

Evolución y mecanismos de control de los órganos de respiración aérea en invertebrados

Evolution and control mechanisms of air respiration organs in invertebrates

Sergio Pablo Urquiza^{1*} 

Resumen

La conquista del ambiente terrestre requirió de numerosas adaptaciones, aunque la respiración aérea fue la que permitió a los animales hacerlo completamente e independizarse de los ambientes acuáticos. En esta revisión, se analizan los órganos especializados para la respiración aérea, describiendo pulmones, tráqueas y algunas transformaciones de los mismos en ciertos gasterópodos y artrópodos. Estos órganos han aparecido de forma independiente en numerosas ocasiones, incluso en taxones próximos, así como han experimentado frecuentes regresiones. En algunos casos, como ocurre con la cavidad paleal de los caracoles, los órganos evolucionan de estructuras homólogas, pero con independencia en distintos linajes, existiendo siempre áreas específicas del sistema nervioso encargadas de su control. A pesar de que las neuronas que realizan estas tareas, podrían tener una antigua historia evolutiva común, no parecen existir estructuras de control viscerales homólogas con los vertebrados, ni entre los filos de invertebrados. Esta situación claramente es consecuencia de que la respiración ha evolucionado en numerosas ocasiones en forma independiente incluso dentro del mismo filo, por lo que los órganos específicos pueden perderse o surgir otros equivalentes en forma independiente y secundaria. Sin embargo, como surgen de estructuras ancestrales comunes podrían ser casos de homología profunda.

Palabras clave: evolución morfológica, histología de invertebrados, homología profunda, sistema respiratorio

Abstract

The conquest of the terrestrial environment required numerous adaptations, although aerial respiration was what allowed animals to become completely independent of aquatic environments. Here, we analyze the specialized organs for air respiration, describing lungs, tracheas and some modifications of these organs that have occurred in certain gastropods and arthropods. These organs have appeared independently on numerous occasions, even in closely related taxa, and have experienced frequent regressions. In some cases, as in the case of the snail's palaeal cavity, the organs evolved from homologous structures, but independently in different lineages, with specific areas of the nervous system always being responsible for their control. Although the neurons that perform these tasks are ancient and may have a common evolutionary history, homologous visceral control structures do not seem to exist in vertebrates, nor among invertebrate phyla.

¹ Departamento de Diversidad Biológica y Ecología-Escuela de Biología - Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales-Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

* Autor de correspondencia: sergio.pablo.urquiza@unc.edu.ar

Recibido: noviembre 17, 2022; aceptado: noviembre 15, 2023; publicado: abril, 26, 2024.

This situation is clearly a consequence of the fact that respiration has evolved independently on numerous occasions, even within the same phylum, so that specific organs may be lost, or equivalent organs may arise independently and secondarily. However, as they arise from common ancestral structures, there could be cases of deep homology.

Keywords: evolution morphology, invertebrate histology, deep homology, respiratory system

INTRODUCCIÓN

La conquista del medio terrestre parece ser particularmente difícil e infrecuente, mientras lo contrario, la vuelta secundaria a las aguas, es mucho más usual (Vermeij y Watson-Zink, 2022). A pesar de lo dicho, el número de especies de eumetazoos terrestres supera notablemente al de los acuáticos, aunque la cantidad de taxones a nivel de clase o superiores que presentan este tipo de respiración son comparativamente escasos respecto a los taxones estrictamente acuáticos (Watson-Zink, 2021).

Además, salvo algunos cangrejos y anfípodos que colonizaron los ambientes terrestres en el cenozoico, (hace algo más de medio centenar de millones de años), la mayoría de los animales que iniciaron dicho tránsito lo hicieron bastante temprano en la evolución, entre el cámbrico y el carbonífero, hace algo más de trescientos millones de años. Los grupos que lo hicieron son los mismos que se encuentran en la actualidad (Watson-Zink, 2021), habiendo sucedido en forma independiente en hasta una decena de veces en el caso de los crustáceos (Krieger et al., 2021), y en los gasterópodos en unas 30 ocasiones (Vermeij y Watson-Zink, 2022). En dicho evento habría jugado una importancia decisiva el microbioma acompañante de los animales, como por ejemplo en los cangrejos (Cannicci et al., 2020), lo que parece lógico al menos en el contexto de la hipótesis del holobionte, sobre todo pensando en los invertebrados, en los que diversos microorganismos podrían vivir intracelularmente y, potencialmente, intercambiar material genético con el hospedero (Zilber-Rosenberg y Rosenberg 2021).

La conquista de la tierra abarca numerosas adaptaciones, algunas muy complejas (van Straalen, 2021), aunque no siempre, como ocurre en platelmintos y anélidos. De todos los filos, quizás los platelmintos fueron los que más temprano se adaptaron a los ambientes terrestres (Sluys, 2019), probablemente a través de un único evento. Por otra parte, las lombrices del grupo Crasiclitellata

también parecen haber colonizado los ambientes terrestres una única vez a partir de un antepasado dulceacuícola, aunque bastante tarde y mucho después que los artrópodos (van Straalen, 2021).

Aunque el número de taxones de nivel superior que respiran en el medio aéreo es pequeño, las estructuras que participan en dicha tarea presentan algunas adaptaciones muy llamativas, a la par que algo diferentes. En el presente artículo, se describe y se comparan los órganos del sistema respiratorio en los filos de invertebrados que se han adaptado a vivir en los ecosistemas terrestres, salvo platelmintos y anélidos, puesto que generalmente no presentan adaptaciones respiratorias particulares para la vida aérea. Esta revisión trata la estructura de estos sistemas, así como las encargadas de su control, que forman parte de los colectivamente denominados sistemas nerviosos viscerales. Las revisiones y libros más o menos recientes sobre estos temas, con un enfoque bastante amplio son: Harrison (2015); Perry et al. (2019) y Vermeij y Watson-Zink (2022) y los diversos artículos y libros de Maina (especialmente en Maina (2011) que ofrece un tratamiento muy interesante de estos problemas). Para redactar la presente revisión fueron consultados en primera instancia estos trabajos, así como otros de tipo general, con los que se escribió un primer texto sobre el cual se profundizó de manera particular en cada taxón/órgano específico. Para efectuar esta segunda instancia se seleccionaron diversos artículos que abordan de forma detallada una estructura respiratoria particular o un taxón en especial. En ciertos casos, la bibliografía era abundante y se pudieron escoger aquellos más detallados y/o modernos, mientras en otros la bibliografía era escasa y sólo se pudo abordar el tema en forma más acotada. En ciertos casos, como los “pulmones traqueales” de ciertos gasterópodos, se incluyeron porque parecen representar una variación estructural bastante alejada de la hallada en la mayor parte de los integrantes del grupo. En total, fueron consultados unos 200 trabajos, aunque fueron tenidos en cuenta para la redacción de esta revisión 131, según los criterios mencionados



anteriormente. En cuanto a la taxonomía de los animales estudiados, en cada caso, se respetan los esquemas taxonómicos seguidos en el artículo citado en particular. Sin embargo, desde un punto de vista más global y para los panartrópodos se sigue a Giribet y Edgecombe (2020) y para los moluscos a Ponder et al. (2019).

El sistema respiratorio actúa, junto a otros sistemas de órganos, en el procesamiento de los alimentos y nutrientes, y en conjunto son llamados sistemas de la nutrición. En los vertebrados existen cuatro, los sistemas digestivo, respiratorio, circulatorio y excretor. Sin embargo, las funciones respiratorias son efectuadas en numerosas ocasiones por el sistema tegumentario, que se originó seguramente en primera instancia en el primer animal (Urquiza y Carezzano, 2018). Pero, aunque dicha estructura pueda ser crucial en la respiración, como no se halla adaptada estrictamente para el intercambio gaseoso no puede considerársela como un órgano respiratorio especializado.

Todos los animales respiran y, aparentemente, también todos pueden percibir la variación en los niveles de oxígeno (Gorr et al., 2006; Harrison, 2015). Así, bajo concentraciones de oxígeno subóptimas se produce la “respuesta hipóxica”, que en los mamíferos incluye el aumento de la ventilación, la reducción o interrupción de actividades muy exigentes energéticamente y, a largo plazo, el incremento de ciertos procesos ontogenéticos que acrecientan la capacidad respiratoria (Harrison, 2015). Además, algunos taxones pueden tolerar variables períodos temporales de hipoxia, como por ejemplo las carpas (*Cyprinus carpio*), que pueden pasar temporadas enteras utilizando la fermentación alcohólica. Asimismo, y aunque la mayoría de las fases parasitarias de los invertebrados pueden tolerar diversos niveles de hipoxia, no parecen existir diferencias genéticas notables entre los linajes aeróbicos y anaeróbicos, como ocurre, hasta cierto punto, en los hongos o vegetales (Müller et al., 2012). Como es sabido, cuando los vertebrados no disponen de suficiente oxígeno producen como primer producto del metabolismo anaeróbico lactato. Entre los no vertebrados, sin embargo, también se liberan otras sustancias, tales como acetato, propionato o succinato (Müller et al., 2012), además del mismo lactato, como ocurre con los crustáceos. También entre los quelicerados esta molécula es el principal subproducto anaeróbico, siendo muy probable que el estado basal entre

los artrópodos sea la utilización del lactato. En los hexápodos, si bien el metabolismo anaeróbico no es muy común, existen algunas variaciones secundarias que utilizan alanina y hasta etanol (Harrison, 2015).

La tolerancia a la baja tensión de oxígeno es muy desigual entre los eumetazoos. El aire (y el oxígeno) llegan al interior corporal por diferentes mecanismos, y la adquisición de oxígeno desde el exterior, así como la expulsión del dióxido de carbono es efectuada por la ventilación, por la que el animal modifica artificialmente el flujo de agua o aire y pone en contacto las superficies respiratorias con el ambiente. Dependiendo del tamaño, actividad, posición filogenética y de su entorno dicho intercambio puede darse en una forma muy simple a través del tegumento (respiración tegumentaria como en las lombrices de tierra) o puede precisar de la ayuda de órganos especializados, como branquias o pulmones. Concomitantemente, al hacerse los animales más voluminosos y/o activos, surgió el sistema circulatorio para distribuir los gases, el cual también puede poseer pigmentos respiratorios. Solo los animales diploblásticos no llegaron a desarrollar órganos específicos (Schmidt- Rhaesa 2007). Además, particularmente desafiante fue el paso a los ambientes terrestres, el tercer evento evolutivo de mayor envergadura después del surgimiento de la vida y de la pluricelularidad, porque el animal debió enfrentar el estrés osmótico y la deshidratación, ya que las moléculas de agua son menores a las de los gases. Por esto, es que las membranas respiratorias se han internalizado durante este evento evolutivo (Selden, 2001), ocurrido en diferentes momentos en los distintos taxones (Broly et al., 2013). Sin embargo, el ambiente aeroterrestre tiene la ventaja de poseer una concentración de oxígeno muy superior, por lo que el organismo puede disminuir la tasa ventilatoria, aunque aumenta la presión del dióxido de carbono en sangre. Esto último se remedia incrementando a su vez los niveles de iones fuertes capaces de asociarse al bicarbonato. Por esto, los animales que permanecieron en el agua sólo deben controlar la presión de oxígeno, mientras los que se adaptaron a los ecosistemas terrestres deben regular, además de esta variable, la cantidad de dióxido de carbono y el pH (Lee y Matthews, 2021).

La respiración puede efectuarse principalmente mediante cuatro formas, las que dependen a su vez

de órganos específicos: respiración tegumentaria, branquial, pulmonar y traqueal. Y aunque muchos órganos respiratorios presentes en diferentes taxones reciben el mismo nombre, no debe suponerse automáticamente que sean homólogos. Sin embargo, existen situaciones donde podrían darse casos de homología profunda. Esta ocurre cuando dos estructuras se producen bajo la acción del mismo programa genético, incluso aunque morfológicamente dichas estructuras sean muy diferentes y pertenezcan a organismos alejados filogenéticamente (Shubin et al., 2009). Un ejemplo es lo que ocurre en la formación de los apéndices de los artrópodos y los vertebrados, los que se desarrollan bajo la dirección de un programa de desarrollo muy similar, aunque dichas extremidades claramente no son homólogas, siendo incluso muy diferentes (Panganiban et al., 1997).

Así, la respiración tegumentaria ocurre cuando la respiración se efectúa directamente mediante la superficie corporal. Si el tegumento ha experimentado evaginaciones en orden a aumentar el intercambio se habla de branquias, que siempre dependen de la presencia de agua. Si ocurren expansiones como invaginaciones saculares, se habla de pulmones, los que se hallan inmersos en el cuerpo y casi siempre se asocian a pigmentos respiratorios. Las tráqueas, en tanto, son invaginaciones tegumentarias tubulares que llevan el aire hasta el interior del animal.

En la mayoría de los casos el animal debe poder adaptar la tasa respiratoria, o la cantidad de aire o agua intercambiada o la frecuencia en la que lo hace, todas acciones que pueden ser reguladas y controladas por el sistema nervioso visceral (SNV). Esta es una subdivisión del sistema nervioso (SN) encargada de modificar, sobretodo, la respiración, la digestión y la circulación, lo que hace esencialmente actuando sobre el nivel de actividad del músculo y del epitelio. En el primer caso generalmente produce peristalsis, como en el intestino, mientras en el segundo modifica el nivel de secreción del tejido glandular (Selverston, 2007). En los vertebrados dicho control recae sobre el sistema nervioso autónomo, el que no parece poseer un exacto correlato morfológico, fisiológico e histológico en los no vertebrados. Con todo, pueden observarse ciertas regiones con tales funciones, como el mencionado sistema nervioso visceral (Jänig, 2013).

