

ESTUDIOS CARCINOLOGICOS. VIII

CONTRIBUCION A LA MORFOLOGIA E INTERPRETACION DEL PETASMA DE LOS **PENAEIDAE** (CRUST. DECAPODOS)

Por ENRIQUE RIOJA,
del Instituto de Biología.

Para la redacción de este trabajo nos hemos valido del material existente en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, de ejemplares de panaeidos de la fauna ibérica que nos hemos proporcionado por distinto conducto, de diversos ejemplares de esta familia que nos ha facilitado amablemente el Prof. Dr. Max Birabén, Jefe del Departamento de Zoología de Invertebrados del Museo de la Plata, de los que existen en el Museo Nacional de Historia Natural de México, de diversos envíos de penaeidos de las costas del Pacífico de la República, que hemos recibido por intermedio de los Sres. E. Pando y Cía. y el Dr. Dionisio Peláez. A estos materiales de la citada procedencia tenemos que agregar los diversos ejemplares que hemos podido adquirir directamente en el mercado.

Hemos da dar las gracias más sinceras al Prof. Max Birabén, a los Sres. E. Pando y Cía. y al Prof. Dionisio Peláez por sus importantes aportaciones, que han permitido la publicación de esta memoria.

Material y método de estudio

Las especies estudiadas son las que se enumeran a continuación:

Aristeomorpha foliacea (Risso).

Plesipenaeus edwardsianus (J. I. Johnson).

Aristeus antennatus (Risso).

Penaeus stylirostris Stimpson.

Penaeus vannamei Boone.

Penaeus setiferus (Linnaeus).

Hymenopenaeus mülleri (S. Bate).

En 1888 Spence Bate, al describir los caracteres del género **Penaeus**, da el nombre de petasma a la lámina que presentan los machos en el borde interno del primer pleópodo, sustituyendo al endopodito. En las hembras este mismo órgano aparece rudimentario, por cuya razón se le ha dado el nombre de órgano petasmoideo. En los **Penaeidae** el petasma representa, sin duda, un carácter sexual que se presenta con un grado distinto de desarrollo en los individuos masculinos y femeninos, señalando esta desigualdad un claro dimorfismo sexual.

Autores posteriores han dado también al petasma el nombre de andricum, (Bouvier 1908) de poco uso y empleo en las descripciones sistemáticas. Este órgano suministra numerosos caracteres descriptivos, siendo éstos de extraordinaria importancia por su valor diagnóstico. Por desgracia las descripciones que se dan del petasma no obedecen a un patrón general y uniforme, por cuya razón los datos que en aquellas se consignan son difíciles de homologar.

Nosotros pretendemos determinar cuáles son los elementos estructurales fundamentales del petasma, para lograr una sistematización de las descripciones y una unificación y equivalencia de los caracteres que este órgano suministra, que son, a nuestro juicio, de enorme importancia taxonómica.

Partiendo del hecho, admitido unánimemente por los autores, de que el petasma es simplemente una modificación profunda del endopodito del pleópodo del primer par, punto de vista sustentado como indudable por Bouvier (1908) y por Calman (1909), para no citar más que dos autores de reconocida e indudable autoridad, guiados por este criterio procedimos al examen del petasma en varias especies de penaeidos, para determinar cuáles eran sus elementos constitutivos fundamentales constantes. Como no nos era posible seguir el desarrollo del órgano a través de los diferentes estados larvarios, recurrimos al método de estudiar el órgano petasmoideo de la hembra, por considerar que dado su estado rudimentario de desarrollo, podríamos encontrar en él las partes fundamentales, con caracteres más primitivos que en el órgano masculino, más evolucionado y, por consiguiente, más transformado.

Por último intentamos reconocer estas mismas partes tanto en el endopodio como en el exopodio de los pleópodos, lo cual nos permite interpretar el petasma estableciendo un paralelismo y analogía entre

las diferentes piezas o escleritos que le constituyen y las que integran el endo o el exopodio de los apéndices del pleón.

Comprobada esta asimilación establecemos, fundándonos en ella, un patrón descriptivo que aplicamos a las diferentes especies estudiadas, sistematizando así las descripciones de este órgano, cosa que permite señalar las analogías, semejanzas y diferencias entre ellos.

Petasma: su constitución general.—El estudio comparativo del petasma en las especies observadas nos revela que este órgano obedece a una unidad de constitución, a base de los mismos elementos morfológicos; este órgano es simétrico y está formado por dos mitades que se pueden unir entre sí, en el plano sagital del cuerpo, por medio de unos elementos unitivos quitinosos llamados retináculos o **cincinuli**. Cada una de estas dos mitades es una dependencia de los pleópodos correspondientes del primer par, las cuales se insertan al nivel del basipodio del apéndice. Este órgano representa una modificación de los endopodios del primer par de pleópodos del macho, que pierden su forma alargada y en cierto modo flageliforme y segmentada y adquieren un claro aspecto laminar.

La articulación del petasma se desplaza sobre el borde interno del basipodio hasta su base, alejándose de la parte apical del artejo, en la cual conserva su posición primitiva el exopodio del apéndice.

En los **Aristeinae** los elementos constitutivos del petasma se presentan con mayor claridad que en las otras especies observadas, conservando quizás sus primitivas relaciones y en un grado de evolución que permite interpretar el órgano de un modo más claro que en los géneros de las otras tribus de penaeidos. Por esta razón elegimos como tipo descriptivo primitivo el petasma de **Aristeus antennatus** (Risso) (fig. 1). En esta especie el petasma se articula con el basipodio del pleópodo en su parte interna y muy cerca de la articulación del apéndice. La articulación se hace por intermedio de una pieza, a la que denominaremos esclerito articular, el cual presenta una pequeña prolongación saliente, muy visible, encorvada, que se dirige hacia abajo y afuera, de tal modo que su borde cóncavo mira a la parte externa (fig. 1, A). En la parte articular el basipodito se ensancha y presenta una porción saliente que parece como una apófisis articular.

A partir del esclerito articular se extiende hacia delante y bordeando el petasma en su margen externo, un esclerito que denominamos marginal (fig. 1, C), el cual sólo ocupa los dos tercios de este margen. Este esclerito termina en su parte distal en un extremo algo ensanchado; hacia su parte media y en su lado interno existe un saliente se-

