectadas entre sí por un material fibrilar.

Todas las células de las esponjas pueden fagocitar partículas. Las partículas de gran tamaño (5-50 μm) son fagocitadas por los pinacocitos que recubren los canales inhalantes o por arqueocitos que se trasladan desde el mesohilo. Incluso se han citado poblaciones de arqueocitos limpiando la superficie externa del pinacodermo. Las partículas de tamaño bacteriano o menor (<1 μm) son filtradas y fagocitadas por los coanocitos en la superficie celular y no en los collares de microvellosidades. Tanto los coanocitos como

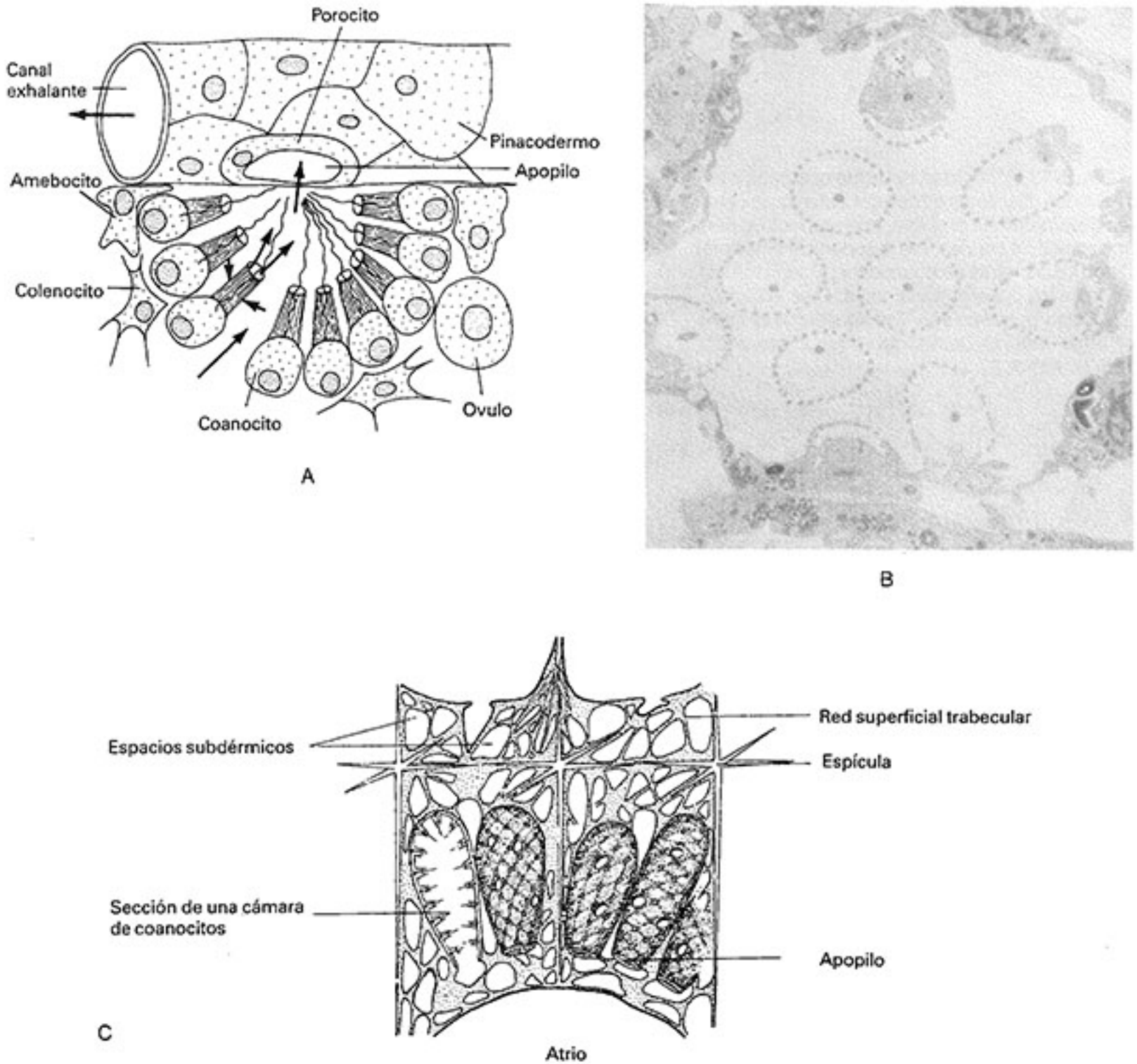


Fig. 3-16. A, sección a través de la cámara flagelada de la esponja dulciacuícola *Ephydatia*. Las flechas indican la dirección de las corrientes de agua. B, sección transversal de la cámara flagelada de la esponja perforadora *Cliona lampa*. Los anillos son cortes transversales de los collares de los coanocitos, en los que se aprecian los círculos de microvellosidades y el flagelo central. C, cámaras de coanocitos dentro de la pared corporal de la esponja hexactinélida *Euplectella* (canasta de Venus). (B, de Rützler, K. y Rieger, G. 1973. *Sponge burrowing: Fine structure of Cliona lampa penetrating calcareous substrata*. *Mar. Biol.*, 21(2): 144-162. C, según Schulze, en Bergquist, P. R. 1978. *Sponges*. Hutchinson, London, págs. 59 y 26.)

los arqueocitos tienen la capacidad de transferir sus partículas fagocitadas a otras células. Al parecer, el principal sitio de digestión, que tiene lugar en una vacuola alimenticia, son los arqueocitos más que los coanocitos. Es probable que los arqueocitos también funcionen como centros de almacenamiento de reservas alimenticias.

Se sabe que muchas esponjas marinas, tanto Demospongiae como Calcarea, tienen organismos foto-

sintéticos simbiotes. Unas pocas especies contienen dinoflagelados inmóviles (zooxantelas), pero los simbiotes más comunes son las cianobacterias (algas verdeazuladas), que viven en el interior del mesohilo o en amebocitos especializados. Las zooxantelas pueden dar a la esponja un color amarillento, y las cianobacterias, verde, violeta o pardo. Los simbiotes cianobacterianos de algunas esponjas córneas (queratosas), como *Verongia*, pueden cons-

tituir el 33% de la esponja. Dichas esponjas viven en hábitats someros y muy iluminados y suelen tener las cianobacterias simbióticas restringidas a las capas externas del cuerpo. La esponja utiliza el exceso de fotosintetato en forma de glicerol y de un compuesto fosforilado. Esponjas estudiadas en el arrecife de la Gran Barrera australiana obtienen de sus cianobacterias entre el 48 y el 80% de sus necesidades energéticas. Algunas esponjas también contienen bacterias intra y extracelulares, además de las cianobacterias. Sin embargo, la importancia de tales bacterias permanece incierta.

El enorme volumen de agua que pasa a través del extenso sistema de canales de una esponja significa que la mayoría de las células, incluso las ubicadas en lo profundo del cuerpo, interactúan directamente con el medio exterior. Las excreciones y desechos nitrogenados (principalmente amoníaco) salen del cuerpo con las corrientes de agua. El intercambio gaseoso se realiza por difusión simple entre la corriente de agua y las células situadas a su paso.

Las capas de pinacocitos y coanocitos carecen de uniones intercelulares y de la mayoría de las demás conexiones ultraestructurales que hacen de las capas epiteliales de otros animales barreras de control entre los medios internos y externos. Las esponjas se han descrito a veces como animales "agujereados". Su fluido intersticial (el fluido existente entre las células) debe ser muy similar al medio, incluso en las especies de agua dulce. Casi todas las células del cuerpo de las esponjas dulciacuícolas poseen vacuolas contráctiles, pero estas vacuolas son osmorreguladoras para las células individuales, no para compartimentos extracelulares.

