

# LOS INVERTEBRADOS MARINOS


Editor Responsable

**Javier A. Calcagno**

 VAZQUEZ  
MAZZINI  
EDITORES

CONICET



 Universidad Maimónides

**F H N**  
FUNDACIÓN  
DE HISTORIA NATURAL  
FÉLIX DE AZARA



# CEPHALOPODA

**Nicolás Ortiz  
y María Edith Ré**



## INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos constituyen un antiguo y exitoso grupo del Phylum Mollusca y han estado presentes entre los grandes predadores dominantes en el océano durante un amplio período de la historia geológica. Representan uno de los registros fósiles más importantes de las eras Paleozoica y Mesozoica, reconociéndose más de 10.000 formas fósiles (Agirre-Urreta y Cichowski, 2013). En la actualidad se encuentran representados por aproximadamente 800 especies.

Los cefalópodos son los más activos de los moluscos y algunos calamares compiten con los peces en su velocidad de natación. Ocupan una gran variedad de hábitats en todos los océanos, desde las zonas costeras hasta las grandes profundidades, y algunas especies son frecuentemente muy abundantes y resultan ser el mayor objetivo en pesquerías marinas. Los primeros registros fósiles de estos moluscos se remontan al período Cámbrico Superior, durante la Era Paleozoica, alrededor de 500 millones de años atrás. Parecen haber evolucionado de un grupo de Monoplacóforos con la conchilla tabicada y probablemente planctónicas, que derivó de las formas bentónicas mediante el mantenimiento de la condición planctónica de los estadios larvales (Dzik, 1981; Teicher, 1988). Durante este proceso, el cuerpo de los cefalópodos se alargó notablemente en dirección del eje dorsoventral, que se transformó en el eje anteroposterior funcional, lo que les permitió adoptar la forma hidrodinámica que presenta la mayoría de las especies en la actualidad.

Los grupos actuales se incluyen en dos subclases: Nautiloidea y Coleoidea. Si bien aún se presentan considerables dudas, los dos linajes podrían haberse separado hace 470 millones de años o antes. La larga separación de los mismos ha resultado en linajes de cefalópodos con muy diferente estructura.

La subclase Nautiloidea presenta un registro fósil continuo desde el período Ordovícico (500 a 440 millones de años atrás) de la Era Paleozoica, está representada por unas pocas especies e incluye a los únicos representantes de cefalópodos con conchilla externa. La Subclase Coleoidea incluye el mayor número de especies y comprende a los calamares, sepias, argonautas, pulpos y calamares vampiro. Las formas actuales surgieron entre los períodos Triásico Superior y Jurásico Inferior (hace 195 millones de años) de la Era Cenozoica y carecen de conchilla externa.

El nombre “cefalópodos” hace referencia a su cabeza, bien diferenciada, asociada a una serie de apéndices, brazos y tentáculos que la rodean, y al hipónimo o sifón, estructura muscular con forma de embudo ubicada debajo de la cabeza, que cumple las funciones del pie pues a través de la misma se expulsa el agua que facilita el desplazamiento del animal en la natación rápida (propulsión a chorro).

Las características más destacables de esta Clase de Moluscos se resumen en: 1) la presencia de un sifón derivado del pie o región del cuello de los moluscos; 2) la presencia de brazos circunorales derivados de la cabeza o el pie de los moluscos; 3) la presencia de mandíbulas quitinosas; 4) la presencia de conchilla externa con fragmacono y sifúnculo en Nautiloidea, e interna reducida o ausente en Coleoidea; 5) ojos formadores de imágenes (Young *et al.*, 2012).

## DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La clase Cephalopoda se distribuye desde el Océano Ártico hasta aguas antárticas, y desde el piso intermareal hasta las profundidades ultra abisales.

Estos moluscos pueden exhibir un modo de vida planctónico, nectónico, bentopelágico (planctónico cercano al fondo), nectobentónico (nadador con alguna fase asociada al fondo) o bentónico.



## MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA

La clase Cephalopoda está constituida por moluscos de simetría bilateral, celoma bien desarrollado, con conchilla externa camerada (*Nautilus*); conchilla interna calcárea o sepión, formada por cámaras separadas por láminas delgadas (sepias verdaderas); conchilla interna espiralada que ocupa la parte posterior del cuerpo (*Spirula spirula*); una lámina interna córnea similar a una pluma, el gladio (calamares). En algunas sepias y pulpos la conchilla está reducida (estilete) o completamente ausente y en los “nautilus de papel” (octópodos argonautas), si bien carecen de conchilla interna, las hembras elaboran una fina conchilla secundaria externa de carbonato de calcio a partir del primer par de brazos glandulares, unicamerada, en la que residen e incuban los huevos (Nesis, 1982). (Figura 1).

El cuerpo está cubierto por un saco muscular, el manto, que es el principal órgano de locomoción en la natación rápida. Éste encierra todas las vísceras. El manto puede presentar paredes musculares gruesas en especies nectónicas, reducidas en especies planctónicas o semiplanctónicas, y en el caso de especies que viven a mucha profundidad, llegar a ser casi transparente. La gruesa pared muscular de algunos calamares oceánicos, entre ellos el calamar gigante *Architeuthis*, contiene vacuolas con una solución de cloruro de amonio, que es menos denso que el agua y confiere al animal una flotabilidad neutra (Nesis, 1982).

La gran cabeza de los cefalópodos se encuentra usualmente bien separada del cuerpo por un cuello o constricción nuczal, excepto en algunos pulpos y calamares vampiros. En algunas especies el manto dorsal se fusiona a la cabeza mediante una ban-

da nuczal cutánea, en otras no se fusiona a la misma y en algunos calamares y sepias la conexión se lleva a cabo mediante un cartílago nuczal. La cabeza porta ojos altamente desarrollados (excepto en *Nautilus* y *Cirrothauma*). Por otro lado, la cabeza también porta una corona de apéndices que rodean a la boca, y el sifón. Los nautiloideos presentan numerosos apéndices desprovistos de ventosas dispuestos en dos círculos, el externo con 38 brazos prensiles y el interno con 24 (en machos) y 48-52 (en hembras). Los coloideos (=dibranquiados) presentan sólo 8 ó 10 apéndices. En calamares y sepias siempre hay 10 (al menos en estadio de paralarvas), 8 brazos y 2 tentáculos, bien diferenciados. Los vampiromorfos están equipados con 8 brazos y 2 filamentos delgados que pueden guardar en bolsillos ubicados entre los brazos dorsales y dorsolaterales, mientras que los pulpos están provistos de 8 brazos. Los apéndices de los dibranquiados están provistos de ventosas. En calamares y sepias las ventosas son comúnmente pedunculadas y se encuentran armadas con anillos córneos provistos de dientes y, en algunos calamares oceánicos, están modificadas en ganchos. Los brazos además pueden presentar quillas o membranas natatorias y membranas protectoras en la superficie interna que posee las ventosas. En pulpos y calamares vampiros las ventosas no presentan pedúnculo. Los vampiromorfos y algunos pulpos de profundidad, a ambos lados de las ventosas de cada brazo, presentan una hilera de cirros que en algunas especies actúan como órganos táctiles que colaboran para detectar pequeñas presas como los copépodos (Nesis, 1982).

En la parte ventral de la cabeza se encuentra situado el sifón, un tubo cónico anteriormente más delgado, paralelo al eje longitudinal del cuerpo.

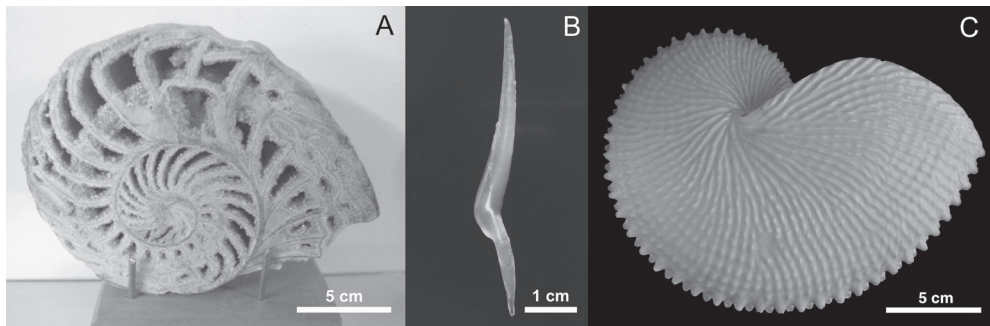


Figura 1: Conchilla camerada de *Nautilus* (A), conchilla relictual de *Enteroctopus megalocyathus* (estilete) (B) y conchilla secundaria de *Argonauta nodosa* (C). Fotografías del estilete y de *Argonauta*, cortesía de los Dres. F. Márquez (Márquez y Ré, 2009) y G. Pastorino (Pastorino y Tamini, 2002).

A través del mismo el agua es eyectada desde el manto durante la respiración y la natación rápida, así como también se expulsan la tinta, la orina, los excrementos, los huevos y las sustancias utilizadas para elaborar la cápsula de los huevos. En los calamares los bordes laterales del sifón funcionan como un botón de cierre rápido. Estos cartílagos están localizados sobre los lados derecho e izquierdo del sifón y sobre el lado interno del manto hacia la línea media del borde anterior (cartílagos manto-sifonales y nucal, respectivamente) (Figura 2). La forma de los cartílagos manto-sifonales es de gran importancia taxonómica. En sepias, vampiromorfos y la mayoría de los calamares, el

sifón presenta una válvula cuya función es fortalecer la pared del sifón en la natación rápida y además intervenir en la forma que adquiere la tinta al ser eyectada. Por otro lado, todos los dibranquiados presentan una estructura glandular sobre el lado dorsal interno del sifón, de importancia taxonómica en algunos grupos, cuya función podría ser la de secretar mucus para colaborar en la limpieza del sifón junto con una activa salida de agua (Nesis, 1982).

