

EVOLUCION Y SIGNIFICADO SISTEMATICO DEL OPERCULO DE LOS *SERPULIDAE*

Por ENRIQUE RIOJA,
del Instituto de Biología.

Entre los rasgos más característicos de los anélidos de la familia *Serpulidae* está el opérculo, órgano que suministra excelentes caracteres taxonómicos para la determinación de géneros y especies. Ya, en los antiguos trabajos de Philippi del año de 1844 y de Mörch de 1863, se le concede al opérculo gran atención, por suministrar los caracteres fundamentales en que estos autores basan sus sistemas y muchos de los géneros que en ellos describen. Más adelante Malmgren, y sobre todo Langerhans y Saint Joseph, pusieron de relieve la importancia que para la sistemática de estos anélidos tiene la armadura de cerdas, y nosotros advertimos la significación de la disminución de los segmentos torácicos y sobre todo la pérdida de la simetría bilateral por arrollamiento del cuerpo del anélido, que se aloja en el interior de un tubo, al que se adapta, dispuesto en espiral dextrorsa o sinextrorsa según los casos.

El opérculo representa funcionalmente un órgano de cierre del tubo calcáreo que el anélido habita, y morfológicamente, el resultado de la transformación de uno de los dos primeros radios de la parte dorsal de cada una de las dos mitades en que se divide el penacho branquial; no siempre del mismo lado, ya que unas veces se origina expensas del derecho y otras del izquierdo. La posición del opérculo es poco constante: varía no sólo de unas especies a otras, sino en ocasiones, en la misma especie, de unos individuos a otros.

El radio simétrico de la mitad del penacho branquial del lado opuesto a aquel en el que el opérculo está emplazado, es un reducido vástago mazudo, de escasas dimensiones, que representa el vestigio de un

antiguo opérculo, no funcional, atrofiado en la mayoría de los géneros y especies actuales, en los que ha quedado reducido a un órgano rudimentario, sin misión alguna.

La hipótesis de la duplicidad primitiva del opérculo y su significación como un radio branquial transformado se apoya en distintas razones y argumentos muy demostrativos y de indudable valor. En una de las subfamilias más primitivas como los *Filograninae* se encuentran géneros como *Filograna*, en el que existen dos opérculos simétricos, la disposición de los cuales parece obedecer a la condición ancestral primitiva. Además de este hecho existe el muy significativo de los casos de anormalidad observados en diversos serpúlidos de los géneros *Hydroides* y *Apomatus* por Claparède, Lo Bianco, Yroso, otros autores y por nosotros, en los que aparece la duplicidad del opérculo, en la que ambos órganos alcanzan igual grado de desarrollo o uno de ellos es de algún menor tamaño que el otro.

El tallo opercular es sencillamente el resultado de la transformación de un radio branquial modificado como prueba, sin dejar lugar a duda, el hecho de que los géneros de la citada subfamilia de las *Filograninae* que poseen opérculo, el tallo que le sostiene conserva aún bárbulas, que en nada se diferencian de las que tienen los radios branquiales sin modificar, que constituyen los penachos respiratorios.

Un carácter taxonómico de gran importancia dentro de los Serpúlidos es la forma y disposición que en los distintos géneros presenta la parte ensanchada terminal, que es la que actúa como verdadera pieza de cierre del tubo, en el que se aloja el anélido. El origen del ensanchamiento terminal del opérculo, seguramente estaría en la dilatación terminal que tienen los radios branquiales de algunas especies. *Salmacina dysteri* presenta en esta parte de cada uno de sus filamentos branquiales una dilatación mazuda alargada, con grandes células, probablemente de naturaleza glandular.

Tomando como base y fundamento estos hechos, es fácil imaginar cómo estaría constituido el aparato opercular de la forma ancestral de la que los anélidos de la familia de los Serpúlidos derivan. En esta forma evolutiva hipotética el opérculo sería doble y estaría constituido por los dos radios branquiales dorsales de cada una de las mitades del penacho branquial, que se destacarían de los restantes por su mayor robustez y desarrollo. Estos radios operculares estarían provistos aún de bárbulas y de un ensanchamiento membranoso distal. Por la descripción que antecede al género *Filograna* representaría una forma ac-

tual viviente que casi respondería con completa fidelidad a esta concepción teórica.

