COMENTARIOS SOBRE LA SISTEMÁTICA, FILOGENIA Y CREACIÓN DEL PHYLUM CILIOPHORA DOFLEIN, 1901

MARCELA MADRAZO-GARIBAY y EUCARIO LÓPEZ-OCHOTERENA Laboratorio de Protozoología. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Publicado originalmente en: Rev. Lat-amer. Microbiol., 27: 35-43, 1985.

"Los Cilophora, con 7,200 especies conocidas ahora en el escenario y con quizá varias veces ese número esperando entre bastidores, constituye un conjunto altamente diferenciado de formas. las cuales а pesar de SH considerable diversidad interna, pueden representar bien, uno los grupos homogéneos dentro del reino Protista, El taxón claramente merece el rango de phylum independiente, lo cual ha sido formalmente acordado" Corliss (1979)

RESUMEN

Se analiza el lapso comprendido entre el descubrimiento de los protozoarios ciliados por Leeuwenhoek en 1976 y la publicación de la clasificación revisada de los protozoarios de Levine et al. en 1980. Se hace referencia a las aportaciones principales de los autores de los siglos XVII y XVIII así como a las contribuciones con enfoque sistemático aparecidas durante el Siglo XIX haciendo hincapié en los trabajos de Stein y de Bütschli. Se comentan los cuatro periodos históricos de la clasificación de los ciliados: eras Bütschliana, Kahliana, Faureana y Corlissiana. Se hace mención a las contribuciones aparecidas en este siglo, debidas principalmente A Kahl, Fauré-Fremiet Corliss, De Puytorac y Jankowski. Los aspectos filogenéticos son analizados a partir de las proposiciones hechas por Bütschli y por Kent en 1880, hasta las publicaciones de las escuelas francesa y americana. Se presenta el esquema taxonómico del phylum Ciliophora aparecido en 1980, así como la diagnosis del grupo. Por su destacada labor científica en el campo de la Protozoología, se hace una mención especial del Dr. John O. Corliss de la Universidad de Maryland, EUA.

ASPECTOS SITEMÁTICOS

El conocimiento científico de los protozoarios ciliados, se inició con las observaciones microscópicas hechas por Anthony Van Leeuwenhoek²⁰. El 9 de octubre de 1676 está fechada su décima octava carta enviada a la Royal Society de Londres y en la cual hace referencia a 9 tipos diferentes de líquidos analizados, a más de 19 muestras utilizadas, con más de 177 observaciones consignadas durante un año de labor (López-Ochoterena³⁹).

En esa comunicación, hace referencia cuando menos a ocho "animalculos" ahora considerados como protozoarios ciliados, a uno de los cuales describe minuciosamente y al que Dobell²⁰ consideró como un individuo del género *Vorticella*. Beltrán², considera a la carta no. 6 de Leeuwenhoek, de fecha 7 de septiembre de 1674, como el "Acta de Nacimiento" de los protozoarios.

La historia del grupo durante el Siglo XVII es escasa y fragmentaria, destacando algunos hechos considerados por Corliss¹⁸; así Buonani en 1691 fue el primero en hacer un esquema de un ciliado de Vida libre, probablemente *Colpidium* y King en 1693 dibujó entre otras formas a *Euplotes*.

A lo anterior hay que agregar lo hecho por el "Padre de la Protozoología" durante los últimos años de esa centuria, basado en su insaciable curiosidad por lo "infinitamente pequeño". Leeuwenhoek²⁰ dibujó algunos de los protozoarios que vio, como *Nyctotheroides* en 1683; pero nunca le dio nombre a ninguna de las especies que observó, pertenecientes a géneros conocidos actualmente como *Carchesium, Coleps, Stylonichia, Paramecium, Tetrahymena*; también describió la contracción del péndulo de *Vorticella* y observó la conjugación en los ciliados.

En el Siglo XVIII los hechos registrados en el campo de la protozoología van en aumento. Joblot en 1718 es autor del primer esquema reconocible de *Paramecium*, aparecido en lo que podría considerarse como el primer tratado de Protozoología (Beltrán², Wichterman⁴⁹).

Hill en su obra "Historia de los animales" aparecida en 1752 acuñó nombres genéricos como *Paramecium, Cyclidium* y *Enchelys*, los cuales sin embargo, legalmente no se atribuyen a ese autor, debido al "año cero" -1758-en la nomenclatura zoológica, Este investigador desarrolló técnicas de fijación y tinción para el material con el que trabajó y se le considera como el primer taxónomo nomenclatural de los organismos unicelulares (Corliss 17),

Müller, el gran zoólogo danés, fue el autor en 1773, 1776 y 1786 de las primeras monografías taxonómicas sobre los protozoarios, escritas en latín y con excelentes ilustraciones. Su publicación póstuma "Animalcula infusoria" de 1786, se considera aun como un tratado invaluable sobre el tema. Se trata según Beltran², de un libro de 367 páginas con 860 figuras y en el que describe 378 especies (la mayoría de protozoarios) aunque considera algunos otros animales microscópicos como nemátodos y rotíferos, además de bacterias y diatomeas.