La boca, localizada entre los brazos y tentáculos, está provista de sólidas mandíbulas córneas semejantes a picos de loro, una superior y una inferior (Figura 3). La forma difiere entre los ce-

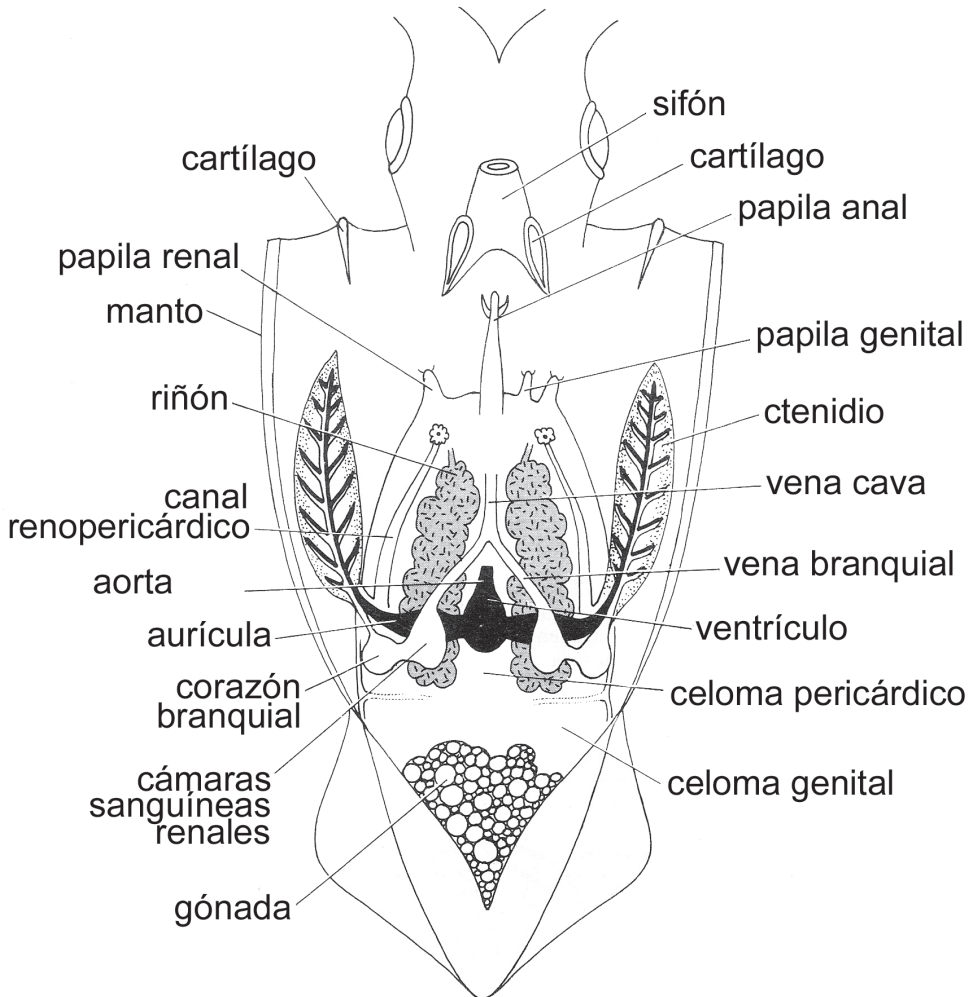


Figura 2: Disección ventral de un calamar (simplificada).



## Cephalopoda

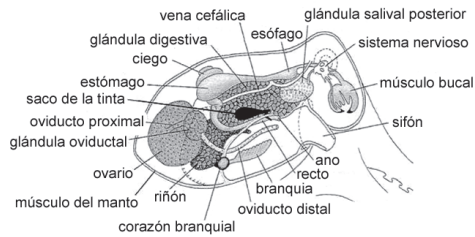


Figura 3: Esquema simplificado de los órganos internos de un pulpo.

falópodos y pueden ser características a nivel de familia, de género y algunas veces de especie y sexo (Figura 4).

En la boca se localiza una rádula, ausente en *Spirula* y octópodos con aletas. Consiste en una banda de dientes apoyada sobre una estructura carnosa, el odontóforo.

Un par de aletas musculares, la principal estructura de propulsión en la natación lenta, se encuentra localizado en el extremo posterior, medio, o a lo largo de los márgenes bordeando el manto. Este último tipo es característico de las verdaderas sepias y algunos calamares, los cuales nadan horizontalmente y son bastante lentos pero ágiles. Las aletas romboidales son típicas de los calamares más veloces, nectónicos o nectobentónicos. Los calamares sepiólidos cavan en la arena con el sifón formando un hoyo y luego cubren el manto usando sus aletas y brazos.

La piel puede ser completamente lisa o áspera, con verrugas y papilas. La piel presenta cromatóforos (órganos pigmentados), con forma de estrella. Consisten en un saco central lleno con pigmento, células musculares y células nerviosas.

Pueden ser de diversos tipos. Los melanóforos marrones o negros, y los más claros rojos, anaranjados o amarillos. La piel también presenta iridocitos, células que contienen cristales laminares que reflejan la luz incidente. Debido a las múltiples combinaciones de cromatóforos e iridocitos, y a la velocidad del control nervioso, los cefalópodos pueden cambiar muy rápidamente su coloración y camuflarse. En adición, muchos calamares oceánicos y algunos pulpos están equipados con órganos luminosos, los fotóforos. En los cefalópodos se distinguen dos tipos de luminiscencia: simbiótica (bacterial) e intrínseca (intracelular). En la simbiótica, la luz es emitida por bacterias que viven en las glándulas localizadas en el saco de la tinta. Las bacterias pueden brillar dentro de la glándula o el mucus con bacterias puede ser eyectado al agua a través del sifón y producir una nube clara. La luminiscencia intrínseca se produce por oxidación de luciferina, producida en la glándula digestiva, la sustancia lumínica no sale de la célula y se encuentra principalmente en calamares pelágicos y también en vampiromorfos y pulpos (Nesis, 1982; Messenger, 2001).

El celoma, la cavidad secundaria del cuerpo, está dividida en dos secciones: la pericárdica y la visceral o celoma genital. En nautilus, calamares, sepias y vampiromorfos ambas secciones están comunicadas. En los nautilus la sección genital forma una verdadera cavidad corporal y contiene la gónada, el estómago, una parte del intestino y penetra en el sifúnculo. La sección pericárdica envuelve solamente el corazón y abre a la cavidad del manto. En calamares y sepias esta sección es espaciosa y contiene el corazón, los corazones branquiales, las glándulas pericárdicas y está co-



Figura 4: Pico inferior (izquierdo) y superior (derecho) del calamar *Moroteuthis ingens*.



nectada con los sacos renales. La sección genital también es amplia y envuelve a la gonada y al estómago. La parte inicial de los gonoductos pertenece al celoma pero las partes terminales presentan un origen diferente. Están formados por el ectodermo y no por el mesodermo, como todas las partes del celoma. En los pulpos el celoma está reducido. La sección pericárdica consiste solamente en los bolsillos de los corazones branquiales, que están ausentes, y ductos que conectan la cavidad gonadal con los sacos renales. La sección genital del celoma rodea sólo a la cavidad gonadal. Las principales funciones del celoma en los dibranquiados consisten en la protección del corazón, excreción y metabolismo salino, y la remoción de los productos gonadales. En el curso de la evolución la función excretora del celoma se fue incrementando mientras que la función de protección del corazón se fue perdiendo gradualmente (Nesis, 1982).

El aparato circulatorio está constituido por un corazón, un par de corazones branquiales, glándulas branquiales y vasos sanguíneos. Los nautiloideos y los pulpos carecen de corazones branquiales. En los calamares y sepias es prácticamente cerrado mientras que en los pulpos existen senos vasculares por donde la sangre circula entre los órganos. La sangre es ligeramente azulada y el principal pigmento respiratorio es la hemocianina. El corazón presenta un ventrículo y dos aurículas (cuatro en nautiloideos). Del ventrículo parten dos aortas, una anterior y otra posterior. La sangre venosa es colectada por venas que confluyen en dos venas cavas y, a través de venas branquiales llega a los corazones branquiales. Estos corazones son bolsas con paredes musculares gruesas ubicadas en la base de las branquias, y la sangre es impulsada hacia las branquias para oxigenarse y retornar a las aurículas. Los capilares sanguíneos están especialmente desarrollados en los brazos, tentáculos y parte posterior del manto. Las glándulas branquiales se extienden a lo largo de las branquias, y es donde se sintetiza la hemocianina que posteriormente se encuentra disuelta en el plasma sanguíneo. Las células sanguíneas son solamente leucocitos-amebocitos que se sintetizan en una glándula o "cuerpo blanco", localizada en la cabeza. Los fagocitos del sistema retículoendotelial están concentrados en los cuerpos blancos, en las glándulas salivares y branquiales y en las branquias (Nesis, 1982).

Los órganos respiratorios están representados

por branquias (ctenidios), dos pares en los nautiloideos y un par en el resto de los demás cefalópodos vivos. Se localizan a ambos lados de la masa visceral. Su estructura es similar a los ctenidios de otros moluscos, son bipinnadas y consisten en un eje y filamentos con repliegues que incrementan su superficie y entre los cuales circula el agua. En los calamares y sepias el número de filamentos es mayor que en los pulpos bentónicos. En los pulpos de profundidad las branquias son pequeñas y el número muy reducido. Todos los cefalópodos, especialmente los calamares y pulpos pelágicos, son muy sensibles al contenido de oxígeno en el agua. Cuando es bajo, rápidamente pierden su fuerza, se vuelven flácidos y mueren (Nesis, 1982).

Los órganos excretores en los cefalópodos se encuentran estrechamente vinculados con los órganos de los aparatos circulatorio y respiratorio. Incluyen un par de sacos renales, los apéndices de los corazones branquiales, ducto renopericárdico, apéndices renales de la vena cava y apéndices del tubo digestivo o apéndices pancreáticos. El proceso excretor también se lleva a cabo en las branquias (una parte de la excreción de los iones de amonio) (Nesis, 1982).