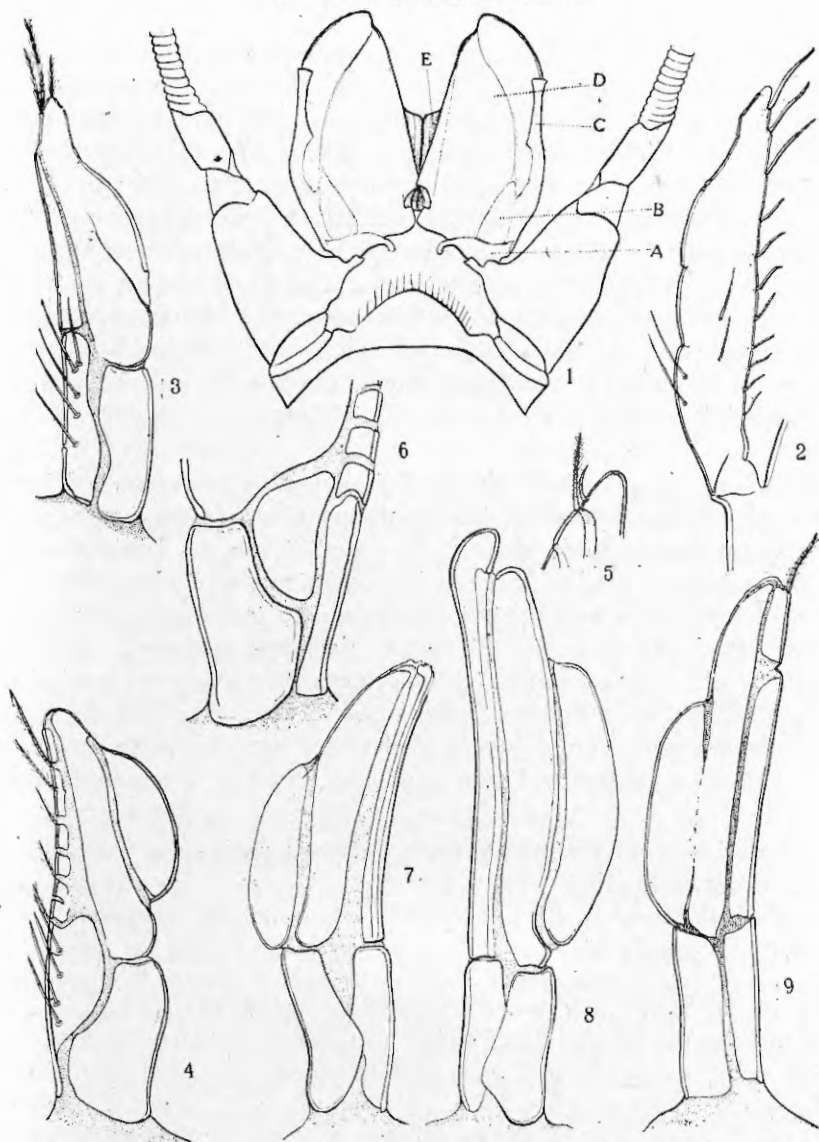
guido de una amplia escotadura de gran radio, cuya concavidad se dirige hacia la parte interna del petasma.

La porción membranosa anexa al esclerito marginal describe un gran lóbulo apical que se extiende hasta una escotadura del borde anterior, que es donde termina por delante la lámina principal del petasma.

Entre estos dos escleritos, en contacto con ambos y como descansando sobre el esclerito articular, se encuentra el esclerito intercalar (fig. 1, B) de forma cónica, con su base sobre el esclerito articular y su ápice o vértice dirigido hacia delante, marcando el límite entre una parte membranosa dependiente del esclerito marginal y el límite de la parte laminar, que constituye lo que denominamos lámina principal del petasma (fig. 1, D).

La lámina principal del petasma está limitada en su borde externo por la parte membranosa anexa al esclerito marginal, la cual en su parte anterior describe un arco que alcanza su ápice desde el cual descende, describiendo una ligera escotadura en donde termina el surco que limita estas dos porciones. Esta lámina termina hacia su parte interna por una porción quitinizada, que a veces se individualiza en un esclerito independiente, que aparece muy destacado en las otras dos especies de **Aristeinae** estudiadas. (fig. 1, D y figs. 18 y 19).

Desde esta porción quitinizada, hasta el borde interno del petasma, se extiende una parte que llamamos lámina interna (fig. 1, E), que en **Aristeus** aparece doblada y situada en un plano inferior, uniéndose a la misma lámina del lado opuesto, formando con ella una especie de canal, casi cubierto, en su parte posterior, por la lámina principal que forma un ángulo con la del lado opuesto. Los bordes de las láminas internas llevan un conjunto de retináculos o **cincinuli** que los unen en mayor o menor longitud. Los **cincinuli** tienen en todas las especies observadas, aproximadamente la misma forma (fig. 20). En términos generales tienen un aspecto de T con su rama superior horizontal encorvada en sus bordes hasta formar un par de procesos ganchudos que se engarzan con los elementos análogos de la lámina opuesta. La longitud de las dos ramas de la T, la horizontal y la vertical, y la mayor o menor curvatura de los procesos laterales, son las únicas variaciones que hemos sorprendido en las diferentes especies observadas. En **Aristeus** el esternito del segmento en que aparece el petasma presenta un saliente, redondeado, con su punta apical oblicua, provista de una serie transversal de cerdas. Resumiendo la descripción dada, vemos que son cinco los elementos estructurales del petasma: 1º, el esclerito basal o articular, por medio del cual se efectúa su articulación con el



Figs. 1.—Figura semiesquemática del petasma de *Aristeus antennatus*: A, esclerito articular; B, esclerito intercalar; C, esclerito marginal con la porción membranosa anexa; D, lámina principal del petasma; y E, lámina interna $\times 50$. 2.—Órgano petasmoideo del tipo articulado primitivo de *Aristeus antennatus* $\times 100$. 3.—Órgano petasmoideo más evolucionado de la misma especie $\times 100$. 4.—Órgano petasmoideo de *Aristeomorpha foliacea* $\times 100$. 5.—Extremo del órgano petasmoideo en un ejemplar de la misma especie $\times 150$. 6.—El órgano petasmoideo de un ejemplar de *Aristeomorpha foliacea* en el que existe un esclerito supernumerario intercalado entre los restantes que forman el órgano $\times 100$. 7 y 8.—Dos aspectos del órgano petasmoideo de *Aristeus antennatus* en que se dibuja perfectamente el esclerito marginal $\times 100$. 9.—Órgano petasmoideo en *Plesiopenaeus edwardsianus* $\times 100$.

basipodito (fig. 1, A); 2º, el esclerito marginal que bordea cada una de las mitades del petasma en su lado externo (fig. 1, C); 3º, el esclerito intercalar de forma cónica y de tamaño igual o algo mayor que el basilar, situado entre éste y el esclerito marginal (fig. 1, B); 4º, la lámina principal del petasma, que constituye la parte más visible del órgano y está limitada en su borde externo por el esclerito marginal e interiormente por una parte quitinizada, que bordea en el caso de *Aristeus* el surco que el petasma presenta en su parte media (fig. 1, D); algunas veces individualizada en un esclerito independiente; y 5º, el lóbulo o lámina interna del petasma, que en el caso particular descrito aparece abarquillada, para formar un surco medio, que se une a la del lado opuesto en una extensión mayor o menor, por medio de los retináculos o cincinuli (fig. 1, E).

Comparación y asimilación de los elementos integrantes del petasma con los que forman el órgano petasmoideo de las hembras situado en el primer pleópodo.—En el lado interno del basipodito de este apéndice, en las hembras de las especies estudiadas, existe un órgano petasmoideo rudimentario, de pequeño tamaño, que a lo sumo alcanza de dos a cuatro milímetros, de forma y aspecto muy variables no sólo de una a otra especie, sino también entre los individuos de la misma. En algunos casos observados por Levera (F.) (1934) en *A. foliaceae*, este órgano llega a formar una especie de diminuto petasma que da a las hembras que lo poseen una falsa apariencia masculina. (1)

La variabilidad de este órgano le resta realmente valor taxonómico, pero en cambio lo tiene considerable, según las razones que más adelante daremos, para la debida interpretación morfológica del petasma. Es importante consignar que este órgano no es otra cosa que un endopodito rudimentario, cuya inserción sobre el basipodito del apéndice sufre un desplazamiento equivalente al que experimenta en los machos el petasma. Antes de hacer ninguna consideración acerca de su interpretación morfológica, nos limitaremos a describir las distintas modalidades que dentro de este órgano hemos podido observar y que nos parecen de interés.