Müller consideraba a los protozoarios como organismos sencillos, pero en su obra ya toma en consideración para clasificarlos, la presencia o ausencia de organoides locomotores; característica general aun en uso actualmente, a nivel de taxa mayor. Este autor consideró dentro de su obra "Infusorium Diviso Methodican, dos grandes grupos: I. Organis externis nullis con 10 géneros y II. Organis externis con 7 géneros.

Linneaus³⁷ en su obra, desechó casi completamente a los protozoarios. En la 10^a edición de "Systema naturae" (1758), sólo aparece considerado *Volvox*, el cual es acompañado a nivel genérico en la 12a. edición (1767) por *Chaos, Furia y Vorticella*.

Otros datos protozoológicos importantes de esa época de acuerdo con Corliss¹⁸, corresponden a las observaciones de Trembley en 1744 acerca de la división de *Stentor* y de otros ciliados y al estudio de Ellis en 1769 sobre la extrusión de los tricocistos en *Paramecium*. A Wrisberg⁵⁰ en 1765, se debe el término "Infusoria", usado largamente para referirse fundamentalmente a los protozoarios ciliados. La descripción de Baker en 1753, sobre el "cisne ciliado" *Lacrymaria* y el trabajo de Guanzati en 1796 sobre la descripción del primer quiste de un protozoario (del ciliado *Amphileptus*) deban también mencionarse.

El siglo XIX deja claramente establecida a la Protozoología como una especialidad de la zoología, a través de las contribuciones -muchas iconográficas- de múltiples autores interesados ya profesionalmente en ese grupo zoológico.

Grupo considerado por von Seibold en 1845 como constituido por organismos unicelulares y llamado por Goldfuss a partir de 1818 con el nombre de Protozoa.

Durante la primera mitad del Siglo XIX destacan las magníficas contribuciones de Ehrenberg²³ en 1838 y de Dujardin²² en 1841.

En el primer caso, la obra trata principalmente protozoarios ciliados con la descripción de 350 especies nuevas. Libro escrito en latín, alemán y francés, e ilustrado con grandes láminas de 19 x 13 pulgadas, el autor incluyó su "Teoría poligástrica" y consideró a los protozoarios como organismos completos "volkommene organismenn. Por otra parte, en su clasificación tome en cuenta no sólo a los organoides de la locomoción, sino también estructuras características como la abertura oral, las cavidades gástricas (vacuolas digestivas) y la posición de los poros de excresión. Tomó en cuenta 22 familias, de las cuales doce comprenden protozoarios ciliados.

Considerado también como un notable microgeólogo y micropaleontólogo, Ehrenberg hizo aportaciones al conocimiento de la fauna mexicana en dos de sus obras (López-Ochoterena y Madrazo-Garibay⁴⁰).

Contemporáneo del autor alemán, Dujardin²² contribuyó considerablemente al avance del conocimiento protozoológico con su tratado de 1841, en el que incluyó aspectos de fisiología, morfología y taxonomía. Su obra estaba orientada fundamentalmente a sarcodarios y con un punto de vista totalmente opuesto al de su colega en cuanto a la organización del cuerpo de los protozoarios (fue el primer investigador en utilizar el término "sarcoda", asimismo, acuñó el nombre "rhizopoda"); sin embargo, describió numerosas especies de ciliados consideradas como nuevas para la ciencia y agrupadas en el Orden IV. "Ciliate Infusoria", el cual comprendía diez familias y 50 géneros de protozoarios ciliados.

En contraste, la obra de dos ilustres zoólogos franceses de principios del Siglo XIX, con méritos indiscutibles en otros campos, no dejó huella en el área de la Protozoología. Se trata de los trabajos de Lamarck y de Cuvier, quienes a pesar de que en su clasificación del reino animal consideraron los grupos Infusoria y Radiata respectivamente, no dieron importancia a los organismos microscópicos y por lo tanto no contribuyeron a la historia taxonómica y nomenclatural del grupo.

En 1826, De St. Vincent²³ publicó su "Clasificación rectilínea de microscópicos", basada en el trabajo de O. F. Müller y constituida por 5 órdenes, 17 familias y 82 géneros. Hasta nuestra época sólo se han conservado seis taxa.

Perty⁴² en 1852 divide a la Clase Infusoria en dos secciones, la sección II. Ciliata (nombre en uso -como clase - hasta la clasificación del phylum Protozoa de Honigberg *et al.*³⁰) comprendía 19 familias, con 64 géneros, de los cuales se conservan aun siete.

Aportaciones generales importantes forman parte de las obras de Claparède y Lachmann en 1858, de Fromentel en 1874 y de Kent en 1880 (Corliss¹⁷).

Por separado, debido a su importancia, deben de considerarse las aportaciones de Stein en 1854, 1859, 1867 y las de Bütschli aparecidas en 1876 y 1887-1889.

Corliss¹² considera justo llamar a Stein "El padre del esquema de la clasificación de los ciliados", aun en boga hasta la década de los años cincuenta. Sus ideas sobre la sistemática de los ciliados, estaban basadas en la diversificación estructural y la distribución topográfica de los organoides ciliares externos, reconociendo sólo cuatro grupos mayores de ciliados: Holotricha, Hetrotricha, Hypotricha y Peritricha.