El aparato digestivo incluye el complejo bucal, con las mandíbulas y la rádula. Las 3 glándulas salivares son: la glándula submandibular o sublingual, las glándulas salivares anteriores (pares) y las posteriores (1 ó 2, ausentes en *Spirula* y nautiloideos), el esófago, un buche (presente en algunos octópodos y vampiromorfos), un estómago, un ciego, una glándula digestiva comúnmente conocida como "hígado", un ducto digestivo con apéndices ("glándula pancreática"), un intestino y el ano. La función de las glándulas salivares posteriores es, además de producir enzimas digestivas, especialmente proteolíticas, elaborar veneno paralizante de sus presas. El cefalópodo más venenoso es el pequeño pulpo de Australia *Hapalochlaena maculosa*, especialmente las hembras cuando incuban sus huevos y el veneno puede ser letal para el hombre (Tranter y Augustine, 1973). En el estómago se realiza la primera digestión pues recibe el alimento y los jugos digestivos del bulbo bucal, del "hígado" y del "páncreas", y el alimento semidigerido pasa al ciego, donde se completa la digestión y absorción de grasas y aminoácidos, y comienza la de los hidratos de carbono. El contenido pasa al "hígado" y "páncreas" donde es absorbido y el alimento re-





## Cephalopoda

manente al intestino. La glándula digestiva es el principal órgano de absorción. El “páncreas” no es un órgano secretor, participa en la excreción, osmoregulación, formación de orina y absorción de carbohidratos y aminoácidos. La absorción en intestino es mínima y en éste se produce el mucus que envuelve los desechos digestivos (Nesis, 1982; Garri y Ré, 2002).

El saco de la tinta es característico de los cefalópodos. Está presente en casi todos los calamares y sepias y en la mayoría de los pulpos incirrados, y se encuentra ausente en especies que viven sólo o principalmente a grandes profundidades. Comprende una glándula de la tinta ubicada dentro del interior del saco en el cual se acumula la tinta, y un largo conducto que se conecta al intestino aunque funcionalmente no forma parte del aparato digestivo. La tinta consiste en gránulos de melanina suspendidos en un líquido incoloro y su principal función es desorientar a los posibles enemigos. La tinta además es rica en tirosinasa, una sustancia que irrita los ojos y es probable que temporariamente paralice los órganos olfatorios (Nesis, 1982).

Los cefalópodos son animales bisexuales. Los órganos primarios de reproducción consisten en una gónada no pareada (ovario o testículo). En las hembras, existe un oviducto no pareado o pareado, con glándulas adicionales, oviductales, nidamentales y nidamentales accesorias (no presentes en todos los cefalópodos). Los machos, como regla general, presentan un vaso deferente no pareado con un sistema complicado de glán-

dulas accesorias dentro de las cuales se forman los espermátóforos, estructuras especiales para preservar y transferir el esperma, y un saco espermátóforico (saco de Needham), en el cual se almacenan (Figura 5). Para transferir el esperma a las hembras, uno o varios brazos del macho se encuentran modificados en su extremo o en toda su longitud. Este brazo modificado o parte del mismo se conoce como hectocotilus o hectocótilo (Figura 6).

El sistema nervioso de los cefalópodos está muy desarrollado. La cabeza alberga un “cerebro” grande, el más desarrollado dentro de los moluscos, y está envuelto por una cápsula cartilaginosa. El tamaño relativo del cerebro (sistema nervioso central) se encuentra relacionado directamente con la velocidad de desplazamiento y es mayor en los calamares nectónicos epipelágicos. En los cefalópodos dibranquiados está formado por 4 secciones: supraesofágica, subesofágica, lóbulos ópticos y ganglios y glándulas asociadas, y los ganglios bucal y braquial. El bucal inerva la masa bucal, mandíbulas, rádula y glándulas salivares, mientras que el braquial inerva los brazos y tentáculos. Los lóbulos ópticos, que procesan la información obtenida por los ojos, forman la mayor parte del cerebro. En los cefalópodos pelágicos, en los cuales la visión juega el rol más importante, están más desarrollados que en los pulpos bentónicos. Los lóbulos ópticos también actúan sobre el tono muscular. En la sección subesofágica, además de otros componentes, se ubica el lóbulo magno celular que

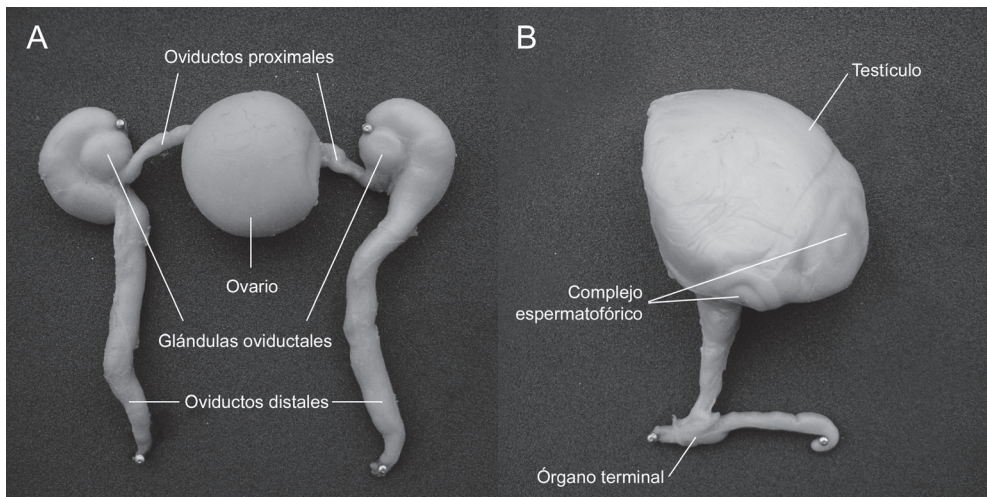


Figura 5: Aparato reproductor de hembra (A) y macho (B) de pulpos.



Figura 6: Brazo hectocotilizado del pulpo colorado patagónico, *Enteroctopus megalocyathus*.

controla la natación rápida y el funcionamiento del ganglio estelar. En este lóbulo se localiza, en calamares, sepias y vampiromorfos, un par de grandes células nerviosas que originan axones nerviosos gigantes. Todos los órganos de los cefalópodos están ricamente inervados y funcionan bajo el control del sistema nervioso central. El sistema de fibras nerviosas gigantes presentes en los cefalópodos, descubierto por el Dr. J.Z. Young en la década de 1930, jugó un rol notable en el desarrollo de la neurofisiología. El axón gigante de los calamares se volvió un elemento ideal para estudiar los mecanismos básicos de la excitación nerviosa, conducción del impulso nervioso, estructura de membranas, sinapsis, etc. (Nesis, 1982; Young, 1971).

Las glándulas ópticas (ausentes en nautilus), localizadas entre los pedúnculos ópticos y el sistema nervioso central, son los órganos endócrinos más importantes que regulan la maduración gonadal y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios. Son órganos de secreción interna. La o las hormonas que secretan presentan propiedades gonadotróficas: estimulan la división de las células

germinales, inician la síntesis de vitelo en las células foliculares del ovario, controlan los estadios finales del desarrollo de los ovocitos y células foliculares, controlan la actividad de secreción de las glándulas nidamentales accesorias, controlan el crecimiento y desarrollo de los oviductos, glándulas oviductales, del complejo espermatofórico y del órgano terminal o pene, gobiernan la formación de espermatozoides y controlan el proceso de apareamiento. En las hembras, además determinarían la reducción de la alimentación postpuesta que llevará a la muerte de las mismas luego de la incubación de los huevos (Nesis, 1982; Wells y Wells, 1977).

Los órganos sensoriales de los cefalópodos dibranquiados son: los ojos, los fotoreceptores extraoculares (las vesículas sensitivas a la luz, paraolfatoria y cuerpos epistelares), los estatocistos, las olfatorias (fosetas), quimio y mecanoreceptores de ventosas, labios, etc. Los ojos son muy grandes, su estructura es tan perfecta como la de los vertebrados, y poseen córnea, iris con pupila capaz de dilatarse y contraerse, cristalino y retina. En los calamares oegópsidos y vampi-





romorfos la córnea es abierta de tal forma que la cámara frontal del ojo se comunica libremente con el agua de mar. En los miópsidos, la córnea es siempre cerrada, así como en sepias y pulpos. La retina no es invertida como en los vertebrados. La visión en la mayoría de los cefalópodos es monocular y el campo de la visión de ambos ojos puede alcanzar los 360 grados. No diferencian colores. Las especies con ojos grandes están adaptadas para la visión en capas superiores del agua mientras que las de ojos pequeños, para la visión en profundidad. En los nautiloideos los ojos carecen de lentes y la pequeña pupila comunica la cámara interna del ojo con el ambiente. Como son animales estrictamente nocturnos, se orientan principalmente, no a través de la visión sino de los sentidos del tacto y el olfato (Nesis, 1982; Young, 1971).

Los fotoreceptores extraoculares o cuerpos epistolares están conectados con el sistema nervioso, resultando ser como “ojos en el cerebro”. Están presentes en todos los cefalópodos salvo los nautiloideos. Estos cuerpos son pequeñas vesículas fotosensibles dispuestas individualmente. Las vesículas de calamares, sepias y *Spirula* se denominan vesículas paraolfatorias. Sus funciones son diversas y probablemente difieren entre especies, pero es muy probable que su principal función sea brindar al animal una idea del nivel general de iluminación en el agua y los cambios a largo plazo, por ejemplo los estacionales. Esta información puede iniciar el proceso de maduración

sexual frente a cambios del fotoperíodo o inicio de la migración estacional de especies nectónicas y nectobentónicas (Nesis, 1982).