La presencia de espículas incrementa, sobre todo, la rigidez del tejido de la esponja, restringiendo la capacidad de los componentes orgánicos (polímeros) para experimentar redistribuciones moleculares como respuesta a cargas mecánicas. Por ejemplo, el cuerpo de la esponja, lleno de espículas, resiste de esta manera la deformación en fuertes corrientes de agua. Las esponjas que viven en zonas de fuerte oleaje tienen mayor densidad de espículas, tanto en número como en superficie, que aquellos individuos de la misma especie que viven en aguas más tranquilas. Sin embargo, existe un límite superior para el incremento del material esquelético, porque una densidad mayor de espículas reduce el tamaño de los canales acuíferos activos. Se produce más resistencia al flujo de agua en los canales más pequeños y por ello el coste energético de bombeo es mayor.

Las esponjas carecen de sistema nervioso y sus reacciones son básicamente locales. La coordinación depende de la transmisión de sustancias mensajeras por difusión en el mesohilo, por medio de células

ameboides migratorias y a lo largo de células fijas que están en contacto entre sí. Al parecer, la conducción eléctrica, que no implica potenciales de acción, ocurre gracias a este último mecanismo.

Muchas esponjas producen metabolitos capaces de impedir que otros organismos se establezcan en sus superficies, o de rechazar a algunos depredadores potenciales. Nueve de 16 esponjas antárticas y 27 de 36 especies del Caribe resultan tóxicas para los peces. Sin embargo, compuestos que repelen a los peces no necesariamente disuaden a otros ramoneadores. Las tortugas se alimentan con frecuencia de esponjas y el 95% de sus heces consiste en espículas vítreas. Algunas esponjas utilizan los metabolitos excretados para competir por el espacio con otros animales. Por ejemplo, la esponja del Caribe "hígado de pollo" puede matar a los corales pétreos adyacentes y crecer sobre sus esqueletos. Algunas especies tienen olores característicos (por ejemplo, olor semejante al del ajo) y unas cuantas, como la esponja urticante del Caribe, *Tedania ignis*, pueden producir exantema al tocarlas. Varios compuestos bioquímicos de las esponjas están siendo investigados por su posible utilización beneficiosa, tanto médica como comercial.

Muchas esponjas son hospedadores de otros animales. Algunas grandes esponjas leuconoides sirven de guaridas adecuadas para ciertos camarones y ofiuras. Un investigador recogió unos 16.000 camarones del interior de los conductos acuíferos de una gran esponja cazo. Algunos cangrejos araña se colocan sobre el dorso algas, esponjas y otros animales sésiles (pág. 705). Este grupo de organismos se fija y crece sobre este sustrato móvil y provee al cangrejo de un camuflaje eficaz. Otros cangrejos (pág. 705) cortan un trozo de esponja que se colocan sobre el cuerpo, y existen esponjas suberítidas que crecen sobre las conchas ocupadas por cangrejos ermitaños y, ocasionalmente, crecen de forma que reemplazan a la propia concha.

LAS CLASES DE ESPONJAS

Se han descrito, aproximadamente, unas 5 000 especies de esponjas que se engloban en cuatro clases.

Clase calcárea o calcispongiae

Los miembros de esta clase, conocidos como esponjas calcáreas, se distinguen por tener espículas de carbonato cálcico. Todas las espículas tienen el mismo tamaño general y son monoaxónicas, triaxó-

nicas o tetraxónicas; por lo general están separadas unas de otras. No tienen fibras de espongina. En esta clase se presentan los tres grados de estructura: asconoide, siconoide y leuconoide. Muchas esponjas calcáreas son de color pardo, aunque también se conocen algunas especies con vivas coloraciones amarillas, rojas y lavanda. Estos organismos no son tan grandes como las especies de otras clases; casi todas miden menos de 10 cm de altura. Hay especies de esponjas calcáreas en todos los océanos del mundo, pero la mayor parte están restringidas a las aguas costeras de poca profundidad. Ciertos géneros, como *Leucosolenia* y *Sycon*, son ejemplos típicamente estudiados de esponjas asconoides y siconoides.

La subclase Sphinctozoa contiene un solo representante actual, que se ha descubierto recientemente (*Neocoelia*) en huecos en sombra de los arrecifes del Indopacífico. Los esfintozoos fueron abundantes desde finales del Paleozoico y durante el Mesozoico. Carecen de espículas, pero un esqueleto calcáreo forma una pared externa perforada y las paredes de las cámaras internas. Algunas especies fósiles tienen espículas embebidas en la pared.

Clase hexactinellida o hyalospongiae

Los representantes de esta clase son conocidos normalmente como esponjas vítreas. El nombre *Hexactinellida* deriva del hecho de que las espículas son triaxónicas con seis puntas (hexactinas) (Fig. 3-8 G). Además, algunas espículas se fusionan entre sí para formar un esqueleto de tipo celosía y constan de largas fibras silíceas que se parecen a la fibra de vidrio que se utiliza como aislante, de ahí el nombre de esponjas vítreas. En general, éstas son las esponjas más simétricas e individualizadas; es decir, tienden poco a formar racimos interconectados o grandes masas con muchos ósculos. Su forma suele ser de jarra, cáliz o urna y miden en promedio de 10 a 30 cm de altura. Casi todas estas esponjas son de colores claros. Presentan un espongocele bien desarrollado y el único ósculo está cubierto en ocasiones por una placa cribada (una cubierta a modo de tamiz formada por espículas fusionadas entre sí). Los esqueletos de celosía formados por espículas fusionadas, por ejemplo, de especies como la canasta de Venus (*Euplectella*), conservan la estructura general del cuerpo y la simetría de la esponja viva, lo que les confiere una gran belleza (Fig. 3-12). La presencia de penachos basales de fibras espiculares, implantados en la arena o en los sedimentos, permite que muchas especies vivan en fondos blandos.

La histología de las hexactinélidas es muy diferente de la de otras esponjas. Todas las superficies

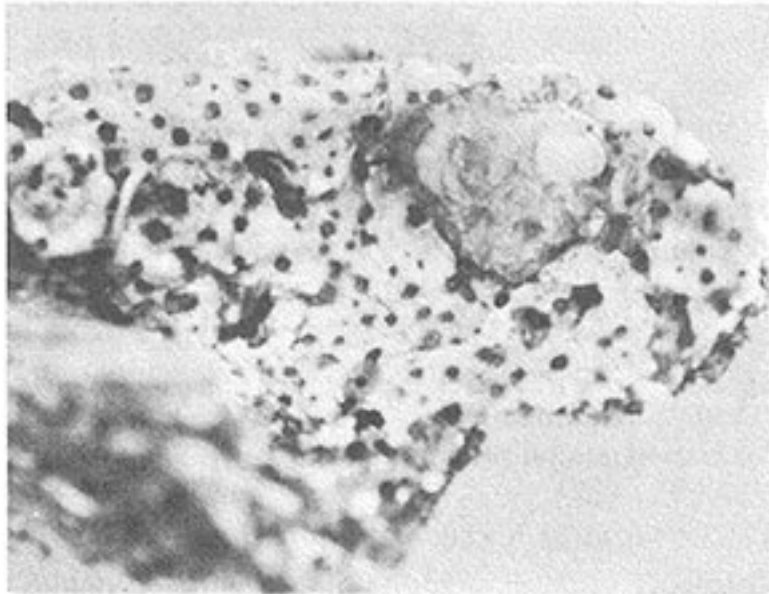
expuestas al agua no están cubiertas por un pinacodermo, sino por una capa sincitial (sincitio trabecular), a través de la cual asoman largas espículas. Otro sincitio, que contiene flagelos con collares, recubre las cámaras flageladas. Estos cuerpos en collar después de formados pierden sus núcleos. Los arqueocitos constituyen uno de los pocos tipos celulares definidos. Las cámaras flageladas suelen tener forma de dedal y están orientadas perpendicularmente a los planos paralelos de la pared del cuerpo y del espongocele central (Fig. 3-16 D). Las hexactinélidas parecen superficialmente de estructura siconoide.