Bütschli, considerado como el "Arquitecto de la Protozoología" por Dobell²¹ hace que el reconocimiento a su labor sea grande, si se considera el establecimiento de un esquema de clasificación unificado para todos los grupos mayores de protozoarios, el cual tuvo pocas modificaciones durante 75 años.

Corliss¹² en 1961, publicó una lista en orden alfabético con más de 60 autores, que durante el siglo XIX hicieron aportaciones importantes al conocimiento de los protozoarios ciliados.

PRIMER PERIODO: 1880-1930 (ERA DEL DESCUBRIMIENTO O BÜTSCHLIANA)

Se distingue por la sencillez del esquema de clasificación, debido principalmente a O. Bütschli y aparecido entre 1887 y 1889. Solamente se conocían alrededor de 500 especies, las cuales se clasificaban tomando en consideración la localización y composición de su ciliatura. Este esquema tuvo larga vigencia, considerando la autoridad del autor que lo propuso.

Otro investigador destacado, quien publicó importantes trabajos previos, fue Stein, autor ya previamente mencionado.

En el año de 1901, Doflein propuso el nombre de Ciliophora con el rango de subphylum para el grupo de los protozoarios ciliados.

SEGUNDO PERIODO: 1930-1950 (ERA DE LA EXPLOSIÓN O KAHLIANA)

Abundaron las descripciones de nuevas especies, llegando a 3,000 las especies conocidas. Kahl (1930-1935) publicó una monografía de 886 páginas en la que trató todas las especies consideradas hasta entonces. Recientemente Patterson⁴¹ editó la traducción al inglés de las claves propuestas por Kahl.

En este periodo destacaron, entre otros investigadores, los siguientes: Chaton, Dogiel, Fauré-Fremiet, Von Gelei, Kofoid, Lepsi, Lwoff, Metcalf, Penard y Reichanow, quienes propusieron nuevos taxa, considerando además, aspectos ecológicos y en el caso de especies parásitas, sus hospederos.

Durante esa época se inició el desarrollo de diversos métodos de impregnación argéntica; por Klein en 1926, Chatton y Lwoff en 1930, Von Gelei en 1932. Previamente en 1916, Fernández Galiano, había sido el primer autor en utilizar un método de impregnación argéntica basado en el método histológico de Río-Hortega (Fernández-Galiano²⁷).

TERCER PERIODO: 1950-1970 (ERA DE LA INFRACILIATURA O FAUREANA)

Destaca la obra de Fauré-Fremiet²⁴, quien concibió un esquema heurístico de clasificación basado en la comparación de estructuras infraciliares tanto somáticas como bucales, con implicaciones filogenéticas y evolutivas.

Su obra -enciclopédica- abarca contribuciones a partir del año de 1904, con más de 100 publicaciones sobre el grupo de los protozoarios ciliados. En el año de 1971, se le rindió un justo homenaje por su labor en el campo de la protozoología, al publicar una nota en su memoria (López-Ochoterena).

Por otra parte, los aspectos relacionados con la morfogénesis jugaron también un papel importante en el reordenamiento de los diversos grupos de ciliados, que para el año de 1960 representaban alrededor de 6,000 especies conocidas.

Las técnicas de impregnación argéntica difundidas por $Corliss^7$ y $Klein^{35}$, así como el uso del microscopio electrónico, se consideraron muy importantes.

Corliss^{8,9,10} publicó respectivamente en los años de 1956, 1957 y 1959, diferentes tópicos sobre la evolución y sistemática de los ciliados, sobre la historia nomenclatural de los diferentes taxa del subphylum Ciliophora y una clave ilustrada de los grandes grupos ciliados.

CUARTO PERIODO: 1970- (ERA DE LA ULTRAESTRUCTURA O CORLISSIANA)

Originalmente Corliss¹⁴ propuso el término de Era Postfaureana a este periodo, en este artículo se propone el llamarle era Corlissiana, en honor del autor antes citado.

El estudio y conocimiento de la ultraestructura tiene su impacto en la sistemática y filogenia de los protozoarios ciliados. El número de especies conocidas llega a 7,000.

Destacan en el estudio de los ciliados numerosos investigadores, resaltando Jankowky ^{32,33} quien publicó un

esquema de clasificación enteramente nuevo y que en cierta medida tuvo influencia en las proposiciones de Corliss.

Small⁴⁷, ha contribuido con sus estudios de microscopía electrónica tanto de transmisión, como de barrido, a la resolución de problemas taxonómicos a partir de puntos de vista implicados con fenómenos morfogenéticos comparativos, relacionados con el complejo citostoma-citofaringe proponiendo una división subfilética del phylum Ciliophora en dos subphyla: Rhabdophora y Cyrtophora.

La escuela francesa de Clermont-Ferrand, encabezada por De Puytorac, propuso en 1974 un esquema taxonómico para el phylum Ciliophora fundado esencialmente para todos los grupos en la morfogénesis y la estructura bucal (De Puytorac *et al.* ⁴³).

Casi simultáneamente apareció la proposición independiente de Corliss, la cual modificó posteriormente en 1975 y 1977 (Corliss^{15, 16}).