En las especies de doble opérculo, al retraerse el animal dentro del angosto tubo en que se cobija, no podrían ambos opérculos, a la vez, contribuir al cierre de la pequeña abertura, lo cual los obligaría a quedar uno por encima del otro. En esta disposición, es evidente que el situado por debajo quedaría sin función activa por innecesario, circunstancia que indudablemente contribuiría a su desaparición. La reducción o atrofia de este opérculo inútil o no funcional provocaría la disimetría del aparato opercular, condición que pasa a ser la norma general de los géneros de la familia.

Las formas vivientes actuales con un solo opérculo, que son la mayoría de los Serpúlidos, no se detienen aquí en su evolución, y así se encuentran algunos géneros en los que la evolución reductora del opérculo prosigue hasta su total desaparición como ocurre en los géneros *Protula* y *Salmacina*, los cuales, no obstante de ser en este sentido muy especializados, conservan otros rasgos que indican que lo son menos en otros aspectos, como en los caracteres que provienen de la armadura de cerdas y ganchos parapodiales. Estos revelan sus afinidades taxonómicas con otros géneros, al extremo que *Salmacina* puede definirse como una *Filograna* sin opérculo y *Protula* como un *Apomatus* que del mismo modo y, paralelamente, ha perdido el opérculo.

El opérculo de los Serpúlidos ofrece una gran variabilidad, en su constitución y aspecto, en los diversos géneros. En unos casos permanece membranoso como en *Filograna* y *Apomatus*. En otros puede tener una consistencia análoga al cartilago como en *Serpula* y *Crucigera*. Un caso muy frecuente es que el opérculo esté reforzado por placas o producciones calcáreas de diverso tipo, como sucede en *Pomatoceros*, *Spirobranchus*, *Pomatoleis*, *Pomatostegus*, *Spirorbis* y ciertas especies de *Vermiliopsis* como *Vermiliopsis richardi*. En otros géneros están provistos de producciones quitinosas o córneas que presentan muy diversas formas y variados aspectos. Unas veces es una simple lámina plana, cónica o cilíndrica o que toma otras disposiciones distintas. Las formaciones quitinosas adoptan con frecuencia el aspecto de espinas sueltas dispuestas sensiblemente en círculos o verticilos como sucede en *Mecierella* o como en *Hydroides* y *Eupomatus*, que conservan el aspecto y forma de la parte embudada del opérculo de *Serpula* en el centro de la cual se yergue un verticilo o corona de espinas o producciones quitinosas con espinas laterales o sencillas, a modo de un segundo opérculo,

o aparece una protuberancia córnea de forma extraña como sucede en *Olgahartmania*.

El opérculo de los Serpúlidos al evolucionar toma muy diversas formas, probablemente sin otro valor que el morfológico y descriptivo, por lo que contribuye en buena medida a definir taxonómicamente muchos de los géneros de la familia. Su forma puede llegar a ser tan notable como el de *Placostagus tricuspidatus*. En ocasiones el tallo opercular ofrece dilataciones membranosas laterales como sucede en *Pomoteceiros*, *Spirobranchus*, *Pomatoleis* y *Crosslandiella*.

El opérculo más evolucionado de todos los Serpúlidos se encuentra en las especies del género *Spirorbis*, que comprende especies que sufren una fuerte acomodación a vivir en el interior de un tubo arrollado en espiral y algunas de ellas tienen opérculos que experimentan una

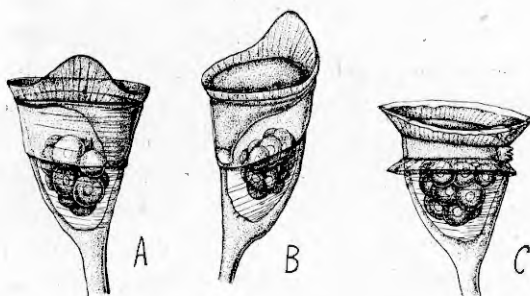


Fig. 1. Cámara incubatriz del opérculo de *Spirorbis*.—A. y B. Dos aspectos del opérculo *Spirorbis* (*Pileolaria*) *berkeleyana*. C. *Spirorbis* (*Pileolaria*) *helenpaxelli*.