A diferencia de las esponjas calcáreas, las hexactinélidas son esponjas que viven sobre todo en aguas profundas. La mayor parte vive en profundidades que van desde los 200 a los 1 000 m, pero se han encontrado algunos ejemplares dragando en profundidades abisales. Aunque cosmopolitas, las hexactinélidas son las esponjas dominantes en la Antártida.

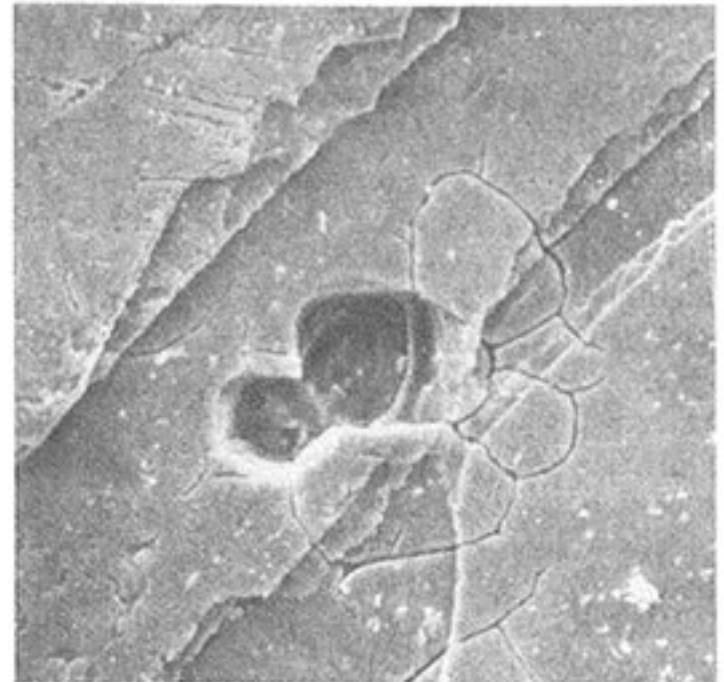
Las especies de *Euplectella*, las canastas de Venus, tienen una interesante relación comensal con ciertas especies de camarones (*Spongicola*). Unos camarones jóvenes, hembra y macho, entran en el espongocele y, cuando termina su crecimiento, son incapaces de salir de éste a través de la placa cribada que cierra el ósculo. Por tanto, la pareja pasa toda su vida aprisionada en la esponja, donde se alimenta del plancton arrastrado por las corrientes de agua que ésta genera. También se sabe que un cangrejo (*Chorilla*) y un isópodo (*Aega*) son comensales de ciertas especies de *Euplectella*.

Clase demospongiae

Esta enorme clase contiene el 90% de las especies de esponjas e incluye las formas más conocidas. Su distribución se extiende desde las aguas someras hasta las grandes profundidades. La coloración suele ser viva, debido a la presencia de gránulos de pigmento localizados en los amebocitos. Las diferentes especies se caracterizan por distintas coloraciones y existe toda una gama de matices. El esqueleto de esta clase es variable. Puede constar de espículas silíceas o de fibras de espongina o de una combinación de ambas. El género *Oscarella* es único por el hecho de carecer de esqueleto de espongina y de espículas. Las demosponjas con esqueleto silíceo se diferencian de las hexactinélidas en que sus grandes espículas son monoaxónicas o tetraxónicas, jamás triaxónicas (hexactinas). Cuando se presentan al mismo tiempo fibras de espongina y espículas, estas últimas se encuentran fusionadas con las fibras de espongina, o completamente embebidas en ellas.



A



B

Fig. 3-17. A, fragmento de la concha de una almeja en el que abundan las esponjas perforadoras. B, superficie calcárea de la que se retiraron dos fragmentos y cuatro más están parcialmente cortados. (A y B, de Rützler, K. y Rieger, G. 1973. *Sponge burrowing: Fine structure of Cliona lampa penetrating calcareous substrata. Mar. Biol., 21: 144-162.*)

Todas las demosponjas son leuconoides y en su mayoría irregulares, pero exhiben gran variedad de formas de crecimiento.

Algunas son incrustantes (Fig. 3-12 E); otras tienen hábito de crecimiento erecto ramificado o forman promontorios irregulares; otras son filiformes o foliáceas (Fig. 3-12 C). También hay especies, como *Poterion* (Fig. 3-12 D), que tienen forma de cáliz o urna y otras, como *Callyspongia* (Fig. 3-12 B), que son tubulares. La enorme variedad de formas de las demosponjas es resultado, en parte, de adaptaciones a las limitaciones de espacio, a la inclinación del sustrato y a la velocidad de las corrientes. Las grandes formas erectas pueden explotar espacios verticales y utilizan sólo una pequeña parte de su área superficial para fijarse. Las formas incrustantes, aunque necesitan más área superficial para establecerse, pueden aprovechar superficies verticales y hábitats muy confinados, como grietas y espacios bajo las piedras (Fig. 3-6). Las esponjas de mayor tamaño pertenecen a la clase Demospongiae; algunas de las esponjas tropicales conocidas como cazos (*Spherospongia*) forman masas de más de un metro de altura y diámetro.

Varias familias de demosponjas merecen ser citadas. Las esponjas perforadoras, que pertenecen a la familia Clionidae, son capaces de horadar estructuras calcáreas como los corales y las conchas de moluscos (Fig. 3-6), en las cuales forman conductos que la esponja rellena con su cuerpo. En la superficie, el

cuerpo de la esponja asoma por encima de la entrada del conducto como una pequeña papila. Estas papilas representan conjuntos de ostiolas que desembocan en un canal inhalante o un ósculo. La perforación, que empieza ya con la larva, se produce cuando amebocitos especiales retiran pequeños fragmentos de carbonato cálcico. El amebocito comienza el proceso corroyendo los bordes del fragmento al digerir la materia orgánica presente y disolver el carbonato cálcico (Fig. 3-17 B). Luego, recorta el fragmento de la misma manera y lo envuelve durante el proceso. En última instancia, el amebocito libera el fragmento, que se elimina a través del canal exhalante. *Cliona celata*, una esponja perforadora común que vive en aguas someras de la costa del Atlántico en Norteamérica, habita en viejas conchas de moluscos. La esponja, que tiene color amarillo azufre, es visible en los puntos donde los conductos perforados llegan a la superficie de la concha. *Cliona lampa*, del Caribe, es roja y, por lo general, cubre por completo en forma de una delgada lámina incrustante, la superficie del coral o roca coralina que ha horadado. Las esponjas perforadoras son agentes importantes en la descomposición de conchas y corales (Fig. 3-17).

Los miembros de dos familias de esponjas viven en aguas dulces, pero la familia Spongillidae contiene casi todas las especies dulciacuícolas. Los espongilidos tienen distribución cosmopolita y se encuentran en lagos, ríos y lagunas de aguas cristalinas. Su forma de crecimiento es incrustante y algunas son

verdes por la presencia de zooclorrelas en la mayoría de las células de la esponja. Estas algas llegan hasta la esponja con las corrientes de agua, son capturadas por coanocitos y pinacocitos y transferidas a otras células. La tasa de crecimiento de las esponjas sin zooclorrelas es inferior al 50% de la tasa normal.