En el caso más primitivo y sencillo (fig. 2) observado en el *A. antennatus*, el órgano petasmoideo aparece como un vástago ligeramente encorvado hacia afuera; sus dos bordes están segmentados;

(1) Levera (F.): Sulle femine a pleopodi mascolinizati nei gamberi rossi. Bull. d. Mus. e Lab. d. Zool. e Anat. Comp. d. R. U. di Genova, vol. XIV, núm. 77, págs. 3-7, figs. 1-5. Genova, 1934.

pero la segmentación de uno y otro lado no se corresponden, por cuyo motivo no existen verdaderos artejos, sino unidades independientes que no concuerdan las unas con las otras y que representan mitades de artejos o semiartejos. La segmentación es más numerosa en el lado externo, el cual es recto o ligeramente cóncavo. Los semiartejos del borde externo están perfectamente limitados unos de otros por la existencia de pelos setiformes plumosos, con barbas muy finas que sólo se perciben con gran aumento. El borde interno presenta sólo seis semiartejos, algunos de ellos perfectamente distintos y evidentes (fig. 2). Señalamos muy especialmente este caso porque su aspecto concuerda muy estrechamente con la estructura y disposición anatómica de los endopodios y exopodios de los restantes pleópodos, en los apéndices que no han sufrido modificación.

Otro caso, correspondiente también a un ejemplar de *A. antennatus*, es el representado en la figura 3; aquí la falta de correspondencia entre la segmentación de uno y otro borde trae como consecuencia la formación de escleritos más o menos independientes, que han perdido su disposición primitiva de semiartejos; la disposición de los escleritos es la siguiente: dos basilares, uno interno y otro externo; uno marginal externo y otro marginal interno muy ancho e incompletamente dividido por una hendidura oblicua. En el borde de los escleritos externos, lo mismo en el basilar que en el marginal, se observa claramente que están formados por los restos de los diversos semiartejos que bordeaban el margen externo y que secundariamente se sueldan entre sí. En la parte terminal existe, en el ejemplar observado, un pelo plumoso apical y otros dos subapicales, formando una pareja; sobre el esclerito basilar persisten varios pelos setiformes con una porción basal perfectamente destacada.

En *A. foliacea* hemos podido observar algunos casos de verdadero interés; en todos ellos la constancia de los elementos constitutivos es muy marcada y significativa; con completa constancia aparecen los dos escleritos basales, externo e interno, el último de los cuales lo hemos visto en un solo caso incompletamente dividido por una pequeña hendidura transversal que rompe el espesamiento quitinoso de su margen (Fig. 4), de un modo análogo a como se observa en algunas de las figuras que hemos dado de *A. antennatus*. En casi todos los ejemplares se dibuja perfectamente un esclerito marginal (Figs. 7 y 8) muy largo, que se extiende desde el basilar externo, con el que se articula, hasta el ápice del órgano; la génesis de este elemento aparece clara comparando las figuras 2 y 3 de *A. antennatus* y la de

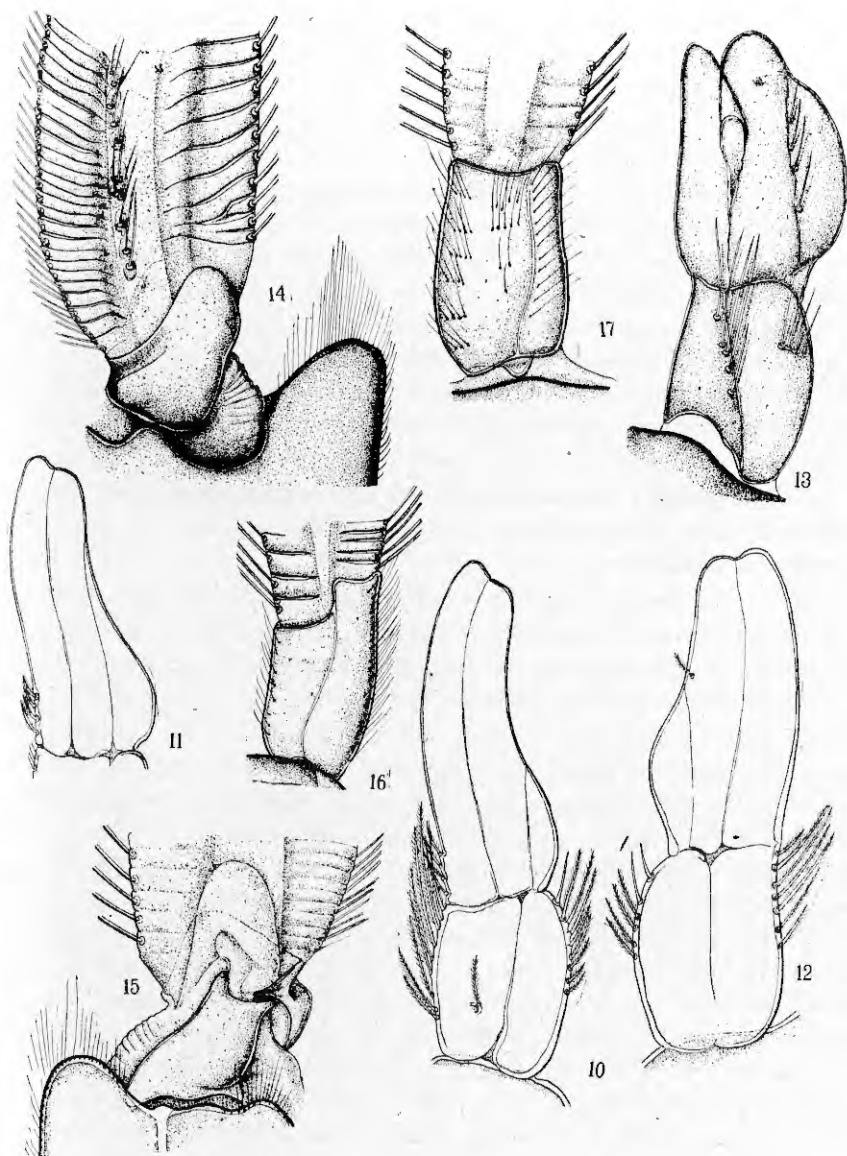
A. foliacea; en ellas aparecen numerosos semiartejos bordeando el lado externo, los cuales originan otros tantos escleritos primitivamente independientes, que pierden por soldadura secundaria esta independencia, para formar un esclerito único en el que todavía se percibe un resto de segmentación por la discontinuidad de su margen externo, que acaba por desaparecer en otros ejemplares para formar un borde único. En todos los individuos de esta especie se perciben, además de los escleritos citados, otros dos que corresponden morfológicamente al borde interno y que se forman a expensas de los semiartejos de este lado; uno de ellos se desarrolla mucho, adquiere forma laminar y se intercala entre el esclerito que bordea el margen externo y el otro que, con él, procede del margen interno (Figs. 4, 7 y 8). Este último redondea su borde libre y poco a poco forma como un saliente lobulado que se destaca claramente del resto del órgano (Fig. 4). En el extremo superior aparecen, en algunos individuos, pelos setíferos plumosos, en posición apical y subapical (Fig. 5).

En **P. edwardsianus** este órgano obedece al mismo tipo que encontramos en **A. foliacea**; el esclerito marginal externo puede aparecer único o subdividido en porciones o escleritos independientes o imperfectamente soldados; en la figura 9 representamos un caso en que el esclerito marginal externo está dividido en dos porciones todavía no coalescentes.

Tanto en **A. foliacea** como en **P. edwardsianus**, el esclerito interno que se intercala entre el otro del mismo lado y el marginal externo termina por abandonar, en su parte inferior, el borde libre del órgano y formar una ancha lámina aislada a causa del desarrollo del otro esclerito (Figs. 8 y 9).

En las especies de **Penaeus** de México en las que hemos observado este órgano, hemos podido comprobar que obedecen al mismo plan estructural que en los **Aristeinos** anteriormente citados, pero en ellos los escleritos no se presentan ni con la claridad ni con la independencia que en aquellos, como puede observarse claramente en las figuras adjuntas (figs. 10 a 12). En **Penaeus setiferus** puede asistir-se a un mayor o menor desarrollo del esclerito que representa la lámina interna que unas veces es muy limitada, (fig. 11), en tanto que en otras llega muy cerca del borde apical. (Figs. 10 y 12).