Los estatocistos, un par en la mayoría de las especies, se sitúan en la parte occipital de la cápsula cartilaginosa de la cabeza. Son órganos de balance y de percepción de las aceleraciones lineal y angular, de estructura compleja. En la pared interna de los estatocistos existen células receptoras ciliadas y un estatolito calcáreo (aragonita) en los pulpos, mientras que los calamares y sepias presentan tres estatolitos, uno de ellos de mayor tamaño. La estructura de los estatocistos reflejan, de alguna manera, el modo de vida de los cefalópodos. Los estatolitos incrementan su tamaño a medida que el animal crece y presentan líneas de crecimiento que, de acuerdo con la especie, se identificaron como diarias o mensuales (Nesis, 1982).

Con respecto al tamaño de los cefalópodos, la medida básica es la longitud dorsal del manto (LM). El mayor cefalópodo conocido, que resulta ser el mayor de todos los invertebrados actuales, es el calamar gigante *Architeuthis dux* (Fig. 7). Su longitud total, incluyendo los tentáculos, es de hasta 20 m, la LM de hasta 5 m y el peso de hasta 20 toneladas, mientras que las dimensiones promedio de estos calamares son: longitud total de 6 a 7 m, longitud dorsal del manto entre 1 y 2,5 m, y el peso de 50 a 300 kg. Los ejemplares de *Architeuthis* analizados, provenientes del Mar Argentino, presentaron una LM entre 1,30 y 2,28 m y hasta un peso total de 220 kg (Brunetti *et al.*,



Figura 7: *Architeuthis dux* hallado varado en Bahía Bustamante, Argentina. Fotografía extraída de Ré *et al.* (2009).



1998, 2002; Ré *et al.*, 1998, 2009). Entre los cefalópodos más pequeños, siempre considerando los ejemplares adultos, se pueden citar a calamares de la familia Idiosepiidae (LM de 6 a 8 mm), *Sepia robsoni* (LM de hasta 17 mm), *Rondeletiola minor* (LM hasta 15 mm) y *Octopus joubini* (LM de 20 a 25 mm), entre otros.

## SISTEMÁTICA

La clase Cephalopoda incluye dos subclases y 7 órdenes cuyas características más importantes se brindan a continuación (Figura 8).

### SUBCLASE NAUTILOIDEA (= TETRABRANCHIATA)

Nautilus nacarados. Con conchilla externa, enrollada helicoidalmente en un plano. Con numerosos tentáculos cefálicos (80-90) sin ventosas. Cuatro brazos modificados en los machos. Cabeza protegida dorsalmente por una caperuza carnosa. Rádula con 13 dientes en cada fila. Mandíbulas de quitina y carbonato de calcio. Sifón con dos pliegues separados. Con dos pares de branquias (ctenidios) y dos pares de nefridios. Ojos sin córnea ni cristalino. Sistema nervioso algo difuso. Con un único estatocisto simple y primitivo. Sin cromatóforos y sin bolsa de la tinta. Registro fósil muy rico pero actualmente representado por una sola familia, Nautilidae, 2 géneros (*Nautilus* y *Allonautilus*), con 5-6 especies (Young, 2010).

### SUBCLASE COLEOIDEA (= DIBRANCHIATA)

Pulpos, calamares, sepias, calamar vampiro. Con conchilla interna reducida o ausente. Cabeza y pie unidos formando una estructura anterior común. Con 8 ó 10 apéndices prensiles (brazos y tentáculos), con ventosas. Un par de brazos modificados en los machos. Rádula con 7 dientes en cada fila. Mandíbulas quitinosas. Sifón como un tubo único. Con un par de branquias (ctenidios) y un par de nefridios. Ojos complejos, con córnea y cristalino. Sistema nervioso bien desarrollado y concentrado. Con un par de estatocistos complejos. Con cromatóforos y bolsa de la tinta.

### SUPERODEN OCTOPODIFORMES ORDEN VAMPYROMORPHA

Calamar vampiro. Cuerpo rechoncho. Con un par de aletas. Conchilla reducida a un vestigio en forma de hoja delgada, transparente y no calcificada. Con 8 brazos de tamaño similar. Con una sola hilera de ventosas distales por brazo, no pedunculadas. Brazos unidos por una membrana de piel amplia (membrana interbraquial). El quinto par de apéndices está reducido a unos filamentos retráctiles. Sin brazo hectocotilizado en los machos. Rádula bien desarrollada. Con bolsa de la tinta degenerada. Viven principalmente en aguas profundas. Con sólo una familia, Vampyroteuthidae, y una especie actual: *Vampyroteuthis infernalis* (Young, 2012).

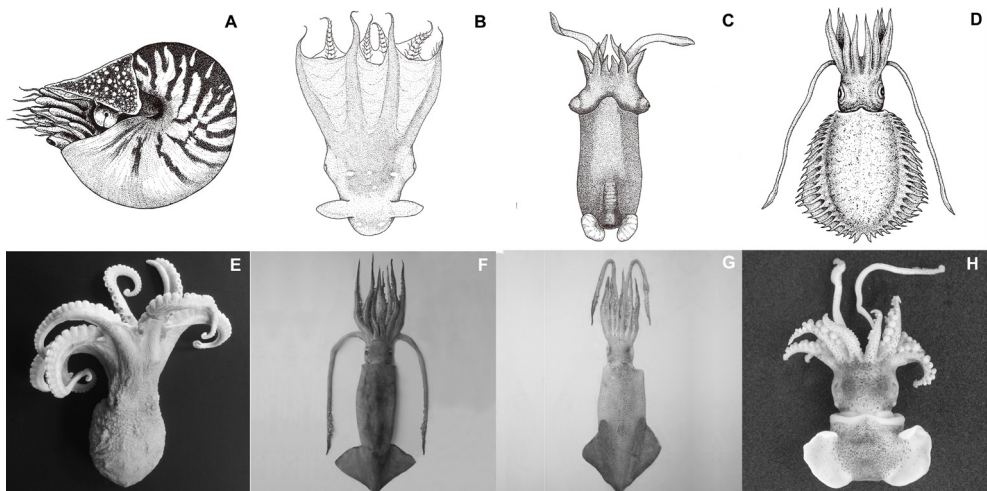


Figura 8: Esquemas de *Nautilus* (A), *Vampyroteuthis infernalis* (B), *Spirula spirula* (C), *Ctenopteryx* sp. (D) y fotografías de *Eledone massyae* (E), *Illex argentinus* (F), *Doryteuthis sanpaulensis* (G) y *Semirossia tenera* (H). Esquemas extraídos de Boyle y Rodhouse (2005), fotografías extraídas de Ré (2008).





## ORDEN OCTOPODA

Pulpos. Con cuerpo corto, redondeado. Generalmente sin aletas. Con conchilla interna vestigial o sin conchilla. Con 8 brazos similares unidos por una membrana interbraquial. Muchas especies son bentónicas y reptan sobre el fondo del océano con la boca dirigida hacia el sustrato. Otras alternan entre el hábitat bentónico y el pelágico, y algunas pocas especies son exclusivamente pelágicas. Con 2 subórdenes muy diferentes en apariencia, los Cirrata, con cirros en los brazos y grandes aletas, habitantes de aguas profundas, y los Incirrata, sin cirros y sin aletas, los pulpos comunes bentónicos de aguas someras, muchas especies bentónicas de aguas profundas y especies pelágicas. Estos 2 subórdenes incluyen 3 y 8 familias respectivamente, y alrededor de 200 especies. Ejemplos: *Argonauta*, *Eledone*, *Enteroctopus*, *Octopus*, *Opisthoteuthis*, *Stauroteuthis* (Mangold *et al.*, 2010).

## SUPERODEN DECAPODIFORMES ORDEN OEGOPSIDA

Calamares de aleta corta. Cuerpo alargado, tubular. Con aletas laterales usualmente unidas posteriormente y usualmente sin lóbulos posteriores. Conchilla interna, reducida a una lámina con forma de pluma (gladio). Con 8 brazos y 2 tentáculos largos no retráctiles. El extremo de los tentáculos (club) con aparato de cierre proximal. Las ventosas pueden tener ganchos. Sin córnea cubriendo los ojos. Oviductos pareados. Hembras sin glándulas nidamentales accesorias. Huevos puestos en masas gelatinosas. Entre los cefalópodos, los calamares Oegopsida dominan el ambiente oceánico pelágico. Algunas especies, aunque son pelágicas, se asocian con el fondo oceánico. Con 24 familias y 69 géneros. Ejemplos: *Architeuthis*, *Illex*, *Ommastrephes* (Young y Vecchione, 2004).

## ORDEN MYOPSIDA

Calamares de aleta larga, calamaretos. Cuerpo alargado, tubular. Con aletas, sin lóbulos posteriores (salvo una especie). Conchilla interna, bien desarrollada, con forma de pluma (gladio), que se extiende a lo largo de todo el manto. Con 8 brazos y 2 tentáculos. Con bolsillos en la cabeza para retraer los tentáculos. Con córnea cubriendo los ojos. Oviducto derecho ausente. Hembras con glándulas nidamentales accesorias. Huevos adheridos al sustrato. Estos calamares son neríticos, a menudo de aguas muy someras o especies demer-

sales de las capas superiores del talud. Muchas especies son fuertes nadadoras, se encuentran en grandes cardúmenes y se pescan comercialmente.

Con 2 familias y 12 géneros. Ejemplos: *Doryteuthis*, *Lolliguncula* (Vecchione y Young, 2008a).