Las esponjas de baño comunes pertenecen a la familia Spongiidae. El esqueleto de estos animales está formado exclusivamente por fibras de espongina. *Spongia* e *Hippospongia*, los dos géneros de importancia comercial, se pescan en algunas regiones del Golfo de México, el Caribe y el Mediterráneo. Las esponjas las pescan buceadores y luego se deja que el tejido vivo se descomponga dentro del agua. Después, se lava el esqueleto restante formado por fibras de espongina anastomosadas (Fig. 3-9 B). Las "esponjas" de colores que se expenden normalmente son en realidad un producto sintético.

Clase sclerospongiae

La cuarta clase de esponjas, Sclerospongiae, contiene un pequeño número de especies que viven en grutas y túneles en los arrecifes de coral. Estas esponjas leuconoides se diferencian de otras esponjas por tener un esqueleto interno de espículas silíceas y fibras de espongina, pero estos elementos y el tejido vivo circundante descansa sobre un esqueleto basal sólido de carbonato cálcico. Algunos especialistas sitúan a las Sclerospongiae dentro de las Demospongiae.

REGENERACIÓN Y REPRODUCCIÓN

Muchas esponjas tienen un poder de regeneración destacable. La regeneración se empleaba en la propagación de las esponjas comerciales en áreas sobreexplotadas de la costa de Florida. Se fijaban trozos de esponjas a bloques de cemento que se arrojaban al agua. La regeneración y años de crecimiento producían esponjas de tamaño comercial. El experimento clásico que demuestra la capacidad de regeneración de las esponjas implica pasar tejido de una esponja viva a través de una malla de seda. Las células separadas de esta forma se reorganizan rápidamente por asociación progresiva de células similares rodeadas por pinacocitos, formando así varias esponjas nuevas. Los arqueocitos son esenciales en la reagregación, como lo es un número mínimo de células. También son necesarios iones de calcio y magnesio y algunas macromoléculas de la superficie celular. Se está debatiendo todavía si la reagregación tiene éxito sólo con células disociadas de la misma

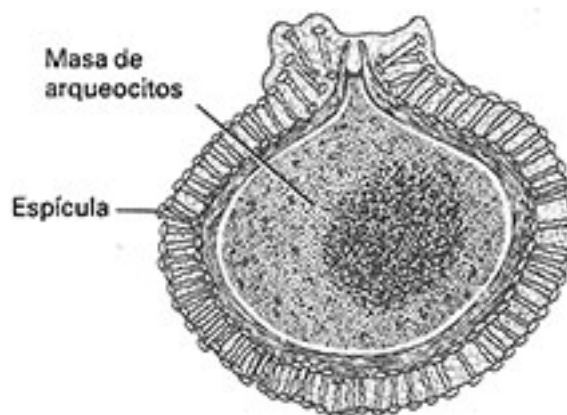


Fig. 3-18. Corte a través de la gémula de una esponja dulciacuícola. (Según Evans en Hyman.)

especie. Si se corta un individuo de ciertas esponjas, por ejemplo de *Tethya*, y se introduce en el corte un trozo de otra esponja de la misma especie, hospedador e injerto crecen juntos transcurrido un corto periodo de tiempo. Por el contrario, el hospedador rechaza los injertos de especies diferentes. También existen ciertas esponjas, como especies de *Halichondria* y de la esponja de agua dulce *Spongilla*, en las cuales los individuos en desarrollo, después de un asentamiento larvario denso, se fusionan y forman esponjas que constituyen mosaicos genéticos. Por otro lado, los experimentos de injertos con la esponja tropical *Callyspongia diffusa* indican inmunocompetencia en algunas esponjas, es decir, la especie es capaz de reconocer tejidos propios y extraños: un individuo acepta injertos que provienen de sí mismo, pero rechaza aquellos de otros miembros de la misma especie.

En las esponjas no es común la reproducción asexual por gemación, aunque este proceso se observa en algunas especies. Un proceso diferente de la gemación es la formación y liberación de grupos de células esenciales. Las esponjas espongilidas, así como algunas formas marinas, poseen conjuntos celulares llamados gémulas (Fig. 3-18). En las esponjas dulciacuícolas, una masa de arqueocitos llenos de alimento es rodeada por otros amebocitos (espongocitos) que segregan una cubierta dura, de una sustancia similar a la espongina. También se incorporan espículas, de modo que se forma un cascarón grueso y resistente. La formación de gémulas sucede sobre todo en otoño y cada individuo produce un gran número de ellas. Al llegar el invierno, la esponja progenitora se desintegra, pero las gémulas son capaces de soportar la congelación y desecación, lo que les permite sobrevivir al invierno. Llegada la primavera, las células interiores sufren cierto desarrollo inicial y, finalmente, el primordio emerge a través de un orificio (micropilo) del cascarón. Este

primordio continúa su desarrollo hasta convertirse en esponja adulta y puede alcanzar un gran tamaño a finales del verano.

En la reproducción sexual y el desarrollo de las esponjas se observan varias peculiaridades. Existen especies hermafroditas y dioicas; aunque la mayor parte son hermafroditas, la producción de óvulos y espermatozoides no es sincrónica. Los espermatozoides se originan a partir de los coanocitos. Por ejemplo, los coanocitos de toda una cámara flagelada pierden sus collares y flagelos y se convierten en espermatogonias. El conjunto se rodea de una pared celular formándose un quiste espermático. Otra alternativa es que dicho quiste surja por división de una sola espermatogonia.

Los óvulos se forman a partir de arqueocitos o coanocitos. Por lo general, los óvulos acumulan sus reservas alimenticias fagocitando células nutritivas adyacentes, y se localizan, normalmente, dentro de un grupo de células (a modo de folículo) circundantes. Al parecer, la producción de gametos comienza por cambios en la temperatura del agua, en el fotoperiodo o en el estado de regresión celular (pág. 63), según la especie.

Los espermatozoides salen de la esponja por medio de las corrientes de agua exhalantes y entran en otras esponjas por la corriente inhalante. Se ha observado que ciertas esponjas tropicales liberan sus espermatozoides de forma repentina en grandes nubes lechosas (Fig. 3-19). Es probable que este tipo de emisión de los espermatozoides sea común en la mayoría de las esponjas.

Cuando un espermatozoide llega a una cámara flagelada, un coanocito lo engloba y lo transporta hasta el óvulo. Ambas células pierden sus flagelos. Después de que la célula transportadora ha alcanzado al óvulo (que puede estar cerca, en el mesohilo circundante), o bien la célula transportadora transfiere el núcleo del espermatozoide o bien ambos se fusionan con el óvulo. La fecundación ocurre *in situ*. Sólo se conoce una especie de esponja que libera los óvulos y se fecunda externamente, fuera del cuerpo de la esponja. Este hecho es sorprendente dado que existe una amplia utilización de la fecundación externa por otros animales.

En casi todas las esponjas, el desarrollo hasta la fase larvaria tiene lugar dentro del cuerpo del progenitor. Sin embargo, entre las demosponjas hay algunas especies que liberan sus óvulos fecundados, de modo que el desarrollo ocurre en el medio marino.