En **Hymenopeneus mülleri** el órgano aparece más evolucionado, paralelamente a lo que sucede en el petasma de esta especie. Los diferentes escleritos se dibujan con toda claridad, pero además, entre los que representan al marginal y la lámina principal del petasma



Figs. 10 a 12.—Diversos aspectos del órgano petasmoideo de *Penaeus setiferus* $\times 100$. 13.—Órgano petasmoideo de *Hymenopenaeus mülleri* $\times 100$. 14.—Base del exopodito de *Penaeus stylirostris* visto por su parte anterior $\times 100$. 15.—Base del exopodito de la misma especie visto por su parte posterior $\times 100$. 16.—Base del endopodito del *Penaeus vannamei* visto por su parte anterior $\times 100$. 17.—Base del endopodito de *Hymenopenaeus mülleri* visto por su parte posterior $\times 100$.

existe un doblez o repliegue en el que creemos ver una réplica de la estructura del petasma perfectamente constituido del macho; este hecho determina que su parte apical aparezca claramente separada en dos lóbulos que se corresponden exactamente con los escleritos a que pertenecen (Fig. 13).

Las observaciones anteriores concuerdan todas en el hecho de que el órgano petasmoideo, con la excepción de la forma más primitiva señalada en la figura 2a. correspondiente a un ejemplar de **Aristeus antennatus**, consta de cinco elementos como el petasma: los dos escleritos basilares interno y externo que a nuestro juicio se corresponden respectivamente con el articular y el intercalar; el marginal del petasma que es equivalente sin duda con el de igual nombre del petasma; el intermediario análogo a la lámina principal del petasma y el interno que representa a la lámina interna de aquel.

Comparación y asimilación de los elementos anatómicos que integran el exo y el endopodio de los pleópodos normales con los que integran el petasma.

El estudio de los elementos que constituyen el exopodio y el endopodio de los pleópodos normales nos conduce a resultados muy concordantes con los obtenidos al examinar el petasma de los machos y el órgano petasmoideo de las hembras.

El examen del exopodio demuestra la existencia en su parte basal de dos piezas o escleritos articulares que se articulan con el basipodio y, a su vez, ellos entre sí. Las observaciones se han efectuado en **Penaeus stylirostris** en piezas tratadas por la potasa y algunas de ellas coloreadas posteriormente por hematoxilina, siguiendo el proceder de Ph. Lavereault y montaje posterior en líquido de Hoyer. Examinado el exopodio de **P. stylirostris** por su cara anterior, se percibe un esclerito articular anterior que abraza al exopodio por su parte basal interna hasta alcanzar la cara posterior, en donde se articula con el esclerito articular posterior. El esclerito que describimos presenta un lóbulo prominente redondeado, que se pone en relación con los semiartejos de la parte externa; paralelamente a su borde existe una porción asurcada por una especie de canal, bastante profundo (Fig. 14). En la parte posterior de la zona articular del exopodio existe lo que se pudiera llamar esclerito articular posterior, colocado oblicuamente y terminado superiormente por dos apófisis, una interna que se dirige hacia la parte del esclerito articular anterior, que invade la cara posterior para venir a relacionarse o quizás articularse con ella; la otra opófisis se dirige hacia arriba y forma con la anterior un

ángulo sensiblemente recto (Fig. 15). Esta ápófisis es menos saliente y de contorno más redondeado que la que se articula con el esclerito articular anterior.

El examen del apéndice revela la falta de coincidencia entre la segmentación del borde externo con la del interno por el tamaño desigual de los semiartejos de una y otra parte. Los semiartejos de la parte externa son más anchos que los de la parte interna y por consiguiente menos numerosos; algunos de estos artejos de la porción externa son casi de doble anchura que los de la parte interna. Tanto los de una como los de otra parte están provistos de cerdas plumosas cuya robustez y longitud están en relación con las de los artejos en que se implantan (Figs. 14 y 15).

Esta falta de armonía entre los semiartejos de las dos partes, interna y externa, del apéndice, impide su continuidad, dando ello por resultado que aparezcan independientes los de uno y otro lado, pero no los del mismo, que se unen y confluyen hacia el eje o parte media del apéndice llegando a formar, por su soldadura, dos escleritos independientes en los que se perciben los semiartejos, interno o externos, en cada caso, que los constituyen. Esta disposición es más claramente perceptible por la superficie anterior del apéndice que no en la posterior (Figs. 14 y 15). El esclerito marginal externo no alcanza al marginal interno, quedando entre ambos una porción media, intercalada, sobre la cual se perciben grupos de cerdas que se implantan sobre zonas basales imperfectamente quitinizadas y de límites imprecisos (Fig. 14). La parte libre del apéndice está constituida, por tanto, por tres porciones: 1a. el esclerito marginal externo; 2a. el esclerito marginal interno; 3a. la porción media. Si a estas porciones se suman los dos escleritos articulares anterior y posterior, tendremos completos los cinco elementos fundamentales morfológicos que integran el petasma y el órgano petasmoideo femenino (Figs. 14 y 15). Es curioso el paralelismo entre la disposición no concordante de los semiartejos del lado interno y externo con la disposición señalada en **A. antennatus** descrito más arriba y representado en la figura 2.

Como era de presumir, el endopodito, menos desarrollado, tiene igual estructura, siquiera la mayor extensión que aquí toman los escleritos articulares, hace que sea difícil establecer en ellos cuál sea el anterior y cuál el posterior, ya que su articulación mutua se hace a lo largo de dos líneas longitudinales que aparecen situadas sobre la cara anterior y sobre la posterior, ya que aquí estos dos escleritos forman un revestimiento continuo, sensiblemente cilíndrico, de la

