

Observaciones sobre *Triops* (= *Apus*) *cancriformis* de una localidad catalana

por

RAMON MARGALEF

Las siguientes páginas dan cuenta de la presencia de esta especie en una localidad de la provincia de Gerona. Las diferencias morfológicas que existen, como regla general, entre las distintas poblaciones de *Triops*, obligan a caracterizar brevemente los ejemplares. Se han realizado varias experiencias fisiológicas sobre aspectos poco conocidos del movimiento y orientación. *Triops cancriformis* se había citado de diversas provincias españolas (Ciudad Real, Toledo, Sevilla, Valencia, Zaragoza; Menorca); pero apenas se poseen datos sobre su biología en nuestro país.

Me complazco en manifestar mi agradecimiento a mi distinguido amigo, don J. M.^a COROMINAS, médico de Bañolas, por su esencial colaboración.

Características del biótopo. — El “clot de Espolla” es un limnocreno intermitente, situado unos 2 Km. al N. del lago de Bañolas, sobre margas del eoceno. Consiste en una depresión acribillada de conductos de diverso diámetro que, en determinadas épocas, aportan agua. Cuando esto sucede de manera persistente, la depresión se llena hasta que el agua cubre una extensión de unos 70×300 mtros, aproximadamente, y entonces funciona un desagüe superficial que vierte en el río Fluviá, al Norte de Espolla. En época de estiaje el agua desaparece completamente, por los mismos orificios, y el limnocreno queda totalmente en seco; así transcurre la mayor parte de su existencia.

No se posee un registro de las fechas de la presencia de agua en este estanque intermitente. Como orientación, anotamos algunos datos sumi-

nistrados de memoria por labriegos de los alrededores, complementados con la lluvia caída en Gerona (20 Km. al SE. de Espolla) desde el septiembre del año anterior hasta junio del indicado, inclusive.

Año	Lluvia en Gerona IX-VI milímetros anuales	Presencia de agua
1944	602	mucha
1945	583	no
1946	592	bastante
1947	412	no
1948	712	no
1949	667	poca
1950	380	no
1951	659	mucha

En una nota anterior (MARGALEF, 1948) señalaba la presencia de *Triops* en esta localidad, según ejemplares del Museo de Barcelona, que fueron ingresados en la colección por el señor ESPAÑOL, quien los recibió, hace muchos años, del maestro de Espolla, con la mención de que habían sido obtenidos en las fuentes.

En la segunda quincena de agosto de 1949, sobre el fondo, completamente desecado, se encontraron numerosos restos del filópodo. Con muestras del suelo se preparó un cultivo en el que nacieron varios *Triops*.

En 1951, el "clot de Espolla" contuvo agua del 1.º al 15 de abril, luego se agotó, volviendo a surgir agua, con gran ímpetu, el 26 de abril. El 2 de mayo el estanque estaba completamente lleno, inundando buena extensión, todavía cubierta de vegetación terrestre, en muchos lugares la profundidad total sobrepasaba los 3 metros. No se pudieron pescar más que unos cuantos cadáveres recientes de *Triops* completamente adultos. El mismo día el pH del agua era de 7,2-7,3 y su temperatura alrededor de los 20°C., el agua que mana de los conductos periféricos tenía 18°C.

El señor COROMINAS, que me había indicado la presencia de agua en el estanque, cuidó de continuar las observaciones. Según sus informes, a primeros de junio seguían sin verse los crustáceos, en cambio, durante la segunda quincena del mismo mes, los *Triops* eran abundantísimos en las aguas someras (unos 10 cm.) de las orillas. Dicho señor observó a muchos en cópula y me proporcionó una serie de ejemplares vivos, de ambos sexos. A mediados de julio de 1951 todavía existía agua en la laguna y en ella *Triops*; pero ya menos abundantes.

