ESTRUCTURA DE *AMPHISOLENIA BIDENTATA* SCHRÖDER (DINOFLAGELLATA) *

ENRIQUE BALECH **

SUMMARY: **Structure of** Amphisolenia bidentata **Schröder (Dinoflagellata).**

The plate pattern of the genus *Amphisolenia* Stein, 1883, was unknown, despite the beautiful study by Kofoid and Skogsberg and a recent one by Abé. The latter was unsuccessful and made some wrong assumptions which are herein corrected. The author made complete dissections and demonstrated that the fundamental tabular structure is that of other Dinophysoidea, in spite of the great elongation of the sulcal plates S.a. and S.d. and that the S.p. plate exhibits a rotation of 180° along its longitudinal axis as compared with that of the more typical Dinophysoidea. Some variations were noted. Symbols used are those explained in detail in a previous work.

INTRODUCCION

El género *Amphisolenia* Stein, 1883, está constituido por cierto número de especies, muchas de ellas mal diferenciadas, pertenecientes al orden Dinophysoidea. Morfológicamente llama la atención por la extrema reducción de la epiteca y por tener el resto de la teca muy largo y angosto, lo que le da cierto aspecto acicular.

Desde que Kofoid y Skogsberg, en su magnífica monografía sobre el orden (1928) hicieron el que aún hoy es el mejor estudio del género, se ha progresado muy poco: se agregaron varias especies nuevas, pero casi ningún conocimiento de la estructura tabular. Un solo estudioso, Abé (1967), trató más tarde de abordar un tema que todos los demás evitaron: la constitución tabular de *Amphisolenia*. El trabajo de Abé será discutido más adelante.

Kofoid y Skogsberg dividieron la teca en las siguientes regiones: cabeza, cuello, proceso anterior, cuerpo y apéndice caudal, con o sin "pie". Modifico aquí ligeramente la nomenclatura que ellos usaron, pues llamo *proceso anterior* al conjunto formado por la cabeza y el cuello; aquellos autores designaron así, en cambio, la parte anterior del cuerpo, algo más delgada pero casi siempre muy mal o nada diferenciada. La denominación *proceso anterior* es muy conveniente para el conjunto de cuello y cabeza, que forman una unidad morfológica bien diferenciada y que ellos denominaron con la poco cómoda expresión "conjunto de cabeza y cuello". Si se quiere especificar la parte del cuerpo que está por delante de su porción engrosada, inmediatamente detrás del cuello, se la puede designar "precuerpo" o simplemente porción anterior del cuerpo, ya que no es

* Trabajo de la Estación Hidrobiológica de Puerto Quequén.

** Jefe honorario de la Estación Hidrobiológica. Miembro de la Carrera del Investigador, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Dirección postal: Casilla de Correo 64. 7630 Necochea, Argentina.

ISSN 0325-0342	P H Y S I S Sección A	Buenos Aires	v. 37	n. 93	pág. 25-32	noviembre 1977

más que eso y rara vez es aceptablemente delimitable. En verdad hay una denominación antigua que también podría ser adoptada, la de "proabdomen" con que la designó Stein (1883).

La especie más común del género es *A. bidentata*, frecuente en todos los mares cálidos y hasta abundante en algunas estaciones. Por eso la elegí para estudiar en ella la estructura tabular de *Amphisolenia*.

MATERIAL Y METODOS

El material estudiado procede de diversos mares pero, sobre todo, de la corriente de Brasil. Cada espécimen estudiado fue aislado con micropipeta, dibujado y medido en vistas lateral y ventral y luego se desarticularon sus placas, aflojando las uniones por medio del hipoclorito de sodio; las placas fueron estudiadas con objetivo de inmersión homogénea. En algunos casos se pudo mantener la teca con la región ventral orientada hacia el observador y seguir así todo el proceso de disociación en las mejores condiciones. El contraste de fase fue empleado con frecuencia; es muy útil para ver bien las tenuísimas membranas de las placas hipotecales ventrales. También se obtuvieron unas pocas fotografías con el microscopio electrónico de barrido que no suministraron datos nuevos.