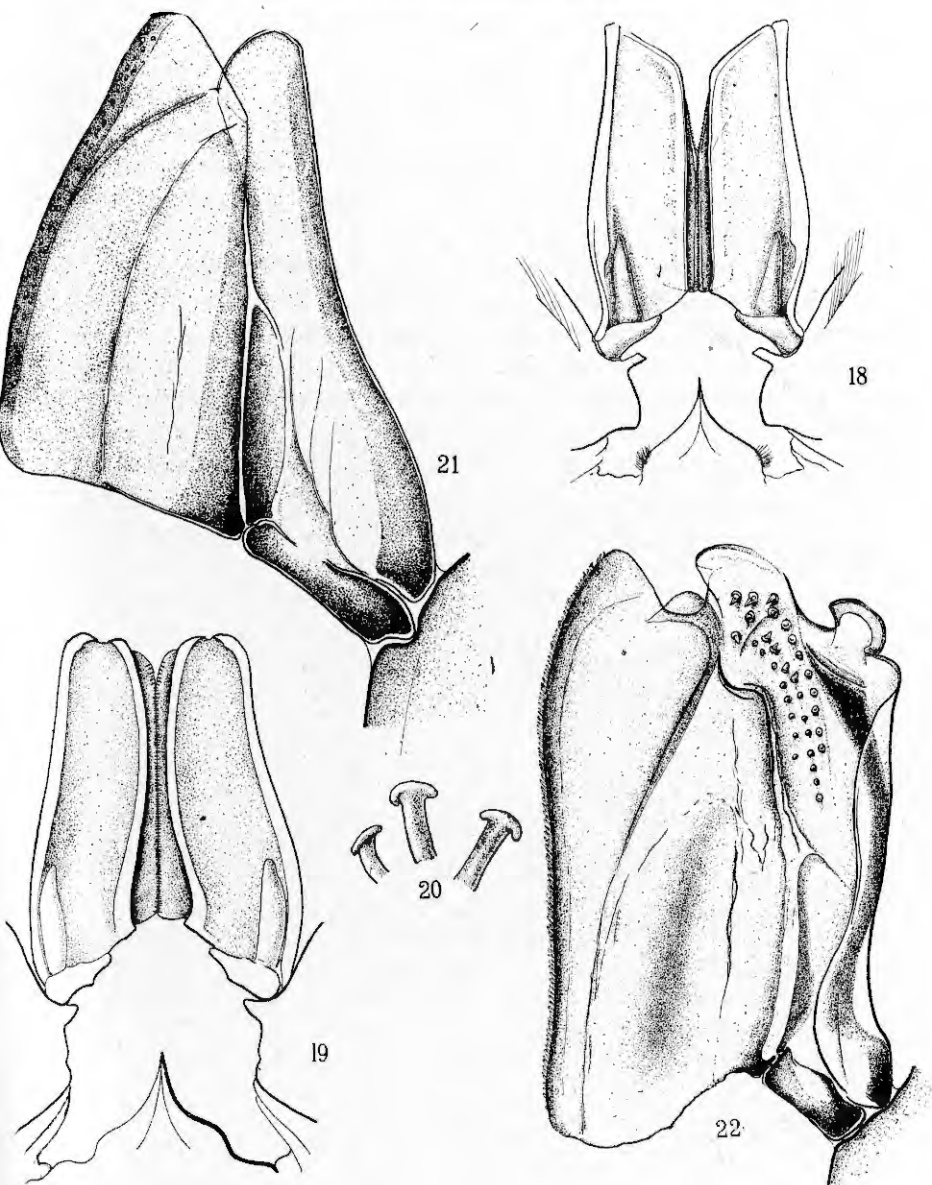
base del endopodio multiarticulado, como si estuviere constituido de dos piezas, disposición muy semejante a la adoptada por los escleritos basales del órgano petasmoideo de las hembras. Obsérvese a este respecto la palpable semejanza de las figuras que representan las bases de los endopodios de **Penaeus vannamei** e **Hymenopenaeus mülleri** y las 2 a 13 de los órganos petasmoideos de diferentes penaeidos en su parte basilar. Las cerdas del borde interno, mucho más numerosas y pequeñas que las del borde externo, pueden ser quizás las que dan origen a los retinaculi o **cincinuli** que unen las dos mitades del petasma.

Descripción del petasma de las diversas especies estudiadas.

A continuación describimos el petasma de las diversas especies estudiadas, con excepción de **Aristeus antennatus** que hemos tomado como tipo morfológico. En estas descripciones tomamos como base los diferentes elementos morfológicos constitutivos más arriba indicados.

a).—**Aristeomorpha foliacea** (Fig. 18).—El esclerito basilar se articula con una cavidad situada en el borde interno del basipodio, por debajo de la cual existe una prolongación o apófisis muy evidente. La forma general del esclerito basilar es subtriangular, orientado oblicuamente, con su vértice superior dirigido hacia la línea media ventral del cuerpo. El esclerito marginal bordea completamente, hasta su extremo, el margen externo del petasma; este esclerito aparece algo ensanchado en su extremo distal; cerca de su base y en su borde interno ofrece una escotadura situada un poco por debajo del ápice del esclerito intercalar. Este último es de forma cónica y de una longitud algo menor de la tercera parte de la total de la lámina principal. La lámina principal del petasma aparece oblicuamente truncada anteriormente; en este borde y en el interno está limitada por una zona quitinizada que casi se individualiza en un esclerito independiente; la lámina interna del petasma es casi tan larga como el borde interno de la lámina principal; todo su margen interno está provisto de una faja de retináculos o **cincinuli**. El esternito del primer segmento del pleón lleva un fuerte saliente con una cresta que se prolonga en una espina apical muy aguda; en las partes laterales, redondeadas, de esta porción esternal saliente, existen dos zonas pubescentes perfectamente acusadas (Fig. 18).

b).—**Plesiopenaeus edwardsianus** (Fig. 19).—El aspecto del petasma en esta especie es muy semejante al de **A. foliacea**. Las apó-



Figs. 18.—Petasma de *Aristeomorpha foliacea* visto por su cara anterior $\times 100$. 19.—Petasma de *Plesiopenaeus edwardsianus* visto por su cara anterior $\times 100$. 20.—Cincinuli o retináculos del petasma de *Plesiopenaeus edwardsianus* $\times 300$. 21.—Petasma de un joven de *Penaeus vannamei* visto por su cara anterior $\times 50$. 22.—Petasma de *Penaeus setiferus* visto por su cara anterior $\times 50$.

fisis de la porción articular del basipodito son más anchas, más cortas y más redondeadas que en **A. foliaceæ**. El esclerito basilar es muy semejante, pero ofrece en sus márgenes superior e inferior unos salientes o tubérculos muy evidentes. El esclerito marginal recorre todo el borde externo del petasma, encorvándose en su extremo sobre el borde anterior de la lámina principal, en forma de pico o gancho. Este esclerito no presenta la escotadura interna al nivel del esclerito intercalar que aparece en **A. foliaceæ** y en **A. antennatus**. El esclerito intercalar tiene una longitud equivalente a la tercera parte de la lámina principal. El borde interno de la lámina principal se continúa insensiblemente con el anterior, no presentando la apariencia truncada de **A. foliaceæ** (Fig. 18); en todo este margen existe un reborde muy quitinizado, individualizado en un esclerito que en su extremo anterior se pone casi en contacto con el esclerito marginal. La lámina interna del petasma tiene casi igual longitud que la lámina principal; todo su borde interno está provisto de retináculos (Fig. 20). El esternito del primer segmento del pleón tiene un saliente muy semejante en forma y aspecto al descrito en **A. foliaceæ**, aunque quizás más acusado (Fig. 19).

c).—**Penaeus vannamei** (Fig. 21).—Aquí describimos el estado joven, de mucho interés para la interpretación del petasma de las otras especies del género. Durante la redacción de esta memoria hemos logrado obtener ejemplares de machos de esta especie perfectamente maduros, los cuales se describen en otro trabajo que aparece en esta misma publicación (1), por cuyo motivo prescindimos aquí de hacer el estudio del petasma perfectamente constituido que hacemos en aquel.

Las dos mitades del petasma no llegan a unirse en la parte media, apareciendo como dos láminas independientes que recuerdan la disposición y aspecto del órgano petasmoideo de las hembras, aunque ofreciendo mayor desarrollo. En el petasma del adulto las dos mitades se unen como en las restantes especies de penaeidos.

El esclerito articular es alargado, articulándose con una ligera depresión existente en la parte interna del basipodito del pleópodo (Fig. 21); en su parte proximal recibe el esclerito marginal, con el cual se articula; éste se articula también con el basipodio del pleópodo dada su enorme longitud. En los petasmas coloreados por la hemato-

(1) E. Rioja.—Estudios Carcinológicos VIII.—Descripción del macho maduro de **Penaeus vannamei** Boone hallado en las costas del Pacífico de México.—Anales del Instituto de Biología, t. XII, pág. 223.

xilina se observa claramente cómo de este esclerito depende una porción membranosa que avanza al encuentro de los límites de la lámina principal del petasma (Fig. 21). El esclerito marginal recorre todo el borde externo del petasma, describiendo la membrana correspondiente un lóbulo anteriormente redondeado. Entre el límite de la lámina principal y la parte membranosa dependiente del esclerito marginal y en su parte inferior y descansando sobre el esclerito articular, se encuentra el esclerito intercalar, largo y aguzado, el cual es sólo un poco más corto que la mitad de la longitud del petasma. (Fig. 21).