Como organismos asociados a *Triops* se pueden indicar los siguientes. En los cultivos preparados con tierra recogida en agosto de 1949, se desarrollaron, además del filópodo: *Heterocypris incongruens* (abundante, machos y hembras en la proporción aproximada de 1 a 5 ó 6, adultos a los 23 días de preparar el cultivo; según KLIE el desarrollo completo requeriría 5 semanas), larvas de ceratopogónido, *Euplotes affinis*, *Halteria grandinella*, *Zygnema sp.*, *Scenedesmus obliquus*, *Scenedesmus brevispina* y *Nannicula cuspidata*. En mayo de 1951 abundaba *Bufo bufo* en

plena puesta, *Rana sp.*, *Megacyclops viridis* (hembras ovígeras abundantes, indicando existencia del agua, poca o mucha, por lo menos desde un mes), *Colacium vesiculosum* (sobre *Megacyclops*) ostrácodos jóvenes (*Heterocypris* ?), *Chlamydomonas sp.* (abundante), distomatal, *Navicula sp.*, *Cymbella sp.* y *Nostoc commune* cerca de las orillas.

Notas morfológicas. — El filópodo de Espolla corresponde al *Triops cancriformis* (Bosc.) subsp. *simplex* (Ghigi). Los siguientes datos han sido obtenidos sobre 13 individuos, de los dos sexos.

Dimensiones: Long. máxima del caparazón: 14-31 mm.; long. en su línea media: 2 a 3 milímetros menos. Anchura del caparazón aplastado igual a su longitud en la línea media; en su posición natural de 2 a 7 mm. menos, según su convexidad, que es mayor en los ejemplares grandes. Long. enditos de la primera pata: 6,5-8 mm., 11,5-16 mm. y 16,5-24 mm. Long. cercópodos: 26-32 mm.

Número de segmentos pedíferos: (25-)27; el número de patas es superior, por haber más de un par en muchos segmentos. Número de segmentos ápodos: 5 1/2-6 en la hembra y 7-8 en el macho; con frecuencia segmentos incompletos (mitad derecha o mitad izquierda). Unos 10-18 segmentos en total son visibles por el dorso, detrás del caparazón. Telson dorsalmente con una espina central (acompañada por otras dos menores, formando triángulo, en una parte de los ejemplares) y una espinita encima de la base de cada cercópodo. Quilla del caparazón inerte; seno posterior con 24-30 espinitas (media: 27,6), sin contar los ángulos.

Los machos son ligeramente menores y con más segmentos ápodos.

Coloración en vivo: Caparazón de color de cuero, jaspeado de verdoso en su parte anterior y con motas negras irregulares en el resto. Ojos aceitunados, oscuros. Ventralmente, la parte anterior a la boca es verdosa, con una mancha transversal parda; mandíbulas oliváceas; labio verdoso con bordes castaños y negro por delante. Abdomen castaño oscuro, con espinitas casi negras y fimbria posterior de los segmentos blanco azulada. Enditos y cercos castaños. Patas de color castaño, las anteriores manchadas de azul pálido en la parte ventral de sus segmentos proximales; las posteriores, más o menos agrisadas.

Desarrollo y alimentación. — El crecimiento es relativamente rápido, a los cuatro días de colocar los huevos desecados en agua ya nadan individuos de 3-4 mm. de largo (sin los cercos); las mudas se suceden rápidamente, sin que normalmente entorpezcan por mucho tiempo la actividad de los crustáceos. Cuando la muda es difícil, los animales yacen sobre el fondo, patas arriba, moviéndolas lentamente; en estas condiciones son molestados por otros organismos (larvas de culícidos, gasterópodos, ostrácodos) y, en los cultivos, muchos individuos perecen en este trance.

En la naturaleza el desarrollo completo de los *Triops* debe durar unos dos meses. En condiciones desfavorables puede ser más lento; a los 4 meses de vida un ejemplar criado en un acuario no alcanzaba más que 18 mm. de longitud del caparazón.