especialización muy intensa, desde el punto de vista funcional, al extremo que sin que este órgano pierda su función primaria, adquiere otra tan importante como es el pasar a ser cámara incubatriz en la que se desarrollan los huevos y los embriones del anélido, que evolucionan en un recinto o espacio que se forma entre la placa calcárea del opérculo y la epidermis que la tapiza habitualmente y de un modo típico en su parte interna. (Fig. 1.) Esta cámara incubatriz opercular tiene una evolución curiosa. Completado el desarrollo y al quedar en libertad los embriones, la cámara incubatriz termina su función y la placa calcárea opercular cae; pero esta desaparición no es definitiva: otra nueva viene a remplazar a la desaparecida. Antes de que esto suceda se inicia la

formación de la futura cámara incubatriz con la aparición de un disco calcáreo que se forma en la parte ensanchada del opérculo, el cual probablemente llegará a ser la nueva placa opercular. Lo curioso del caso es que esta cámara incubatriz no comunica con la cavidad del cuerpo; esta incomunicación dificulta el paso de los óvulos o de los huevos fecundados. Los investigadores no han podido sorprender aún, ni han explicado todavía cómo se produce el paso de los elementos femeninos que llegan a la cámara incubatriz opercular y en ella se alojan.

En *Mercierella* y en otros géneros afines, como *Mercierellopsis*, el opérculo está muy vascularizado, por lo que en los ejemplares conservados en alcohol la sangre coagulada forma masas redondeadas que fueron confundidos en *Mercierella enigmatica* con óvulos. Mac Intosh, que en un principio se inclinaba por esta interpretación fué el que demostró la verdadera naturaleza de estas masas y explicó la causa de su falsa apariencia.

La pérdida de la simetría radiada y la adquisición de la bilateral sigue un proceso general, que se pone de relieve en algunos de los géneros más conocidos de Serpúlidos. Que la evolución sigue en todos los casos las mismas o parecidas fases, parece demostrarlo el hecho de que en algunos géneros próximos sigue un proceso evolutivo paralelo y análogo. Tal paralelismo se observa en los géneros *Serpula*, *Crucigera*, *Hydroides* y *Eupomatus*. Láminas. I. (Figs. 1 a 15.)

El género *Serpula* se caracteriza por su opérculo embudado, con su borde festonado y su parte superior cóncava recorrida por surcos radiales que desde el interior se dirigen a la periferia y alcanzan los límites de dos festones sucesivos. El género *Crucigera*, difiere del anterior porque sobre su tallo opercular existen algunas prolongaciones membranosas sensiblemente perpendiculares a él, en número y disposición variable. El opérculo de *Hydroide* y *Eupomatus* responde a un tipo distinto que puede considerarse derivado de *Serpula* en virtud de la aparición, en el centro de su parte embudada, de una armadura de producciones córneas de aspecto variable, que están dispuestas en forma de corona o verticilo de modo tal que todas ellas confluyen en su parte basal. *Eupomatus* no se diferencia de *Hydroides* en otra cosa que, aquél tiene espinas operculares lisas y, en tanto que en éste existen espinas laterales. La presencia o ausencia de las producciones córneas o quitinosas determina una mayor afinidad de estos géneros: así *Serpula* y *Crucigera* se aproximan entre sí por sus mayores analogías y *Eupomatus* e *Hydroides* por las suyas respectivas. En *Hydroides* y *Eupomatus* es frecuente encontrar en su borde opercular pequeñas producciones quitinosas a

modo de ganchitos, o refuerzos córneos de los propios festones del borde opercular. En todos estos géneros sus especies siguen la misma línea evolutiva desde aquellos que poseen opérculos de simetría radial, con respecto a un eje, hasta aquéllos otros que ofrecen claramente una simetría bilateral.