Los símbolos usados son los que expliqué en detalle recientemente (Balech, 1976).

DESCRIPCIÓN DE LA TECA Y SUS PLACAS. La epiteca es muy poco elevada pero sobresale algo por sobre la cingular anterior; es algo más saliente en la mitad dorsal. Vista de arriba es oval bastante angosta con polo menor ventral. Está formada por cinco placas; como en todos los Dinophysoidea, la mayor parte está constituida por las dos epitecales dorsales, E_2 y E_3 unidas entre sí por una sutura lisa o algo irregular. Ambas tienen poros ubicados en dos hileras conspicuas, interna y externa y, entre las dos, se ven a veces unos pocos intermedios, hasta cinco, pero rara vez más de tres. La hilera interna está integrada por 8-14 poros y la externa, completamente marginal, por 12-16.

Cada una de estas placas sostiene una de las dos partes principales de la membrana cingular anterior, que es de mediana amplitud y casi horizontal; en cada hemialeta hay radios en número variable de 4 a 8, rectos o más o menos flexuosos, que no alcanzan al borde libre de la aleta; a veces algunos comienzan por una raíz doble.

E_2 y E_3 dejan en el extremo ventral una muesca ocupada por una placa apical (A) relativamente amplia e irregularmente triangular.

La epiteca se completa por dos plaquitas ventrales muy pequeñas, la E_1 y la E_4, esta última realmente diminuta. Ambas sostienen una porción casi insignificante de la aleta cingular anterior; la de E_1 es más robusta.

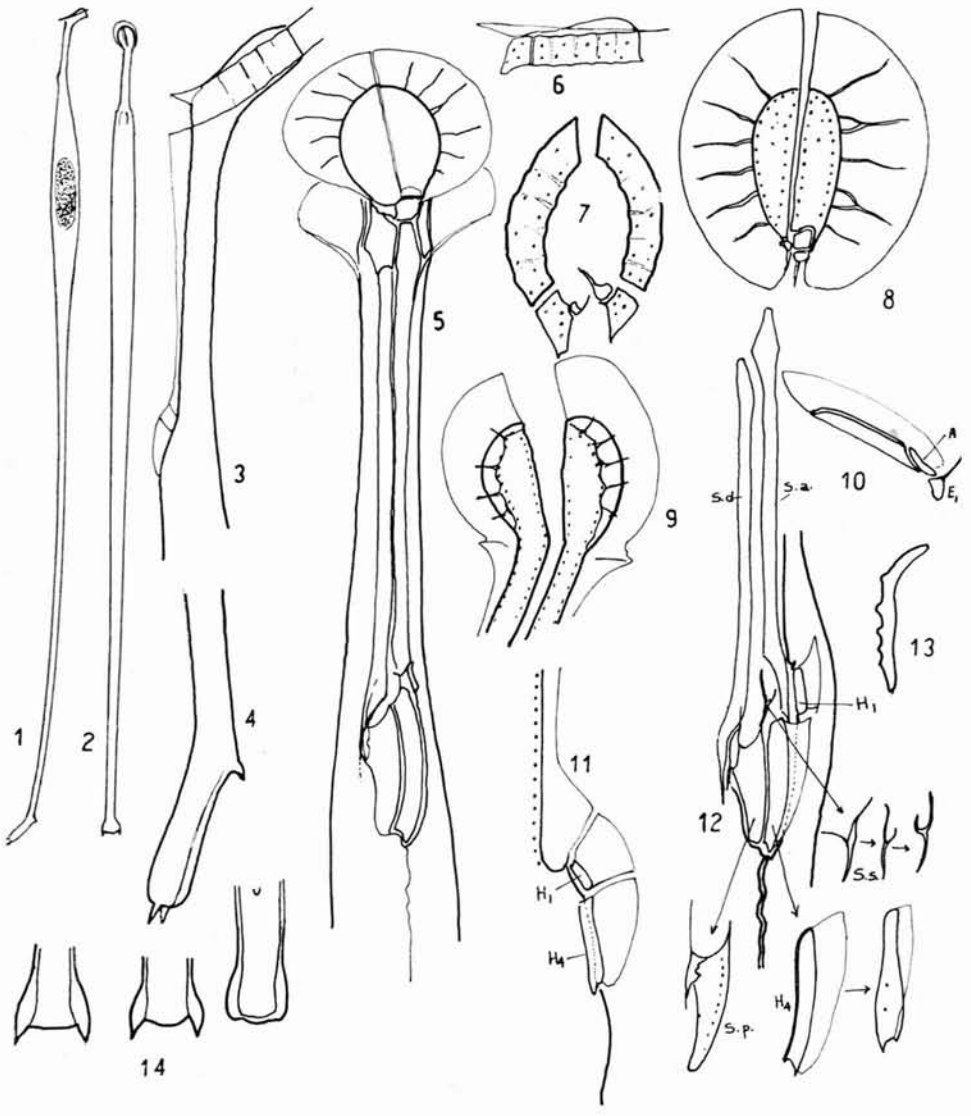
Cingulum poco o nada excavado, formado por dos largas placas dorsales (C_2 y C_3) de márgenes anterior y posterior algo ondulados; cada ondulación corresponde a una cresta ántero-posterior; estas crestas son bien marcadas en algunos ejemplares y sólo insinuadas en otros; su número es algo variable y excepcionalmente llega a 7. Tienen además dos hileras de poros, anterior y posterior, que suelen alternar y con 6 a 9 elementos cada una; el número de poros puede ser igual en ambas hileras o una de ellas tiene a veces un poro más.