Los esquemas de clasificación (el francés y el americano) coinciden en lo general, ya que dividen al phylum en tres clases, además de estar de acuerdo en la mayor parte de los niveles ordinales,

También existen ciertas diferencias, ya que en el de De Puytorac *et al.*⁴³, se considera el nivel de superorden y no coinciden exactamente en los niveles de suborden. Tomando en cuenta la diferencia en fechas (1974 y 1977), el segundo esquema Corlissiano tiene una mayor cantidad de datos recientes, lo que lo hace ser más detallado sistemática y filogenéticamente; además, en una última versión en 1979 (Corliss¹⁹) está incluido el taxón familia y los géneros representativos, así como el número aproximado de las especies correspondientes a cada uno. En esa obra, el autor presenta en nueve tablas los diversos esquemas de clasificación mencionados en esta nota.

Corliss¹⁴ en 1974, argumentó que el grupo de los protozoarios ciliados por su propio derecho puede constituir un phylum separado y designarse como phylum Ciliophora. Considera que solamente otro protozoólogo Raabe⁴⁶ en 1964 lo precedio en el uso del taxón phylum para referirse al grupo de los protozoarios ciliados (Ciliophora).

Es en realidad Copeland⁶, el primer autor en dar en 1956 un trato formal de phylum al taxón denominado Ciliophora, además de citar la sinonimia del grupo, compuesta por diez nombres.

Recientemente Levine *et al.*³⁶ (miembros del Comité sobre sistemática y evolución de la Sociedad de Protozoólogos), publicaron una nueva revisión de la clasificación de los protozoarios en la que aceptan y proponen la creación de siete phyla: Sarcomastigophora, Labyrinthomorpha, Apicomplexa, Microspora, Ascetospora, Myxospora y Ciliophora.

La parte correspondiente al phylum Ciliophora es presentada como un "acuerdo" entre el esquema de De Puytorac *et al.*⁴³ (1974) y el de Corliss¹⁶ (1977), haciendo notar que la nueva clasificación trata de establecer un "compromiso" aceptable para todos.

Del esquema de De Puytorac *et al.* ⁴³ se toma básicamente el nivel de superorden, en cambio a nivel de orden y suborden es considerado lo propuesto por Corliss ^{16, 19}, así como también el deletreo de los nombres taxonómicos y los datos sobre los autores y fechas de los diversos taxa considerados.

Los responsables del arreglo del phylum Ciliophora fueron Corliss, Grain Deroux, Lom y Lynn.

El esquema taxonómico de Honigberg *et al.*¹⁴ aparecido en 1964, es considerado como un paso necesario en el desarrollo de la nueva clasificación propuesta por Levine *et al.*³⁶, sin embargo, ese esquema es juzgado actualmente como obsoleto.

Esquema de clasificación para el phylum Ciliophora, propuesto en 1980 por Levine et al. ³⁶

KINETOFRAGMINOPHOREA

Gymnostomatia

Prostomatida

Archistomatina

Prostomatina

Prorodontina

Haptorina

Vestibuliferia

Trichostomatida

Trichostomatina

Blepharocorythina

Entodimiomorphida

Colpodida

Hypostomatia

*Nassulidea

Synhymeniida

Nassulida

Nassulina

Microthoracina

*Phyllopharyngidea

Cyrtophorida

Chlamydodontina

Dysteriina

Hypocomatina

Chonotrichida

Exogemmina

Cryptogemmina

*Rhynchodea

Rhynchodida

Ápostomatina

Astomatophorina

Pilisuctorina

Suctoria

Suctorida

Exogenina

Endogenina

Evaginogenina

OLIGOHYMENOPHOREA

Hymenostomatia

Hymenostomatida

Tetrahymenina

Ophryoglenina

Peniculina

Scuticociliatida

Philasterina

Pleuronematina

Thigmotrichina

Astomatida

Peritrichia

Peritrichida

Sessilina

Mobilina

POLYHYMENOPHOREA

Spirotrichia
Heterotrichida
Heterotrichina
Clevelandelina
Armophorina
Coliphorina
Plagiotomina
Licnophorina
Odontosmatida
Oligotrichida
Oligotrichina
Tintinnina
Hypotrichida
Stichotrichina
Sporadotrichina

*Nivel taxonómico correspondiente a Superorden

El phylum Ciliophora Doflein, formado por 3 clases, 7 subclases, 4 superórdenes, 22 órdenes y 37 subórdenes, tiene la siguiente diagnosis de acuerdo con la publicación de Levine *et al.* ³⁶

"Con cilios simples u organoides ciliares compuestos, cuando menos en un estado de su ciclo de vida; con infraciliatura aun cuando no existan cilios; dos tipos de núcleos, con raras excepciones; fisión binaria transversal, básicamente homotetogénica y generalmente percinética, pero también ocurre gemación y fisión múltiple; la sexualidad está relacionada con la conjugación, autogamia y citogamia: nutrición heterótrofa, vacuola contráctil generalmente presente; la mayoría de las especies de vida libre, pero muchas comensales, algunas verdaderamente parásitas y otras como sinforontes sobre gran variedad de hospederos".

El conocimiento de la estructura fina de los ciliados, gracias a los estudios de su estructura, no solamente ha confirmado los primeros hallazgos morfológicos, sino que también ha aportado nuevos datos.