EL SISTEMA RESPIRATORIO DE LOS MOLUSCOS

En este filo la respiración es principalmente branquial, con notables salvedades, como las vistas en los gasterópodos que son los únicos terrestres, y la registrada en un bivalvo que respira en el aire, quizás incluso en forma obligada (Perry et al., 2019). Los gasterópodos pueden contar con branquias, con branquias y pulmones (aunque sean especies acuáticas), o solamente con pulmones pero que pueden estar presentes en especies tanto acuáticas como terrestres (Mill, 1997). Existen también especies acuáticas, como las lapas, tolerantes a la anaerobiosis (Heller, 2015). El estado basal corresponde a la respiración branquial, efectuada mediante el ctenidio (branquia primaria), de los que pueden verse de entre uno a ochenta (Brusca et al., 2016). Más allá de la posesión de pulmones en especies terrestres y acuáticas, tales órganos parecen haber evolucionado ya en el medio acuático (van Straaler 2021), aunque existen varios linajes que han retornado secundariamente a las aguas.

Distribución de los tipos de respiración y sistemática en los gasterópodos

Estos moluscos incluyen a las babosas y caracoles acuáticos y terrestres. Su sistemática ha sido muy inestable por lo que el lector debe estar atento a este problema. Actualmente, y según la clasificación adoptada por Ponder et al., (2019), existen cinco infraclases de gasterópodos: patellogasterópodos, vetigasterópodos, cenogasterópodos, neritomorfos y heterobranquios. Sólo las tres últimas presentan especies con respiración aérea. Según un reciente artículo (Vermeij y Watson-Zink, 2022), en conjunto, estos animales habrían colonizado independientemente los ambientes terrestres en unas 30 ocasiones, de las cuales 14 corresponden a grupos marinos y 12 a linajes dulceacuícolas. A su vez, los grupos más biodiversos (con más de 100 especies) lo hicieron en zonas tropicales, antes o durante el cretácico y desde aguas dulces, siendo las líneas terrestres derivadas de gasterópodos marinos menos diversas y surgidas a partir del cenozoico.

De todas las infraclases, los cenogasterópodos, con unas 157 familias, son los más hiperdiversos, con hasta el 60% de todas las especies. De aquellas, sólo unas pocas han experimentado el proceso de limacización (conversión en babosas) o invadido

la tierra (Ponder et al., 2019). Esto último habría ocurrido en varios eventos independientes. Se trata de animales que generalmente llevan un opérculo, son dioicos y particularmente abundantes en los trópicos (Pearce y Örstan, 2006).

Por otro lado, los neritomorpha, anteriormente una infraclase, pero ahora elevada al nivel de clase, han experimentado una radiación evolutiva que les permitió conquistar diversos ambientes, incluso terrestres, a partir del Cretácico. De entre sus familias, los Helicinidae y Hydrocenidae son exclusivamente terrestres, y habrían colonizado la tierra probablemente en forma independiente a partir de linajes dulceacuícolas, siendo seguramente los Hydrocenidae los más antiguos (Kano et al., 2002). En ambos casos la cavidad paleal carece de osfradios y branquias, presentando una rica irrigación (Barker, 2001), ya que cumple las funciones de pulmón (Kano et al., 2002).

La última infraclase, la de los heterobranquios, incluye a los pulmonados de aguas continentales y, a los caracoles de jardín. Como en general no poseen branquias, como si las presentan los cenogasterópodos, no pueden habitar las aguas profundas. Con todo, existen algunos, como los pulmonados planórbidos, que han desarrollado una branquia secundaria (Strong et al., 2008). Entre los pulmonados la capacidad de respiración aérea parece que fue alcanzada en forma independiente al menos en 9-10 ocasiones (Vermeij y Dudley, 2000). Este es el punto preciso para advertir al lector que el término “pulmonados” hace referencia a una categoría sistemática vigente en diferentes períodos, pero que muchos gasterópodos de otros taxones “no pulmonados” también poseen pulmones, como por ejemplo los caracoles manzana (cenogasterópodos ampuláridos). Sin embargo, aunque estos pulmones siempre se hallan en la cavidad paleal, no son homólogos.

Los pulmonados no llevan opérculo y son normalmente hermafroditas, se trata de un grupo parafilético, que actualmente se ubica en Panpulmonata, que comprende tres linajes con formas terrestres, los estilomatóforos, sistellomatóforos y ellobioideos (van Straalen, 2021). Estos últimos, y a pesar de ser probablemente monofiléticos, habrían colonizado la tierra en al menos dos eventos independientes (Romero et al., 2016). Sin embargo, más allá de los animales

o sistemas respiratorios de los que se trate, los últimos casi siempre se encuentran asentados en el complejo paleal (Lindberg y Ponder, 2001).

Variantes respiratorias

Cenogasterópodos

Comprende a los caracoles manzana (ampuláridos). Estos mantienen al menos una branquia ancestral y su pulmón se desarrolla como una invaginación del techo de la cavidad del manto, no a partir de la cavidad del mismo, por lo que dicho órgano y su neumostoma no son homólogos con los de otros gasterópodos (Rodríguez et al., 2021). Además, los miembros de la familia exhiben una amplia divergencia en cuanto a su independencia del agua, y tanto la branquia como el pulmón parecen intervenir en variados procesos funcionales diferentes a la respiración, como la inmunidad, el equilibrio ácido base e iónico y/o la excreción (Prieto, 2021). El pulmón es una cavidad ubicada en el manto, con un techo y un piso revestidos por una lámina respiratoria ricamente irrigada. Sus paredes están constituidas por el epitelio del manto, un estrato muscular en el techo y dos en el piso, una zona vascular con tejido de almacenamiento y el epitelio respiratorio. La irrigación, muy abundante y algo compleja, presenta un patrón diferente en el techo y en el piso del pulmón (Rodríguez et al., 2021).

En Prieto (2021) se hace una exhaustiva crítica a un artículo reciente de Mueck et al., (2020) sobre las estructuras respiratorias de ciertos ampuláridos, en el cual se menciona la posibilidad de que existiera una especie de endotelio en los vasos hemolinfáticos del pulmón de *Pomacea maculata*, según los datos aportados por los autores del artículo original. También se refiere a la mención que Rodríguez et al. (2021) hacen de tal célula, la que denominan “like endothelial”, observada en el pulmón de *P. canaliculata*. De ser realmente una célula de recubrimiento permanente y más o menos continuo, presente en los vasos sanguíneos de estos animales, sería un hecho sobresaliente, porque se supone que el endotelio, en un sentido estricto del término, es una innovación evolutiva exclusiva de los vertebrados (Muñoz-Chápuli, 2011, Molnár et al., 2021). De todas formas, he observado en muestras de una lombriz gigante la presencia de células de recubrimiento en los vasos. Sin embargo,

no está claro que cumplan el rol funcional del endotelio, ni que presenten las características estructurales del mismo.

Por último, entre los cenogasterópodos se encuentran los cicloforóideos, probablemente los primeros gasterópodos en conquistar la tierra y, tal vez, los más diversos de todos los gasterópodos terrestres, siendo particularmente abundantes en el hemisferio sur. Poseen pulmones y han perdido las branquias y probablemente derivarían de un linaje dulceacuícola (van Straalen, 2021). Sus conchas pueden presentar ciertas regiones que hacen las veces de tubo para facilitar la respiración (Páll-Gergely et al., 2017).

Caracoles pulmonados

En las conocidas babosas y caracoles de jardín los gases son intercambiados de dos formas: por difusión o por ventilación activa (Ghiretti, 1966). Posiblemente estos animales se hayan originado en masas de agua con escaso oxígeno disuelto y, como en los vertebrados, el paso del medio acuícola al terrestre es considerado un evento evolutivo crucial (Maina, 1989). En los caracoles el pulmón está muy irrigado y se localiza en la espira del caparazón (Lów et al., 2016). De entre los gasterópodos pulmonados, los Ellobiidae serían los que primero colonizaron las tierras y, como en los demás, el pulmón es esencialmente una cavidad formada en el manto y comunicada al exterior por el neumostoma (Barker, 2001), que sería una apomorfía de los pulmonados (Mordan y Wade, 2008) y que consta de un esfínter muscular que impide la pérdida de agua en las formas terrestres (Ponder et al., 2020). La cavidad pulmonar en sí sería homóloga con la cavidad paleal (Ruthensteiner, 1997). Esta última y el neumostoma serían una de tres apomorfías de los pulmonados, siendo las otras dos el procerebro y cuerpo medio cerebral en el sistema nervioso central (Mordan y Wade, 2008). Los pulmones se ubican en el lado derecho del techo de la cavidad paleal. No obstante, en muchos taxones sin concha (babosas), sobretudo marinas, esta cavidad se ha perdido secundariamente y la respiración es esencialmente tegumentaria. Por otra parte, de entre los gasterópodos eutineurios, más derivados, puede encontrarse una configuración respiratoria más similar a los gasterópodos más basales entre los glacidórbidos y pyramidelloideos (Ponder et al., 2020), siendo los primeros una familia de caracoles de agua dulce propia del hemisferio sur (Rumi et

al., 2015).

Histológicamente en *Helix*, por ejemplo, el pulmón es un saco tapizado por epitelio plano simple con microvellosidades en el que se encuentran también, y en forma análoga a lo visto en los vertebrados, células secretoras de surfactante. Por debajo se encuentra algo de tejido conectivo por el que surcan gran cantidad de fibras musculares orientadas en múltiples direcciones. Asimismo, se observan amplios y numerosos espacios que representan a los vasos hemolinfáticos. Cubriendo al conjunto se halla la epidermis (Dennis et al., 2021).

Un taxón muy diversificado es el de los Hygrophila o Lymnaeidae, que contiene sólo caracoles de aguas continentales. Entre estos están los Planorbidae y los Lymnaeidae, de los cuales algunos han desarrollado pulmones y branquias (Mordan y Wade, 2008). Finalmente, en los estilomatóforos que adquirieron el hábito de babosas, los pulmones se redujeron porque la respiración es principalmente tegumentaria (Ponder et al., 2019). Aunque en ciertas babosas pulmonadas, las Athoracophoridae, que también respirarían por el tegumento, se hallan en la cavidad paleal una serie de canalículos de paredes muy finas y ramificadas que se dirigen hacia un seno circulatorio donde intercambian gases (Burton, 1981). Debido a que esta estructura recuerda de alguna forma a las tráqueas de los insectos se conoce a estos animales como traqueopulmonados y se habla de pulmones traqueados (South, 1992). Asimismo, tampoco los vaginúlidos poseen pulmones, sino que respiran por el tegumento y a través de una serie de túbulos invaginados del mismo (Mordan y Wade, 2008).

ARTRÓPODOS CON ÉNFASIS EN PANCRUSTÁCEOS

Los artrópodos, particularmente los quelicerados y miriápodos, fueron los pioneros en colonizar las tierras, quizás gracias a su exoesqueleto, el que les brinda sostén (junto a sus patas articuladas) y facilita la osmorregulación. Sin embargo, la respiración sí parece haber sido un problema (Gueriau et al., 2020), aunque evidentemente no ha impedido la adaptación de esos grupos. A pesar de originarse en las aguas, los linajes terrestres sobrepasan en unas 17 veces en número de especies a los acuáticos (Dunlop et al., 2013). No obstante, varios grupos considerados principalmente terrestres como los arácnidos presentan numerosas formas que pueden vivir



asociadas al agua en diverso grado, a la que volvieron secundariamente. Sin embargo, entre estos no existen indicios morfológicos muy claros de esta adaptación (Albin et al., 2022; Crews et al., 2019). Entre los insectos acuáticos, con más de 88.000 especies distribuidas en 13 órdenes (Starr y Wallace, 2021) y adaptados en forma secundaria al agua, la situación es bastante diferente ya que pueden existir incluso branquias (Lancaster y Downes, 2013).

Como filo, los artrópodos presentan una gran disparidad morfológica, siendo el taxón animal más diverso. Poseen variadas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y bioquímicas para efectuar la respiración, ya que pueden tener pulmones en libro, branquias y tráqueas, así como presentar (o no) pigmentos respiratorios, y vivir bajo las aguas, en la tierra o llevar una vida más o menos anfibia. Sin embargo, siete de sus 19 clados presentan animales sin órganos respiratorios específicos, ya que efectúan esta tarea a través del integumento debido a que son muy pequeños. Esta respiración sería probablemente el estado ancestral, independientemente de la miniaturización secundaria y paralela observada en varios linajes. Por otro lado, entre los pancrustáceos (crustáceos más insectos) es probable que los niveles de oxígeno se mantengan activamente algo bajos para no generar altas concentraciones de compuestos oxigenados reactivos, lo que sería reflejo de la historia evolutiva de los primeros animales. En este sentido, y particularmente en los insectos, se registran altas concentraciones de oxígeno en la hemolinfa y en las tráqueas, a pesar de lo cual dichos valores en los tejidos son menores y equivalentes al hallado entre los crustáceos (Harrison, 2015). Por otro lado, el sistema traqueal es altamente dependiente del ambiente, al punto que quizás las formas gigantes de protoodonatos alcanzaron sus grandes dimensiones gracias al contenido excepcionalmente alto de oxígeno en tales épocas (hasta el 30%). Estos órganos son encontrados en los onicóforos, tardígrados y artrópodos, aunque no serían homólogos (Bradley et al., 2009). Entre los artrópodos en sentido estricto pueden encontrarse tráqueas en los miriápodos y hexápodos, habiendo evolucionado probablemente en forma independiente en ambos y, casi seguramente, en el ambiente terrestre (Harrison, 2015). No obstante, lo ubicuo de este sistema y las similitudes estructurales halladas en

los diferentes grupos, no serían homólogos en todos los casos, a pesar de lo cual quizás en todos o en la mayoría de los taxones serían producidos según los mismos principios de desarrollo (Bradley et al., 2009). Esto, en opinión del autor, constituiría un caso de homología profunda.