## ORDEN SEPIOIDEA

Sepias, jibias. Con cuerpo corto, aplanado dorsoventralmente. Con aletas laterales separadas una de la otra, algunas especies con lóbulos posteriores. La conchilla puede ser interna calcárea, recta o helicoidal, que suele estar dividida en cámaras (fragmacono), un gladio o estar ausente. Con 8 brazos cortos y 2 tentáculos largos retráctiles, con ventosas sólo en las extremidades, con forma de cuchara. Club tentacular sin aparato de cierre proximal. Las ventosas no presentan ganchos. Cabeza con bolsillos para los tentáculos. Con córnea cubriendo los ojos. Oviducto derecho ausente. Hembras con glándulas nidamentales accesorias. Los huevos, cuando se conocen, están adheridos a un sustrato de a uno o en grupos desorganizados. Con dos Subórdenes, Sepiida, con 1 familia y más de 100 especies bentónicas que viven principalmente en aguas costeras pero pueden hallarse hasta alrededor de 500 m de profundidad, y Sepiolida, con 2 familias y aproximadamente 60 especies, algunas bentónicas y otras pelágicas. Ejemplos: *Sepia*, *Rossia*, *Semirossia* (Vecchione y Young, 2008b).

## ORDEN SPIRULIDA

Calamares. Cuerpo pequeño, muscular. Con conchilla interna calcárea (fragmacono), con forma de cuerno espiralado en un único plano, sin que las vueltas se toquen una con otra (planoespiral abierta), utilizada como un dispositivo de flotabilidad. Con sífinculo ventral. Aletas separadas, terminales, con orientación casi transversal al eje del cuerpo, con lóbulos posteriores. Con corona de apéndices estrecha, brazos con ventosas en 4 series, ambos brazos del par 4 hectocotilizados. Con tentáculos sin aparato de cierre proximal en el club, con 16 series de ventosas. Sifón sin músculos aductores laterales. Cabeza con bolsillos para retraer los tentáculos. Sin rádula. Saco de la tinta reducido. Ojos sobresalientes, sin córneas. Se encuentran en aguas oceánicas tropicales y subtropicales mesopelágicas. Con 1 familia, Spirulidae, y 1 especie viviente, *Spirula spirula* (Young 1996, 2012).



## ORDEN INCIERTO

Incluye 3 familias de calamares, Bathyteuthidae (1 género y 3 especies), Chtenopterygidae (1 género y 3 especies) e Idiosepiidae (1 género y alrededor de 8 especies). Son calamares pequeños, que ocupan, dependiendo de la Familia, desde zonas poco profundas hasta zonas mesopelágicas y batipelágicas (Young y Vecchione, 2010; Mangold y Young, 1996; Roper, 2012).

## REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los cefalópodos, con excepción de los nautíloideos, son organismos semélparos. En tal sentido, no se han observado especies que exhiban regeneración cíclica de las células germinales y crecimiento de la gónada después del desove, ni períodos de desove extendidos por más de una única estación reproductiva (Boyle y Daly, 2000).

Los sexos son separados (dioicos) y no existe reproducción asexual. El proceso de maduración en las hembras consiste, principalmente, en un aumento sustancial del tamaño de los ovocitos por acumulación de vitelo acompañado por cambios en la forma y arreglo de las células foliculares que rodean al ovocito durante la ovogénesis y por el desarrollo de los órganos reproductivos anexos. Una vez maduros, los ovocitos son liberados desde el ovario y acumulados en el/los oviductos proximales. La maduración sexual en los machos, se manifiesta por el aumento en el tamaño del testículo, que ocurre en paralelo con la espermatogénesis y con el desarrollo del complejo espermatozóico (Figura 5). Los espermatozoides maduros descienden desde el testículo, son empaquetados en espermatozóicos y en su mayoría almacenados en el saco de Needham hasta el momento de la cópula (Wells y Wells 1977; Mangold, 1987).

En general, los machos se encuentran maduros antes que las hembras. Durante la cópula, el macho transfiere los espermatozóicos por medio del o los brazos hectocotilizados, los cuales son introducidos en la cavidad del manto de la hembra. La cópula de un macho con distintas hembras es común dentro de la Clase (Boyle y Rodhouse 2005). En los pulpos, los espermatozóicos son insertados en los oviductos distales de las hembras. En algunos calamares, son depositados en el receptáculo seminal mientras que en otros, son hallados en sitios cercanos a las branquias, en donde desembocan los oviductos distales y en algunos casos en

la membrana bucal. La fecundación es interna. En los pulpos se produce en las glándulas oviductales (que a su vez tienen la capacidad de almacenar espermatozoides) o en el ovario (géneros *Octopus* y *Eledone* respectivamente) mientras que en los calamares, presumiblemente, recién cuando los huevos están por ser liberados (Alvarez Perez *et al.*, 1990; Boyle y Rodhouse 2005).

La reproducción en los cefalópodos es generalmente un proceso estacional, energéticamente costoso y de tasas metabólicas elevadas (Van Hukelem, 1976, Pollero e Iribarne, 1988). En el caso de algunos calamares, se ha reportado que la alimentación y el crecimiento continúan luego del desove mientras que en la gran mayoría de los pulpos las hembras incubantes dejan progresivamente de alimentarse, desencadenando una pérdida sustancial de tejido somático y luego mueren. El período de senescencia que se inicia en las hembras luego del desove y en los machos luego de múltiples cópulas, es un proceso que estaría desencadenado hormonalmente (Wells y Wells, 1977; Anderson *et al.*, 2002). La muerte de esos ejemplares, sumado a los patrones migratorios reportados para varias especies en el período reproductivo y al comportamiento críptico exhibido por las hembras incubantes de muchos pulpos, traen como consecuencia la escasa o nula representación en la población de los individuos en estadios postdesove durante ese período (Boyle y Rodhouse, 2005).

Comparados con otros moluscos, los cefalópodos poseen huevos de gran tamaño y con gran cantidad de vitelo, existiendo una relación inversa entre el tamaño del huevo y la fecundidad, la cual es variable dentro de la Clase (Boletzky, 2003). A modo de ejemplo, el pulpito *Octopus tehuelchus* posee huevos de 9-12 x 3-4mm y su fecundidad máxima de 220 huevos, mientras que *O. vulgaris* posee huevos de 1x2 mm y una fecundidad de 100.000 a 500.000 huevos (Ré, 1998; Hochberg *et al.*, 1992). El modo de desove puede diferir entre las especies, presentando un rango continuo y que se extiende desde ejemplares en los cuales el desove se desarrolla de manera continua o de a pulsos pero durante un período prolongado, hasta aquellos que producen desoves masivos y simultáneos hacia el final de su ciclo de vida (Rocha *et al.*, 2001).

Las masas de huevos pueden ser encapsuladas en una matriz gelatinosa secretada por las glándulas nidamentales, como en el caso de calamares





lorigínicos, o ser evacuados sin otra protección más que el corion como en muchas especies de pulpos incirrados. Las masas de huevos de las sepias, la mayoría de los pulpos y algunas especies de calamares son adheridas por medio de secreciones producidas por las glándulas oviductales o nidamentales a distintos sustratos del fondo marino, de origen antrópico o natural, individualmente o conformando racimos (Figura 9).

Los calamares omastréfidos, liberan masas gelatinosas de huevos de flotabilidad neutra a la columna de agua. En los octópodos incirrados, las hembras realizan cuidado parental, limpiando y ventilando las puestas mientras se completa el desarrollo embrionario (Boletzky, 1998, 2003). Este patrón, no obstante, también ha sido observado en calamares de profundidad (Seibel *et al.*, 2000).

La segmentación del huevo es discoidal meroblástica y el desarrollo es directo, es decir, no existe una verdadera fase larvaria ni metamorfosis. Los ejemplares recién nacidos poseen una morfología similar a la de los adultos, aunque el tamaño relativo de las estructuras corporales puede ser distinto (Hochberg *et al.*, 1992; Ortiz *et al.*, 2006). En este último caso, adicionalmente, el modo de vida que los recién nacidos adquieren al eclosionar puede ser diferente al de los adultos. Tal es el caso de muchas especies de pulpo bentónicas, cuyos ejemplares recién nacidos trascurren un período de duración variable en el plancton y durante el cual son activos predadores planctónicos, o especies de calamares, cuyos ejemplares recién nacidos se ubican en aguas cercanas a la superficie, mientras que los adultos son habitualmente hallados en aguas próximas al fondo marino. Los individuos recién nacidos que presentan un modo de vida similar al de los adultos son refe-

ridos como juveniles o juveniles tempranos, y los que exhiben un modo de vida ecológicamente distinto al de los adultos son denominados paralarvas (Young y Hartman, 1988; Barón, 2003; Ortiz y Ré, 2011) (Figura 10).

## ECOLOGÍA

Todos los cefalópodos pueden hacer uso de la columna de agua. Las especies costeras, están típicamente asociadas con el fondo marino, tanto para la búsqueda de refugio como de alimento y sitio de desove. Pueden incluirse en este grupo a la mayoría de las sepias, pulpos y calamaretos. Por otra parte, las especies de distribución oceánica, con un ciclo de vida enteramente pelágico, tales como los calamares de la familia Ommastrephidae explotan las zonas oceánicas de alta productividad realizando en algunos casos grandes migraciones a lo largo del talud y de las plataformas continentales.

Los cefalópodos coleoideos poseen como característica general un ciclo de vida corto, estacional y semélparo, lo que resulta en una baja superposición de generaciones sucesivas. Son organismos, cuyo desarrollo se encuentra altamente influenciado por las condiciones ambientales. En tal sentido, la temperatura tiene un efecto decisivo en su ciclo de vida. Su efecto se manifiesta fuertemente sobre los tiempos de desarrollo embrionario y tasas de supervivencia así como en las tasas de crecimiento de los estadios paralarvarios y juveniles, los cuales pueden ocupar una proporción sustancial del tiempo de vida de estos organismos (Klaich *et al.*, 2006; Ré *et al.*, 1993; Semmens *et al.*, 2004).