La segmentación es completa y generalmente radial. El desarrollo conduce a un estado larvario con diversos grados de diferenciación. La larva, normalmente, se encuentra en el estado de blástula. La mayoría de las esponjas poseen una larva parenquímula,

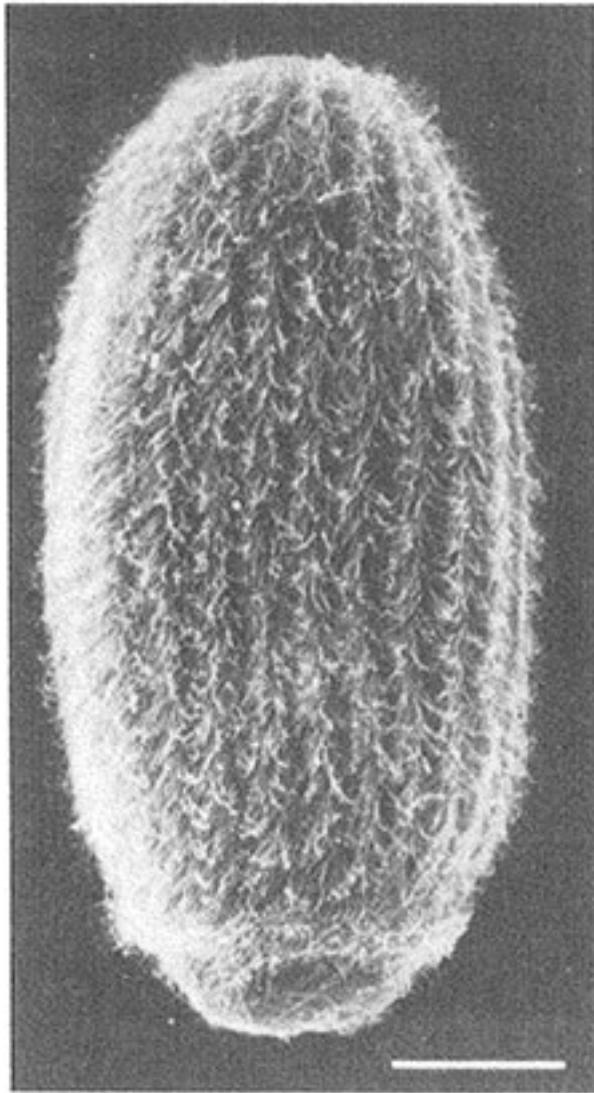


Fig. 3-19. Liberación de espermatozoides en un individuo de la esponja tubular antillana *Verongia archeri*. La esponja mide aproximadamente 1,5 m de largo. (Según Reischwig, H. M. 1970. *Science*, 170: 538-539.)

en la que las células flageladas cubren toda la superficie externa, salvo, normalmente, el polo posterior (Fig. 3-20 A y B). No es rara la presencia de espículas y el interior de la larva suele contener casi todos los tipos celulares del adulto, con excepción frecuente de los coanocitos. La parenquímula emerge del mesohilo, sale a través del sistema de canales exhalantes del progenitor y tiene una breve existencia libre y nadadora.

Algunas esponjas calcáreas, como *Grantia*, *Sycon* y *Leucosolenia* y entre las demosponjas *Oscarella*, tienen una larva anfibrástula (Fig. 3-20 C). Esta larva es hueca y uno de sus hemisferios consta de pequeñas células flageladas, mientras que el otro está formado por macrómeros no flagelados.

Después del asentamiento y fijación por el extremo anterior, la larva de esponja sufre una reorganización interna comparable a la gastrulación en otros animales. En la parenquímula, las células flageladas externas pierden sus flagelos y se desplazan hacia el interior, donde se convierten en coanocitos y vuelven a formar flagelos, mientras que las células inte-



A

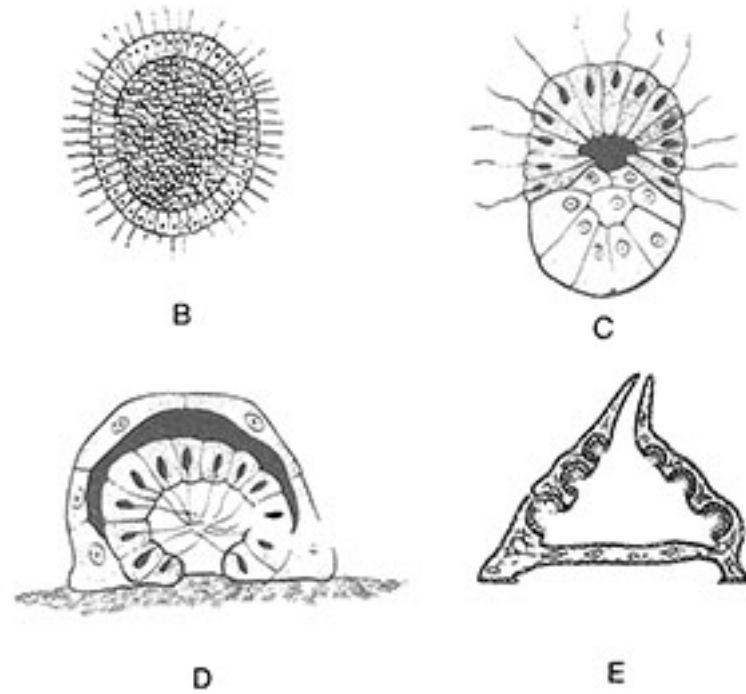


Fig. 3-20. Larvas de esponjas y desarrollo postlarvario. A, microfotografía electrónica de barrido de una larva parenquímula de *Haliclona*. Barra = 50 μm . B, sección de una larva parenquímula. C, una larva anfibrástula. D, gastrulación de una larva anfibrástula después del asentamiento. E, estado ragon postlarvario. (A, de Nielsen, C. 1937. *Structure and function of metazoan ciliary bands and their phylogenetic significance*. *Acta Zoologica*, 68(4): 205-262. D, según Hammer. E, según Sollas.)

riores se desplazan hacia la periferia para formar pinacocitos. La larva parenquímula de las esponjas dulciacuícolas y algunas especies marinas desarrolla coanocitos antes de salir de la esponja progenitora. En estas especies, las células flageladas externas se desprenden o se mueven hacia el interior, pero luego son fagocitadas por amebocitos. En la anfibrástula hueca, la reorganización posterior a la fijación ocurre por epibolia, por invaginación o por ambos mecanismos, pero los macrómeros crecen por encima de los micrómeros (Fig. 3-20 D); en otros metazoos los macrómeros se vuelven internos. Los macrómeros de estas esponjas dan origen al pinacodermo, mientras que los micrómeros forman los coanocitos; ambas capas producen los amebocitos del mesohilo. En las esponjas no existe nada equivalente al endodermo.

En casi todos los animales el desarrollo ocurre desde el establecimiento de la forma grosera morfogénesis hasta la incorporación de más y más detalles histológicos. Sin embargo, dada la ausencia de órganos, la diferenciación celular en las esponjas precede a la morfogénesis, es decir, a adquisición de la forma de esponja definitiva. Además, existe una gran

movilidad celular e inversión de la diferenciación de las células.

En muchas de las esponjas calcáreas con estructura leuconoide, las etapas finales del desarrollo posteriores a la fijación de la larva están precedidas por etapas semejantes a las estructuras asconoide y siconoide. En otras esponjas leuconoides, especialmente las Demospongiae, la condición leuconoide se alcanza de forma más directa. La primera fase tiene el nombre de ragon (Fig. 3-20 E), y se parece a la estructura asconoide o siconoide, salvo que las paredes son muy gruesas. La organización leuconoide se origina directamente de la fase de ragon por la formación de canales y cámaras flageladas.

Algunas esponjas marinas sólo viven un año; otras viven muchos años. Las de las regiones templadas suelen estar latentes durante el invierno. Por ejemplo, *Microciona*, de Long Island, pasa el invierno en un estado reducido que carece de cámaras flageladas y otros componentes del sistema de canales. Cuando se eleva la temperatura del agua, la esponja desarrolla de nuevo la condición funcional adulta. Las esponjas dulciacuícolas también pasan el invierno en

un estado de menor actividad o mueren después de liberar gémulas.