Los crustáceos, basales respecto a los insectos, poseen una configuración muy diferente a éstos. Su sistema respiratorio consta de branquias o de pulmones, y está asociado íntimamente con el sistema circulatorio, que en los cangrejos es prácticamente cerrado. Además, poseen moléculas transportadoras de oxígeno. Las branquias no son homólogas a lo largo del taxón y frecuentemente también intervienen en el equilibrio osmótico y excreción (Wirkner et al., 2013a) y en general casi siempre se originan de los exitos, expansiones externas de los apéndices (Boxshall y Jaume, 2009). En los insectos la situación es muy diferente porque existe generalmente un sistema de tubos, las tráqueas, que se comunican con el exterior desde donde toman el aire. En estos animales normalmente el sistema circulatorio es abierto y aunque no es muy usual la posesión de pigmentos respiratorios, ahora se sabe que es más frecuente de lo que se creía en otras épocas (Harrison y Wasserthal, 2013). Con todo, los sistemas respiratorios y circulatorios no suelen poseer una estrecha asociación funcional (Urquiza y Carezzano, 2018) y, a pesar de lo que a veces se cree, las tráqueas pueden transportar hasta diez veces más oxígeno que el capilar sanguíneo de un vertebrado (Maina, 2011). Algunas de sus ventajas es que son más livianas, permiten mayor tasa de difusión de oxígeno y posibilitan la acción de los músculos de vuelo. También actúan como reservorios respiratorios durante los momentos de hipoxia, aunque quizás este mismo sistema sería la causa del poco éxito evolutivo de los insectos en las aguas profundas al otorgarle una excesiva capacidad de flotación (Bradley et al., 2009). Los primeros hexápodos, aunque no hay certeza sobre cuáles son sus parientes más cercanos, fueron sin dudas no voladores, terrestres y se alimentaban de esporangios o de carroña. Posiblemente habrían tenido una apariencia similar a ciertos apterigotas como los *Zygentoma* (Engel, 2015). Una estructura común en todo el filo es la presencia de la cutícula, que representa un escollo para la libre difusión de gases. Con todo, los artrópodos fueron los primeros animales en colonizar las tierras emergidas, siendo

un miriápodo el animal terrestre más antiguo hallado hasta ahora (Lozano-Fernández et al., 2016), aunque quizás el primer panartropodo en hacerlo, en el Silúrico, haya sido alguna forma de onicóforo (Beutel et al., 2013). Además de estos dos grupos, respiran por tráqueas (término de dudosa aplicación a todos los casos) los arácnidos (algunas formas) (Foelix, 2011) y ciertos crustáceos isópodos (bichos bolita) cuyas pseudotráqueas exhiben un amplio rango de adaptaciones para la conquista de la tierra (Hornung, 2011). Como se comentó, es improbable que estos órganos sean homólogos, al menos en todos los taxones (Schmidt- Rhaesa, 2007). Incluso entre los colémbolos y los proturos las tráqueas son muy diferentes a las de los insectos, lo que ha llevado a ciertos autores a dudar de su homología incluso dentro de los hexápodos (Beutel et al., 2013). Funcionalmente, entre los pancrustáceos parecen existir ciertas diferencias respecto a la respuesta a la exposición a largo término a la hipoxia, ya que los insectos responden aumentando el tamaño y ramificación de las tráqueas, mientras los crustáceos pueden cambiar el tipo de pigmento respiratorio o aumentar su concentración. No parece haber evidencia de cambios morfológicos en las branquias. Por otro lado, tanto en crustáceos como en insectos se considera que hay mayor tolerancia a la hipoxia en especies expuestas a peligros severos en la provisión de oxígeno (Harrison, 2015). Aunque la respiración tegumentaria fue la primera, como en otros organismos, los primeros órganos respiratorios especializados como tales habrían sido las branquias en libro, de las que derivarían los pulmones en libro de los arácnidos, que al menos en principio, son pulmones de difusión porque no poseen mecanismos ventilatorios (Perry et al., 2019).

Variantes respiratorias

Onicóforos

Los onicóforos son, junto a los tardígrados, considerados parte del taxón Panartropoda, y presentan numerosos espiráculos en cada segmento, asentados en el fondo de hundimientos tegumentarios que se comunican con el sistema traqueal (Nielsen, 2012). En oposición a los insectos, estos conductos no poseerían mecanismos regulatorios (Pereira et al., 1985). Además, al menos algunas especies poseen hemocianina, la

misma encontrada en los euartrópodos, por lo que probablemente este pigmento precedió a la separación de los onicóforos. Esto permite suponer también que en tales épocas había bajas tensiones de oxígeno en el ambiente (Kusche et al., 2002). Aunque los representantes más antiguos de ciertos animales vinculados al filo datan del Cámbrico, fósiles de los taxones terminales actuales han sido ubicados en el Carbonífero, y eran, con toda probabilidad terrestres y ya presentaban tráqueas (Garwood et al., 2016).

Quelicerados con énfasis en arañas

Entre estos organismos pueden hallarse especies diminutas que presentan respiración tegumentaria, como ciertos ácaros o, muy frecuentemente, animales bastante grandes con órganos respiratorios especializados como las arañas y escorpiones. En estos la forma de respiración más común es mediante pulmones en libro, que es la única forma en que lo hacen los amblipígididos, uropígididos, escorpiónidos y esquizómidos. Un poco más compleja es la situación de la mayoría de las arañas, porque respiran a través de pulmones en libro y tráqueas. Estos pulmones serían homólogos al de *Limulus*, un quelicerado acuático, y al de los escorpiones paleozoicos (Selden y Edwards, 1989; Scholtz y Kamenz, 2006). En este sentido, se cree que los quelicerados sólo experimentaron un evento de conquista del ambiente aeroterrestre (Howard et al., 2020), aunque incluso los extintos euriptéridos habrían podido respirar, al menos hasta cierto punto, en el aire, gracias a la posesión de trabéculas respiratorias en la cámara branquial, como ocurre en ciertos cangrejos anfibios (Lamsdell et al., 2020).

Asimismo, y más allá de su diversidad morfológica y funcional, se considera que la respiración pulmonar es el estado basal en los quelicerados, y que de ciertos componentes dorsales del epipodito se desarrollaron las tráqueas tubulares y las hileras de la tela, las que expresan ciertos marcadores moleculares en común (Brunelli et al., 2015). Por esto, y a pesar de que las relaciones entre taxones son discutidas, entre los arácnidos la monofilia es casi unánimemente aceptada, la que es reflejada por la configuración y distribución de sus órganos respiratorios. Esto permite formar el taxón Tetrapulmonata, caracterizado por poseer cuatro pulmones en libro (Howard et al., 2020).



En las arañas en particular pueden observarse pulmones en libro, tráqueas y pigmentos respiratorios a la vez que gran parte de su actividad es efectuada mediante metabolismo anaeróbico. Las arañas más basales como las migalomorfas o tarántulas y arañas pollito presentan dos pares de pulmones mientras las más derivadas como las Araneidae (arañas de tela), exhiben un par de pulmones en libro y tráqueas tubulares (Schmitz, 2016). Aunque su metabolismo puede, al menos en parte, ser anaeróbico cuando la necesidad así lo dicta, no pueden correr mucho más de dos minutos (Schmitz, 2013) y, junto a los crustáceos exhiben poca tolerancia a la hipoxia, muy diferente a lo registrado en miriápodos e insectos (Schmitz y Harrison, 2004). De todas maneras, son animales con una demanda metabólica baja porque poseen veneno para cazar, prolongada tolerancia a la carencia de alimentos y a que la extensión de sus patas ocurre por aumento de la presión hidrostática y no por acción muscular. Incluso en las que desarrollaron tráqueas para aumentar la provisión de oxígeno, la masa mitocondrial en los músculos apendiculares se halla notablemente disminuida (Schmitz, 2013). Como se verá luego, esta situación es muy diferente a la de los insectos.

En algunos grupos como las migalomorfas, y en las más basales de las araneomorfas existen dos pares de pulmones, mientras que entre las más derivadas de las últimas existe un solo par ya que el otro par fue perdido y en su lugar se desarrolló un sistema traqueal. Asimismo, pueden existir taxones en los que se observa cierta predominancia de uno u otro sistema, mientras en otros ambos poseen un desarrollo equivalente e integrado. No están muy claros los factores que propiciaron la aparición de las tráqueas, aunque en general estas existen en los animales más activos. Además, los que poseen pulmones utilizan hemocianina para el transporte del oxígeno, mientras las formas traqueadas envían dicho gas a los tejidos directamente mediante los citados conductos. Finalmente, las tráqueas también pueden transformarse, en ciertas especies, en pulmones traqueales (Schmitz, 2013). Aunque pueden existir espiráculos, estos no alcanzan el grado de complejidad visto en los insectos (Perry et al., 2019).

Los pulmones en libro recuerdan en su funcionamiento a un radiador. Su nombre hace referencia a que semeja a un libro, donde cada página sería una lamela repleta de hemolinfa,

separada de las subsiguientes por una cámara de aire. De esta manera el oxígeno de este pasa a la hemocianina de la hemolinfa lamelar. El conjunto de lamelas y cámaras forman una estructura bien delimitada y compacta que se comunica al exterior por un atrio, que permite el intercambio de aire. El atrio posee en su abertura externa un espiráculo y la sangre circula gracias al trabajo cardíaco (Brunelli et al., 2015). Los pulmones, como fuera adelantado, actúan por difusión y sus espiráculos son regulados por músculos (Schmitz, 2016).

Al menos en el género *Cteniza*, un migalomorfo, estos pulmones poseen aspecto piramidal y apariencia de filtro. Los canales hemolinfáticos se abren por un lado al seno linfático principal mientras por el otro se hallan cerrados por una célula que los separan del atrio. Presentan paredes extremadamente delgadas formadas por una capa epitelial a cada lado, revestidas por una delgada cutícula hacia el lado del canal aéreo. Esta forma también trabéculas quitinosas, las que se extienden entre ambas paredes a través de este último prestando así sustento físico. Por otro lado, atravesando la luz del canal hemolinfático pueden verse células pilares, cúbicas y grandes que se interdigitan unas con otras a ambos lados. También tendrían una función mecánica (Brunelli et al., 2015).

En cuanto a las tráqueas, y a pesar del nombre, estas no son muy similares entre arañas e insectos. Para empezar, las de las arañas son túbulos huecos en toda su longitud, mientras en los insectos existe una célula terminal. Además, la difusión ocurre a lo largo de toda su extensión, muy diferente a lo que ocurre en insectos, que se produce sólo en su terminación. Asimismo, en la mayoría de los casos, en las arañas el oxígeno es acarreado finalmente por la hemolinfa. Por otro lado, las tráqueas de las arañas constan de un par de tubos a los flancos, que son los pulmones modificados, y un par de tubos ubicados hacia la zona media, que se vinculan al exterior, y derivan de uniones musculares muy especializadas, las entapófisis. De esto se infiere que estructuralmente, ontogenéticamente y evolutivamente estas tráqueas son completamente diferentes a las halladas en los insectos (Foelix, 2011; Lopardo et al., 2022). Incluso se ha propuesto que las tráqueas de las arañas habrían evolucionado independientemente a partir de pulmones en libro en 6 ocasiones diferentes (Ramírez et al., 2021).

Miriápodos

Este taxón incluye a los conocidos milpiés, ciempiés y escolopendras, más algunos grupos con escaso número de especies y poco familiares. En casi todos los casos respiran por tráqueas y medran en las tierras emergidas (Hilken et al., 2011, 2015), aunque existen varias especies que habitarían en forma más o menos regular o intermitente zonas inundables, lo que lograrían ya sea disminuyendo su demanda de oxígeno o disponiendo de estructuras específicas como el plastrón (Adis y Junk 2002; Geoffroy, 2015). Probablemente deriven de quelicerados terrestres y, junto con los hexápodos habrían colonizado la tierra antes que las plantas vasculares (Harrison, 2015), siendo los euticarcinoideos los primeros miriápodos en hacerlo, tan temprano como en el Cámbrico (Gueriau et al., 2020).

Aunque los quilópodos respiran por tráqueas, en algunos casos las mismas se transformaron en una suerte de pulmón traqueal, como en los escuterigeromorfos (Lewis, 1981; Hilken et al., 2011, 2021), mientras los milpiés (diplópodos) presentan tráqueas (Hilken et al., 2015). Con todo, existe gran disparidad en el patrón de origen y ramificación de este sistema, por lo que es difícil señalar caracteres comunes a todos. Además, en algunos como los diplópodos, por mucho tiempo los únicos estudios efectuados databan del siglo XIX y recién en la década del 90 del siglo XX se abordaron estudios más completos (Hilken et al., 2011). Histológicamente todos estos órganos son similares ya que las tráqueas presentan un epitelio simple revestido con una cutícula compuesta de las tres capas usuales y con presencia de ctenidios helicoidales (Hilken et al., 2011, 2015). A pesar de la variación morfológica mencionada, todo el taxón sería monofilético y habría invadido la tierra una única vez (van Straalen, 2021). Sin embargo, es posible que el sistema traqueal haya evolucionado en forma independiente (Gueriau et al., 2020).

Diplópodos

Los diplópodos poseen espiráculos, atrios, bolsas traqueales, tráqueas (que pueden ser ramificadas o no) y traqueolas. La ramificación es bastante uniforme, segmentaria y no suelen encontrarse anastomosis entre tráqueas vecinas. Puede existir hemocianina en las especies mayores, molécula

que parece ser bastante antigua pero que se habría perdido en forma independiente en los distintos linajes de miriápodos (Hilken et al., 2015). Debido a la presencia de esta molécula probablemente al menos parte del árbol traqueal funcione como pulmón (Perry et al., 2019). Los espiráculos, pareados, ventrales y asentados en la vecindad de las bases de las patas (Koch, 2015) son muy variados en su morfología ya que exhiben tamaños muy dispares y pelos de diferente forma y tamaño que funcionan a manera de filtro. La regulación de la apertura y cierre de los mismos es muy variable entre los taxones, y no está clara su naturaleza. Las bolsas traqueales se disponen casi siempre de a dos pares y suelen estar bastante esclerotizadas, sirviendo como reservas de aire, de filtros y de apodemas, y pueden presentar diversas extensiones. Dependiendo del taxón, en distintos puntos de estas bolsas nacen las tráqueas troncales. La ventilación ocurriría principalmente por difusión pasiva, aunque también puede ser activa y, en algunas especies, los espiráculos pueden cerrarse (Hilken et al., 2015).