La placa C_1 o ventral izquierda es trapécica de ángulo póstero-interno proyectado; está perforada por 3 ó 4 poros de distribución no muy definida. La C_4 es bastante irregular, más larga en sentido dorso-anterior a ventro-posterior y con seis lados bien marcados (para C_3, E_3, H_3, E_4, S.a. y S.d.; los bordes para E_4

y S.d. son pequeños); tiene algunos poros, generalmente 4-5, de distribución irregular.

La cabeza se completa por sendas dilataciones anteriores de las principales placas hipotecales, H_2 y H_3 semejantes a E_2 y E_3, que sostienen las hemialetas cingulares posteriores, casi lisas, con radios basales, cortos y gruesos, que penetran en el cuerpo de la placa; estas dilataciones tienen poros marginales.

Detrás de la cabeza se extienden las siguientes regiones, todas de la hipoteca: un cuello estrecho, un cuerpo fusiforme y una cola delgada.



Amphisolenia bidentata. Fig. 1, vista lateral izquierda de un ejemplar íntegro; 2, vista ventral; 3, vista lateral izquierda del proceso anterior y parte anterior del cuerpo; 4, vista lateral del extremo posterior; 5, vista ventral del proceso anterior y parte anterior del cuerpo, a mayor aumento, al comienzo de la disociación; 6, vista lateral izquierda de la epiteca y del cíngulum; 7, placas cingulares y epitecales ventrales; 8, vista apical de la epiteca; 9, porción anterior de H_2 y H_3; 10, vista lateral interna de E_1, E_2 y A; 11, región posterior de la aleta sulcal izquierda, placas semiseparadas; 12, sulcales; 13, vista superior de C_3; 14, tres tipos de extremidad posterior en vista frontal. Fig. 1 y 2, aproximadamente × 240; las otras a aumentos no calculados.

El cuello es a veces ligeramente oblicuo hacia la región dorsal y queda bien delimitado atrás por una brusca dilatación ventral de la parte anterior del cuerpo que forma allí una especie de mamelón. Está recorrido ventralmente por dos aletas sulcales, cada una de ellas con una expansión anterior triangular.