A. L. Ayling, en el laboratorio marino de la Universidad de Auckland en Nueva Zelanda, estudió las tasas de crecimiento de 11 especies de delgadas esponjas incrustantes, que viven en la pared de un cañón a 12 m de profundidad. Se marcaron 10 grupos de masas de esponjas introduciendo un clavo en la roca cercana a las mismas. Las masas de esponjas individuales median entre 1 y 20 mm de grosor y el área media superficial de las diferentes especies oscilaba entre 8 y 150 cm². Se controlaron las masas de esponjas cada tres meses durante dos años. En cada control se fotografiaron las masas de esponjas, después los negativos se proyectaron a tamaño real sobre papel milimetrado y dibujaron los bordes de la masa para tener un registro permanente que se podría comparar con otro durante dicho periodo de dos años. Se observó que estas esponjas crecían lentamente. La especie con crecimiento más rápido necesitó 10 años para alcanzar un diámetro de 20 cm. El crecimiento externo no era uniforme en los márgenes e incluso dichos márgenes en algunas masas mostraron crecimiento regresivo.

LA POSICIÓN FILOGENÉTICA DE LAS ESPONJAS

Es indudable que las esponjas aparecieron antes de la era Paleozoica y en no pocas ocasiones se ha pretendido haber descubierto fósiles Precámbricos, aunque ninguno se ha aceptado definitivamente. Sin embargo, a partir del inicio del periodo Cámbrico y hasta el presente, el registro fósil de las esponjas es abundante. Los arrecifes del Paleozoico temprano estaban formados por algas verdeazules calcáreas (estromatolitos) y dos grupos actualmente extinguidos de animales calcáreos parecidos a las esponjas (arqueociátidos y estromatoporoides¹). También se han encontrado algunos pedernales formados completamente por espículas de esponja fusionadas. El filo alcanzó su mayor diversidad y abundancia durante el Cretácico.

El origen evolutivo de las esponjas presenta cierto número de interesantes problemas. Es cierto que la ausencia de órganos y el escaso nivel de diferenciación celular e interdependencia de las esponjas parecen ser caracteres primitivos. Pero la estructura corporal especializada que está organizada en torno al sistema de canales acuíferos y la ausencia de extremos anterior y posterior definidos no se observan en

ningún otro grupo de animales. Además, la diferenciación celular no se parece a la de ningún otro metazoo. Todas estas peculiaridades sugieren que las esponjas están filogenéticamente alejadas de otros metazoos.

Varios zoólogos han sugerido que la condición pluricelular de las esponjas evolucionó independientemente de la línea que condujo hacia el resto de los animales metazoos. Sin embargo, en la actualidad la mayoría opina que las esponjas tuvieron un origen común con los demás metazoos, pero divergieron muy al comienzo de la historia evolutiva de éstos. El coanocito de las esponjas es probablemente homólogo a la célula collar flagelada de algún antecesor coanoflagelado (pág. 70). Es indudable que muchas de las especializaciones de las esponjas, como el sistema de canales, surgieron con la existencia sésil, de modo que es probable que las células flageladas exteriores del antecesor móvil se desplazaran hacia el interior para convertirse en coanocitos. Dicho movimiento se observa durante la embriogénesis de las esponjas actuales.

Se tienen pocas dudas de que las esponjas se apartaron muy pronto de la línea evolutiva principal de los metazoos y no dieron origen a ningún otro grupo del Reino Animal. En virtud de su posición filogenética aislada, es frecuente que se separe a las esponjas en un subreino diferente denominado Parazoa, separado del resto de los animales pluricelulares, los Eumetazoa.

PLACOZOOS (*PHYLUM PLACOZOA*): ¿LOS METAZOOS MAS PRIMITIVOS?

En 1883 se descubrió en un acuario europeo de agua marina un diminuto organismo pluricelular con rasgos de animal que se denominó *Trichoplax adhaerens*. Desde entonces se ha citado en varias partes del mundo y cultivado en numerosas ocasiones. Su cuerpo aplanado, de 2 a 3 mm de diámetro, está formado por dos capas externas de células epiteliales monociliadas, que carecen de lámina basal (Fig. 3-21). Entre ellas se encuentra una capa interna de células estrelladas, contráctiles y sueltas, que constituyen una forma de tejido conjuntivo. Los tejidos están formados por sólo cuatro tipos de células somáticas. Los márgenes del cuerpo son irregulares y cambian de forma constantemente como una ameba (Fig. 3-21). El animal se desliza sobre el sustrato por medio de sus cilios, que son más numerosos en su superficie ventral, y se alimenta de protozoos y detritos, que digiere extracelularmente.

Trichoplax se reproduce asexualmente por división y gemación. Se han observado óvulos en la capa

¹ En la actualidad se considera que los estromatoporoides son un subfilo de esponjas parecidas a las esclerosponjas.

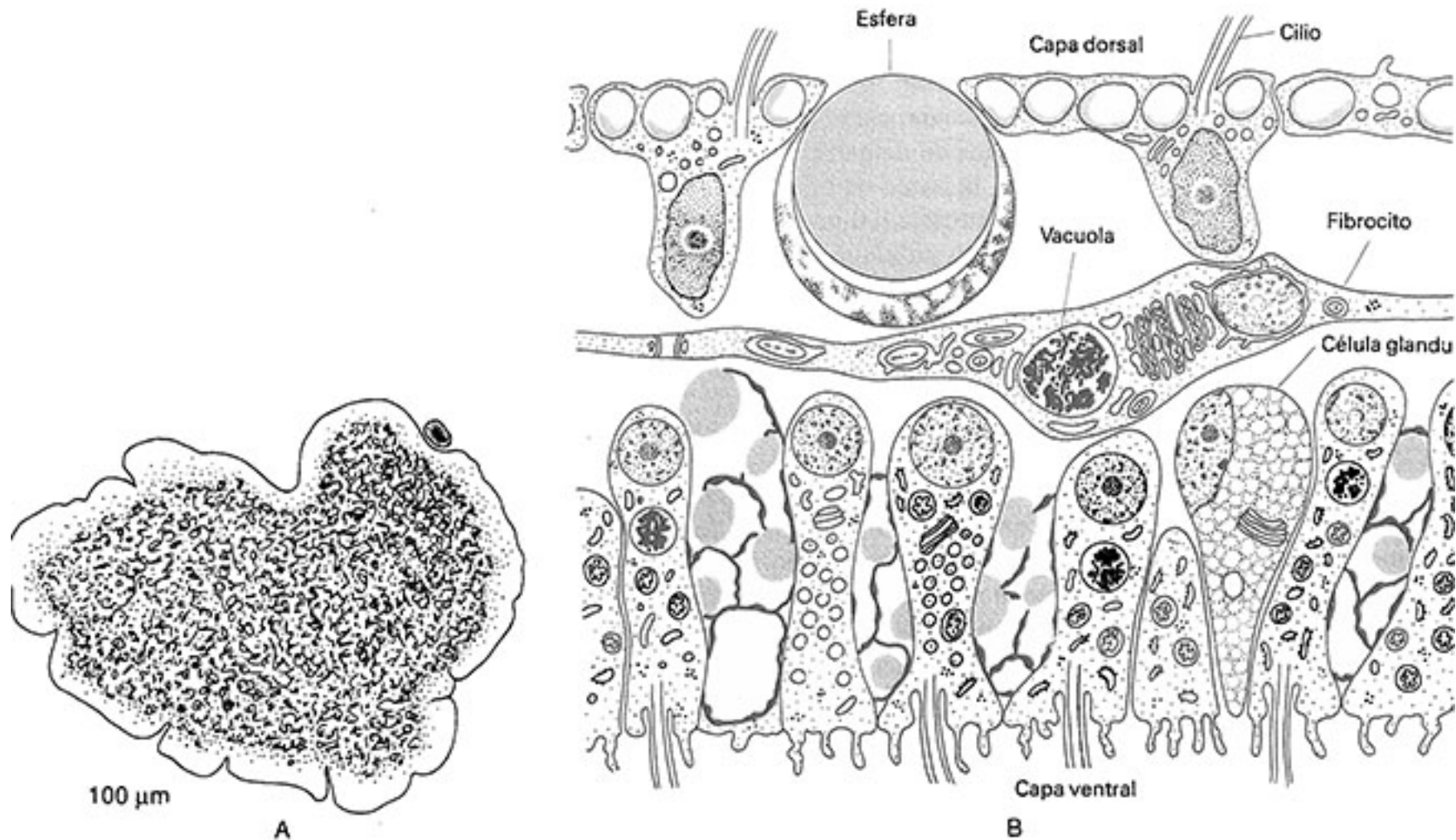


Fig. 3-21. A, vista dorsal de *Trichoplax adhaerens*. Organismo bastante aplanado; nótese el perímetro irregular. B, diagrama de una sección de *Trichoplax* mostrando parte de las capas dorsal y epitelial y las células situadas en el espacio existente entre ambas. (A, dibujado de una fotografía de K. G. Grell. B, según Grell, K. G. 1981. *Trichoplax adhaerens* and the origin of Metazoa. International congress on the origin of the large phyla of metazoans. Accademia Nazionale dei Lincei. Atti dei Convegni Lincei., 49: 113.)

interna, pero éstos pueden haberse formado del epitelio ventral. El contenido de ADN de cada célula es menor que en cualquier otro animal.