Las recolecciones en Espolla durante 1951 indican la existencia de dos generaciones. Es bien sabido que estos animales ponen también huevos de desarrollo inmediato. Posiblemente aparecieron a principios de abril de 1951 o quizá antes, a esta primera generación pertenecerían los cadáveres cogidos a primeros de mayo, que morirían al quedar en seco o disminuir el agua en la segunda quincena de abril; el violento aflujo de agua arrastraría cadáveres y supervivientes, desarrollándose luego la segunda generación, cuyos ejemplares se manifiestan en junio y julio. Entre éstos los había de talla desigual, indicando cierto retraso de unos con respecto a otros; aunque generalmente, las poblaciones de filópodos suelen estar constituidas por individuos en la misma fase de desarrollo.

Triops es comúnmente partenogenético en Centroeuropa; pero los machos no son raros hacia el Sur. Ambos sexos se encuentran en Espolla.

Se estudió el contenido digestivo en ejemplares de Espolla y en otros de la misma procedencia criados o mantenidos en acuarios. Los elementos que lo constituyen son, de mayor a menor importancia: larvas de culícidos, diversos ciclópodos, tejidos vegetales: raeduras de tallos y pequeñas semillas; en bastante menor cantidad siguen: algas filamentosas, pulgones, ostrácodos, polen y pelos vegetales, larvas de quironómidos y pocas partículas térreas. Se ha observado la captura de larvas de culicido de 6-7 mm., que realizan a menudo en la superficie. MAYNAR (1923) también ha presenciado la caza de larvas de mosquitos por *Triops* de Zaragoza.

Si no se les da alimento y se les cambia el agua, mueren a los dos o tres días. Según KROGH (1939) *Lepidurus productus*, una especie próxima, muere a los 1-2 días en las mismas condiciones, por pérdida de ion cloro, explicación que verosíblemente puede aplicarse también a *Triops*.

Se ha señalado que los *Triops*, al desarrollarse en los arrozales, perjudican los planteles (FONT DE MORA, 1923; ROSENBERG, 1946). Quizá no sólo por remover el suelo y arrancar las plantitas; ya que hemos visto no es estrictamente zoófago y puede roer tejidos vegetales con sus robustas mandíbulas.

Locomoción. — Las patas, como mecanismo impulsor, parecen regidas por un doble dispositivo nervioso: por una parte muestran un movimiento automático, muy parecido al de los diplópodos, según ondas que se trasladan de atrás hacia delante; por otro lado las patas anteriores escapan algo a este automatismo y muestran una mayor dependencia de los centros cefálicos. El movimiento de las patas es lateralmente isócrono y longitudinalmente heterócrono: en un animal vivo se perciben de 6 a 8 on-

das desiguales de longitud creciente hacia adelante; las ondas posteriores son muy cortas, desde poco más de 0,5 mm. pasan a 1,8 mm.; al existir más de una pata por segmento y dada la naturaleza foliácea de los apéndices son sin embargo, bien aparentes; la onda anterior mide unos 14-15 mm. y comprende las patas que son más eficaces en la locomoción, las "torácicas". Esta desigualdad indica que las oscilaciones de los apéndices son más rápidas y de menos amplitud detrás (180 a 230 por minuto a 24,5°C.) que delante (150-170 a la misma temperatura). Las patas posteriores muestran un ritmo muy uniforme y automático, no se interrumpe al sacar al animal del agua; el movimiento de las patas de la primera mitad puede inhibirse, acelerarse o modificarse. Estimulando la boca con una varilla se aceleran notablemente y aparecen dos ondas de movimiento donde antes no había más que una.

Seccionando la cadena nerviosa en la primera mitad de la porción pedífera —detrás de las patas 6 ó 7—, las patas posteriores continúan moviéndose incesantemente al mismo ritmo; en las anteriores se debilitan los movimientos automáticos; pero son estimulables con el consabido contacto bucal. Si además la cadena nerviosa se corta en la segunda mitad de la porción pedífera, por ejemplo, hacia las patas 15-18, la parte que queda detrás muestra los movimientos rítmicos "normales"; las patas situadas delante de la sección posterior, tras $\frac{1}{2}$ -2 minutos de detención, vuelven a moverse rítmicamente de atrás adelante, aparentemente sin coordinación con las patas posteriores a la misma sección. Este movimiento se establece aunque queden varias patas traumatizadas e inmóviles junto al segmento operado. Se deduce que una determinada porción del cuerpo, y tanto más cuanto más próxima a su extremo posterior, tiene la capacidad de generar un movimiento de las patas según ondas que se transmiten hacia delante, en notable analogía también con los diplópodos (véanse experiencias de BÉTHE y colaboradores, en v. BUDDENBROCK, 1937).