Son numerosos los trabajos que han aparecido recientemente sobre el tema, por lo que no es posible citar en este artículo todo lo que se ha publicado. Por considerarlas significativas, se hace mención aquí a dos contribuciones

En España, Fernández-Galiano²⁸ publicó sus comentarios sobre el esquema de clasificación de los protozoarios de Levine *et al.*³⁶, haciendo un análisis cuidadoso de la parte correspondiente al "Filo de los ciliados", así como a su propia proposición de crear el orden Bursariomorphida.

En el año de 1981, dos autores americanos Small y Lynn⁴⁸ hicieron una nueva proposición taxonómica a la que llaman "macrosistema" para el phylum Ciliophora, basada principalmente sobre el concepto de la conservación de las estructuras fibrilares corticales; describiendo tres subphyla: Postciliodesmatophora, Rabdophora y Cyrtophora.

El trabajo anterior viene a confirmar una situación que demanda una revisión taxonómica adicional en el siempre cambiante mundo de la sistemática de los protozoarios ciliados.

ASPECTOS FILOGENÉTICOS

La evolución y la filogenia de los protozoarios, han sido aspectos poco estudiados. Lo anterior se debe de acuerdo con Corliss¹⁴ a su tamaño microscópico, unicelularidad, ausencia frecuente de sexualidad, a su ubicuidad, a la carencia de material fósil, a las pocas características morfológicas consideradas para describir a las especies y a las desigualdades en el conocimiento de esos organismos.

Kerkut³⁴ menciona que las relaciones entre los diversos grupos de protozoarios son inciertas y considera que los grupos más cercanos son los flagelados y los rizópodos y que dentro de los ciliados hay formas posiblemente relacionadas con los flagelados.

Previamente en 1940, Hyman³¹ sugirió que el grupo de los protozoarios es polifilético, hecho que apoya Baker¹ al afirmar que por su diversidad los protozoarios no pueden ser un grupo monofilético; la autora citada dice que los ciliados difieren de otros protozoarios en la posesión de cilios, en el dimorfismo nuclear y en los fenómenos sexuales y que su relación permanece problemática.

Kerkut³⁴ concluye que el nombre "Protozoa" indica un grado o status más que un grupo taxonómico natural, además de que la información disponible no es suficiente para considerar de manera definitiva el que los protozoarios sean los organismos más primitivos.

De acuerdo con lo anterior, Corliss¹¹ considera que el tomar a los "Protozoa" como un phylum homogéneo de organismos animales, es más una conveniencia práctica, que una reflexión de las relaciones probables que en la naturaleza tienen estos organismos. Asimismo, considera que solamente han sido hechos dos intentos serios sobre la expresión gráfica de un árbol genealógico que abarque a todos los grupos de protozoarios. Estos esquemas se deben a Bütschli en 1880 y a Kent en el mismo año.

Así Bütschli, consideró a los ciliados con el término de "Infusoria" relacionándolos directamente con los Mastigophora, grupo al que consideró como el más primitivo. Kent dio a los Amoebina la posición basal, incluyendo a los "Ciliate" junto con algunos Flagellata y de los Cilio-flagellata dentro del grupo artificial de los Eustomata.

En 1960, Corliss¹¹ propone una nueva concepción sobre la filogenia de los protozoarios, considerando en su esquema que los fitoflagelados primitivos fueron los primeros protozoarios, siendo estos los ancestros directos de las dos grandes líneas de flagelados conocidas actualmente, los fitomastigóforos y los zoomastigóforos. Tempranamente en la línea de los zooflagelados, se separaron los protozoarios amiboideos; también relativamente pronto, aparecieron los grupos de esporozoarios; en cambio los ciliados se originaron de esa misma línea, pero a un nivel de evolución más alto.

La línea de los fitomastigóforos dio origen a algunos grupos de algas, las que fueron ancestros de las plantas superiores. Los metazoarios pudieron haberse originado de un fitoflagelado colonial o de un ciliado primitivo.

Más tarde en 1968, Corliss¹³ dio a conocer sus puntos de vista sobre el valor de la ontogenia en la reconstrucción de la filogenia de los protozoarios; considerando en principio, que estos tienen ontogenia y que los ciliados en particular por poseer infraciliatura, son útiles para efectuar estudios comparativos de los fenómenos que ocurren durante su ciclo de vida.

Debido a la acumulación de datos, resultantes de la aplicación de nuevas técnicas y métodos de estudio, tanto a nivel microscópico, como a nivel molecular, se ha renovado el interés en conocer el origen y la subsecuente evolución de los protistas eucarióticos (protozoarios).

Fauré-Fremiet²⁵ hace una relación de las técnicas que han constituido a la interpretación de la morfología comparada y de la evolución de los ciliados; analiza los dalos disponibles sobre varios grupos y concluye que es necesaria una revisión completa de la sistemática de todo el phylum, desde el punto de vista de su probable evolución.

Al respecto considera que ésta tuvo lugar en un "circuito cerrado", caracterizándose por una diversificación extrema, mediante variaciones, diferenciaciones, extensiones o regresiones de todo o parte del aparato ciliar y secundariamente debido a notables diferenciaciones citoplásmicas de estos organismos.

Previamente, el mismo autor (Fauré-Fremiet) propuso un esquema de clasificación basado en las intercorrelaciones, presumiblemente filogenéticas, entre las clases y los órdenes de ciliados.