En algunos casos no es posible determinar por las descripciones de los autores qué tipo de simetría tiene una especie determinada, y es frecuente que ésta pase inadvertida, no sea estudiada con la atención debida o sea descrita de un modo inexacto o impreciso.

En unas especies como *Serpula vermicularis*, *Crucigera websteri*, *Hydroides ochotereana* y *Eupomatus protulicola* (Lám. I, figs. 1, 4, 7, 10 y 13), el opérculo presenta una clara simetría radiada o axil con respecto a su eje, que de un modo general, y aproximadamente coincide con la prolongación del pedúnculo opercular y por consiguiente atraviesa la porción infundibuliforme al nivel de su parte central más profunda, la cual coincide con el centro de la circunferencia que señala el borde del embudo.

La modificación que la pérdida de la simetría radial produce en el opérculo de estos Serpúlidos, y la evolución que éste sigue, se puede señalar perfectamente en los géneros *Serpula* y *Crucigera*, en los que la falta de producciones córneas no dificulta este estudio. En *Serpula lo-biancoi*, que tiene ya una franca simetría bilateral se puede notar como ésta se adquiere, porque el fondo del opérculo se desplaza desde el centro hacia el borde interior del embudo siguiendo su plano paralelo al sagital del cuerpo del anélido. Al mismo tiempo el contorno circular del embudo pasa a ser elíptico (Lám. I, fig. 3), de tal modo que el diámetro mayor de la elipse se dispone en sentido ántero posterior y está situado en el mismo plano en que se produce el desplazamiento de la parte profunda del embudo.

En *Hydroides* y *Eupomatus* se produce una modificación paralela que determina que los opérculos se diferencien en el sentido de adquirir un aspecto francamente zigomorfo.

Las especies que hemos tomado como representativas de las formas zigomorfas son: *Serpula lo-biancoi*, *Crucigera irregularis*, *Hydroides bifurcatus* y *Eupomatus brachiacantha*.

Aparte de las modificaciones señaladas más arriba en *Serpula* y *Crucigera* en el proceso de adquisición de la simetría bilateral, en *Hydroides* y *Eupomatus*, el verticilo de espinas quitinosas, no sólo se desplaza en el mismo sentido en que lo hace el fondo de la parte embudada, sino que también sufren una modificación de forma y tamaño a aquélla