Los cefalópodos son importantes componentes

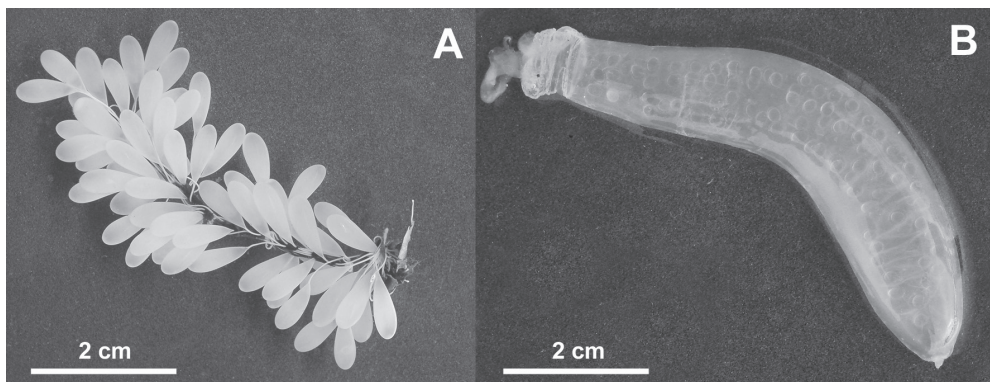


Figura 9: Fracción de las masas de huevos de *Enteroctopus megalocyathus* (A) y de *Doryteuthis gahi* (B).





Figura 10: Paralarva de *Robsonella fontaniana*. Fotografía extraída de Ortiz y Ré (2011).

de las cadenas tróficas. Son organismos carnívoros y oportunistas, altamente versátiles como predadores, que se alimentan mayoritariamente de presas vivas. Los brazos prensiles y/o tentáculos junto con un sistema sensorial altamente evolucionado le permiten ocupar un nicho trófico amplio. Así mismo, las frecuentes migraciones que ocurren en las poblaciones de cefalópodos, les confiere la posibilidad de que exploten distintos sistemas y poblaciones presas. Los Nautiloidea son parcialmente carroñeros, pero como regla general, la mayoría de los cefalópodos se alimentan de crustáceos y cambian su dieta a peces durante la ontogenia. No obstante, el rango de presas es mucho más amplio. A modo de ejemplo, en la dieta de *E. megalocyathus* en la costa patagónica se han identificado al menos 47 especies entre crustáceos, peces, anélidos y otros moluscos, incluido un alto porcentaje de canibalismo (Ré *et al.*, 2009). Adicionalmente, los cefalópodos tanto costeros como oceánicos, son presa de una gran variedad de organismos. Se estima que un 95% de la dieta de los cachalotes, está constituido por calamares y son componentes centrales en la dieta de lobos y elefantes marinos. Adicionalmente cumplen un rol muy importante en la dieta de una gran variedad de aves marinas (petreles, albatros

y pingüinos entre otros), peces óseos, rayas y tiburones.

Los mesozoos dicyemidos son los más comunes y característicos parásitos de los órganos excretorios de los cefalópodos. Se conoce poco sobre este pequeño e inusual grupo de organismos. Los diminutos parásitos vermiformes se adhieren a los apéndices renales o a los apéndices de los corazones branquiales donde viven y se reproducen, aparentemente sin producir daños en el hospedador (Penchaszadeh, 1968, 1969; Penchaszadeh y Christiansen, 1970). Otros parásitos frecuentes son los coccidios del género *Aggregata*, presentes en el aparato digestivo de numerosas especies de cefalópodos, y en algunos crustáceos que actuarían como hospedadores intermediarios (Sardella y Ré, 1990; Sardella *et al.*, 2000; Ibáñez *et al.*, 2005).

## IMPORTANCIA ECONÓMICA

En las últimas décadas se ha producido un continuo y rápido crecimiento del interés sobre los cefalópodos debido a varias razones. Para los neurofisiólogos los calamares son sumamente importantes para estudiar la conductividad de los impulsos nerviosos. Los fisiólogos y etólogos se muestran interesados en los cefalópodos como invertebrados con un comportamiento ampliamente “inteligente”. Por otro lado, pocos animales marinos pueden competir con los cefalópodos como fuente de importantes y promisorias sustancias biológicamente activas (drogas antishock, anestésicas, y antiparasíticas, toxinas y citostáticos poderosos, entre otras). Para los paleontólogos, el estudio de cefalópodos recientes, particularmente los nautilus camerados, es la clave para comprender el modo de vida y especialmente el proceso de fosilización y enterramiento (o muerte) de nautiloideos, ammonites y belemnites. Debido a su esbelta conchilla, los nautilus, son también altamente apreciados por los coleccionistas (Nesis, 1982; Aguirre-Urreta y Cichowolski, 2013).

Adicionalmente, los cefalópodos son considerados como una alternativa importante a los recursos pesqueros tradicionales y sus capturas a nivel mundial han aumentado considerablemente desde la década de 1970. Los mayores volúmenes de pesca corresponden a los calamares (3,5 millones de toneladas anuales) (FAO, 2010) para los cuales existen pesquerías industriales que involucran el





## Cephalopoda

uso de artes y métodos de pesca en algunos casos mecanizados. Entre las pesquerías industriales de calamares más importantes, se encuentran la del *Illex argentinus* y, en menor magnitud, las de *Doryteuthis gahi* y *D. sanpaulensis*. No obstante, alrededor del mundo, una cantidad significativa de cefalópodos, particularmente de pulpos, provienen de pesquerías artesanales. Tal es el caso del pulpo colorado patagónico *Enteroctopus megalocyathus* en el extremo sur de Sudamérica o del pulpito *Octopus tehuelchus* en la costa norte de la Patagonia argentina (Ré y Ortiz, 2008; Storer

*et al.*, 2010; Ortiz *et al.*, 2011). Estas pesquerías artesanales, como las de otros cefalópodos localizadas en zonas costeras alrededor del mundo, realizan una contribución sustancial, primariamente al consumo local o regional (Boyle y Rodhouse, 2005). Adicionalmente, las calidades nutricionales, el ciclo de vida corto, y un crecimiento extremadamente rápido hacen de ellos animales altamente promisorios para la maricultura. Experiencias comerciales de cultivo de pulpo se comienzan a registrar en el Mar Mediterráneo y en el Mar Caribe.

---

### AGRADECIMIENTOS

*Los autores agradecen al Centro Nacional Patagónico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo brindado durante la realización de este trabajo. A los Dres. Gilbert L. Voss, Katharina M. Mangold y Kirk Nesis, nuestro reconocimiento por las valiosas enseñanzas dejadas.*

## GLOSARIO

- Abisal:** fondo constituido por grandes planos de pendiente muy suave, localizado desde el borde del talud continental, aproximadamente entre 3000 y 6000-7000 metros de profundidad.
- Aletas (= nadaderas):** lengüetas musculares ubicadas a lo largo de las superficies laterales o dorsolaterales del manto de los calamares, utilizadas para la locomoción, dirección y estabilización.
- Anterior:** parte localizada hacia el extremo de la cabeza o el extremo de los brazos de los cefalópodos.
- Apéndices circunorales:** ver brazos.
- Bentónico:** organismo que vive relacionado con el fondo y que encuentra en el sustrato su hábitat preferido.
- Brazos:** apéndices circunorales de los adultos de los cefalópodos que surgen de la cabeza y rodean la boca. Entre los brazos III y IV de los calamares y sepias se encuentra un par de apéndices modificados (tentáculos).
- Cartilago del manto (= cartilago de cierre del manto):** cresta cartilaginosa o saliencia sobre cada lado ventrolateral de la superficie interna del manto cerca de su extremo anterior, que cierra la abertura del manto con el correspondiente cartilago del sifón durante la locomoción.
- Cartilago nugal:** cartilago de cierre del manto ubicado en la parte dorsal occipital de la cabeza. No se encuentra presente en todos los calamares.
- Cartilago sifonal (= cartilago de cierre del sifón):** almohadilla cartilaginosa con surcos, bolsillos o depresiones de diferentes formas, ubicada a cada lado ventral de la parte posterior del sifón y que se une con el componente del manto para mantener juntos el sifón y el manto durante la locomoción.
- Cirros:** papilas carnosas alargadas, presentes en los bordes laterales o la superficie oral de los brazos en los pulpos cerrados.
- Club tentacular (= maza tentacular):** ver tentáculos.
- Conchilla interna:** restos de la conchilla originariamente externa de los cefalópodos que a través de la evolución se redujo y se ubicó internamente. En los calamares se denomina pluma o gladio. En los pulpos que aún la conservan, son dos pequeñas varillas quitinosas denominadas estiletos.
- Conchilla secundaria:** conchilla externa secretada por los brazos dorsales de las hembras de algunos pulpos, utilizada para proteger e incubar los huevos. Ej.: *Argonauta nodosa*.
- Córnea:** membrana muy delgada, transparente, que cubre los ojos de algunos calamares.
- Cromatóforos:** órganos consistentes en un saco con pigmento y con músculos y nervios asociados, que proveen gran parte del color básico, patrones de color y cambios de color a los cefalópodos.
- Demersal:** cercano al fondo.
- Distal:** parte ubicada lejos del cuerpo o punto de origen, hacia las partes periféricas (opuesto a proximal).
- Dorsal:** superficie superior de un cefalópodo (opuesta a la superficie ventral, en la que se encuentra el sifón).
- Epipelágico:** estrato correspondiente a la zona marina bien iluminada, tanto nerítica como oceánica, entre la superficie y la profundidad de compensación en la cual la producción de oxígeno es igual al consumo por parte de los organismos. Según las regiones, se encuentra entre 20 y 120 m de profundidad.
- Espermatóforo:** estructura alargada elaborada por los machos para empaquetar y transferir los espermatozoides a las hembras.
- Fotóforo (= órgano luminoso):** órgano de mayor o menor complejidad que produce y distribuye bioluminiscencia, a través de reacciones bioquímicas o a través de bacterias luminiscentes.
- Fragmacono:** Parte tabicada de la concha de los amonites (Ammonoidea), cefalópodos extintos y de los Nautiloidea actuales, donde se almacenan los gases que controlan la flotación del animal.
- Ganchos (= garfios):** estructuras quitinosas con forma de garra derivadas de las ventosas y ubicadas sobre los brazos y/o mazas tentaculares de algunos calamares.
- Gladio (= pluma):** estructura de soporte quitinosa, con forma de pluma, ubicada internamente en la línea media dorsal de algunos calamares. Es homóloga a la conchilla externa de los cefalópodos ancestrales.
- Hectocotilo:** brazo/s modificado/s en los machos, adaptados para transferir los espermatóforos a las hembras. La modificación puede presentarse en las ventosas, pedúnculos de las ventosas, membranas protectoras, trabéculas y forma del brazo. No todas las especies presentan hectocotilo.
- Intermareal:** zona comprendida entre las más altas y las más bajas mareas. Durante estas últimas, queda descubierta luego de retirarse el mar. Puede presentar pozos con agua (pozas de marea) dependiendo de la composición del piso intermareal.
- Iridocitos o Iridióforos:** células de la piel, localizadas debajo de la epidermis, que producen reflexiones iridiscentes al incidir la luz. Son ricas en guanina (sustancia refringente).
- Longitud del manto:** en calamares, medida dorsalmente desde el punto medio más anterior del manto hasta el extremo posterior del manto o hasta el extremo de las aletas fusionadas, lo que sea mayor. En pulpos, medida dorsalmente desde el punto medio entre los ojos hasta el extremo posterior del manto.
- Manto:** cuerpo de los cefalópodos, carnoso o muscular, con forma de tubo en calamares o de bolsa en pulpos, que contiene las vísceras.
- Medio, medial:** perteneciente a una estructura ubicada hacia, sobre o a lo largo de la línea media.