Detrás del cuello se inicia el cuerpo por el precuerpo, porción relativamente delgada pero netamente más gruesa que el cuello, poco definida en esta especie pues se ensancha gradualmente hacia atrás para continuarse con la dilatación fusiforme que constituye el cuerpo propiamente dicho ("abdomen", según Stein) que se estrecha nuevamente hacia atrás para formar un delgado apéndice caudal, más largo que el resto de la teca; generalmente algo cóncavo ventralmente, se tuerce más o menos bruscamente hacia la región ventral en su extremo, formando así el *pie:* en la cara dorsal de su base se implanta un fuerte espolón que delimita muy bien esta última porción pediforme de la teca. El pie lleva en su extremo libre dos espinas antapicales.

La existencia del pie hace que naturalmente la teca tienda a presentarse con el sulcus hacia un costado, pero no es difícil orientarla con el sulcus de frente. En esta posición el aspecto cambia sensiblemente: la epiteca aparece reducida, no mucho más ancha que el cuello, y la aleta cingular anterior muestra bastante de su cara superior, debido a su oblicuidad más o menos marcada. El sulcus, muy poco nítido (no forma un verdadero surco) está en el cuello y en el mamelón. La distinción entre las regiones corporales (precuerpo, cuerpo, proceso caudal y pie) pierde la relativa nitidez que tenía y el extremo del pie, que en vista lateral es bastante estrecho y redondeado, se ensancha y forma dos ángulos laterales netos en los que se implantan las espinas antapicales; el borde antapical es algo variable, generalmente un poco convexo en el medio; las paredes de la teca se presentan muy engrosadas en el extremo posterior, antes de su terminación. Como en la mayoría de los ejemplares el cuerpo está bastante aplastado lateralmente, en esta vista se hace más angosto, de flancos menos convexos y su delimitación del apéndice caudal es imposible; este último muestra una base más ancha que en vista lateral.

La línea sutural entre H_2 y H_3 se tuerce atrás de manera que, si bien es sagital adelante, en el pie se hace transversal, es decir, se ubica en un plano que va de izquierda a derecha. Las tres espinas (la del talón y las dos antapicales) pertenecen a la valva izquierda. En algunas tecas, empero, la torsión puede ser muy escasa y, por lo tanto, el pie queda bien visible en vista lateral.

Las dos placas H_2 y H_3, que forman casi toda la hipoteca, tienen poros dispuestos en hileras bastante densas a lo largo de sus bordes, a corta distancia de ellos; hay algunos más ralos, débiles e irregulares, entre ambas.

Las placas H_1 y H_4 están situadas relativamente muy atrás, en la región mamelonar. H_1 es mucho más pequeña que la otra y se ubica en la parte anterior del mamelón, un poco oblicua de adelante-atrás y de la región dorsal a la ventral. Sostiene una aleta relativamente amplia pero muy tenue, sostenida por un par de costillas débiles. Se ubica inmediatamente a la izquierda de la sutura intervalvar.

Inmediatamente por detrás y a la derecha de esa sutura se implanta la H_4 de cuerpo bastante robusto, unas tres veces más largo que el de H_1, terminado atrás por una muesca que generalmente proyecta una especie de gancho. Su borde izquierdo sostiene la porción posterior de la aleta sulcal izquierda que se estrecha atrás.

Esa aleta está entonces formada así: una primera porción, más larga que el resto, que no es más que la prolongación posterior de la aleta cingular posterior que al llegar a la región sulcal se dobla bruscamente hacia atrás, adelgazándose enseguida mucho; sigue delgada hasta casi alcanzar el mamelón, donde vuelve a

ensancharse bastante bruscamente y termina en un borde posterior que forma casi un ángulo recto con el ventral y se conecta con el anterior de la aleta de H_1 la que, a su vez, queda completada por la de H_4.

La aleta sulcal derecha es en cambio íntegra y, como en los demás representantes del orden, es sólo la continuación, a lo largo del sulcus, de la cingular posterior por ese lado.