La lámina principal aparece quitinizada en su borde externo y se articula con el esclerito articular y avanza, adelgazándose hacia delante, quedando intercalada entre la membrana anexa del esclerito marginal y la lámina interna. A su nivel el petasma aparece plegado tal como aparece en las restantes especies de **Penaeus**.

La lámina interna ofrece un esclerito en su borde y anteriormente forma un lóbulo cuyo borde anterior describe un ángulo con el lóbulo que forma la membrana dependiente del esclerito marginal (Fig. 21). En el borde se señalan ya algunos retináculos o **cincinuli** perfectamente constituidos.

d).—**Penaeus setiferus**.—En esta especie el petasma adquiere una gran complicación por el enorme desarrollo que alcanza la parte membranosa aneja al esclerito marginal (Fig. 22). El esclerito articular es muy semejante al del petasma del **P. vannamei** joven; se articula con el basipodito del pleópodo, con los escleritos marginal e intercalar y con el borde externo de la lámina principal del petasma. El esclerito marginal presenta una porción basal articular, un tallo sinuoso y una porción anterior oblicuamente truncada. La porción membranosa aneja a él, presenta anteriormente dos lóbulos desiguales en tamaño pero muy semejantes en forma (Fig. 22); el externo es el menor y el interno mucho mayor. Por debajo de éste y en su parte anterior hay un grupo de agujones dispuestos sensiblemente en tres filas, que disminuyen en tamaño de adelante hacia atrás (Fig. 22).

El esclerito intercalar se interpola entre el borde interno de la membrana dependiente del esclerito marginal y el borde externo de la lámina principal más o menos quitinizada en su borde, especialmente en la parte anterior de su trayecto (Fig. 22).

La lámina principal quitinizada en su porción media queda anteriormente en el ángulo de una flexión que sufre el petasma y termina por un lóbulo redondeado anteriormente de menor tamaño que el lóbulo interno de la membrana aneja al esclerito marginal. La lá-

mina interna, ancha en su parte anterior, se angosta hacia la posterior; en su parte anterior ofrece un lóbulo algo menos saliente que el interno de la membrana del esclerito marginal (Fig. 22).

Anteriormente, por tanto, existen cuatro lóbulos: 1º, dos formados por la membrana del esclerito marginal; el externo pequeño y el interno mayor; 2º, otro lóbulo dependiente de la lámina principal, situado en el espacio que deja la flexión del petasma; entre esta lámina y la membrana anexa al esclerito marginal, y 3º, uno subtriangular formado por la parte anterior de la lámina interna.

e).—**Penaeus stylirostris** (Fig. 23).—El esclerito articular tiene una forma singular de nave, con una fuerte apófisis posterior, triangular, dirigida oblicuamente. Esta pieza, como en la especie anterior, se articula con el esclerito marginal, el intercalar y el borde posterior externo de la lámina principal del petasma.

El esclerito marginal termina anteriormente por una prolongación arqueada, que va sucesivamente adelgazándose hasta formar una aguda punta. La porción membranosa dependiente de este esclerito avanza describiendo una curva que culmina en un solo lóbulo, ancho y redondeado, equivalente al interno del **P. setiferus**, faltando en absoluto el externo. Sobre esta parte, detrás del lóbulo anterior y en su cara anterior existen unos cuantos agujones mucho menos numerosos que en **P. setiferus**. Se conserva en casi su integridad la fila mediana y los dos laterales están representados por algunos agujones sueltos. (Fig. 23).

El esclerito intercalar es ancho, con su extremo anterior redondeado, articulándose por su ángulo posterior interno con el esclerito articular. La lámina principal del petasma es ancha y poco quitinizada; anteriormente presenta un lóbulo muy pequeño que queda oculto por la flexión del petasma.

La lámina interna avanza hacia adelante determinando un fuerte saliente o lóbulo, mucho más delgado y agudo que en la especie anterior. (Fig. 23).

f).—**Hymenopenaeus mülleri**.—El petasma de esta especie es sin duda el más complicado de todos los que hemos estudiado; a la complejidad de estructura de cada uno de sus elementos morfológicos constitutivos se agrega una fuerte flexión que induciría a error acerca de su correcta interpretación, si no se procede a distender el órgano para poder valorar justamente sus distintas partes.

En el esquema de la figura 25 representamos los cinco elementos constitutivos con signos convencionales; 1º, el esclerito articular apa-

rece rayado verticalmente; 2º, el marginal y la porción membranosa anexa correspondiente se le representa con rayado oblicuo, de tal modo que en los trazos de la porción situada por detrás de la lámina principal, las líneas se las ha dibujado con trazo discontinuo; 3º, el esclerito intercalar está dibujado con cuadriculado de líneas oblicuas; 4º, la lámina principal en blanco; y 5º, la lámina interna y un esclerito que se destaca en ella, con líneas paralelas horizontales (Fig. 25).

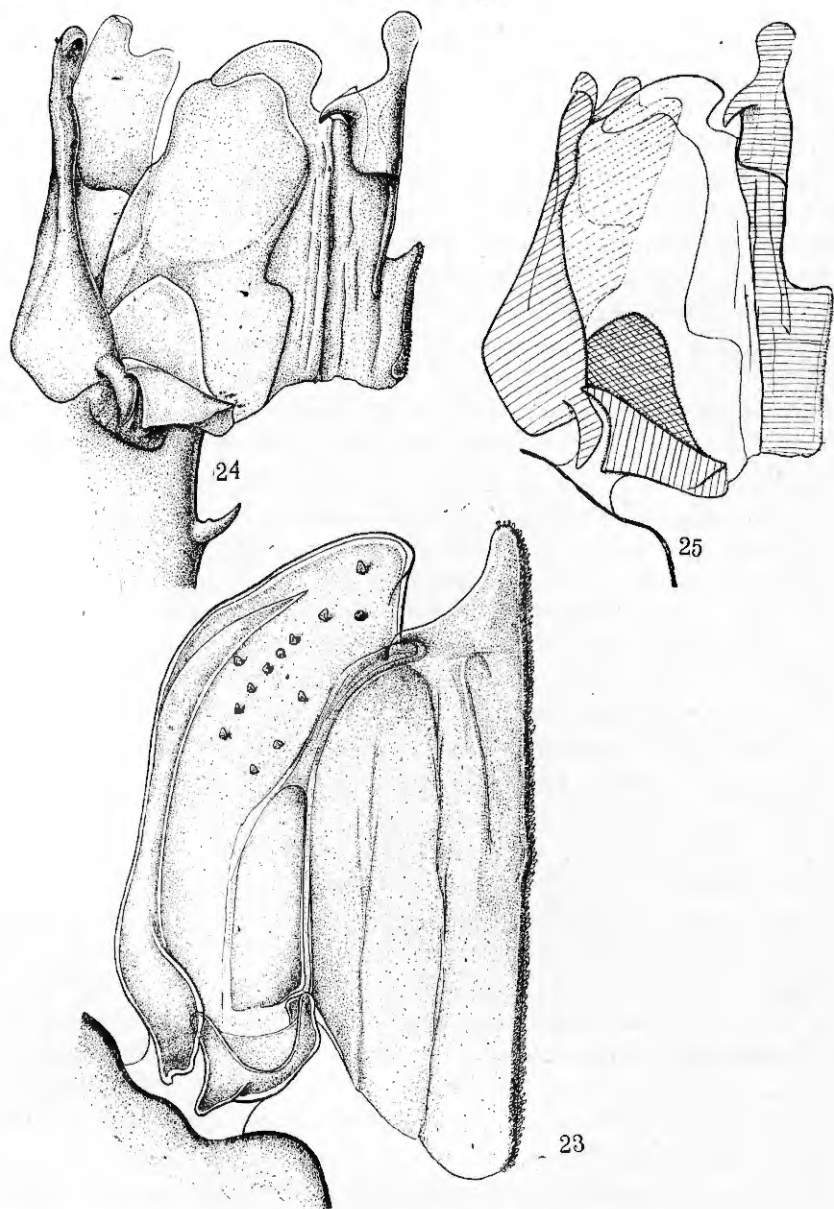
El esclerito articular se articula con una fuerte depresión del basipodito por debajo de la cual presenta éste, en su borde interno, un fuerte aguijón agudo y encorvado hacia delante. Este esclerito alargado transversalmente, presenta en su borde externo dos apófisis claramente acusadas, que se continúan con dos quillas que confluyen en el borde, de las que la anterior está más desarrollado que la posterior. (Fig. 24).