Centípedos

Salvo los escuterigeromorfos, que respiran por pulmones traqueales y pertenecen por esto al grupo de los notostigmóforos, todos los demás centípedos respiran por tráqueas y son agrupados entre los pleurostigmóforos, los que serán abordados en mayor detalle. En los primeros, el sistema respiratorio consiste en numerosas tráqueas de escasa longitud que se vinculan al hemocele. Aquí se transfiere el oxígeno a la hemocianina, la que transporta este gas por medio del sistema circulatorio (Hilken et al., 2011). Por otro lado, aunque no se entrará en detalle, debe mencionarse que la distribución y naturaleza de los espiráculos sigue diferentes patrones en los taxones, y tiene importancia sistemática en muchos de los centípedos (Vahtera et al., 2012). En los pleurostigmóforos, en tanto, los espiráculos se abren en los flancos y presentan pelos, así como el atrio, los que actúan como barreras hidrofóbicas. El aire entra normalmente por difusión, si bien hay casos donde existe ventilación activa. Continuando al atrio es común encontrar bolsas traqueales, que como en muchos diplópodos también hacen las veces de apodemas, aunque puede carecer de ellas. Desde las bolsas brotan los tubos traqueales mayores, los que siguen un patrón de ramificación



muy diferente entre los taxones, habiendo algunas formas donde puede existir asimetría lateral (Hilken et al., 2011). Entre las escolopendras puede observarse una organización reticuliforme, e incluso existen tráqueas que conectan espiráculos opuestos, o ramos longitudinales, haciendo lo propio con los contiguos. Las tráqueas grandes pueden semejar senos, y probablemente funcionen como reservas de aire. En algunas especies existe un sistema perivisceral que origina a su vez a una red subneural que ventila al sistema nervioso (Lewis, 1981).

Más allá de las variantes mencionadas, los extintos euticarcionoides, considerados anfibios, parecen haber habitado aguas someras y haber poseído cámaras aéreas postabdominales con funciones respiratorias, diferentes al sistema traqueal dominante en el clado (Gueriau et al., 2020).

CRUSTÁCEOS

Entre los crustáceos, sólo los cangrejos “terrestres” y los isópodos presentan respiración aérea. Sin embargo, serán desarrolladas algunas nociones básicas de las branquias, estado ancestral del taxón en las formas acuáticas, y que son retenidas en ciertas formas terrestres.

Los crustáceos han colonizado la tierra en forma independiente en al menos 10 ocasiones. La vida en este ambiente presenta diversos grados de adaptación al mismo, lo que ha permitido tipificarla en cinco niveles, siendo el T5 aquél donde incluso la reproducción es efectuada en forma independiente del agua (Krieger et al., 2021). En estos organismos el sistema circulatorio y respiratorio se hallan integrados, lo que sería el estado basal del filo. Así, la situación es similar a las arañas, pero muy diferente de lo que ocurre, al menos en principio, con los insectos. Sin embargo, la disparidad morfológica y funcional es extrema, al punto que en ciertos cangrejos existen pulmones y branquias, las que además pueden intervenir en el equilibrio electrolítico y la excreción. Debe resaltarse que en los crustáceos que portan branquias, no todas son homólogas entre ellas (Wirkner et al., 2013b), lo que también ocurre con los pulmones de los isópodos. En los crustáceos, se encuentran formas terrestres o anfibias en los isópodos (Hornung, 2011), anfípodos (Friend y Richardson, 1986) y decápodos (Watson-Zink, 2021), que presentan

mayor o menor independencia del agua y diferentes adaptaciones respiratorias. Por otro lado, algunos malacostráceos decápodos (cangrejos) han desarrollado órganos muy complejos y poseen un sistema circulatorio que es considerado por algunos autores semicerrado. Es necesario resaltar que los anfípodos, semi terrestres, respiran por branquias, como es el caso de *Talitrus saltator*. Los isópodos, en tanto, pueden poseer pulmones o tráqueas en el exopodito, o branquias en el endopodito (Perry et al., 2019).

En esta clase los apéndices poseen una gran importancia para su forma de vida, ya que intervienen en multitud de funciones además de las locomotoras. Así, los del tipo birrámeo poseen numerosas porciones que han seguido diversos caminos evolutivos, y que han recibido diversos nombres por lo que su nomenclatura suele ser complicada. Como sea, una de estas porciones son los mencionados exitos, expansiones que frecuentemente se han convertido en branquias. También pueden recibir el nombre de epipodito o placa branquial, entre otras denominaciones (Boxshall y Jaume 2009). Entre los malacostráceos estas branquias se alojan generalmente en una cavidad, el branquiosteguito, desarrollada a expensas del caparazón y como una extensión lateral del mismo y por donde circula el agua. Posee orificios inhalantes y exhalantes entre los que se halla la branquia, que divide la cámara en una sección inhalante y otra exhalante (Ruppert et al., 2004).

Isópodos

Los isópodos contienen formas marinas bastante grandes, que pueden llegar al gigantismo, aunque la mayor parte son de pequeño tamaño (formas intersticiales), además de las terrestres. Pueden presentar hasta seis pares de pleópodos respiratorios portadores de branquias, en los que ambos, el exopodito y el endopodito, intervienen en aquella tarea. Asimismo, algunas porciones de los apéndices pueden transformarse en un opérculo. Las especies terrestres pueden poseer branquias lamelares simples, pseudotráqueas y pulmones, así como cámaras branquiales en su abdomen (Mill, 1997). Existen alrededor de 3.700 especies terrestres o con algún grado de adaptación a este ambiente (Sfenthourakis et al., 2020), siendo este grupo el que exhibe los linajes con mayor independencia del



agua de todos los crustáceos (Krieger et al., 2021). El extremo se ha documentado en *Hemilepistus*, una forma del desierto que exhibe cuidado de las crías, hábitos sociales y vive en túneles (Schmidt y Wägele, 2001). Aunque se creía que todos los isópodos terrestres conformaban un clado y que la invasión de las tierras fue un único evento, cada vez hay más evidencia de que existirían, probablemente, tres linajes que se hicieron terrestres en forma independiente y, aunque es asumido que provendrían de ancestros marinos, no es improbable que hayan existido intermedios dulceacuícolas (van Straalen, 2021). Por tanto, es aceptado que los órganos respiratorios han experimentado varios eventos de evolución convergente en distintos linajes de isópodos y exhiben, en las diferentes especies, un gradiente adaptativo de acuerdo con las exigencias ambientales y posición filogenética particular, yendo de superficies respiratorias muy simples a órganos sumamente elaborados y de animales que medran en zonas marinas litorales a otros que habitan desiertos. Además, hay casos de pérdida secundaria de todos los pulmones mientras que en otras especies pueden existir de entre uno hasta cinco pares de tales órganos, dispuestos en los pleópodos sucesivos, que son los apéndices posteriores (Hornung, 2011). Incluso dentro de ciertos taxones pueden encontrarse todos los tipos morfológicos y de complejidad creciente, asentados como siguiendo un gradiente desde anterior a posterior en los mencionados pleópodos (Paoli et al., 2002).

El caso más simple ocurre cuando el tegumento ventral del exopodito exhibe cierto plegamiento para efectuar la respiración, que varía entre las diferentes especies. A este nivel inicial de complejidad le sigue uno intermedio, cuando a estas prolongaciones se le suma una cubierta del área respiratoria. El caso más llamativo y extremo es aquél donde toda la estructura se incorpora en el interior del animal, haciendo las veces de “pulmón”, los cuales son bastante diversos. En estos casos, el epitelio se organiza formando pliegues a la vez que presenta espiráculos que, además, exhiben cierta tendencia a disminuir de tamaño cuanto mayor es la adaptación del animal al ambiente seco. Se completa la arquitectura respiratoria con la presencia de diversos espacios hemolinfáticos que surcan por el interior del pulmón. Los espiráculos pueden ser únicos o algo numerosos, y también su estructura varía entre los

taxones, ya que pueden presentar áreas hidrofóbicas en las zonas periespiraculares que rodean a esta abertura. En algunas especies de zonas muy áridas los espiráculos incluso pueden cerrarse (Hornung, 2011). Estas aberturas se comunican por dentro con el atrio, que se continúa con una serie de túbulos respiratorios de diámetro decreciente, que en algunos animales pueden penetrar hasta el pleon y la cavidad corporal (Schmidt y Wägele, 2001). El pulmón se encuentra en el pleon, y se halla formado por expansiones tegumentarias que encierran espacios hemocelómicos con el cual el aire de la cavidad intercambia gases. En los casos más complejos este pulmón puede consistir en cientos de tales prolongaciones, mientras en los más simplificados apenas es una superficie de intercambio relativamente lisa.

Decápodos

Generalmente los decápodos poseen branquias complejas y contenidas en cámaras que en ciertos cangrejos forman pulmones. Esto posibilita la existencia de especies enteramente acuáticas, totalmente terrestres o anfibias. En las anfibias, las adaptaciones son completamente diferentes a las dos primeras. Por otro lado, cada uno de los ocho toracómeros (apéndices torácicos) podrían portar hasta cuatro branquias, aunque nunca se alcanza el número teórico máximo de 32, siendo 24 pares la mayor cantidad encontrada (en un camarón), mientras en las langostas existen hasta 20. Los braquiuros marinos poseen entre ocho a nueve pares (Mill, 1997).

Los cangrejos han colonizado la tierra al menos en 10 oportunidades independientes. Llegaron a la misma desde el mar a través de zonas litorales o manglares, o desde las aguas dulces, a través de estuarios (Watson-Zink, 2021). Probablemente en algunas especies este proceso se vería facilitado por la presencia de simbiosis, que auxiliarían al animal al amortiguar su exposición a elevados niveles de oxígeno y en la utilización de nuevos alimentos, como vegetales pobres en nitrógeno, entre otras funciones. El microbioma implicado podría ser adquirido ya sea desde el ambiente o desde la madre (Wale et al., 2021).

El término cangrejo puede aplicarse tanto a los braquiuros como a otros linajes que han experimentado un plegamiento en su zona ventral,

dirigiéndola hacia la región cefálica (Scholtz, 2014). Los pulmones son zonas muy vascularizadas de la cámara branquial y no siempre son homólogos entre sí, y aunque esta adaptación les permite respirar en el aire, en varias especies la cámara mantiene algo de agua (Luquet et al., 2000).

Las posibilidades respiratorias de los cangrejos braquiuros son muy diversas, pueden hallarse animales completamente acuáticos, a la vez que otros que no toleran mucho tiempo la inmersión, a los que se denomina cangrejos terrestres. También pueden encontrarse especies que habitan las zonas intermareales, y que se enfrentan a la desecación periódica mediante dos estrategias. En una los animales disminuyen su metabolismo y su demanda de oxígeno, a la vez que sus branquias se colapsan por la carencia de agua, mientras en la otra, halladas en las denominadas especies anfibias, los animales mantienen su actividad en los niveles habituales y por sus branquias suele recircular algo de agua porque las mismas son el único punto para la expulsión del dióxido de carbono (Luquet et al., 2000).

Además, las branquias pueden efectuar otras funciones, como la excreción, por lo que no pueden ser completamente inactivadas, porque si se quedan sin agua, se colapsan o se adhieren, y no pueden seguir funcionando. Por esto todas las especies de cangrejo siempre deberán tener cubiertas sus branquias al menos con algo de agua. De todos, el cangrejo de los cocoteros, *Birgus latro*, quizás sea la especie que más aumentó su capacidad pulmonar, a la vez que redujo sus branquias (Burggren y McMahon 1988).

Aunque existen superficies respiratorias en zonas inusuales, lo más común es que tal función se efectúe en las branquias o en el epitelio de la cámara branquial, el branquioesteguito, habiendo casos en que incluso se efectúan ambos tipos de respiración a la vez. En las especies de respiración bimodal se hallan tres características morfológicas en común: disminución de la superficie branquial, aumento del branquioesteguito, y adelgazamiento de la barrera aire/sangre en dicha superficie. Así, en los cangrejos acuáticos puede hallarse entre 900 a 1.500 mm² por gramo de biomasa, en tanto entre los terrestres dicha cantidad se halla entre 12 a 500 mm² (Henry, 1994).

La hemolinfa circula en las branquias para asegurar su oxigenación, siguiendo un patrón similar tanto en los cangrejos branquiados como en los terrestres. En estos también existe una red capilar en la cámara branquial que hace las veces de pulmón. Sin embargo, para adaptarse a las situaciones de diferente disponibilidad de agua, el flujo circulatorio sigue diferentes patrones. En cualquiera de los casos, la oxigenación se produce tanto en las branquias como en los pulmones, donde la sangre proveniente de los senos viscerales pasa por una red capilar que, en forma conjunta, fluye de las estructuras respiratorias hacia el seno branquial pericárdico que lleva la sangre hasta la cavidad pericárdica (Davie et al., 2015).

HEXÁPODOS E INSECTOS

Los hexápodos incluyen a animales como los colémbolos, proturos y dipluros además de los insectos como grupo más diverso, y aunque durante mucho tiempo fueron considerados taxones equivalentes, actualmente pertenecen a grupos diferentes (Bellini et al., 2023).

Los insectos probablemente colonizaron las tierras emergidas hace unos 480 millones de años, a partir de crustáceos acuáticos, y su sistema traqueal se habría originado durante tal evento. De todas maneras, dada la carencia de conocimiento sobre muchos hexápodos, ciertos autores afirman que aún es temprano para decidirse sobre un posible escenario evolutivo (Dittrich y Wipfler 2021).