A todo lo largo del cuello hay, en la región ventral, dos placas sulcales muy largas y angostas, terminadas atrás en punta larga y muy aguda; adelante son más anchas y truncadas. La que está a la izquierda es la S.a.; su extremo anterior está adelantado respecto al de la otra y se conecta con el borde ventral de la epiteca; su parte anterior forma una especie de rombo de punta anterior truncada.

La que está a la derecha es la placa S.d. que si bien empieza a nivel del borde posterior del cingulum o un poco por detrás, es aproximadamente tan larga como la S.a. porque termina más atrás, con un borde externo algo convexo y uno interno algo irregular; el extremo, muy puntiagudo, sobrepasa algo la apófisis derecha de la S.p.

La S.p. es la placa más conspicua del sulcus (la señalaron o dibujaron, por lo menos parcialmente, otros autores que estudiaron con detenimiento este género, sobre todo Kofoid y Skogsberg, *loc. cit.*). Está formada por un cuerpo de borde izquierdo regularmente convexo y uno derecho cóncavo; se afina gradualmente hacia atrás donde termina en una breve truncadura. El borde anterior es cóncavo y oblicuo de adelante atrás y de izquierda a derecha; en ambos extremos se continúa hacia adelante por una porción fina, sobre todo del lado derecho donde forma una larga prolongación filiforme. La parte anterior del borde derecho (aproximadamente su tercio anterior) sobresale algo en una apófisis derecha de borde extremadamente reforzado y que emite hacia atrás una corta prolongación filiforme muy tenue. Esta placa tiene poros poco notables a lo largo del borde izquierdo, al parecer de 8 a 11.

La S.s. es la más pequeña y difícil de ver de las cuatro sulcales: tiene forma de una horquilla de ramas muy delgadas y por su pie o rama posterior se apoya en la S.p.; las anteriores sostienen una membranita tenuisima.

VARIACIONES. Aunque la finalidad de este trabajo fue la de estudiar la tabulación del género, sin entrar en el estudio de la taxinomía del mismo ni tratar de examinar la relación de *A. bidentata* con otras especies, la observación de un número bastante elevado de ejemplares me permitió anotar algunos datos que pueden servir para un estudio de sus variaciones.

Amphisolenia bidentata es en general fácilmente reconocible, pero presenta variaciones bastante amplias que conciernen a: 1) longitud total; 2) grosor máximo; 3) variaciones del aspecto en vista frontal y lateral; 4) delimitación anterior del proceso caudal; 5) longitud e inclinación del pie; 6) torsión posterior de la sutura intervalvar; 7) desarrollo de las espinas y contorno antapical; 8) detalles menores, como poros, crestas cingulares, costillas de las aletas cingulares, etc.

La longitud total de los ejemplares medidos varió entre 779 y 927, casi siempre mayor de 800. La del cuello entre 48 y 56. Proceso anterior 69-83; longitud del pie 17-24,5; H (ancho mayor del cuerpo en vista lateral), 19-26. La altura de la cabeza, en cambio, varía muy poco, pues mis registros arrojan estos valores: 9-10; el espesor de la misma (E) es de 19,5-24.

No hay en general correlación entre una y otra medida. Así, una teca de unos 900 de longitud puede tener H de 19 a 24 y el ejemplar menor tiene H mayor que el de uno de 925. Esto hace que aun en observación ligera se note que hay ejemplares relativamente delgados y otros robustos, más aún en vista frontal, en que las variaciones se deben más que nada al diferente grado de aplastamiento lateral del cuerpo que en algunas tecas es poco marcado, mientras que

en otras, la diferencia entre los anchos en vista lateral y frontal puede ser de 5 o algo más.

Varían también las relaciones entre L y longitud del cuello, L/longitud del pie y aun las longitudes relativas de cuello y proceso anterior; esta última variación indica la diferente oblicuidad de la cabeza.

La sutura intervalvar puede torcerse atrás más o menos de manera que, aunque en la mayoría de los ejemplares las espinas antapicales se ven muy bien en vista frontal, en otros se notan mejor y aparecen opuestas en una vista casi lateral.