El esclerito marginal muy fuerte y acusado termina en su parte anterior en una especie de gancho muy encorvado y en la parte inferior en un grueso ensanchamiento en cuya parte basal interna existe una robusta apófisis aguda y fuerte encorvada hacia abajo; en su parte media existe una dilatación fusiforme; esta parte y la porción membranosa contigua quedan por detrás de la lámina principal del petasma; la parte membranosa termina anteriormente por dos lóbulos subiguales (Fig. 24), o con el interno algo más pequeño.

El esclerito intercalar es ancho y corto; anteriormente termina en una punta poco acusada e inferiormente en una ancha base que descansa en toda su longitud sobre el borde anterior del esclerito basilar. (Fig. 24).

La lámina principal presenta una parte muy quitinizada, dura, ensanchada, de contorno irregular, que en la figura 24 se señala. La parte membranosa que la bordea tiene anteriormente su lóbulo redondeado de forma especial, que a nuestro juicio es equivalente al que en *P. setiferus* aparece entre la porción membranosa dependiente del esclerito marginal y el lóbulo anterior de la lámina interna, (detrás de éstos por la flexión que el petasma presenta) y que en *P. stylirostris* está apenas acusada.

La lámina interna está claramente separada de la principal; en ella hay que distinguir un esclerito muy robusto, con su parte anterior abarquillada y terminado en su parte apical por un proceso saliente redondeado y una apófisis arqueada en forma de pico de ave; este esclerito se prolonga hacia atrás en una porción en forma de mango. La parte por donde se establece la unión con la mitad del lado opues-



Figs. 23.—Petasma de *Penaeus stylirostris* visto por su cara anterior $\times 50$. 24.—Petasma de *Hymenopenceus mülleri* visto por su cara anterior y distendido $\times 50$. 25.—Esquema del petasma de la especie anterior visto en su posición natural: Esclerito articular, rayado verticalmente; esclerito marginal, rayado oblicuamente, la porción que está por detrás de la lámina principal aparece punteada, lámina principal en blanco; y lámina interna, rayado horizontal $\times 50$.

to es muy pequeña y forma un saliente de contorno aproximadamente rectangular, alargado de adelante a atrás y en cuyo borde interno se encuentran los retináculos o **cincinuli** (Fig. 25).

Interpretación morfológica y evolución del petasma en los penaeidos.

El estudio que antecede nos ha colocado ante el problema del origen e interpretación morfológica del petasma. Ante un primer examen pudiera creerse, por su aparente falta de segmentación, que este órgano fuese más bien una producción laminar equivalente a los procesos laminares o apéndice masculino que existen en la base del endopodio del segundo pleópodo del macho, llamado **estilamblis** por Bate (1888) y por Boas **apendix masculino**, que el resultado de la transformación de una parte segmentada del apéndice. Un examen atento del petasma demuestra que cada una de sus mitades está formada por los cinco elementos constitutivos que antes señalamos y que aquí recordamos: 1º, el esclerito basilar; 2º, el esclerito marginal externo; 3º, el esclerito intercalar; 4º, la lámina principal, y 5º, la lámina interna.

Sorprende la coincidencia que se observa en el número y disposición de estos elementos integrantes del petasma con los que constituyen el endopodito rudimentario del primer pleópodo de la hembra y con los que forman el endo y exopodio normales de los restantes pleópodos. Por lo que antes hemos visto, en el órgano petasmoideo rudimentario se destacan casi siempre: 1º, un esclerito articular basilar externo; 2º, un esclerito articular basilar interno; 3º, un esclerito marginal externo; 4º, una lámina intercalar, y 5º, una lámina marginal interna, de apariencia lobulada; los elementos integrantes del endo y del exopodio normales son también cinco: 1º y 2º, dos escleritos basilares que en el exopodio están: uno en la cara anterior y otro en la posterior, en tanto que en el endopodio su posición es realmente externa e interna; 3º, el conjunto de los semiartejos externos que terminan hacia su parte interna por confluir para formar su esclerito único; 4º, la reunión de los semiartejos internos, que de un modo análogo forman un esclerito independiente; y por último, 5º, una parte o lámina intermedia intercalada entre los dos anteriores.

Esta coincidencia nos hace pensar que el órgano petasmoideo femenino, más que un órgano atrófico, es un órgano rudimentario o incipiente que no ha logrado sobrepasar su estado embrionario primitivo, por lo que en él se pueden reconocer esquemáticamente los elementos constitutivos del petasma, que no representa otra cosa que un grado

superior de evolución del mismo órgano, que es funcional en los machos y que queda sin misión determinada en las hembras. Esta identidad en la arquitectura de ambas formaciones demuestra claramente su equivalencia. El examen del órgano femenino indica, sin género de duda, que se trata de la modificación del endopodio del primer pleópodo de la hembra. Una serie de casos intermedios enlazan aquellos en que el apéndice aparece claramente segmentado (Fig. 2), siquiera esta segmentación sea disimétrica entre los bordes interno y externo del órgano, hasta los otros descritos de clara apariencia petasmoidea (Figs. 3-13), en los que no es posible reconocer ya la segmentación, o los del tipo masculinizado señalado por Levera.

La representación del órgano petasmoideo que hemos señalado como caso primitivo, tiene un gran interés por coincidir exactamente con el tipo de segmentación que también presentan el endo y el exopodio.

Por esta razón creemos que en el petasma se produce una evolución análoga y paralela a la que hemos seguido en el órgano femenino durante el pceso de su pérdida de segmentación a partir de un endopodio normal. A continuación recapitulamos las frases hipotéticas de esta transformación: 1º, el endopodio primitivo normal y regularmente segmentado sufre un desplazamiento en el borde interno hacia la base del basipodio del primer pleópodo; 2º, en un segundo momento se produce una segmentación anormal disimétrica en los bordes interno y externo del endopodio, lo cual determina la formación de semiartejos, más numerosos en el lado interno que en el externo; 3º, los escleritos procedentes de la fragmentación de los artejos, al formarse los semiartejos que no se corresponden unos a otros, pueden soldarse entre sí o adquirir, algunos de ellos, mayor desarrollo a expensas de los restantes, formando dos escleritos, entre los que se intercala una porción laminar. De este modo pudieran producirse los cinco elementos constitutivos que encontramos, tanto en el petasma del macho como en el órgano petasmoideo embrionario o rudimentario de la hembra, a expensas del endopodio normal, cuya equivalencia posible damos seguidamente:

El esclerito basilar interno petasmoideo femenino es equivalente al esclerito basilar articular del petasma, el cual parece en este órgano cambiar un poco de dirección por giro alrededor de su base articular hacia la línea media ventral del cuerpo del crustáceo; en este supuesto el basilar externo de la hembra pasa a ser el intercalar del petasma. Los escleritos, que en el órgano petasmoideo se han forma-

do a expensas de los semiartejos que bordeaban el lado interno, formarían: uno de ellos (el que se intercala entre su compañero y el marginal externo) la lámina principal del petasma, y el otro, la lámina interna del petasma.