Casi todos los pterigotas presentan tres troncos traqueales longitudinales principales a cada lado, uno dorsal, uno lateral y otro ventral. En general, las tráqueas de segmentos consecutivos se vinculan mediante conectores (Richards y Davies, 1997). Usualmente, los troncos laterales son los mayores y están casi siempre presentes, mientras el ventral es el menor y es inconstante (Snodgrass, 1993). El tronco dorsal transporta los gases de la musculatura y tegumento dorsal y del corazón, el lateral hace lo propio con los cuerpos grasos, el intestino, tubos de Malpighi y órganos reproductores, y finalmente el tronco ventral se encarga de llevar los gases de los músculos ventrales y el cordón nervioso (Beutel et al., 2013).

En los apterigotas la situación es bastante

complicada porque no existen estudios que incluyan a la mayoría de sus grupos, por lo que es difícil extraer conclusiones muy certeras sobre el estado ancestral de este sistema en los hexápodos (Dittrich y Wipfler 2021). Como se supone que estos derivan de crustáceos, es lícito suponer que las primeras formas fueron acuáticas. Sin embargo, en la actualidad la mayoría respiran aire, aunque colonizaron secundariamente las aguas, principalmente continentales, no existiendo muchos insectos estrictamente marinos. A pesar de lo expuesto, existen 15 órdenes de insectos con formas acuáticas, aunque sólo cinco presentan todas o la mayoría de las especies total o principalmente adaptadas a este medio (Thorp y O'Neill, 2015). En resumen, y siguiendo lo expuesto por Harrison (2015), es probable que los diversos linajes de hexápodos hayan derivado su sistema traqueal en forma independiente uno de otro, y aunque quizás este haya evolucionado en tierra, no puede descartarse un estadio anfibio intermedio. Sin embargo, al no haberse hallado formas ancestrales con branquias, no puede descartarse que las tráqueas y la colonización aeroterrestre se hayan producido una única vez entre los hexápodos. En este sentido, también debe mencionarse que algunos autores defienden la hipótesis de los “traqueados” por la cual los hexápodos y miriápodos derivarían de un crustáceo ancestral, y que las tráqueas se habrían originado una única vez al colonizar la tierra.

Existe la posibilidad que el antepasado crustáceo de los hexápodos haya colonizado las aguas dulces para conquistar la tierra durante dos eventos diferentes. En uno, habrían aparecido los “apterigotas” mientras en el otro se habrían originado los demás insectos, salvo los dermápteros y los odonatos que permanecieron en las aguas dulces. Luego, varios taxones retornaron a las aguas en forma secundaria e independiente, pues si bien respiran por tráqueas o incluso por branquias, no son homólogas con las de los crustáceos (van Straalen, 2021).

Las tráqueas de los insectos conforman un sistema de conductos ectodérmicos y separados del exterior por espiráculos, que consisten en grandes ramas pluricelulares que al dividirse generan delgadas traqueolas unicelulares de las que se originan finas prolongaciones que miden apenas algunos nanómetros. Así, estas ramificaciones incluso pueden penetrar dentro de los miocitos de algunos

músculos de vuelo (Harrison y Wasserthal, 2013), en los que cada célula muscular posee su propia traqueola con prolongaciones de hasta 70 nm de espesor. Además, las prolongaciones traqueolares se alojan tan cerca de las mitocondrias de los miocitos, que aquellas se disponen a su alrededor, patrón denominado “continuum mitocondrial” (Maina, 2011). Pero, a pesar de que, parecen entrar a su citoplasma, las traqueolas y los miocitos siempre se hallan separados, aunque funcionalmente puede considerarse a estas prolongaciones como intracelulares (Klowden, 2013). Aunque pueden existir más traqueolas por unidad de superficie que capilares en tejidos de mamíferos, en especies muy pequeñas la respiración es esencialmente tegumentaria, a la vez que en algunos casos también interviene la hemolinfa en el transporte de los gases, como ocurre en los proturos y en algunos colémbolos. Los pigmentos respiratorios, anteriormente considerados una rareza de los hexápodos, parecen ser mucho más ubicuos de lo que se pensaba. Las tráqueas también pueden servir como sostén, como ocurre en algunos miriápodos (Harrison y Wasserthal, 2013). Dentro de aquellas, salvo en las de mayor calibre, pueden encontrarse unos engrosamientos, los ctenidios, que evitan su colapso. Histológicamente, desde la luz hacia el medio interno, se hallan compuestas por la cutícula, un epitelio plano de origen ectodérmico y la membrana basal. Bajo la epicutícula puede encontrarse una lámina de resilina. Las finas traqueolas, al final del tubo, se hallan cerradas por la célula traqueolar por lo que el extremo es ciego, aunque en esta zona los tubos pueden anastomosarse con otros. Esta región final no muda con la ecdisis y se halla dentro de la célula terminal (Richards y Davies, 1997, Harrison y Wasserthal, 2013). El oxígeno pasa hacia los tejidos en estas prolongaciones, mientras el dióxido de carbono puede atravesar las paredes de todo el árbol respiratorio (Terblanche y Woods, 2018).

Las tráqueas se comunican al exterior mediante los espiráculos, que son esenciales para la respiración discontinua y el flujo unidireccional, típico de los grandes insectos voladores. Estos órganos siempre se cierran en forma activa, mientras su apertura es principalmente pasiva, aunque hay excepciones (Perry et al., 2019), y pueden hallarse como máximo diez, siempre desde el tórax hacia atrás, ya que nunca ocupan la cabeza, por lo que a esta llegan tráqueas originadas en



segmentos posteriores. Estas aberturas presentan una amplia variación morfológica, aunque algunas características en común pueden ser: la apertura o poro, el peritrema, el atrio y el aparato de cierre. La situación más simple es cuando sólo existe una abertura, las que en casos más complejos se rodean de un engrosamiento, el peritrema. Sigue el atrio, el que puede poseer pelos o rugosidades al que continúa, al menos en ocasiones, el aparato de cierre, consistente de músculos y estructuras cuticulares con la función de obliterar al poro, sobre todo para evitar o disminuir la deshidratación (Richards y Davies, 1997).

El aparato de cierre opera gracias al accionar de músculos vinculados a dos neuronas asentadas en el mismo segmento y que inervan a los espiráculos de ambos flancos. Por el contrario, cuando existen músculos de apertura, más inusuales, son inervados en forma independiente por neuronas diferentes. Asimismo, en ambas situaciones pueden encontrarse neuronas inhibitoras (Harrison y Wasserthal, 2013). De cualquier modo, en los insectos pequeños o de metabolismo bajo, la difusión del oxígeno a través de las tráqueas cubre las necesidades del animal, el que sin embargo puede requerir efectuar movimientos de ventilación si aumenta su actividad (Maina, 2011). Además, muchas formas pueden experimentar anoxia y luego recuperarse, lo que sugiere que la difusión les alcanza para sostener un mínimo de actividad funcional (Harrison y Wasserthal, 2013). En este sentido, la tasa de captación de oxígeno se maximiza y la deshidratación se minimiza si los espiráculos permanecen cerrados la mayor parte del tiempo. Para poder llegar a este resultado y absorber oxígeno, los espiráculos se abren y cierran rápidamente en repetidas ocasiones durante ciertos períodos de tiempo (Lawley et al., 2020).

Para ilustrar la posible evolución del sistema traqueal de estos animales puede tratarse la situación estructural más simple, la que se halla en algunos “apterigotas”. En los arqueognatos se encuentra el taxón de los maquílidos, que posee un sistema traqueal con dos espiráculos en el tórax, cuyos troncos presentan anastomosis entre sí y envían ramas hacia la cabeza y zonas anteriores, y cinco espiráculos en el abdomen. En este, cada espiráculo se vincula a un sistema de tráqueas segmentario que en algunos casos no se conecta con los adyacentes. Los últimos segmentos

pueden no presentar tráqueas en algunas especies y los espiráculos no poseen ni musculatura ni sistemas de control de cierre o apertura (Dittrich y Wipfler 2021). De acuerdo con Ax (2000) y Perry et al., (2019), el plan basal de los insectos, es de un par de espiráculos en el mesotórax, otro en el metatórax y ocho pares en los segmentos abdominales subsiguientes, lo cuál se concluye de aquellos presentes en los “apterigotas”. Asimismo, no habrían existido tráqueas comunicantes entre los espiráculos, ni contralaterales, ni ipsilaterales (Ax, 2000).

EL SISTEMA NERVIOSO Y LA REGULACIÓN DE LAS FUNCIONES VISCERALES: LOS GENERADORES CENTRALES DE PATRONES MOTORES

Se comentará brevemente el control respiratorio de gasterópodos e insectos, los más estudiados en este aspecto de todos los invertebrados, salvo quizás los crustáceos, por lo que se abordarán las relaciones estructurales, funcionales y evolutivas del sistema nervioso en general y de las regiones del mismo encargadas del control visceral. Este último muchas veces se efectúa a través de los generadores centrales de patrones, conjuntos neuronales particularmente adaptados para las tareas vegetativas.

Al sistema nervioso y desde un punto de vista tradicional se lo ha clasificado en sistema nervioso de redes difusas (encontrados aparentemente sólo en xenoturbélidos) y sistemas nerviosos centralizados (SNC, claramente diferenciado en vertebrados, artrópodos, moluscos y anélidos, por nombrar sólo a algunos animales muy conocidos). Sin embargo, quizás convendría crear una tercera categoría, la de sistemas nerviosos de redes ganglionadas, halladas en los cnidarios, a los que, clásicamente y en contra de cierta evidencia, se los suponía como poseedores de redes simples y difusas. En cuanto a su evolución, no hay completo acuerdo si los SN y/o las neuronas son homólogas en todos los casos, o si lo son en algunos o en la mayoría de los filos animales. De acuerdo con esta última posibilidad, el origen evolutivo de al menos algunos taxones como el de los ctenóforos podría ser independiente (Urquiza, 2021).

Existe otra opción, aunque en mi opinión no resuelve el problema anterior: que el primer sistema nervioso en aparecer haya sido el entérico (que regula el accionar del sistema digestivo), y

que luego este se habría conectado con el SNC, hipótesis llamada “primer cerebro” por Furness y Stebbing (2018). El sistema nervioso entérico de los vertebrados (SNE), junto a otras dos divisiones, los sistemas simpático (SNS) y parasimpático (SNPS) son parte del sistema nervioso autónomo de estos animales (Butler y Hodos 2005). Como un todo, el Sistema Nervioso Autónomo (SNA) consiste en núcleos grises ubicados en el SNC y de nervios y de ganglios en el SNP y gobierna de manera generalmente involuntaria e inconsciente la actividad de los órganos internos y de las vísceras (Gabella, 2012) las que podrían ser definidas como el contenido de las cavidades craneal, torácica, abdominal y pélvica (Butler y Hodos, 2005).

Los sistemas nerviosos centralizados poseen una región central (SNC) y una periférica (SNP). En los vertebrados, el primero incluye al encéfalo y a la médula espinal. El SNP, en tanto, consiste en los nervios que salen del encéfalo y de la médula. Ambas regiones comprenden al Sistema Nervioso Somático, encargado de las acciones voluntarias (básicamente la movilidad del músculo estriado esquelético), y al SNA, destinado a controlar el funcionamiento de las vísceras. Esta clasificación data ya del siglo XIX, la que se aplicó a los mamíferos, y en la que la rama somática respondería al medio externo mientras la división autónoma regularía el medio interno, según la concepción establecida en la época por Claude Bernard. A pesar de los años transcurridos desde su formulación, esta clasificación parece ser bastante universal y quizás podría aplicarse a numerosos animales, habiendo aparecido temprano en la evolución, y reflejaría la posible homología de al menos parte de estos sistemas entre los diversos filos (Bertucci y Arendt, 2013), si bien esto es algo que dista de ser acordado por todos los biólogos (Copenhaver, 2007).

El SNA no solo regula las tres funciones mencionadas anteriormente, ya que junto al Sistema Neuroendócrino (SNEndo), al menos en los mamíferos, gobierna acciones inconscientes vitales como la temperatura, batido cardíaco, etc. Así, ambos sistemas actúan sobre el músculo liso, las glándulas exocrinas y endócrinas y los adipocitos. A pesar de que su accionar es involuntario e inconsciente, se integra con las actividades motoras voluntarias o ciertos estados de ánimo específicos (Kandel, 2021). En muchos

animales no vertebrados como moluscos, anélidos e insectos también existe un sistema nervioso central, uno periférico y uno visceral (SNVi) (Ponder et al., 2019; Purschke, 2016; Klowden, 2013). Este último es funcionalmente equivalente al autónomo de los vertebrados ya que controla las funciones vegetativas como la actividad cardíaca, respiratoria, excretora, endócrina y digestiva.

La capacidad de percibir el ambiente seguramente surgió al mismo tiempo que la vida y, probablemente, la de detectar cambios osmóticos haya sido la primera de todas (Verkhatsky, 2021), relacionada obviamente con las funciones de nutrición. La regulación de las vísceras que actúan en la circulación y alimentación son efectuadas a nivel local u hormonal gracias al accionar de neuronas intrínsecas, extrínsecas y neuromoduladores, mediante redes, plexos y ganglios nerviosos o una combinación de estos conectados localmente. Las redes son características de los animales más basales, mientras los ganglios se habrían formado en una temprana etapa evolutiva en los taxones más modernos. Probablemente, en los primeros tiempos del surgimiento de este sistema, en muchos grupos habrían existido también axones gigantes que permitieron la sincronización muscular a través de todo el cuerpo o de una región muy extensa al conectar circuitos locales. En la actualidad, intervienen neuromoduladores a nivel local o sistémico en forma de hormonas. Por otro lado, en lo que hace a la estructura en sí de los órganos vegetativos, los estratos musculares de los tubos huecos son del tipo liso (salvo artrópodos y probablemente anélidos) y se disponen generalmente de a dos, uno longitudinal y otro circular. Un patrón que es seguido en varios filos como cnidarios, anélidos, moluscos y platelmintos (Selverston, 2007). De hecho, la mencionada hipótesis del primer cerebro considera como evidencia la existencia de redes neuronales regulatorias de estos estratos en filos tan diversos como anélidos, moluscos y vertebrados (Furness y Stebbing, 2018).