Las patas anteriores gozan de mayor variedad de movimientos, varían la rapidez de sus oscilaciones y su ángulo de ataque, siendo ellas las que regulan la velocidad del animal que, como máximo, viene a ser de unos 10 cm. por segundo, independientemente del tamaño de los individuos. La segunda pata y las siguientes pueden ser utilizadas para "andar" sobre un substrato; la segunda es, además, algo prensil, puede apretarla alrededor de una varilla y la utiliza para sujetarse o "trepar" sobre briznas. Pero tampoco las patas anteriores son capaces de invertir la dirección del impulso, de manera que el crustáceo está imposibilitado para nadar hacia atrás.

Los animales nadan en el agua con el vientre hacia arriba; esta posición está determinada por la del centro de gravedad: los cadáveres se sedimentan orientados de esta manera y si se colocan crustáceos vivos en un cristallizador con agua, situado a su vez dentro de una campana en la que pueda reducirse la presión, al disminuir ésta, los animales invierten

su posición y nadan con el dorso hacia la parte superior, verosíblemente por desprenderse burbujas de gas en su tubo digestivo. En la posición habitual, o sea, con el vientre hacia arriba, la forma oblicua y aquillada del caparazón crea una componente ascendente, a manera de los planos de un avión. Recortando convenientemente el caparazón se consigue que los crustáceos no despeguen del fondo, a pesar de seguir nadando patas arriba.

Ordinariamente, al llegar a la superficie, la película superficial se deprime un poco entre las patas anteriores, contribuyendo a facilitarles la permanencia en el infraneuston. Las partículas de carbón que se sueltan delante de la boca, son conducidas entre la doble fila de patas hasta la parte posterior del cuerpo.

Sobre el fondo se mueven con las patas hacia abajo, utilizando las primeras como ambulatorias. Así pueden ascender por las orillas, hasta llegar a asomar los ojos fuera del agua. En cuando dan la vuelta sobre sí mismos, pasan automáticamente a nadar en el agua libre.

Los giros alrededor del eje longitudinal se consiguen mediante flexiones del abdomen, hacia el dorso y a un lado; si los cercos tocan al fondo, facilitan la maniobra. Cuando nadan son muy raras las desviaciones de su trayectoria en un plano puramente horizontal. No pueden retroceder y los crustáceos se inmovilizan si se coloca una varilla delante de la base de una pata del primer par, porfiando en avanzar contra el obstáculo. Al sacarlos del agua, los movimientos del abdomen son muy violentos.

Los ojos compuestos de *Triops* orientan transversalmente al animal con respecto al origen de la luz. El crustáceo reacciona colocándose con su superficie ventral hacia la luz cuando no predomina el esterotactismo; si se cubre uno de los dos ojos compuestos con barniz negro, el animal cuando no "anda" sobre un substrato, en cuyo caso el esterotactismo se impone, gira continuamente sobre su eje longitudinal, en un sentido tal que el ojo descubierto se aleja de la luz.

La sección de los enditos 2.º y 3.º de la primera pata, los más largos, parece disminuir la aptitud del animal para volverse, cuando yace sobre el fondo; y el crustáceo ya no se coloca tan perpendicularmente a los bordes del acuario, cuando reposa en superficie, de manera que su sensibilidad táctil se reduce algo, aunque el comportamiento no aparece cambiado de manera notable.