Este esquema tuvo gran trascendencia sobre la investigación sistemática y filogenética de los ciliados, tanto en la escuela francesa encabezada por De Puytorac, como en la americana representada por Corliss⁶.

Este autor, Corliss⁸ publicó en 1956, un esquema de clasificación del subphylum Ciliophora, proponiendo además un árbol filogenético con órdenes y subórdenes, aclarando que dicho trabajo estaba basado esencialmente en el de Fauré-Fremiet aparecido en 1950.

Las ideas expuestas en el artículo antes citado, fueron modificadas por el mismo autor (Corliss¹²) quien además ilustra su nueva proposición de un "árbol filogenético", con esquemas de los organismos representativos de cada nivel taxonómico considerado.

En el año de 1964, Canella dio a conocer una revisión monográfica sobre la filogenia y sistemática de los ciliados -basándose en las estructuras bucales y en la infraciliatura- en la que critica las ideas filogenéticas previamente postuladas por Furgason en 1940, Fauré-Fremiet en 1950 y por Corliss en 1956 y 1960. Canella cuestiona la homología de algunas estructuras como por ejemplo la zona adoral de membranelas (AZM) de *Tetrahymena* y las de los ciliados espirotríquidos; niega la utilidad del concepto del aparato bucal tetrahiménico; ataca la presunción de que ciertos grupos son necesariamente ancestrales a otros; desacredita a la polifilia; piensa que ciertos hechos son a menudo forzados para ajustar hipótesis; sugiere que los factores ecológicos son poco estudiados; considera que la literatura sobre los ciliados está creciendo de una manera confusa y contradictoria; reprueba a los autores por su falta de objetividad y aconseja una pausa en la especulación filogenética.

Corliss¹³ piensa que las ideas de Canella no deben ser desatendidas por ningún autor interesado en la filogenia de los ciliados y que la discusión que pueda provocar su pensamiento es de verdadero valor, ya que sus puntos de vista están bien planteados y deben de considerarse como legítimos y justificados. Posteriormente Canella⁵ publica sus comentarios sobre algunas de las discusiones provocadas por sus trabajos anteriores.

Corliss¹⁴ propone una nueva versión de un dendrograma de los grupos mayores que él reconoce en el phylum Ciliophora. Menciona que todas las líneas de afinidad sugeridas, son elucubraciones y que el llamado "árbol filogenético" representa un punto de vista simplificado. Hace hincapié en los cuatro grupos principales como son los gimnostomátidos y vestibulíferos; los hipostomátidos y suctóridos; los himenostomátidos y peritríquidos y los espirotríquidos.

Jankowsky³² y De Puytorac y Grain⁴⁴ revisaron la literatura previa sobre la organización de las cinetias orales especializadas y diferenciadas que se encuentran próximas al citostoma o periorales. Dichas características han sido interpretadas como de gran valor para tratar de resolver problemas filogenéticos. Previamente a estas contribuciones, Fernandez-Galiano²⁶ dio a conocer sus puntos de vista acerca de la filogenia de los protozoarios, incluyendo el grupo de los ciliados.

De Puytorac *et al.*⁴⁵ trataron diversos aspectos sobre la filogenia de los ciliados, haciendo hincapié en la importancia del conocimiento de la topografía de la infraciliatura peribucal, paraoral y adoral, para deducir las posibles relaciones de parentesco en el grupo.

La proposición más reciente de Corliss¹⁹ acerca de la interpretación de las posibles relaciones filogenéticas entre los diversos grupos de protozoarios ciliados, considera las tres clases taxonómicas: Kinetofragminophora, Oligohymenophora y Polihymenophora. El autor introduce el término "eociliados" y hace especial referencia a cada uno de los grupos aceptados en la sistemática del phylum, representado con tres diagramas y un "árbol filogenético" ilustrado, sus ideas son altamente especulativas.

La interpretación de la filogenia y evolución de los ciliados, son actualmente ideas cambiantes, que se reflejan en los diversos esquemas sistemáticas propuesto por los diferentes autores especialistas en el grupo.

DEDICATORIA

Para terminar esta nota queremos hacer una mención especial a la obra citológica del Doctor John O. Corliss de la Universidad de Maryland, EUA, quien con su gran capacidad de análisis y en consecuencia de síntesis, ha contribuido enormemente en la segunda mitad de este siglo, al conocimiento del grupo de los protozoarios ciliados

A partir del año de 1952, nuestro distinguido colega, ha publicado más de sesenta artículos -todos de gran trascendencia- sobre muy diversos aspectos de la sistemática, evolución y filogenia de los ciliados; además de un extraordinario libro, con dos ediciones en 1961 y 1979 respectivamente; en la segunda de las cuales incluye más de 3,000 citas bibliográficas sobre el grupo de nuestro interés, así como un capítulo con 701 términos y conceptos, útiles en el conocimiento de la biología de los ciliados, lo que constituye un verdadero diccionario ciliatológico.

Por lo anterior consideramos importante dejar constancia del reconocimiento que nos merece su labor en el campo de la protozoología actual.