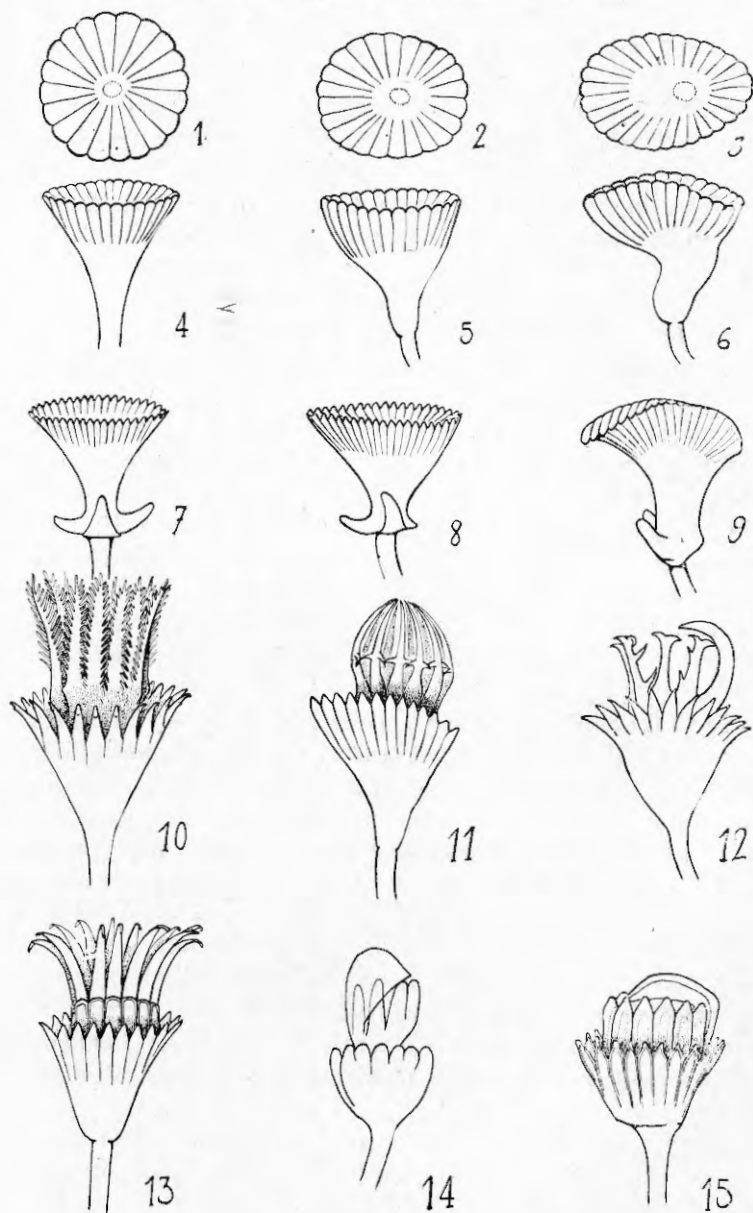


LÁMINA I. 1 a 3. Modificación de la parte embudada del opérculo del género *Serpula* al perder la simetría radial y adquirir la bilateral.—4. *Serpula vermicularis*.—5. Forma intermedia.—6. *Serpula lobiancoi*.—7. *Crucigera websteri*.—8. Forma intermedia.—9. *Crucigera irregularis*.—10. *Hydroides ochotereana*.—11. *Hydroides crucigera*.—12. *Hydroides bifurcatus*.—13. *Eupomatus protulicola*.—14. *Eupomatus helmatus*.—15. *Eupomatus brachiacantha*.

que están situadas en el plano sagital del opérculo y colocadas frente al borde interno.

Lo curioso del caso no es la existencia de especies que ofrezcan los casos extremos indicados, sino de las que representan formas intermedias, que señalan claramente la dirección evolutiva. Esta forma de tránsito falta únicamente en el género *Crucigera*. Así, entre *Serpula vernicularis* y *Serpula lo-biancoi* o *Serpula maorica*, existe *Serpula loveni* de Kinberg; como forma intermedia entre *Hydroides ochotereana* o *Hydroides norvegica* e *Hydroides heteroceros* o *Hydroides bifurcatus* se puede señalar *Hydroides crucigera* en el que el embudo es de simetría francamente zigomorfa, en tanto que el verticilo de espinas ofrece aún una simetría claramente radiada. (Lám. I, figs. 10 a 12.)

Forma de tránsito entre *Eupomatus protulicola* y *Eupomatus brachiacantha* se puede considerar *Eupomatus helmatus* en el que la parte embudada conserva su simetría radial primitiva, en tanto que el verticilo de espinas quitinosas es francamente zigomorfo. En *Crucigera*, en cambio, como hemos dicho, no existen formas intermedias entre *Crucigera westeri* y *Crucigera irregularis*.

Es curioso que los autores que han descrito *Crucigera irregularis* no han advertido la acusada simetría bilateral de este órgano, tan evidente en sus propias figuras.

A lo sumo han considerado al opérculo como con una forma irregular; así Bush al describir por primera vez esta especie en 1905, dice: *but specially in its operculum, wich is irregular in form*; y Pixell al ocuparse de la misma especie en 1912, escribe: *Operculum irregular, apex of funnel displaced ventrally and the posterior and lateral walls deeper and rolled over to some extent*; y el mismo autor afirma del opérculo de *Hydroides monoceros* de Gravier: *it is not quite asymmetrical*.

La pérdida de la simetría radiada y la adquisición de la zigomorfa indica un mayor grado de especialización. En los géneros que aún conservan especies de tipo primitivo se puede seguir, su modificación, hasta las más evolucionadas del mismo género como sucede en *Serpula*, *Crucigera*, *Hydroides* y *Eupomatus*, que se han elegido para estudio de este proceso.