## Cephalopoda

- Membrana bucal:** tejido delgado que rodea a la boca, reforzado por 6 a 8 soportes o conectivos bucales.
- Membrana interbraquial:** delgado repliegue muscular de piel que se extiende entre los brazos de muchos pulpos y pocos calamares, dando una apariencia de paraguas cuando los brazos están extendidos.
- Membrana natatoria (= quilla):** extensión alargada, muscular, ubicada a lo largo de la superficie aboral de algunos brazos. Ayuda a la hidrodinamia y soporta los brazos durante la natación.
- Membrana protectora:** repliegue delgado de tegumento a lo largo de los ángulos laterales de la superficie oral de los brazos y mazas tentaculares, lateral a las ventosas, usualmente soportado por varillas musculares denominadas trabéculas.
- Mesopelágico:** estrato que corresponde a las capas de agua que se hallan por debajo del estrato epipelágico hasta la isoterma de 10°C (aproximadamente entre 100 y 300 m de profundidad. Ver epipelágico).
- Nectobentónicos:** organismos nectónicos (nadadores activos) que se relacionan con el fondo al menos en algún momento de su ciclo de vida. Por ejemplo, durante la búsqueda de un sustrato para fijar los huevos.
- Nectónicos:** organismos pelágicos que se desplazan activamente, con absoluta independencia de las aguas en movimiento.
- Nerítica:** área que se extiende desde la línea de costa hasta los 200 m de profundidad, sobre la plataforma continental.
- Oceánica:** área que abarca todo el resto del océano que no comprende el área nerítica. Ver nerítica.
- Odontóforo:** Base cartilaginosa a donde se unen músculos que movilizan la rádula.
- Ontogenia:** desarrollo del individuo a lo largo de su vida.
- Paralarvas:** cefalópodos en los primeros estadios de crecimiento luego de su nacimiento y que difieren claramente en su modo de vida de los individuos de mayor edad de su misma especie. Por ejemplo: paralarvas planctónicas y adultos bentónicos. Pueden diferir no sólo en cuanto a su modo de vida (criterio ecológico) sino también presentar diferencias morfológicas.
- Pelágico:** organismo asociado a las masas de agua.
- Planctónico:** organismo que se halla en suspensión en el agua y que, debido a su escaso poder de locomoción, es arrastrado por las corrientes.
- Plataforma continental:** continuación del continente hasta los 200 metros de profundidad.
- Pluma:** ver gladio.
- Posterior:** hacia el extremo del manto de los cefalópodos.
- Proximal:** hacia el cuerpo, cerca del punto de origen o unión (opuesto a distal).
- Quilla:** extensión muscular aplanada ubicada a lo largo de la superficie aboral de algunos brazos o de la maza tentacular que brindan mayor hidrodinamia. Ver membrana natatoria.
- Quitina:** sustancia constituida por mucopolisacáridos que forma los anillos de las ventosas, ganchos, mandíbulas, gladios o plumas en calamares y los estiletes en pulpos.
- Rádula:** banda quitinosa con forma de cinta ubicada en la boca de los cefalópodos que contiene numerosas hileras transversales de dientes. Ausente en algunos cefalópodos (Ej.: pulpos de profundidad).
- Receptáculo seminal (= espermateca):** tejido carnoso, usualmente ubicado en la cavidad del manto o en la región bucal de algunas hembras de cefalópodos, en el cual las vesículas de esperma se adhieren luego del apareamiento hasta que se produce la fertilización de los ovocitos. En las hembras de algunas especies de pulpos se encuentran en las glándulas de los oviductos.
- Saco de la tinta:** órgano que elabora y almacena la tinta de los cefalópodos; generalmente se ubica ventralmente a lo largo del intestino y algunas veces está embebido en la glándula digestiva. Se vacía en el recto a través de un conducto.
- Sifón (= hipónimo):** tubo algo cónico ubicado sobre el lado ventral de la cabeza, a través del cual el agua es expulsada de la cavidad del manto durante la locomoción y respiración. Los productos reproductivos, de desecho y la tinta pasan a través del sifón.
- Sifúnculo:** Cordón visceral que atraviesa los tabiques de la concha de los Nautilideos, produciendo un gas que queda retenido en cada una de las cámaras que forman la concha y otorgándole flotabilidad positiva al ejemplar.
- Talud:** continuación de la plataforma continental más allá de los 200 metros de profundidad.
- Tentáculos:** apéndices circunorales alargados de los calamares y sepias utilizados para capturar presas.
- Ventosas:** estructuras musculares con forma de copa, ubicadas sobre los brazos y tentáculos (raramente sobre la membrana bucal) de los cefalópodos. Algunas son pedunculadas (con pedicelos o pedúnculos) en calamares y sepias, algunas son sésiles (sin pedúnculos) en pulpos, ubicadas sobre el lado oral de los brazos. Usualmente se cuantifican tanto en hileras longitudinales como transversales.
- Ventral:** superficie inferior de los cefalópodos en la que se localiza el sifón (opuesta a la superficie dorsal).

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Urreta B. y Cichowolski M. 2013. Cephalopoda. En: Los invertebrados fósiles. Camacho H. H. y M. I. Longobucco (eds.). Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, pp. 439- 476.
- Alvarez Perez J.A., Haimovici M. y Brahm Cousin J.C. 1990. Sperm storage mechanisms and fertilization in females of two south american Eledonids (Cephalopoda: Octopoda). *Malacologia* 32 (1): 147-154.
- Anderson R.C., Wood J.B y Byrne R.A. 2002. Octopus Senescence: The beginning of the end. *Journal of Applied Animal Welfare Science* 5 (4): 275-283.
- Barón P.J. 2003. The paralarvae of two South American sympatric squid: *Loligo gahi* and *Loligo sanpaulensis*. *Journal of Plankton Research* 25 (2): 1347-1358.
- Boletzky S.v. 1998. Cephalopod Eggs and Egg Masses. *Ansell, A. D., Gibson, R. N., Barnes, M., (eds.). Oceanography and Marine Biology Annual Review* 36: 341-371.
- Boletzky S.v. 2003. Biology of early life stages in Cephalopod Molluscs. *Advanced in Marine Biology* 44: 143-203.
- Boyle P.R. y Daly H.I. 2000. Fecundity and spawning in a deep water cirromorph octopus. *Marine Biology* 131: 317-324.
- Boyle P.R. y Rodhouse P. 2005. Cephalopods. Ecology and Fisheries. Blackwell Science Ltd., Oxford, Reino Unido 452 pp.
- Brunetti N.E., Elena B., Rossi G.R., Sakai M. Pineda S.E. e Ivanovic M.L. 1998. Description of an *Architeuthis* from Argentine waters. En: Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution. Payne A.I.L., Lipinski M.R., Clarke M.R. y M.A.C. Roeleveld (eds.). *South African Journal of Marine Science* 20: 355-361.
- Brunetti N.E., Ivanovic M.L., Sakai M. y Pascual L.N. 2002. Two new records of giant squid (*Architeuthis* sp.) from the Patagonian region. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 15: 95-110.
- Dzik J. 1981. Origin of the Cephalopoda. *Acta Paleontologica Polonica* 26 (2): 161-191.
- FAO (2010) FAO Fisheries Department, Fishery information, Data and Statistics Unit. Fishstat Plus: Universal software for fisheries statistical time series.
- Garri R. y Ré M.E. 2002. Morfología del aparato digestivo de *Enteroctopus megalocyathus* y *Loligo sanpaulensis* (Mollusca, Cephalopoda). *Iheringia, Serie Zoológica* 92 (2): 81-91.
- Hochberg F.G., Nixon M. y Toll R.B. 1992. Octopoda. En: "Larval" and juvenile Cephalopods: A manual for their identification. Sweeney M.J., Roper C.F.E., Mangold K.M., Clarke M.R. y S.v. Boletzky (eds). *Smithsonian Contribution to Zoology* 513: 213-280.
- Ibáñez C.M., Pardo-Gandarillas M.C. y George-Nascimben M. 2005. Uso del microhabitat por el protozoo parásito *Aggregata patagónica* Sardella, Ré & Timmi, 2000 (Apicomplexa: Aggregatidae) en su hospedador definitivo, el pulpo *Enteroctopus megalocyathus* (Gould, 1852) (Cephalopoda: Octopodidae) en el sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 78 (3): 441-450.
- Klaich M.J., Ré M.E. y Pedraza S.N. 2006. Effect of temperature, sexual maturity and sex on growth, food intake and gross growth efficiency in the "pulpito" *Octopus tehuelchus* (d' Orbigny, 1834). *Journal of Shellfish Research* 25: 279-986.
- Mangold K. 1987. Reproduction. En: Cephalopods Life Cycles. Boyle, P.R., (ed.). Vol. 2. Academic Press, London pp. 157-200.
- Mangold K.M. (1922-2003) y Young R.E.. 1996. Idiosepiidae Appelhof, 1898. Pygmy squids. Version 01 January 1996. <http://tolweb.org/Idiosepiidae/1995/1996.01.01>. En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Mangold K.M. (1922-2003), Young R.E. y Vecchione M. 2010. Octopoda Leach, 1818. Octopods or devilfishes. Version 03 May 2010. <http://tolweb.org/Octopoda/20083/2010.05.03>. En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Márquez F. y Ré M.E. 2009. Morphological and chemical description of the stylets of the red octopus, *Enteroctopus megalocyathus* (Mollusca: Cephalopoda). *Molluscan Research* 29 (1): 27-32.
- Messenger J.B. 2001. Cephalopod chromatophores: neurobiology and natural history. *Biology Review* 76: 473-528.
- Nesis K.N. 1982. A bridged key to the cephalopod mollusks of the world's ocean. 385+ii pp. Light and Food Industry Publishing House, Moscow (en ruso). Traducido al inglés por B. S. Levitov; Burgess L.A. (ed.), 1987. *Cephalopods of the world*. T. F. H. Publications, Neptune City, New York pp 351.
- Ortiz N. y Ré, M.E. (2011). The eggs and hatchlings of the octopus *Robsonella fontianiana* (Cephalopoda: Octopodidae). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 91 (3): 705-713.
- Ortiz N, Ré M.E. y Márquez F. 2006. First description of eggs, hatchlings and hatchling behaviour of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae). *Journal of Plankton Research* 28 (10): 881-890.
- Ortiz N., Ré M.E. y Márquez F. 2011. The reproductive cycle of the red octopus *Enteroctopus megalocyathus* in fishing areas of Northern Patagonian coast. *Fisheries Research* 110: 217-223.
- Pastorino G. y Tamini, L. 2002. *Argonauta nodosa* Solander, 1786 (Cephalopoda, Argonautidae) in Argentine waters. *Journal of Conchology* 37: 477-482.
- Penchaszadeh P.E. 1968. Diciemidos (Mesozoa) en cefalópodos de Argentina. *Dicyema australis* sp. nov. parásito del pulpo *Octopus tehuelchus* D'Orb. *Neotropica*, 14 (45): 127-131.
- Penchaszadeh P.E. 1969. Una nueva especie de Dicyemi-