El filo Placozoa se ha creado para *Trichoplax*, que, como las esponjas, probablemente surgió como una rama primitiva del Reino Animal. *Trichoplax* es sin duda el metazoo conocido más simple y puede representar al más primitivo. El cuerpo asimétrico aplanado no coincide con la simetría radial postulada para los metazoos más primitivos, y esta condición puede ser secundaria, no primaria.

RESUMEN

1. Las esponjas son animales acuáticos sésiles, en su mayor parte marinos y habitantes de fondos con sustrato duro.

2. Se consideran primitivos por su ausencia de órganos, incluso de boca y tubo digestivo. Tienen distintos tipos de células, pero la diferenciación tisular, excepto para el tejido conjuntivo, no ha seguido el patrón que se observa en otros animales. No tienen neuronas ni células musculares verdaderas.

3. Los cuerpos de las esponjas están organizados en torno a un sistema de canales acuíferos, una especialización relacionada con la vida sésil.

4. La pequeña forma corporal asconoide, parecida a una jarra, en la que un espongocele interior está recubierto por coanocitos flagelados, es la forma primitiva de las esponjas. La evolución de la forma leuconoide común, en la que las células flageladas se encuentran distribuidas en el interior de un vasto número de cámaras diminutas, ha permitido a las esponjas alcanzar mayores dimensiones corporales y gran diversidad de formas, pues cada parte nueva de la esponja trae consigo todas las unidades que se requieren para crear el flujo de agua extra necesario.

5. La forma de crecimiento de las esponjas es, en parte, una respuesta adaptativa ante la disponibilidad de espacio, la inclinación del sustrato y la velocidad de las corrientes.

6. El soporte de las esponjas está provisto de un complejo tejido conjuntivo, que contiene un esqueleto de fibras orgánicas de espongina o de espículas

calcáreas o silíceas, o bien de una combinación de fibras de espongina y espículas silíceas.

7. La alimentación, el intercambio de gases y la eliminación de desechos dependen del flujo de agua a través del cuerpo. La capacidad del collar de los coanocitos para filtrar diminutas partículas presentes en la corriente de agua ha sido, probablemente, un factor importante en la prolongada y exitosa historia de las esponjas.

8. La mayoría de las esponjas son hermafroditas. Los espermatozoides salen de una esponja y entran en otra con las corrientes que fluyen a través de los canales de agua. Los óvulos presentes en el mesohilo

son fecundados *in situ*. Después, son liberados a través de los canales acuíferos o son incubados dentro del progenitor hasta que se alcanza la fase larvaria. En casi todas las esponjas, la larva flagelada es una blástula que sufre una reorganización equivalente a la gastrulación después de haberse fijado al sustrato.

9. Es probable que las esponjas sean una ramificación evolutiva temprana que no dio origen a ningún otro grupo de animales.

10. *Trichoplax adhaerens*, el único miembro del filo Placozoa, es un animal diminuto formado por dos capas epiteliales dorsal y ventral que engloban células sueltas de tipo mesenquimático.

BIBLIOGRAFIA

La presente bibliografía se limita a libros y artículos que tratan exclusivamente sobre las esponjas. Las citas bibliográficas introductorias de las páginas 6-9 incluyen muchas obras generales y guías de campo que contienen capítulos acerca de las esponjas.

Ayling, A. L. 1983. Growth and regeneration rates in thinly encrusting Demospongiae from temperate waters. *Biol. Bull.* 165:343-352.

Bergquist, P. R. 1978. Sponges. Hutchinson and Co., London. 268 pp. (Excelente tratado general de las esponjas.)

Bergquist, P. R. 1985. Poriferan relationships. En Conway Morris, S., George, J. D., Gibson, R. et al. (Eds.): 1985. The Origins and Relationships of Lower Invertebrates. Systematics Association, Special Vol. No. 28. Clarendon Press, Oxford. 344 pp.

Brauer, E. B. 1975. Osmoregulation in the freshwater sponge, *Spongilla lacustris*. *J. Exp. Zool.* 192(2):181-192.

Brien, P., Levi, C., Sara, M. et al. 1973. Spongiaires. *Traite de Zoologie*. Vol. III. Pt. 1. Masson et Cie. 716 pp.

Brill, B. 1973. Untersuchungen zur Ultrastruktur der Choanocyte von *Ephydatia fluviatilis*. *L. Z. Zellforsch.* 144:231-245.

Cobb, W. R. 1969. Penetration of calcium carbonate substrates by the boring sponge, *Cliona*. *Am. Zool.* 9:783-790.

De Vos, L. 1991. Atlas of Sponge Morphology. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Elvin, D. W. 1976. Seasonal growth and reproduction of an intertidal sponge, *Haliclona permollis* (Bowerbank). *Biol. Bull.* 151:108-125.

Fell, P. E., and Jacob, W. F. 1979. Reproduction and development of *Halichondria* sp. in the Mystic estuary, Connecticut. *Biol. Bull.* 156:62-75.

Fransen, W. 1988. Oogenesis and larval development of *Scypha ciliata*. *Zoomorphology.* 107:349-357.

Frost, T. M., Nagy, G. S., and Gilbert, J. J. 1982. Population dynamics and standing biomass of the freshwater sponge *Spongilla lacustris*. *Ecology.* 63(5):1203-1210.

Frost, T. M., and Williamson, C. E. 1980. *In situ* determination of the effect of symbiotic algae on the growth of the freshwater sponge *Spongilla lacustris*. *Ecology.* 61(6):1361-1370.

Fry, W. G. (Ed.): 1970. The Biology of Porifera. Academic Press, New York. 512 pp. (Colección de trabajos presentados en un simposio de la Zoological Society of London.)

Green, G. 1977. Ecology of toxicity in marine sponges. *Mar. Biol.* 40:207-215.

Harrison, F. W., and Cowden, R. R. 1976. Aspects of Sponge Biology. Academic Press, New York. 354 pp. (Trabajos presentados en un simposio celebrado en Albany, NY en 1975.)

Harrison, F. W., and De Vos, L. 1990. Porifera. En Harrison, F. W. (Ed.): Microscopic Anatomy of the Invertebrates. Vol. 2. Alan Liss, New York.

Hartman, W. D., and Goreau, T. F. 1970. Jamaican coralline sponges: Their morphology, ecology, and fossil relatives. En Fry, W. G. (Ed.): The Biology of Porifera. Academic Press, New York. pp. 205-240.

Hildemann, W. H., Johnson, I. S., and Jokiel, P. L. 1979. Immunocompetence in the lowest metazoan phylum: Transplantation immunity in sponges. *Science.* 204:420-422.