De todas formas, y aunque en todos los animales su conducta se ve integrada con la actividad visceral, en los invertebrados no existiría un sistema autonómico en sentido estricto, si se habla en términos morfológicos, neuroquímicos y funcionales, como el de los vertebrados, pero si un SNVi, que regula la actividad de prácticamente



todos los órganos internos, aunque con una actividad integradora del SNC. En numerosos animales estos órganos, que frecuentemente efectúan movimientos repetitivos, han servido como modelos de estudio porque sus neuronas controladoras constituyen los “generadores de patrones centrales”, como el sistema estomatogástrico de los crustáceos, modelos en los que se pueden identificar en forma específica neuronas particulares, en ocasiones muy grandes y características. Por otro lado, la generación de dicho patrón de contracción, tanto puede ser una propiedad emergente de la propia red como deberse al accionar de células específicas (Jänig, 2013).

Los generadores centrales de patrones motores (GCPM) intervienen en la producción de movimientos repetitivos como la natación, la locomoción o la respiración (Marder y Bucher, 2001). Son generalmente redes neuronales pequeñas y autónomas, porque no precisan de la llegada de aferencias para su acción de disparo (Lodi et al., 2020). Aunque clásicamente han sido asociados a la generación de movimientos cíclicos como la respiración o episódicos como la locomoción, podrían intervenir en otros más complejos que incluyen también la posibilidad de aprendizaje (Berkowitz, 2019). Sus propiedades oscilatorias dependen en buena medida de la naturaleza de las membranas de sus neuronas constitutivas, que pueden disparar en forma endógena (neuronas marcapasos), aunque también pueden asociarse con neuronas no oscilatorias (Bucher et al., 2015).

A pesar de su relativa independencia funcional, al menos en algunos casos, la actividad rítmica precisa de la presencia de ciertas moléculas moduladoras para poder iniciarse. Por otro lado, algunos patrones que pueden ser más o menos similares, como la tos, el vómito o la respiración pueden emplear las mismas neuronas, aunque estas intervienen de forma diferente en cada caso. Además, en ciertos sistemas posiblemente las aferencias sensoriales sean más necesarias que en otros para adaptar el ritmo a las exigencias del animal (Marder y Bucher, 2001). En adición, y aunque las propiedades de las neuronas de estos sistemas neurales pueden ser muy similares, su funcionamiento suele basarse en la intervención de canales iónicos muy diferentes (Bucher et al., 2015).

EJEMPLOS DE SISTEMAS VISCERALES Y CONTROL DE LA RESPIRACIÓN

Moluscos

El SNC de estos animales consiste en una serie de ganglios pareados, generalmente cuatro, denominados cerebral, pedal, pleural y bucal, dispersos por el cuerpo, a los que puede agregarse un quinto par, el visceral. Cualquiera sea el caso, de los mismos emanan los nervios periféricos. Dichos ganglios pueden agregarse en forma de anillo, constituyendo un anillo circumesofágico (Urquiza, 2021). Entre los gasterópodos pulmonados, ya sean terrestres o secundariamente acuáticos, apareció un nuevo ganglio, denominado paleal o parietal (Chase, 2001) y, como en otros caracoles, existe un SNVi así como también un sistema nervioso entérico (Ponder et al., 2019). Además, el ganglio cerebral de algunos de estos animales ha sido dividido en tres, el procerrebro, mesocerebro y metacerebro (Chase, 2000, 2001), terminología que no siempre es aclarada y que puede confundir a los lectores. Como exhiben una complejidad neurológica y conductual intermedias entre los anélidos y los mamíferos o insectos, son considerados excelentes modelos en neurobiología. La cantidad de neuronas en estos moluscos oscila entre 4.000 a 200.000, algunas de las cuales alcanzan un gran tamaño, facilitando mucho la experimentación (Chase, 2002).

Entre estos organismos la regulación de las funciones viscerales como el batido cardíaco, la excreción o la respiración suelen ser efectuadas por el ganglio visceral, que en ocasiones puede fusionarse al ganglio parietal. Asimismo, también pueden participar en esta tarea algunas neuronas aisladas, así como ganglios periféricos (Chase, 2002). Sin embargo, en ciertos animales, como en el género *Aplysia*, el ganglio visceral no exhibe una delimitación muy obvia y parece fusionarse al abdominal, por lo que ha sido llamado ganglio parieto visceral. Este ganglio sería homólogo al ganglio parietal derecho hallado en el género *Achatina*. En el género *Helix*, recibe tanto el nombre de ganglio visceral como abdominal (Kodirov, 2011).

El SNP incluye numerosas y variadas neuronas de naturaleza sensorial, dispersas en distintos órganos, que sobrepasarían en número a las agrupadas en

los ganglios centrales. A menudo forman plexos en las paredes de los sistemas tubulares como el digestivo, quizás mediando la respuesta secretoria y peristáltica (Voronezhskaya y Croll, 2015).

Hay que recordar que la respiración tegumentaria se ejecuta en todos los gasterópodos, aunque frecuentemente también la branquial y/o pulmonar (Chase, 2002). Por otro lado, los cenogasterópodos son oxígeno conformadores, mientras los pulmonados no, porque regulan el consumo de oxígeno, junto a que su metabolismo podría ser parcialmente anaeróbico (Pyron y Brown, 2015). Los pulmonados del género *Lymnaea* posee un SN que puede regenerarse, con neuronas grandes y fácilmente identificables (Dong et al., 2021), y que pueden trasplantarse a otro individuo. Además, permiten el registro electrofisiológico mientras el animal se halla respirando, e in vitro, incluso pueden reconstruir el CGP respiratorio (Taylor y Lukowiak, 2000). Son muchas las razones por las que se trata de un modelo útil. Como su hábitat se torna periódicamente hipóxico, impidiendo la respiración tegumentaria, el animal debe emerger y comenzar con la ventilación del pulmón. Para efectuar esta tarea se abre el neumostoma por unos 20 a 30 segundos y así se expulsa el aire viciado. Esta acción, que requiere de la contracción de tres grupos musculares diferentes, contrasta con la complementaria, la entrada del aire al pulmón, que ocurriría aparentemente por difusión (Chase, 2002).

El centro generador de patrones motores interviniente en la respiración consistiría en tres interneuronas: una controla el inicio del ciclo respiratorio y se halla en el ganglio pedal dorsal derecho, otra expulsa el aire desde el pulmón, porque actúa sobre las motoneuronas que inervan a los músculos que abren el neumostoma y una tercera completa la expulsión del aire mediante el cierre del último y se halla en el ganglio visceral dorsal. La conducta respiratoria está influida por aferencias sensitivas (Taylor y Lukoviak, 2000).

Artrópodos, con énfasis en crustáceos e insectos

El SNVi en los insectos consta de un conjunto de ganglios, sobretudo ubicados hacia la región anterior, que actúan sobre la musculatura bucal y las porciones anterior y media del tubo digestivo

(Klowden, 2013). Las diversas regiones nerviosas varían mucho con el tipo de dieta, pudiéndose encontrar algunas estructuras más desarrolladas en los insectos que se alimentan de fuentes sólidas (Ayali, 2004). El SNVi consiste en: un sistema estomatogástrico (SEG) o estomodeal anterior, el nervio ventral impar y el sistema simpático ventral o sistema nervioso ventral caudal (Beutel et al., 2013; Wigglesworth, 1972).

En los crustáceos e insectos la ventilación es regulada por núcleos neuronales asentados en el ganglio torácico, porque en este se ubican las neuronas centrales generadoras de patrones sensibles al nivel de oxígeno. En ocasiones dicho ganglio puede alcanzar la región abdominal. Debe resaltarse que, si bien en panartropoda la hipoxia estimula la ventilación, este no es el caso del género *Limulus* y ciertos crustáceos basales, que reflejan la situación inicial, habiendo surgido la respuesta a la hipoxia posteriormente dentro del filo (Harrison, 2015).

En los crustáceos la ventilación branquial es efectuada por el batido de los apéndices mientras que la aérea por el accionar del escafognatito (Ruppert et al., 2004). En los anfibios algunos pueden ejecutar ambos tipos de respiración a la vez (Henry, 1994). Así, en casi todos los casos los crustáceos ventilan sus branquias gracias al movimiento de apéndices locomotores o bucales más o menos modificados (Harrison, 2015). En los insectos, los gases progresan en las tráqueas por difusión o, más generalmente, por difusión y convección. Estos movimientos ventilatorios, más la apertura y cierre de los estigmas son regulados conjuntamente por centros nerviosos del SNC. La forma de ventilación puede ser de tres tipos, continua, discontinua o cíclica (Gefen y Mattheews, 2021) y, salvo excepciones, la misma es llevada a cabo gracias a la acción de músculos intersegmentarios ubicados en la pared corporal abdominal, a la que deforman, con lo que producen una acción de bombeo (Harrison y Wasserthal, 2013). Esta musculatura, encontrada también en los crustáceos, posee en ellos otras funciones e inervación, porque actúa en la postura o locomoción. Por esto, explicar como se produjo el cambio en el patrón de inervación es un problema de suma importancia (Harrison, 2015). La regulación de la respiración es efectuada gracias a la acción de músculos que cierran activamente los dos



espiráculos de cada segmento, y que son regulados a su vez por neuronas locales que inervan ambas aberturas a la vez. La apertura de los espiráculos es, principalmente, pasiva. Sin embargo, en los casos que es producida de manera activa, ocurre porque actúan músculos que, a diferencia de los de cierre, son inervados en forma independiente en cada lado del segmento. Un punto común en ambos tipos de regulación es que pueden intervenir neuronas inhibitorias (Harrison y Wasserthal, 2013).

CONCLUSIÓN

La respiración aérea probablemente fue secundaria a otras adaptaciones como la regulación osmótica (van Straalen, 2021), y ha surgido en forma independiente y seguido múltiples vías en diferentes filos, así como dentro de éstos, lo que se hace evidente al observar la multitud de veces en que los caracoles, los isópodos o los cangrejos invadieron la tierra y, en ciertos casos, volvieron secundariamente al agua. Parece algo diferente, sin embargo, la situación de los hexápodos, ya que no habrían surgido independientemente tantas líneas con respiración aérea, a pesar de lo cual representa el taxón más hiperdiverso. Estos eventos ejemplifican la plasticidad y oportunismo con que opera la evolución, dado que se han generado tráqueas o pulmones en forma paralela e independiente en animales emparentados a partir de las mismas o similares estructuras ancestrales. En el caso del, comparativamente, escaso número de insectos acuáticos ilustra también como actúan las restricciones morfológicas y/o funcionales.

Por otro lado, no están muy claras las relaciones evolutivas de los mecanismos de regulación de la respiración, siendo un punto interesante para clarificar en el futuro, hasta que nivel son compartidos entre los diferentes linajes que conquistaron la tierra en forma independiente. Esto es, profundizar y aclarar cuales son las relaciones evolutivas entre las neuronas implicadas en el control visceral de la respiración y otros sistemas como el batido cardiaco, la peristalsis y otras acciones motoras cíclicas.

Sin embargo, y a pesar de las claras diferencias entre los órganos respiratorios del mismo “tipo”, que impiden verlos como homólogos, dadas ciertas similitudes en las estructuras respiratorias, así como en las encargadas de su control, quizás no

sea aventurado pensar que son ejemplos de un caso especial de homología, la homología profunda. Al comparar con otros sistemas nerviosos viscerales, esto parece contrastar fuertemente con, por ejemplo, la evolución del sistema nervioso entérico, que podría ser homólogo (en sentido estricto) en todos los animales. Es curioso también el hecho que la mayoría de la biodiversidad animal recaiga en pocos bauplan adaptados a la vida aeroterrestre, aunque en el mar se hallan la mayoría de los filos, pero con menor número total de especies. Con todo, las estructuras y mecanismos adaptativos implicados en la respiración aérea son relativamente similares y, en la mayoría de los casos, ocurrieron en el mismo periodo temporal, incluso aunque hayan sido colonizaciones independientes de linajes emparentados pertenecientes al mismo filo o clase. Al reflexionar sobre esto, adquiere mayor relevancia el estudio y comprensión de los procesos ecológicos y evolutivos de la conquista de la tierra y, obviamente, de las transformaciones morfológicas implicadas. Entre algunos de tales mecanismos serían muy atractivas de clarificar las diferentes vías que llevaron a la simbiosis con microorganismos y que, según la novedosa visión del holobionte, habrían permitido conquistar la tierra. Probablemente la interacción entre microorganismos, sistema nervioso entérico y cerebro, sería un excelente modelo para comparar, sobretudo si se piensa en el problema de la regulación de la respiración y la evolución de las neuronas viscerales.

Para finalizar, otro punto interesante a analizar a futuro podría ser la comparación profunda de los programas de desarrollo de las tráqueas y pulmones de los diferentes taxones de artrópodos y gasterópodos, asumiendo que al menos en muchos de ellos, no son homólogos en un sentido estricto.

CONFLICTO DE INTERESES

El autor declara que no existen conflictos de interés.