Por la importancia sistemática asignada a la forma de la extremidad antapical y a sus espinas, creo conveniente decir algo sobre ellas. Cuando se observa ese extremo en posición tal que las espinas antapicales aparezcan colaterales (es decir que allí la sutura forme un plano paralelo al de la preparación) el borde antapical puede ser muy convexo, poco convexo o casi recto; estas variaciones son en parte debidas a la distinta inclinación del pie, pero al parecer también existe cierto grado de diferencias reales. El tamaño de las espinas, generalmente robustas, varía, y he visto tecas con ellas reducidas y aun una con las antapicales faltantes (fig. 14, derecha) y la del talón apenas incipiente. Como todos los demás caracteres correspondían bien a la especie que estamos tratando, esto advierte sobre la necesidad de ser prudentes en la identificación de especies sólo, o principalmente, por las espinas antapicales.

Algunas otras variaciones fueron consignadas durante la descripción.

COMPARACIONES Y CONCLUSIONES

Es interesante subrayar que, a pesar de su aspecto aberrante, tan distinto de la del género *Dinophysis*, *Amphisolenia* mantiene la estructura fundamental del orden Dinophysoidea, detallada para el género tipo en otro trabajo (Balech, 1976).

Como en *Dinophysis*, la epiteca está formada casi totalmente por un par de placas dorsales, E_2 y E_3; en la región ventral de la misma hay entre ambas una muesca casi enteramente a expensas de E_2, en donde se aloja una placa apical (en *Dinophysis* una o dos). Por delante de ella hay dos pequeñísimas epitecales ventrales; la participación de sus aletas en la constitución de la cingular anterior es en este caso insignificante.

También como en el género tipo del orden el cingulum está formado por dos placas dorsales mayores con dos hileras de poros y dos placas ventrales menores; la derecha se extiende más hacia atrás que en *Dinophysis* y penetra francamente en la hipoteca.

En la hipoteca y en el sulcus, aunque se mantiene la estructura fundamental, esto es, dos grandes hipotecales dorsales, dos ventrales de cuerpo muy angosto que sostienen sendas aletas, y cuatro sulcales, la forma peculiar de *Amphisolenia* acarreó varias modificaciones. Las más notables son: la constitución de la aleta sulcal izquierda, la posición relativa de la S.p. y de H_4 y varios detalles de las placas sulcales.

Como ya se dijo, la aleta sulcal izquierda está formada en más de las 2/3 partes por la prolongación de la aleta cingular posterior. Esto lleva muy atrás a las muy tenues costillas R_1 y R_2. Al parecer no hay porción retrocostal o es reducidísima.

El cuerpo de H_4, que en *Dinophysis* comienza normalmente algo por detrás del borde anterior de S.p., aquí aparece algo adelantado.

Más importantes son las modificaciones sufridas por las sulcales. Lo más llamativo es la considerable longitud de S.a. y S.d. Aunque la primera no tiene gran diferencia morfológica respecto a la de *Dinophysis* (exceptuado su tamaño), sí

la tiene la S.d. que, en lugar de presentar la forma de raqueta más o menos deformada que es casi general en el último género, se transforma en una larga vara muy parecida a S.a.

La S.s. no tiene más que diferencia de grado con lo que se suele ver en el género tipo del orden, pues también en éste es una placa corta, casi siempre algo curvada y que tiene una forma de Y algo irregular.

Pero la modificación más inesperada está dada por la S.p., pues si bien su forma se asemeja a la *Dinophysis, Metaphalcroma, Heteroschisma* y otros, la placa parece haber girado 180° sobre su eje longitudinal, de modo que la que en los otros géneros es apófisis izquierda aquí se ha convertido en derecha. Otra peculiaridad que hasta ahora no encontramos en otros géneros son las prolongaciones filiformes, especialmente la anterior, que la caracterizan.