Hohr, D. 1977. Differenzierungsvorgänge in der keimenden Gemmula von *Ephydatia fluviatilis*. *Wilhelm Roux's Archives,* 182:329-346.

Jackson, J. B. C., Goreau, T. F., and Hartman, W. D. 1971. Recent brachiopod-coralline sponge communities and their paleoecological significance. *Science.* 173:623-625.

Koehl, M. A. R. 1982. Mechanical design of spicule-reinforced connective tissue: Stiffness. *Exp. Biol.* 98:239-267.

- Langenbruch, P.-F. 1988. Body structure of marine sponges. V. Structure of choanocyte chambers in some Mediterranean and Caribbean haplosclerid sponges. *Zoomorphology*. 108:13-21.
- Langenbruch, P.-F., and Scalera-Liaci, L. 1986. Body structure of marine sponges: IV. Aquiferous system and choanocyte chambers in *Haliclona elegans*. *Zoomorphology*, 106(4):205-211.
- Langenbruch, P.-F., and Weissenfels, N. 1987. Canal systems and choanocyte chambers in freshwater sponges. *Zoomorphology*. 107:11-16.
- Lawn, I. D., Mackie, G. O., and Silver, G. 1981. Conduction system in a sponge. *Science*. 211:1169-1171.
- Lévi, C., and Boury-Esnault, N. (Eds.): 1979. Biologie des Spongiaires. Colloques International du Centre National de la Recherche Scientifique No. 291. (Colección de trabajos presentados en un simposio.)
- McClintock, J. B. 1987. Investigation of the relationship between invertebrate predation and biochemical composition, energy content, spicule armament and toxicity of benthic sponges at McMurdo Sound, Antarctica. *Marine Biology*. 94:479-487.
- Moore, R. D. (Ed.): 1955. Treatise on Invertebrate Paleontology. Archaeocyatha, Porifera. Vol. E. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- Nielsen, C. 1985. Animal phylogeny in the light of the trochaea theory. *Biol. Linn. Soc.* 25:243-299.
- Palumbi, S. R. 1986. How body plans limit acclimation: Responses of a demosponge to wave force. *Ecology*. 67(1):208-214.
- Paulus, W. 1989. Ultrastructural investigation of spermatogenesis in *Spongilla lacustris* and *Ephydatia fluviatilis*. *Zoomorphologie*. 109:123-130.
- Pavans de Ceccatty, M. 1974. Coordination in sponges. The foundations of integration. *Am. Zool.* 14:895-903.
- Pomponi, S. A. 1979. Ultrastructure and cytochemistry of the etching area of boring sponges. *En Lévi, C., and Boury-Esnault, N. (Eds.): Biologie des Spongiaires. Colloques Internationale du Centre National de la Recherche Scientifique No. 291.* pp. 317-323.
- Porter, J. W., and Targett, N. M. 1988. Allelochemical interactions between sponges and corals. *Biol. Bull.* 175:230-239.
- Reiswig, H. M. 1971a. *In situ* pumping activities of tropical Demospongiae. *Mar. Biol.* 9(1):38-50.
- Reiswig, H. M. 1971b. Particle feeding in natural populations of three marine demosponges. *Biol. Bull.* 141(3): 568-591.
- Reiswig, H. M. 1975a. Bacteria as food for temperate-water marine sponges. *Can. J. Zool.* 53(5):582-589.
- Reiswig, H. M. 1975b. The aquiferous systems of three marine Demospongiae. *J. Morph.* 145(4):493-502.
- Rützler, K. 1990. *New Perspectives in Sponge Biology.* Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 533 pp. (Trabajos de la Tercera Conferencia Internacional sobre Biología de las Esponjas.)
- Rützler, K., and Rieger, G. 1973. Sponge burrowing: Fine structure of *Cliona lampa* penetrating calcareous substrata. *Mar. Biol.* 21:144-162.
- Saller, U. 1989. Microscopical aspects on symbiosis of *Spongilla lacustris* and green algae. *Zoomorphology*. 108:291-296.
- Schultz, B. A., and Bakus, G. J. 1992. Predation deterrence in marine sponges: Laboratory versus field studies. *Bull. Mar. Sci.* 50(1):205-211.
- Simpson, T. L. 1968. The biology of the marine sponge *Microciona prolifera*. Temperature related, annual changes in functional and reproductive elements with a description of larval metamorphosis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2:252-277.
- Simpson, T. L. 1984. *The Cell Biology of Sponges.* Springer-Verlag, New York. 662 pp. (Una revisión detallada de muchos aspectos de la biología de las esponjas.)
- Simpson, T. L., and Gilbert, J. J. 1973. Gemmulation, gemmule hatching, and sexual reproduction in freshwater sponges: The life cycle of *Spongilla lacustris* and *Tubella pennsylvanica*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 92(3):422-433.
- Stearn, C. W. 1975. The stromatoporoid animal. *Lethaia*. 8:89-100.
- Van de Vyver, G., and Willenz, P. 1975. An experimental study of the life-cycle of the fresh-water sponge *Ephydatia fluviatilis* in its natural surroundings. *Wilhelm Roux' Archiv.* 177:41-52.
- Vogel, S. 1974. Current induced flow through the sponge, *Halichondria*. *Biol. Bull.* 147(2):443-456.
- Weissenfels, N. 1976. Bau und Funktion des Süßwasserschwamms *Ephydatia fluviatilis*. III. Nahrungsaufnahme, Verdauung und Defäkation. *Zoomorphologie*. 85:73-88.
- Weissenfels, N. 1980. Bau und Funktion des Süßwasserschwamms *Ephydatia fluviatilis*. VII. Die Porocyten. *Zoomorphologie*. 95:27-40.
- Weissenfels, N. 1983. Bau und Funktion des Süßwasserschwamms *Ephydatia fluviatilis*. X. Der Nachweis des offenen Mesenchyms durch Verfütterung von Backerhefe. *Zoomorphologie*. 103:15-23.
- Weissenfels, N., and Landschoff, H. W. 1977. Bau und Funktion des Süßwasserschwamms *Ephydatia fluviatilis*. IV. Die Entwicklung der monaxialen SiO-Nadeln in Sandwich-Kulturen. *Zool. Jb. Anat.* 98: 355-371.
- Wiedenmayer, F. 1977. *Shallow-Water Sponges of the Western Bahamas.* Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. 287 pp.
- Wielsputz, C., and Saller, U. 1990. The metamorphosis of the parenchymula larva of *Ephydatia fluviatilis*. *Zoomorphology*. 109:173-177.

- Wilkinson, C. R. 1978. Microbial associations in sponges: III. Ultrastructure in the *in situ* associations in coral reef sponges. *Mar. Biol.* 49(2):177-185.
- Wilkinson, C. R. 1979. Nutrient translocation from symbiotic cyanobacteria to coral reef sponges. *En Lévi, C., and Boury-Esnault, N. (Eds.): 1979. Biologie des Spongiaires. Colloques International du Centre National de la Recherche Scientifique No. 291.*
- Wilkinson, C. R. 1983. Net primary productivity in coral reef sponges. *Science.* 219:410-411.
- Wilkinson, C. R. 1987. Productivity and abundance of large sponge populations on Flinders Reef flats, Coral Sea. *Coral Reefs.* 5:183-188.
- Willenz, P. 1980. Kinetic and morphological aspects of particle ingestion by the freshwater sponge *Ephydatia fluviatilis*. *En Smith, D. C., and Tiffon, Y. (Eds.): Nutrition in the Lower Metazoa. Pergamon Press, Oxford.* pp. 163-178.
- Willenz, P., and Hartman, W. D. 1989. Micromorphology and ultrastructure of Caribbean sclerosponges. I. *Ceratoporella* and *Nicholsoni* and *Stromatospongia norae*. *Mar. Biol.* 103:387-401.