REFERENCIAS

- Adis, J. & Junk, W. J. (2002). Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology*, 47(4), 711-731. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00892.x>

- Albin, A., González, M., Simó, M., Kossyrczyk, E. W., Bidegaray-Batista, L. & Aisenberg, A. (2022). Eight-legged swimmers: Behavioral responses to floods in two South American spiders. *Ethology*, 128(1), 41-48. <https://doi.org/10.1111/eth.13235>
- Ayali, A. (2004). The insect frontal ganglion and stomatogastric pattern generator networks. *Neurosignals*, 13(1-2), 20-36. <https://doi.org/10.1159/000076156>
- Ax, P. (2000). *Multicellular animals: the phylogenetic system of the metazoa* (Vol. 2). Springer Science & Business Media, Berlín.
- Barker, G. M. (2001). Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology. En: Barker, G. M. (Ed.), *The biology of terrestrial molluscs* (pp. 1-146). <https://doi.org/10.1079/9780851993188.0001>
- Bellini, B. C., Weiner, W. M. & Winck, B. R. (2023). Systematics, ecology and taxonomy of collembola: Introduction to the special issue. *Diversity*, 15(2), 221. <https://doi.org/10.3390/d15020221>
- Berkowitz, A. (2019). Expanding our horizons: central pattern generation in the context of complex activity sequences. *Journal of Experimental Biology*, 222(20), jeb192054. <https://doi.org/10.1242/jeb.192054>
- Bertucci, P. & Arendt, D. (2013). Somatic and visceral nervous systems-an ancient duality. *BMC biology*, 11(1), 1-4. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-54>
- Beutel, R. G., Friedrich, F., Yang, X. K. & Ge, S. Q. (2013). *Insect morphology and phylogeny: a textbook for students of entomology*. Walter de Gruyter, Berlín.
- Boxshall, G. A. & Jaume, D. (2009). Exopodites, epipodites and gills in crustaceans. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 67(2), 229-254. <https://doi.org/10.3897/asp.67.e31699>
- Bradley, T. J., Briscoe, A. D., Brady, S. G., Contreras, H. L., Danforth, B. N., Dudley, R., Grimaldi, D., Harrison, J. F., Kaiser, A., Merlin, C., Reppert, S., Vanderbrooks, J. & Yanoviak, S. P. (2009). Episodes in insect evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 49(5), 590-606. <https://doi.org/10.1093/icb/icp043>
- Broly, P., Deville, P. & Maillet, S. (2013). The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Evolutionary Ecology*, 27(3), 461-476. <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9625-8>
- Brunelli, E., Rizzo, P., Guardia, A., Coscarelli, F., Sesti, S. & Tripepi, S. (2015). The ultrastructure of the book lungs of the Italian trap-door spider *Cteniza* sp. (Araneae, Mygalomorphae, Ctenizidae). *Arthropod Structure & Development*, 44(3), 228-236. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.03.001>
- Brusca, R., Moore, W. & Shuster, S. (2016). *Invertebrates*. (3^a ed.). Sinauer Associates, Sunderland.
- Bucher, D., Haspel, G., Golowasch, J. & Nadim, F. (2015). Central pattern generators. En: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000032.pub2>
- Burggren, W. W. & McMahon, B. R. (Eds.). (1988). *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press.
- Burton D. W. (1981) Pallial systems in the Athoracophoridae (Gastropoda: Pulmonata), *New Zealand Journal of Zoology*, 8(3), 391-402. <https://doi.org/10.1080/03014223.1981.10430619>
- Butler, A. B. & Hodos, W. (2005). *Comparative vertebrate neuroanatomy: Evolution and adaptation*. John Wiley & Sons, Inc.
- Cannicci, S., Fratini, S., Meriggi, N., Bacci, G., Iannucci, A., Mengoni, A. & Cavalieri, D. (2020). To the land and beyond: crab microbiomes as a paradigm for the evolution of terrestrialization. *Frontiers in Microbiology*, 11, 575372. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.575372>
- Chase, R. (2000). Structure and function in the cerebral ganglion. *Microscopy research and technique*, 49(6), 511-520. [https://doi.org/10.1002/1097-0029\(20000615\)49:6<511:AID-JEMT2>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/1097-0029(20000615)49:6<511:AID-JEMT2>3.0.CO;2-L)
- Chase, R. (2001). Sensory organs and the nervous system. En: Barker, G. M. (Ed.), *The biology of terrestrial molluscs* (pp. 179-211). <https://doi.org/10.1079/9780851993188.017>
- Chase, R. (2002). *Behavior and its neural control in gastropod molluscs*. Oxford University Press.
- Copenhaver, P. F. (2007). How to innervate a simple gut: familiar themes and unique aspects in the formation of the insect enteric nervous system. *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists*, 236(7), 1841-1864. <https://doi.org/10.1002/dvdy.21138>
- Crews, S. C., Garcia, E. L., Spagna, J. C., Van Dam, M. H. & Esposito, L. A. (2019). The life aquatic with spiders (Araneae): repeated evolution of aquatic habitat association in Dictynidae and allied taxa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 189(3), 862-920. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz139>
- Davie, P. J., Guinot, D. & Ng, P. K. (2015). Anatomy and functional morphology of Brachyura. *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea*, Volume 9 Part C (2 vols), 11-163. https://doi.org/10.1163/9789004190832_004
- Dennis, M. M., Molnár, M., Kriska, K. & Löw, P. (2021) Mollusca: Gastropoda. En: La Douceur, E. E. B. (Ed.), *Invertebrate Histology*. Wiley Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781119507697.ch4>
- Dittrich, K. & Wipfler, B. (2021). A review of the hexapod tracheal system with a focus on the apterygote groups. *Arthropod structure & development*, 63, 101072. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2021.101072>
- Dong, N., Bandura, J., Zhang, Z., Wang, Y., Labadie, K., Noel, B., Davison, A., Koene, J., Sun, H., Coutellac,



- M. & Feng, Z. P. (2021). Ion channel profiling of the *Lymnaea stagnalis* ganglia via transcriptome analysis. *BMC genomics*, 22(1), 1-25. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-07287-2>
- Dunlop, J. A., Scholtz, G. & Selden, P. A. (2013). Water-to-land transitions. En: Minelli, A., Boxshall, G. & Fusco, G. (Eds.), *Arthropod biology and evolution: molecules, development, morphology* (pp. 417–439). Heidelberg, Germany: Springer.
- Engel, M. S. (2015). Insect evolution. *Current Biology Magazine*, 25, R845–R875. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.059>
- Foelix, R. F. (2011). *Biology of spiders*. Oxford University Press, New York.
- Friend, J. A. & Richardson, A. M. M. (1986). Biology of Terrestrial Amphipods. *Annual Review of Entomology*, 31(1), 25–48. doi:10.1146/annurev.en.31.010186.000325
- Furness, J. B. & Stebbing, M. J. (2018). The first brain: Species comparisons and evolutionary implications for the enteric and central nervous systems. *Neurogastroenterology & motility*, 30(2), e13234. <https://doi.org/10.1111/nmo.13234>
- Gabella, G. (2012). Autonomic nervous system. En: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000081.pub2>
- Garwood, R. J., Edgecombe, G. D., Charbonnier, S., Chabard, D., Sotty, D. & Giribet, G. (2016). Carboniferous Onychophora from Montceau-les-Mines, France, and onychophoran terrestrialization. *Invertebrate Biology*, 135(3), 179–190. <https://doi.org/10.1111/ivb.12130>
- Gefen, E. & Matthews, P. G. (2021). From chemoreception to regulation: filling the gaps in understanding how insects control gas exchange. *Current Opinion in Insect Science*, 48, 26-31. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.08.001>
- Geoffroy, J. J. (2015). Subphylum myriapoda, class diplopoda. En: Thorp, J. & Rogers, C. (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (pp. 661-669). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00026-7>
- Ghiretti, F. (1966). Respiration. En: Wilbur, K. M. & Yonge, C. M. (Eds.), *Physiology of Mollusca* (Vol. II, pp. 175-208). Ed. Academic Press, New York.
- Giribet, G. & Edgecombe, G. D. (2020). *The invertebrate tree of life*. Princeton University Press.
- Gorr, T. A., Gassmann, M. & Wappner, P. (2006). Sensing and responding to hypoxia via HIF in model invertebrates. *Journal of Insect Physiology*, 52(4), 349-364. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2006.01.002>
- Gueriau, P., Lamsdell, J. C., Wogelius, R. A., Manning, P. L., Egerton, V. M., Bergmann, U., Bertrand, L. & Denayer, J. (2020). A new Devonian euthycarcinoid reveals the use of different respiratory strategies during the marine-to-terrestrial transition in the myriapod lineage. *Royal Society open science*, 7(10), 201037. <https://doi.org/10.1098/rsos.201037>
- Harrison, J. F. (2015) Handling and use of oxygen by pancrustaceans: Conserved patterns and the evolution of respiratory structures. *Integrative and Comparative Biology*, 55(5), 802–815. <https://doi.org/10.1093/icb/icv055>
- Harrison, J. F. & Wasserthal, L. T. (2013). Gaseous exchange. En: Simpson S. J. & Douglas A. E. (Eds.), *The insects: structure and function* (pp. 501-545). Cambridge University Press.
- Heller, J. (2015). *Sea snails. A natural history*. Springer International Publishing Switzerland.
- Henry, R. P. (1994). Morphological, behavioral, and physiological characterization of bimodal breathing crustaceans. *American Zoologist*, 34(2), 205-215. <https://doi.org/10.1093/icb/34.2.205>
- Hilken, G., Müller, C. H. G., Sombke, A., Wirkner, C. S. & Rosenberg, J. (2011). Chilopoda -Tracheal system. En: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda* (Vol. 1, pp. 137-155). Brill, Leiden. DOI: https://doi.org/10.1163/9789004188266_008
- Hilken, G., Sombke, A., Müller, C. H. & Rosenberg, J. (2015). Diplopoda—tracheal system. En: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda* (Vol. 2, pp. 129-152). Brill, Leiden. DOI: https://doi.org/10.1163/9789004188273_007
- Hilken, G., Rosenberg, J., Edgecombe, G., Blüml, V., Hammel, J., Hasenberg, A. & Sombke, A. (2021). The tracheal system of scutigermorph centipedes and the evolution of respiratory systems of myriapods. *Arthropod Structure & Development*, 60, 101006. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101006>.
- Hornung, E. (2011). Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: structure, physiology and behavior. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 4(2), 95-130. <https://doi.org/10.1163/187498311X576262>
- Howard, R. J., Puttick, M. N., Edgecombe, G. D. & Lozano-Fernandez, J. (2020). Arachnid monophyly: morphological, palaeontological and molecular support for a single terrestrialization within Chelicerata. *Arthropod structure & development*, 59, 100997. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.100997>
- Jänig, W. (2013). The Autonomic Nervous System. En: Galizia, C. G. & Lledo, P. M. (Eds.), *Neurosciences-From Molecule to Behavior: a university textbook*. Berlin: Springer Spektrum.
- Kandel, E. R., Koester, J. D., Mack, S. H., Siegelbaum S. A. (2021). *Principles of neural science*. McGraw-Hill, New York.
- Kano, Y., Chiba, S. & Kase, T. (2002). Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records. Proceedings of the

- Royal Society of London. *Series B: Biological Sciences*, 269(1508), 2457-2465. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2178>
- Klowden, M. J. (2013). *Physiological systems in insects*. Academic press.
- Koch, M. (2015). Diplopoda—general morphology. En: Minelli, A. (Ed.), *Treatise on Zoology Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda* (Vol. 2, pp. 7-67). Brill, Leiden.
- Kodirov, S. A. (2011). The neuronal control of cardiac functions in Molluscs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 160(2), 102-116. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.06.014>
- Krieger, J., Hörnig, M. K., Kenning, M., Hansson, B. S. & Harzsch, S. (2021). More than one way to smell ashore—Evolution of the olfactory pathway in terrestrial malacostracan crustaceans. *Arthropod structure & development*, 60, 101022. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101022>
- Kusche, K., Ruhberg, H. & Burmester, T. (2002). A hemocyanin from the Onychophora and the emergence of respiratory proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(16), 10545-10548. <https://doi.org/10.1073/pnas.152241199>
- Lamsdell, J. C., McCoy, V. E., Perron-Feller, O. A. & Hopkins, M. J. (2020). Air breathing in an exceptionally preserved 340-million-year-old sea scorpion. *Current Biology*, 30(21), 4316-4321. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.034>
- Lancaster, J. & Downes, B. J. (2013). *Aquatic entomology*. OUP Oxford.
- Lawley, S. D., Reed, M. C. & Nijhout, H. F. (2020). Spiracular fluttering increases oxygen uptake. *PLoS One*, 15(5), e0232450. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232450>
- Lee, D. J. & Matthews, P. G. (2021). How insects transition from water to air: Respiratory insights from dragonflies. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 253, 110859. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110859>
- Lewis, J. G. E. (1981). *The biology of centipedes*. Cambridge University Press.
- Lindberg, D. R. & Ponder, W. F. (2001). The influence of classification on the evolutionary interpretation of structure a re-evaluation of the evolution of the pallial cavity of gastropod mollusks. *Organisms Diversity & Evolution*, 1(4), 273-299. <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00025>
- Lodi, M., Shilnikov, A. L. & Storaice, M. (2020). Design principles for central pattern generators with preset rhythms. *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems*, 31(9), 3658-3669. <https://doi.org/10.1109/TNNLS.2019.2945637>
- Lopardo, L., Michalik, P. & Hormiga, G. (2022). Take a deep breath. The evolution of the respiratory system of symphytognathoid spiders (Araneae, Araneoidea). *Organisms Diversity & Evolution*, 22(1), 231-263. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00524-w>
- Lów, P., Molnár, M. & Kriska, K. (2016). *Atlas of Animal Anatomy and Histology*. Springer Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-25172-1>
- Lozano-Fernandez, J., Carton, R., Tanner, A. R., Puttick, M. N., Blaxter, M., Vinther, J., Olesen, J., Giribet, G., Edgecombe, G. & Pisani, D. (2016). A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1699), 20150133. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0133>
- Luquet, C., Rosa, G., Ferrari, C., Genovese, G. & Pellerano, G. (2000). Gill morphology of the intertidal estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsidae) in relation to habitat and respiratory habits. *Crustaceana*, 73(1), 53-67. <http://dx.doi.org/10.1163/156854000504110>
- Maina, J. N. (1989). The morphology of the lung of a tropical terrestrial slug *Trichotoxon copleyi* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata): a scanning and transmission electron microscopic study. *Journal of Zoology*, 217(3), 355-366. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02495.x>
- Maina, J. N. (2011). *Bioengineering Aspects in the Design of Gas Exchangers. Evolutionary, Morphological, Functional, and Molecular Perspectives*. Springer, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-20395-4>
- Marder, E. & Bucher, D. (2001). Central pattern generators and the control of rhythmic movements. *Current biology*, 11(23), R986-R996. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00581-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00581-4)
- Mill, P. J. (1997) Invertebrate respiratory systems. En: Danzler, W. H. (Ed.), *Handbook of Physiology. Section 13. Comparative Physiology*, (Vol. II, pp. 1009-1096). American Physiological Society, Bethesda, NY.
- Molnár, K., Kriska, G. & Lów, P. (2021). Annelida. En: La Douceur, E. E. B. (Ed.), *Invertebrate Histology* (pp. 185-219). <https://doi.org/10.1002/9781119507697.ch7>
- Mordan, P. & Wade, C. (2008). Heterobranchia II. En: Ponder, W. & Lindberg, D. (Eds.), *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press.
- Mueck, K., Deaton, L. E., Lee, A. (2020). Microscopic anatomy of the gill and lung of the apple snail *Pomacea maculata*, with notes on the volume of the lung. *Journal of Shellfish Research*, 39, 125–132. DOI:10.2983/035.039.0112.
- Müller, M., Mentel, M., van Hellemond, J. J., Henze, K., Woehle, C., Gould, S. B., Yu, R. Y., van der Giezen M., Tielens A. G. M. & Martin, W. F. (2012). Biochemistry