ABSTRACT

In this paper is analyzed the lapse between the discovery of the ciliated protozoa by Leeuwenhoek in 1676 and the publication of the newly revised classification of the protozoa by Levine *et al.* in 1980. Also are mentioned the different contributions appeared during the XVII, XVIII and XIX centuries, making a special reference to the works of Stein and Bütschli. The four historic periods of the classification of the ciliates Bütschlian, Kahlian, Faurean and Corlissian eras are commented. Are cited the important contributions of Kahl, Fauré-Fremiet, Corliss, De Puytorac, and Jankowsky. The phylogenetics aspects are analyzed from Bütschli and Kent in 1880, to those proposed by the french and american schools. The taxonomic scheme of the phylum Ciliophora appeared in 1980, and the diagnosis of the group is commented. A special mention of Dr. John O. Corliss of Maryland University, USA is done, by his outstanding labor in the ciliatological investigation.

REFERENCIAS

- 1.BAKER, J.R., 1948. The status of the Protozoa. *Nature*, 161: 548-551.
- 2.BELTRÁN, E., I 974. Notas de historia protozoológica. III. Leeuwenhoek y el tricentenario del descubrimiento de los protozoarios. *An. Soc. Mex. Hist. Cienc. Tec.*, 4: 225-258.
- 3.BORY de ST. VINVENT, J.B., 1826. Essai d'une Classification des Animaux Microscopiques. Paris.
- 4.CANELLA, M., 1964. Structure buccali, infraciliatura, filogenesi e sistematica dei ciliofori: fatti, ipotesi, speculazioni. *Ann. Univ. Ferrara* (*N.S., Sect. III*), 6: 119-188.
- 5.CANELLA, M., 1977. Commentaires sur quelques analyses pro et contra personalia I. Editografica Restignano (Bologna). 1-28.
- 6.COPELAND, H.F., 1956. The classification of lower organisms. Pacific books. Palo Alto, Calif. 302 p.
- 7.CORLISS, J.O., 1953. Silver impregnation of ciliated protozoa by the Chatton-Lwoff technic. *Stain Tech*, 28: 97-100.
- 8.CORLISS, J.O., 1956. On the evolution and systematics of ciliated protozoa. Syst. Zool., 5: 68-91, 121-140.
- 9.CORLISS, J.O., 1957. Nomenclatural history of the higher taxa in the subphylum Ciliophora. *Arch. protistenk*, 102: 113-146.
- 10.CORLISS, J.O., 1959. An illustrated key to the higher groups of the ciliated protozoa with definition of terms. *J. Protozool.*, 6: 265-281.
- 11.CORLISS, J.O., 1960. Comments on the systematics and phylogeny of the protozoa. Syst. Zool., 8:169-190.
- 12.CORLISS, J.O., 1961. The ciliated protozoa. Characterization, Classification and guide to the literature. Pergamon Press, Oxford. 310 p.
- 13.CORLISS, J.O., 1968. the value of ontogenic data in reconstructing protozoa phylogenies. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 87:1-20.

- 14.CORLISS, J.O., 1974. The changing world of ciliate systematics: historical analysis of past efforts and newly proposed phylogenetic scheme of classification for the protistan phylum Ciliophora. *Syst. Zool.*, 23: 91-138.
- 15.CORLISS, J.O., 1975. Taxonomic characterization of the supra familial groups in a revision of recently proposed schemes of classification for the phylum Ciliophora. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 94: 224-267.
- 16.CORLISS, J.O., 1977. Annotated assignment of families and genera to the orders and classes currently comprising the corlissian scheme of higher classification for the phylum Ciliophora. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 96: 104-140.
- 17.CORLISS, J.O., 1978. a salute to fifty-four great microscopists of the past. A pictorial footnote to the history of Protozoology. Part I. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 97: 419-458.
- 18.CORLISS, J.O., 1979a. A salute to fifty-four great microscopists of the past. A pictorial footnote to the history of Protozoology. Part II. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 98: 26-58.
- 19.CORLISS, J.O., 1979b. The ciliated protozoa. Characterization, Classification and guide to the literature. Second ed. Press. Oxford. 455p.
- 20.DOBELL, C., 1932. Anthony van Leeuwenhoek and his "Little animals". John Bate, Sons & Danielson Ltd. London. 435 p.
- 21.DOBELL, C., 1951. In Memoriam. Otto Bütschli (1848-1920) "Architect of Protozoology". Isis, 42: 20-22.
- 22.DUJARDIN, F., 1814. Histoire Naturelle des Zoophytes. Infusoires. Paris. 678 p.
- 23.EHRENBERG, C.G., 1838. Die Infusionsthierchan als Volkommene organismen. Leipsig. 612 p. (Microcard Edition, 1961).
- 24.FAURÉ-FREMIET, E., 1950. Morphologie comparée et systematique des cilies. Bull. Soc. Zool. Fr., 35:109-122.
- 25.FAURÉ-FREMIET, E., 1953. Morphology of Protozoa. Ann. Rev. Microbiol., 7:1-18.
- 26.FERNÁNDEZ-GALIANO, D., 1971. filogenia de los protozoos. Actas I. Simp. Int. Zoofilog. (Salamanca, Octubre, 1969): 119-130.
- 27.FERNÁNDEZ-GALIANO, D., 1979. El primer método de impregnación argéntica aplicado al estudio de protozoos ciliados. *An. Soc. Mex. Hist. Cienc. Tec.*, 5: 75-84.
- 28.FERNÁNDEZ-GALIANO, D., 1980. Comentarios sobre una reciente clasificación de los protozoos. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, 78: 245-262.
- 29.FURGASON, W.H., 1940. The significant cytostomal pattern of the "Glaucomma-Colpidium group", and a proposed new genus and species, Tetrahymena geleii. Arch. Protistenk., 94: 224-266.
- 30.HONIGBERG, B.M., W. BALAMUTH, E.C. BOVEE, J.O. CORLISS, M. GOJDICS, R.P. HALL, R.R. RUDO, N.D. LEVINE, A.R. LOEBLICH Jr. J. WEISER, D.H. WENRICH, 1964. A revised classification of the phylum Protozoa. *J. Protozool*, 11: 7-20.
- 31.HYMAN, L.H., 1940. The invertebrates: Protozoa trough Ctenophora. Vol. I. McGraw-Hill. New york. 726 p.
- 32.JANKOWSKY, A.W., 1972. Recapitulation of phylogenesis in ciliate ontogeny. *In*: Vorontsov, N.N., Ed., Problems of Evolution, Vol.2. Akad. Nauk. SSSR. Nauka, Novosibirsk, 95-123 (En ruso con sumario en inglés).
- 33.JANKOWSKY, A.W., 1973. Taxonomic revision of subphylum Ciliophora Doflein. 1901. *Zool. Zh*, 52: 165-175 (En ruso con sumario en inglés).
- 34.KERKUT, G.A., 1960. Implications of Evolution. Pergamon Press. Oxford. 146 p.
- 35.KLEIN, B.M., 1958. The "dry" silver method and its proper use. J. Protozool., 5: 99-103.
- 36.LEVINE, N.D. (Chairman), J.O. CORLISS, E.F.G. COX, G. DEROUX, J. GRAIN, B.M. HONIGBERG, G.F.