Consideraciones generales sobre la ecología. — *Triops* es un organismo muy primitivo (en el triás se encuentran formas aparentemente idénticas a las actuales), con una serie de caracteres que pueden considerarse poco ventajosos: movimientos sencillos, incapaz de retroceder y de girar ágilmente; dimensiones grandes, que lo hacen muy aparente a los depredadores, poca capacidad para aguantar la falta temporal de ali-

mento, escasa resistencia a una ligera salinidad del medio (MATHIAS, 1937). *Triops* vive en las aguas temporales, seguramente no por requerir especiales condiciones ecológicas que sólo se dan en ellas, sino por ser el único biótomo donde está a cubierto de la competencia y de los ataques de otros organismos "superiores". Posiblemente, en la historia de la especie, han aparecido adaptaciones que facilitan esta localización ecológica.

Triops se halla a menudo en aguas fangosas. Obtiene parte de su alimento junto a la superficie del líquido. El reflejo ventral, la localización del centro de gravedad y la forma aquillada del caparazón le sirven para adoptar la posición favorable. Otro notostráceo próximo, *Lepidurus*, se puede hallar en aguas más permanentes y se entierra en el fango; a la inversa de *Triops*, se orienta presentando a la luz su cara dorsal (SEIFERT, 1930; no he podido leer directamente este trabajo; pero parece que en él se indica análogo comportamiento para *Triops*, lo cual no está de acuerdo con mis observaciones). Esta diferencia fisiológica es causa de confusiones en textos de fisiología que atribuyen indistintamente el mismo comportamiento a ambos filópodos.

SUMMARY

A bisexual population of *Triops cancriformis* subsp. *simplex* is reported from the intermitent limnocene of Espolla (Prov. Gerona, NE. Spain), and briefly characterized. Data on colour of living specimens. *Triops* appears only some years, and has one or several generations per season. Feeds chiefly on insect larvae and entomostraca, but eats too vegetable matter. Dreads after a 2-3 days long fasting.

Movement of limbs travels as rythmically waves originating from hindmost-part of body; their oscillations are larger and slower ahead. Anterior limbs may escape automatism, under appropriate stimulation, and regulate speed of animals. They are not able to swim backwards. A nervously isolated region of body may generate a proper wave of movement. These features remember the diplopoda. Ventral light reaction. Position of gravity center, form of carapace and light response make that crustaceans swim with ventral surface turned upwards.

The primitiveness of *Triops* is emphasized; their occurrence in temporary biotopes is explained as an ecological adaptation to avoid predators and concurrents.

BIBLIOGRAFIA

- VON BUDDENBROCK, W.—1937. *Grundriss der vergleichenden Physiologie*. 1. vol., 2.^a ed. Borntraeger, Berlín, 1-567.
- FONT DE MORA, R. — 1923. Un destructor de los planteles de arroz, el Apus cancriformis Schaeff. *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, 23:313-314.
- FOX, H. M.—1949. On Apus: its rediscovery in Britain, nomenclature and habits. *Proc. Zool. Soc London*, 119: 693-702.
- KROGH, A.—1939. *Osmotic regulation in aquatic animals*. Cambridge Univ. Press, 1-242.

- MARGALEF, R.—1948. Miscelánea de zoología dulciacuicola, II. *Publ. Inst. Biol. Apl.*, 5:69-76.
- MATHIAS, P.—1937. Biologie des Crustacés Phyllopo des, *Actualités Scientifiques et Industrielles*, n.º 447, 1-107. Hermann et Cie., Paris.
- MAYNAR, J.—1923. Contribución al estudio de la acción larvívica de las caráceas. *Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 23:389-392.
- ROSENBERG, L. E.—1946. Fairy shrimp in California rice fields. *Science*, 104: 111-112.
- *SEIFERT, R.—1930. Sinnesphysiologische Untersuchungen am Kiemenfuss, *Triops cancriformis*. *Z. vergl. Physiol.*, 11:386-436. (Ref. en FRAENKEL, G. & GUNN, D. L.—1940. *The orientation of Animals*. Oxford, Univ. Pres., 1-352.)

(El trabajo señalado con un asterisco no ha podido ser consultado directamente.)