Las indicaciones anteriores no tienen la pretensión de ser definitivas, sino tan solo el valor de una mera hipótesis de trabajo que podrá ser confirmada o desechada por la observación de formas embriónicas o jóvenes en las que sea posible seguir el proceso de la formación directa del petasma y el órgano petasmoideo de las hembras.

CONCLUSIONES

El examen analítico del petasma de los penaeidos conduce a la conclusión de que este órgano está constituido por los siguientes elementos: 1º, el esclerito basilar por el cual se articula con el basípodo del pleópodo; 2º, un esclerito basilar que bordea el órgano por su margen exterior; 3º, la lámina principal del petasma que forma su mayor parte; 4º, el esclerito intercalar situado entre el basilar, el marginal y la lámina principal; 5º, la lámina interna que por su borde se une a la del lado opuesto por una fila de retináculos o **cincinuli**. (Fig. 1).

En el órgano petasmoideo de la hembra aparecen también cinco elementos constitutivos: los dos escleritos basilares externo e interno; y en la parte distal, un esclerito marginal externo, otro marginal interno y el intermediario. En las formas en que este órgano aparece con una arquitectura más primitiva, **Aristeus antennatus**, tiene una disposición de apéndice articulado, con una discordancia entre la segmentación del lado interno y la del lado externo (Fig. 2), que no se corresponden entre sí por ser los artejos de este lado más anchos y menos numerosos que en el opuesto.

El exo y el endopodio de los pleópodos tienen también cinco elementos constitutivos: dos escleritos basilares en la porción articular y tres porciones en la distal que nacen de la misma discordancia en la segmentación que se ha señalado en el órgano petasmoideo de **A. antennatus**. Los semiartejos se sueldan para dar lugar a los escleritos marginales internos y externos, apareciendo entre ambos una porción intermedia (Figs. 14-17). En el cuadro siguiente damos la posible equivalencia de los distintos elementos constitutivos del petasma, órgano petasmoideo y el exo y endopodio de los pleópodos.

Petasma.	Organo petasmoideo de las hembras.	Exo y endopodio del pleópodo normal.
Esclerito articular.	Esclerito basilar externo.	Esclerito basilar posterior en el exopodio, y que en el endopodio se hace externo.
Esclerito intercalar.	Esclerito basilar interno.	Esclerito basilar anterior en el exopodio, y que en el endopodio se hace interno.
Esclerito marginal y porción membranosa anexa.	Esclerito marginal externo.	Esclerito marginal externo.
Lámina principal.	Esclerito intermediario.	Porción o esclerito intermedio.
Lámina interna.	Esclerito marginal interno.	Esclerito marginal interno.
Retináculos o cincinuli.		Cerdas del borde interno del apéndice. ?

El petasma es, por tanto, el resultado de la transformación del endopodio en el que se reconocen más o menos modificadas las partes que constituyen el apéndice normal.

BIBLIOGRAFIA

1929. ARGILLAS, A.—Observations morphologiques sur les especes des cotes algériennes de la fam. **Penaeidea**. Sta. d'Aquicult. et de Pêche de Castiglione, 1er. fasc.
1888. BATE, S.—Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. Challenger. **Crustacea macrura**. Zoologi, vol. XXIV.
1908. BOUVIER, E. L.—Crustacés décapodes (Pénéidés) provenant des compagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice (1886-1907). Résult. d. Camp. Scient., fasc. XXXIII. Monaco.
1934. a. BURKENROAD, M. D.—The **Penaeidea** of Louisiana. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXVII, art. II, pp. 61-143, figs. 1-15. New York.
1934. b. Littoral Penaeidae chiefly from the Bingham Oc. Coll. 2. IV - 7.
1936. The Aristeinae, Solenocerinae and pelagic Penaeinae of the Bingham Oceanographic Collection. Bul. Bingham Oc. Coll. V. 2.
1938. The Templeton Croker expedition XIII Penaeidae from the region of Lower California and Clarión Island.—Zoologica (Sci. Contr. New York Zool. Soc. Vol. XXIII. part. I).
1939. Further observations on Penaeidae of the Northern Gulf of Mexico. Bull. of the Bingham Oc. Coll. vol. VI, Art. 6.
1930. BOONE, L.—Scientific Results of the Cruises of the Yachts "Eagle" and "Ara", 1921-1928. Bull. Vanderbilt, Mar. Mus. vol. II.

1909. CALMAN, W. T.—A treatise on Zoology edited by R. Lankester. Part VII. Appendiculate third fasc. Crustacea.
1923. The Synonymy of a Penaeid prawn, *Penaeopsis philippii* (S. Bate). Ann. Mag. Nat. Hist., pp. 536-539, figs. 1-2. London.
1841. DUVERNOY, G. L.—Sur une nouvelle forme de branchies, découverte dans une espèce de Crustacé décapode macroure qui devra former le type d'un genre nouveau (*Aristeus antennatus* Nob.) Ann. Sci. Nat., 2e. sér., vol. XV, pp. 101-110, lám. 5. Paris.
1936. FESQUET, A. E.—Breves apuntes sobre la constitución y descripción de los apéndices del langostín (*Pleoticus mülleri* Bate).—Rev. Centr. Est. Cien. Nat. T. I, pg. 61. Buenos Aires.
1941. FESQUET, A. E.—Estudio de la morfología externa del Camarón de rostro largo. Anales de la Sociedad Científica Argentina, t. CXXXI, II, pg. 80.
1929. KISHINOUE, K.—Penaeid Crustaceans with the asymmetrical petasma. Proc. Imp. Acad., pp. 280-283, figs. 1-2. Tokyo.
1934. LEVERA, F.—Sulle femmine a pleopodi mascolinizzati nei gamberi rossi. Boll. Mus. e Lab. Zool. e Anat. comp. d. R. U. di Genova, vol. XIV, N° 77 (II serie), pp. 1-7, figs. 1-5. Genova.
1915. PESTA, A.—Die Penaeidea des Wiener naturhistorischen Hofmuseum. Archiv. f. Naturg., Abt. A, I Heft, pp. 99-122, figs. 1-8. Berlin.
1906. RATHBUN, M. J.—The brachyura and macrura of the Hawaiian Island. Bulletin of the U. S. Fish Commission, Vol. XXIII, pg. 829.
1816. RISSO, A.—Histoire naturelle des crustacés des environs de Nice. Paris.
1925. SCHMITT, W.—The West American species of Shrimps of the genus *Penaeus*. Proc. of the Biol. Soc. of Washington. vol. 48, pg. 15.
1902. SENNA, A.—Le esplorazioni abissali nel Mediterraneo del R. piroscafo Washington nel 1881; II. Nota sui Crostacei decapodi. Bull. Soc. Ent. Ital., vol. XXXIV, pp. 235-367, láms. IX-XVIII. Firenze.
1884. SMITH, S. G.—Report on the Decapod Crustacea of the "Albatross". Dredgings of the East Coast of the U. S. in 1883. U. S. Commission of Fish and Fisheries. Part X.
1885. On some genera and species of Penaeidae mostly from recent dredgings of the U. S. Fish Commission.
1887. Report of the Decapod Crustacea of the Albatross.—U. S. Commission of Fish and Fisheries, part. XIII, pg. 605.
1874. STIMPSON, W.—Notes on North American Crustacea, in the Museum of Smithsonian Institution. No. III. Annals of the Lyceum of Natural History of New York, pg. 92.