- LEEDALE, A R. LOEBLICH, J. LOM, D. LYNN, E.G. MERINFELD, F.C. PAGE, C. POLJANSKY, V. SPRAGUE, J. VAVRA and F.G. WALLACE, 1980. A newly revised classification of the Protozoa. *J. Protozool.*, 27: 37-58.
- 37.LINNEAUS C., 1758, 1767. Systema Naturae. Vol. 1: 10a ed., Savii, Holmiae, 823 p, 12a ed., 1327 p.
- 38.LÓPEZ-OCHOTERENA, E., 1971. In Memoriam Emmanuel Fauré-Fremiet. 1883-1971. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 32:171-174.
- 39.LÓPEZ-OCHOTERENA, E., 1979. La décima octava carta de Leeuwenhoek (Delft en Holanda, 9 oct. 1676). *An. Soc. Mex. Hist. Cien. Tec.*, 5: 85-90.
- 40.LÓPEZ-OCHOTERENA, E. y M. MADRAZO-GARIBAY, 1979. La contribución de C. G. Ehrenberg al conocimiento de los protozoarios de vida libre de México. *An. Inst. Biól. Univ. Nal. Autón. México, 50 Ser. Zoología* (1): 739-742, 1 fig.
- 41.PATTERSON, D.J., 1978. Kahl's Key to the Ciliates. University of Bristol Phinting Unit. Bristol. 82 p.
- 42.PERTY, M., 1852. Zur Kentniss Kleinster lebensformen nach Bau, Funktiones, Sysyematik, mit Specialverzeichniss der in der Schwein beobachteten. Jent & Reinert. Bern, 228 p.
- 43.PUYTORAC, P. de, A. BATISSE, J. BOHATIER, J.O. CORLISS, G. DEROUX, P. DIDIER, J. DRAGESCO, G. FRYD-VERSAVEL, J. GRAIN, C.A. GROLIERE, R. HOVASSE, F. IFTODE, M. LAVAL, M. ROQUE, A. SAVOIE et M. TUFFRAU, 1974. Proposition d'une classification du phylum Ciliophora Doflein, 1901. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, 278: 2799-2802.
- 44.PUYTORAC, P. de et J. GRAIN, 1976. Ultrastructure du cortex buccal et évolution chez les ciliés. *Protistol.*, 12: 29-67.
- 45.PUYTORAC, P. de, J. GRAIN et M. RODRIGUEZ de SANTA ROSA, 1976. A propos de l'ultrastructure corticale du cilié hypotriche *Stylonichia mytilus* Ehrbg., 1838: les caracteristiques du cortex bucal adoral et paraoral des Polyhymenophora Jankowsky 1967. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 95: 327-345.
- 46.RAABE, R., 1964. Remarks on the principles and outline of the system of Protozoa. Acta Protozoal., 2: 1-18.
- 47.SMALL, E.B., 1976. A proposed subphyletic division of the Phylum Ciliophora Doflein, 1901. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 95: 739-751.
- 48.SMALL, E.B. and D.H. LYNN, 1981. A new macrosystem for the phylum Ciliophora Doflein, 1901. Biosystems, 14: 387-401.
- 49.WICHTERMAN, R., 1953. The Biology of Paramecium. The Blakiston Co. New York. 527 p.
- 50.WRISBERG, H.A, 1765. Observations de Animaculis Infusoriis Satura. Vandenhoeck, Gottingae. 110 p.