## Cephalopoda

- dae (Mesozoa) parásito del pulpo *Octopus tehuelchus* D'Orb. *Dicyema platycephalum* sp. nov. *Neotropica* 15 (46): 1-6.
- Penchaszadeh P.E. y Christiansen H.R. 1970. *Conocyema marplatensis* sp. nov. (Mesozoa, Dicyemida) parásito del pulpo *Octopus tehuelchus* D'Orb. *Neotropica*, 16 (51): 119-123.
- Pollero R.J. y Iribarne O. 1988. Biochemical changes during the reproductive cycle of the small patagonian octopus, *Octopus tehuelchus*, D'Orb. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 90: 317-320.
- Ré, M.E. 1998. Pulpos Octopódidos (Cephalopoda: Octopodidae). En: *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*. Tomo 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Boschi E.E. (ed.). Publicaciones especiales INIDEP, Mar del Plata, Argentina pp. 69-98.
- Ré M.E. 2008. Moluscos cefalópodos. Atlas de sensibilidad ambiental de la costa y el Mar Argentino. En: Boltovskoy D. (ed.). <http://atlas.ambiente.gov.ar>
- Ré M.E., Barón P.J., Berón J.C., Gosztonyi A.E., Kuba L., Monsalve M.A. y Sardella N.H. 1998. A giant squid *Architeuthis* sp. (Mollusca, Cephalopoda) stranded on the Patagonian shore of Argentina. En: *Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution*. Payne A.I.L., Lipinski M.R., Clarke M.R. y M.A.C. Roelvelvd (eds.). *South African Journal of Marine Science* 20: 109-122.
- Ré M.E., Kuba L. y Berón J.C. 1993. Velocidad de digestión de *Octopus tehuelchus* d'Orbigny. *Actas de las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar '91* pp.59-66.
- Ré M.E., Kuba L., Ortiz N., Márquez F., Gosztonyi A. y Nilsson M. 2009. Ecología trófica de *Enteroctopus megalocyathus* en costas de la Patagonia norte y central, Argentina. VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar y XIV Coloquio de Oceanografía, Argentina. Libro de resúmenes.
- Ré M.E. y Ortiz N. 2008. Pesquerías de Cephalopoda. En: *Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino*. Boltovskoy D. (ed.). <http://atlas.ambiente.gov.ar>
- Ré M.E., Ortiz N., Dionisi H., Lozada M., Nilsson M., Crespi Abril A.C., Kuba, L. 2009. Identificación morfológica y molecular de un calamar gigante (Cephalopoda: Architeuthidae) varado en la costa patagónica, Atlántico Sudoccidental. VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar y XIV Coloquio de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina. Libro de resúmenes.
- Rocha F., Guerra A. y González A. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biology Review* 76: 291-304.
- Roper C.F.E. 2012. Bathyteuthidae Pfeffer 1900. *Bathyteuthis* Hoyle 1885. Version 10 November 2012. <http://tolweb.org/Bathyteuthis/19429/2012.11.10> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Sardella N.H. y Ré M.E. 1990. Parasitosis por coccidios del género *Aggregata* en pulpos costeros patagónicos. I. *Aggregata* sp. en *Octopus tehuelchus* d'Orbigny. *Physis* 46 (111): 51-60.
- Sardella N.H., Ré M.E. y Timi J.T. 2000. Two new *Aggregata* species (Apicomplexa: Aggregatidae) infecting *Octopus tehuelchus* and *Enteroctopus megalocyathus* (Mollusca: Octopodidae) in Argentine Patagonia. *Journal of Parasitology* 86 (5): 1107-1113.
- Seibel B.A., Hochberg F.G. Carlini, D.B. 2000. Life history of *Gonatus onyx* (Cephalopoda: Teuthoidea): deep-sea spawning and post-spawning egg care. *Marine Biology* 137: 519-526.
- Semmens J.M., Pecl G.T., Villanueva R., Jouffre D., So-brino I., Wood J.B. y Rigby P.R. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research* 55: 367-377.
- Storero L., Ocampo-Reinaldo M., González R. y Narvar-te M. 2010. Growth and life span of the small octopus *Octopus tehuelchus* in San Matías Gulf (Patagonia): three decades of study. *Marine Biology* 157 (3): 555-564.
- Teicher C. 1988. Main features of Cephalopoda. En: *Paleontology and neontology of Cephalopoda*, The Mollusca, Vol. 12. Clarke M.R. y E.R. Trueman (eds.). Academic Press Inc. San Diego, California: 11-79.
- Tranter, D. J. y Augustine O. 1973. Observations on the life history of the blue-ringed octopus *Hapalochlaena maculosa*. *Marine Biology* 18: 115-128.
- Van Heukelem W.F. 1976. Growth, bioenergetics and life-span of *Octopus cyanea* and *Octopus maya*. Tesis Doctoral, University of Hawaii 224 pp.
- Vecchione M. y Young R.E. 2008a. Myopsida Naef, 1916. Version 21 April 2008. <http://tolweb.org/Myopsida/52670/2008.04.21> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Vecchione M. y Young R.E. 2008b. Sepioidea Naef, 1916. Version 21 April 2008 (under construction). <http://tolweb.org/Sepioidea/23870/2008.04.21> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Wells M.J. y Wells J. 1977. Cephalopoda: Octopoda. En: *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol IV Molluscs: Gasteropods and Cephalopods. Giese A.C. y J.S. Pearse (eds.). Academic Press, New York: 291-330.
- Young J.Z. 1971. *The Anatomy of the Nervous System of Octopus vulgaris*. Clarendon Press, Oxford. 690 pp.
- Young R.E. 1996. Spirulida Haeckel, 1896, Spirulidae Owen, 1836. *Spirula spirula* Linnaeus, 1758. Version 01 January 1996. [http://tolweb.org/Spirula\\_spirula/19989/1996.01.01](http://tolweb.org/Spirula_spirula/19989/1996.01.01) En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young, R.E. 2010. Nautiloidea. Nautilidae Blainville 1825. Pearly nautilus. Version 15 August 2010 (under construction). <http://tolweb.org/Nautilidae/19397/2010.08.15> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E. 2012. Spirulida Haeckel, 1896. *Spirulida* Linnaeus, 1758. Version 04 July 2012. <http://tolweb.org/Spirulida/19989/2012.07.04> En: The Tree of Life Web

- Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E. y Hartman R.F. 1988. 'Larva', 'paralarva' and 'subadult' in cephalopod terminology. *Malacologia* 29: 201-207.
- Young, R.E. y Vecchione M. 2004. Oegopsida Orbigny, 1845. Version 18 August 2004 (under construction). <http://tolweb.org/Oegopsida/19407/2004.08.18> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E. y Vecchione M. 2010. *Ctenopterygidae* Grimpe 1922. *Ctenopteryx* Appelhof 1890. Combfin squid. Version 15 August 2010. <http://tolweb.org/Ctenopteryx/19430/2010.08.15> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Young R.E., Vecchione M. y Mangold K.M. (1922-2003). 2012. Cephalopoda Cuvier 1797. Octopods, squids, nautilus, etc. Version 10 November 2012. <http://tolweb.org/Cephalopoda/19386/2012.7.11.10> En: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>