Anoto que el cingulum, que según Kofoid y Skogsberg es circular, en verdad es ligeramente descendente, rasgo común en los Dinophysoideae. El examen de la literatura existente sobre el tema nos muestra que la tabulación de *Amphisolenia* era casi totalmente desconocida. El estudio de Kofoid y Skogsberg (1928, *loc. cit.*) es, sin embargo, excelente y las láminas muestran algunos detalles de interés. En la figura 1 de la lámina 11 *(A. truncata)* y, sobre todo, en la 8 de la lámina 12 *(A. quadricauda)* está muy bien representada la aleta sulcal izquierda con sus dos costillas R_1 y R_2. Esto es especialmente señalable porque la porción posterior de esa aleta es muy tenue y difícil de ver bien. En el último dibujo citado se ve también el extremo posterior de la S.a. que, sin embargo, no fue identificada ni mencionada por los autores; para su cabal reconocimiento es preciso separarla.

Abé, en sus últimas contribuciones (1967, a y c) hizo un intento de dilucidar la tabulación del género, pero no consiguió avanzar mucho sobre lo observado por los autores antes mencionados. Las dos placas epitecales dorsales que él dibujó separadas ya estaban claramente diseñadas anteriormente por otros autores, especialmente por Kofoid y Skogsberg. No vio la placa A y en sus dibujos no se muestran las epitecales ventrales, aunque las menciona. Dibujó el extremo anterior de las S.a. y S.d. que no pudo separar ni seguir en todo su trayecto. Más importante aún, por falta de disección completa creyó que la proyección del borde de la aleta sulcal izquierda era la placa S.s.; la verdadera S.s., pequeña y ubicada muy atrás, no fue detectada ni sospechada por él.

Bastante curiosa es su afirmación de que los Amphisolenidae difieren de los demás Dinophysoidea porque toda la membrana sulcal derecha y la mayor parte de la izquierda son sólo la prolongación posterior de la cingular posterior. Digo que es curioso porque si bien esto es cierto para la aleta izquierda, no lo es para la derecha, que *siempre* es sólo una prolongación de la cingular posterior.

Identificó bien la S.p. pero, al parecer por no haberla aislado, no notó sus elementos constitutivos y, en cambio, le adjudica estructuras y variaciones que no puedo corroborar. La proyección izquierda del extremo posterior no existe y seguramente corresponde a la muesca y al gancho de la H_4 y de la H_2. El cuerpo de H_1 está mal ubicado y representado pues no es colateral sino anterior a la H_4, con la que en ninguna parte se yuxtapone lado a lado.

Si me he detenido en señalar esos errores de Abé es porque ellos lo llevaron a teorizar sobre líneas filéticas (1967, A: 381 y diagrama B, pág. 383). Según él, en el orden se notan dos: una en que las placas hipotecales ventrales se disponen una a continuación de otra y la segunda con esas placas en disposición bilateral; la última se encontraría sólo en la familia Amphisolenidae.

Este estudio demuestra que esto es falso para *Amphisolenia* (*Triposolenia* tiene presumiblemente la misma organización tabular, pero nadie la estudió), lo que derrumba todo el esquema evolutivo del autor japonés.

BIBLIOGRAFIA

ABÉ, T. H., 1967 a. The armoured dinoflagellata. II. Prorocentridae and Dinophysidae (A). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 14* (5): 369-389.

— 1967 b. Idem. (B). *Dinophysis* and its allied genera. *Ibidem, 15* (1): 37-78.

— 1967 c. Idem. (C). *Ornithocercus, Histioneis, Amphisolenia* and others. *Ibidem, 15* (2): 79-116.

BALECH, E., 1976. Notas sobre el género *Dinophysis* (Dinoflagellata). *Physis A* B. Aires, 35 (91): 183-193.

KOFOID, C. A. y SKOGSBERG, T., 1928. The Dinoflagellata; the Dinophysoideae. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard,* vol. 51.

STEIN, F. R., 1883. Der Organismus der Infusionsthiere nach eigenen Forschungen in systematischer Reichenfolge bearbeitet. III Abt., II Hälfe. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten. (Engelmann, Leipzig), 30 pp, 25 lám.