- and evolution of anaerobic energy metabolism in eukaryotes. *Microbiology and Molecular Biology Review*, 76(2), 444–495. <https://doi.org/10.1128/MMBR.05024-11>
- Muñoz-Chápuli, R. (2011). Evolution of angiogenesis. *International Journal of Developmental Biology*, 55(4-5), 345-351. <https://doi.org/10.1387/ijdb.103212rm>.
- Nielsen, C. (2012). *Animal Evolution, Interrelationships of the Living Phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- Páll-Gergely, B., Gargominy, O., Fontaine, B. & Asami, T. (2017). Breathing device of a new *Streptaulus* species from Vietnam extends understanding of the function and structure of respiratory tubes in cyclophoroids (Gastropoda: Caenogastropoda: Pupinidae). *Journal of Molluscan Studies*, 83(2), 243-248. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyx006>
- Panganiban, G., Irvine, S. M., Lowe, C., Roehl, H., Corley, L. S., Sherbon, B., Grenier, J. K., Fallon, J. F., Kimble, J., Walker, M., Wray, G. A., Swalla, B. J., Martindale, M. Q. & Carroll, S. B. (1997). The origin and evolution of animal appendages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(10), 5162-5166. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.10.5162>
- Paoli, P., Ferrara, F. & Taiti, S. (2002). Morphology and evolution of the respiratory apparatus in the family Eubelidae (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Journal of Morphology*, 253(3), 272-289. <https://doi.org/10.1002/jmor.10008>
- Pearce, T. A. & Örstan, A. (2006). *The Mollusks: A Guide to Their Study, Collection, and Preservation* (pp. 261-285). Editorial American Malacological Society.
- Pereira, J., Bicudo, W. & Campiglia, S. (1985). A morphometric study of the tracheal system of *Peripatus acacioi* Marcus and Marcus (Onychophora). *Respiration physiology*, 60(1), 75-82. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(85\)90040-4](https://doi.org/10.1016/0034-5687(85)90040-4)
- Perry, S. F., Lambert, M. & Schmitz, A. (2019). *Respiratory biology of animals: Evolutionary and functional morphology*. Oxford University Press.
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R. & Ponder, J. M. (2019). *Biology and Evolution of the Mollusca* (Vol. 1). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781351115667>
- Ponder, W. F., Lindberg, D. R. & Ponder, J. M. (2020). *Biology and Evolution of the Mollusca* (Vol. 2). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781351115254>
- Prieto, G. I. (2021). Caution ahead: reassessing the functional morphology of the respiratory organs in amphibious snails. *PeerJ*, 9, e12161. <https://doi.org/10.7717/peerj.12161>
- Purschke, G. (2016) Annelida. Basal groups and pleistoannelida. En: Schmidt-Rhaesa, A., Harzsch, S. & Purschke, G. (Eds.), *Structure and evolution of invertebrate nervous systems* (pp. 254–312). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199682201.003.0024>
- Pyron, M. & Brown, K. M. (2015). Introduction to mollusca and the class Gastropoda. En: Thorp, J. & Rogers C. (Eds.) *Thorp and Covich's freshwater invertebrates* (pp. 383-421). Academic Press. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00018-8>
- Ramírez, M. J., Magalhaes, I. L., Derkarabetian, S., Ledford, J., Griswold, C. E., Wood, H. M. & Hedin, M. (2021). Sequence capture phylogenomics of true spiders reveals convergent evolution of respiratory systems. *Systematic Biology*, 70(1), 14-20. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa043>
- Richards, O. W. & Davies, R. G. (1997). *Imms' General Textbook of Entomology, vol. 1: Structure, physiology and development*. London, Chapman and Hall.
- Rodríguez, C., Prieto, G. I., Vega, I. A. & Castro-Vazquez, A. (2021). Morphological grounds for the obligate aerial respiration of an aquatic snail: functional and evolutionary perspectives. *PeerJ*, 9, e10763. <https://doi.org/10.7717/peerj.10763>
- Romero, P. E., Pfenninger, M., Kano, Y. & Klussmann-Kolb, A. (2016). Molecular phylogeny of the Ellobiidae (Gastropoda: Panpulmonata) supports independent terrestrial invasions. *Molecular phylogenetics and evolution*, 97, 43-54. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.12.014>
- Rumi, A., Gutierrez-Gregoric, D. E., Landoni, N., Cárdenas, J., Gordillo, S., Gonzalez, J. & Alvarez, D. (2015). Glacidorbidae (Gastropoda: Heterobranchia) in South America: revision and description of a new genus and three new species from Patagonia. *Molluscan Research*, 35(3), 143-152. <http://dx.doi.org/10.1080/13235818.2015.1030094>
- Ruppert, E. E., Fox, R. S. & Barnes, R. D. (2004). *Invertebrate zoology: a functional Evolutionary approach*. Editorial Cengage Learning.
- Ruthensteiner, B. (1997). Homology of the pallial and pulmonary cavity of gastropods *Journal of Molluscan Studies*, 63, 353-367. <https://doi.org/10.1093/mollus/63.3.353>
- Schmidt, C. & Wägele, J. W. (2001). Morphology and evolution of respiratory structures in the pleopod exopodites of terrestrial Isopoda (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Acta Zoologica*, 82(4), 315-330. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2001.00092.x>
- Schmidt-Rhaesa, A. 2007. *The Evolution of Organ Systems*. Oxford Biology, Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198566687.001.0001>
- Schmitz, A. (2013) Tracheae in Spiders: Respiratory Organs for Special Functions. En: Nentwig, W. (Ed.), *Spider Ecophysiology*. Editorial Springer Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33989-9_3
- Schmitz, A. (2016). Respiration in spiders (Araneae). *Journal*

- of *Comparative Physiology B*, 186(4), 403-415. <https://doi.org/10.1007/s00360-016-0962-8>
- Schmitz, A. & Harrison, J. F. (2004). Hypoxic tolerance in air-breathing invertebrates. *Respiratory Physiology Neurobiology*, 141(3), 229-42. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2003.12.004>
- Scholtz, G. (2014). Evolution of crabs—history and deconstruction of a prime example of convergence. *Contributions to Zoology*, 83(2), 87-105. <https://doi.org/10.1163/18759866-08302001>
- Scholtz, G. & Kamenz, C. (2006). The book lungs of Scorpiones and Tetrapulmonata (Chelicerata, Arachnida): evidence for homology and a single terrestrialisation event of a common arachnid ancestor. *Zoology*, 109(1), 2-13. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2005.06.003>
- Selden, P. A. (2001). *Terrestrialization* (Precambrian–Devonian). En: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1038/npge.els.0004145>
- Selden, P. A. & Edwards, D. (1989) Colonisation of the land. En: Allen, K. C. & Briggs, D. E. G. (Eds.), *Evolution and the Fossil Record* (Cap. 6, pp. 122–152). London: Belhaven.
- Selverston, A. I. (2007). Evolution of visceral control in invertebrates. En: Kaas, J. H. (Ed.), *Evolution of nervous system. A comprehensive reference* (pp. 375-402). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B0-12-370878-8/00177-4>
- Sfenthourakis, S., Myers, A. A., Taiti, S., Lowry, J. K. (2020). Terrestrial environments. En: Thiel, M., Poore, G. (Eds.), *Evolution and Biogeography of the Crustacea, the Natural History of the Crustacea* (pp. 375-404). Oxford University Press, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/oso/9780190637842.003.0014>
- Shubin, N., Tabin, C. & Carroll, S. (2009). Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature*, 457(7231), 818-823. <https://doi.org/10.1038/nature07891>
- Sluys, R. (2019). The evolutionary terrestrialization of planarian flatworms (Platyhelminthes, Tricladida, Geoplanidae): a review and research programme. *Zoosystematics and Evolution*, 95, 543-556. <https://doi.org/10.3897/zse.95.38727>
- Snodgrass, R. E. (1993). *Principles of Insect Morphology*. Cornell University Press. <https://doi.org/10.7591/9781501717918>
- South, A. (2012). *Terrestrial slugs: biology, ecology and control*. Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-2380-8>
- Starr, S. M. & Wallace, J. R. (2021). Ecology and biology of aquatic insects. *Insects*, 12(1), 51. <https://doi.org/10.3390/insects12010051>
- Strong, E. E., Gargominy, O., Ponder, W. F. & Bouchet, P. (2008). Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 149-166. <https://doi.org/10.1007/S10750-007-9012-6>
- Taylor, B. E. & Lukowiak, K. (2000). The respiratory central pattern generator of Lymnaea: a model, measured and malleable. *Respiration physiology*, 122(2-3), 197-207. [https://doi.org/10.1016/s0034-5687\(00\)00159-6](https://doi.org/10.1016/s0034-5687(00)00159-6)
- Terblanche, J. S. & Woods, H. A. (2018). Why do models of insect respiratory patterns fail? *Journal of Experimental Biology*, 221(13), jeb130039. <https://doi.org/10.1242/jeb.130039>
- Thorp, J. H. & O'Neill, B. J. (2015). Hexapoda—Introduction to Insects and Collembola. En: Thorp, J. & Rogers, C. (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (pp. 849-871). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00033-4>
- Urquiza, S. P. (2021). Nociones sobre la estructura y evolución del sistema nervioso de algunos invertebrados. *Revista de investigación científica*, 41(2), 256-276. <http://dx.doi.org/10.17268/rebiol.2021.41.02.11>
- Urquiza, S. P. & Carezzano, F. J. (2018). *Morfología Animal*. Tomo I (pp. 160). Editorial Sima, Córdoba.
- Vahtera, V., Edgecombe, G. D. & Giribet, G. (2012). Spiracle structure in scolopendromorph centipedes (Chilopoda: Scolopendromorpha) and its contribution to phylogenetics. *Zoomorphology*, 131(3), 225-248. <https://doi.org/10.1007/s00435-012-0157-0>
- Van Straalen, N. M. (2021). Evolutionary terrestrialization scenarios for soil invertebrates. *Pedobiologia*, 87-88, 150753. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2021.150753>
- Verkhatsky, A. (2021). Early evolutionary history (from bacteria to hemichordata) of the omnipresent purinergic signalling: A tribute to Geoff Burnstock inquisitive mind. *Biochemical Pharmacology*, 187, 114261. <https://doi.org/10.1016/j.bcp.2020.114261>
- Vermeij, G. J. & Dudley, R. (2000). Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(4), 541-554. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00216.x>
- Vermeij, G. J. & Watson-Zink, V. M. (2022). Terrestrialization in gastropods: lineages, ecological constraints and comparisons with other animals. *Biological Journal of the Linnean Society* 136, 393-404 <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac053>
- Voronezhskaya, E. E. & Croll, R. P. (2016). Mollusca: Gastropoda. En: Schmidt-Rhaesa, A., Harzsch, S. & Purschke, G. (Eds.), *Structure and evolution of invertebrate nervous systems* (pp. 196-221). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199682201.003.0020>
- Wale, M., Daffonchio, D., Fusi, M., Marasco, R., Garuglieri, E. & Diele, K. (2021). The importance of larval stages for considering crab microbiomes as a paradigm for the

- evolution of terrestrialization. *Frontiers in Microbiology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.770245>
- Watson-Zink, V. M. (2021). Making the grade: Physiological adaptations to terrestrial environments in decapod crabs. *Arthropod structure & development*, 64, 101089. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2021.101089>
- Wigglesworth, V. B. (1972). *The principles of insect physiology*. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-5973-6>
- Wirkner, C. S., Richter, S., Watling, L. & Thiel, L. (2013a). Circulatory system and respiration. *Natural History of Crustacea*, 1, 376-412. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780195398038.003.0014>
- Wirkner, C. S., Tögel, M. & Pass, G. (2013b). The Arthropod Circulatory System. En: Minelli, A., Boxshall, G. & Fusco, G. (Eds.), *Arthropod Biology and Evolution* (pp. 343–391). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-36160-9_14
- Zilber-Rosenberg, I. & Rosenberg, E. (2021). Microbial-driven genetic variation in holobionts. *FEMS Microbiology Reviews*, 45(6). <https://doi.org/10.1093/femsre>