

9 BRYOZOA

Juan López Gappa
Nora Sabattini*

*Autora del texto correspondiente a la clase Stenolaemata

INTRODUCCIÓN

El phylum de los briozoos posee actualmente más de 5000 especies, en su inmensa mayoría marinas, que suelen vivir en epibiosis sobre algas, o incrustando diversos sustratos duros como piedras, valvas de moluscos, caparazones de crustáceos, etc. Su existencia abarca desde el Ordovícico Temprano hasta la actualidad, estimándose que la biodiversidad del conjunto de las faunas fósiles es alrededor del cuádruple de las recientes. A pesar de la importancia de estas cifras, los briozoos no son muy conocidos a nivel popular, quizás debido a su pequeño tamaño.

Los primeros naturalistas los clasificaron junto con los hidrozoos en el grupo de los **zoófitos**, dudando incluso de su naturaleza animal. Estudios posteriores revelaron que los briozoos poseen un nivel de organización superior al de los **hidrozoos**, presentando un verdadero celoma y tubo digestivo completo.

El nombre con que debía designarse a estos invertebrados motivó interminables discusiones. Fueron llamados **Polyzoa** por los autores británicos y **Ectoprocta** por los norteamericanos. El término **Bryozoa**, utilizado inicialmente en Europa continental, ahora es aceptado por casi todos los especialistas.

MORFOLOGÍA GENERAL

Los briozoos son celomados acuáticos, sedentarios y coloniales. Cada **colonia**, también llamada **zoario**, está compuesta por módulos denominados **zooides**. La colonia se origina por un proceso de brotación asexual a partir de un zooide primario o **ancéstrula** (Figura 9. 8). El tubo digestivo de los zooides es completo y está curvado en forma de U. La boca abre en el centro de una corona de tentáculos ciliados o **lofóforo**, mientras que el ano desemboca cerca de la boca pero fuera de la corona tentacular. El conjunto del lofóforo más el tubo digestivo

suele denominarse **polípido** o **polipidio**. La parte anterior del cuerpo forma una cavidad en donde el lofóforo puede retraerse. No existen órganos excretores, ni tampoco sistema circulatorio o respiratorio. Los polípidos sufren ciclos de degeneración-regeneración, cuyos restos dan como resultado **cuerpos pardos**, que son expulsados o se acumulan en la parte basal del zooide. El sistema nervioso consiste principalmente en un pequeño **ganglio** situado entre la boca y el ano y un plexo nervioso.

La pared del zooide está formada, de adentro hacia fuera, por peritoneo, epidermis, una capa calcárea, quitinosa o gelatinosa, y cutícula, constituyendo una cámara o **zoecio**, donde se aloja el polípido. Durante el proceso de fosilización, todas las partes blandas son destruidas, y solo tienen posibilidad de perdurar los zoocios, en caso de que se hallen calcificados. De acuerdo a su posición en la colonia, las paredes pueden ser exteriores o interiores. Las exteriores suelen estar en contacto con el ambiente e incluyen una capa protectora de cutícula en su parte externa. Las interiores se forman como repliegues del peritoneo y la epidermis, no están en contacto con el ambiente y carecen de cutícula. En algunas especies existen **partes extrazooidales** cuyo esqueleto brinda soporte a la colonia; suelen ser más grandes que los zooides, poseen cavidades corporales y paredes, pero carecen de órganos de alimentación.

REPRODUCCIÓN

Las colonias son hermafroditas, pero no todos los zooides lo son, ya que en algunos géneros existen zooides exclusivamente masculinos o femeninos. Las gónadas son simples, sin ductos, derivadas del peritoneo; las gametas salen al exterior por poros en el celoma. El producto de la reproducción sexual es una larva ciliada de vida libre. Estas pueden poseer tubo digestivo completo y pasar un período prolongado alimentándose en el plancton (larvas

planctotróficas, Figura 9. 1) o carecer del mismo, consumiendo sus reservas y fijándose rápidamente al sustrato (larvas **lecitotróficas**, Figura 9. 2). Posteriormente la larva se asienta, sufriendo una metamorfosis que da lugar a la ancéstrula. En algunos grupos de briozoos existe un marcado polimorfismo, con zooides especializados en la reproducción, defensa, limpieza y sostén de la colonia.

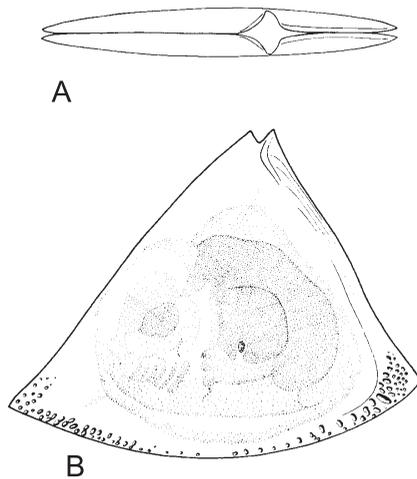


Figura 9. 1. Larva planctotrófica de tipo cifenauta. A. vista apical; B. vista lateral (modificado de Ryland, 1965).

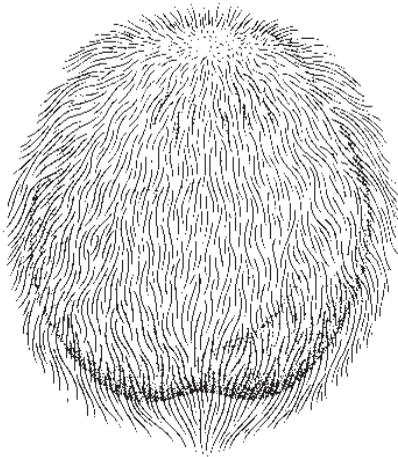


Figura 9. 2. Larva lecitotrófica (de Nielsen, 1970).

POLIMORFISMO

Una de las características más notables de los briozoos es la existencia de polimorfismo. Los zooides normalmente desarrollados, encargados de la alimentación y reproducción, se de-

nominan **autozooides**, mientras que los modificados para llevar a cabo una determinada tarea son llamados **polimorfos** o **heterozooides**. Las cámaras en donde se alojan son los **autozoocios** y **heterozoocios**, respectivamente. Los **quenozooides** son polimorfos desprovistos de estructura interna, con funciones de sostén o soporte, como por ejemplo los que forman los estolones de algunos ctenostomados (Figura 9. 17), o los rizoides de fijación de queilostomados arborescentes. Se encuentran tanto en los dos órdenes de gimnolemados como en los ciclostromados.

Las **avicularias** y **vibracularias**, en cambio, están restringidas a los queilostomados. El rasgo más característico de las avicularias es su mandíbula, una pieza quitinosa homóloga al opérculo, que se cierra por la acción de poderosos músculos. Los polípodos de estos polimorfos son vestigiales y cumplen solo funciones sensoriales. Las **avicularias adventicias** (Figura 9. 3) están considerablemente reducidas y se desarrollan sobre las paredes frontales o laterales de los zooides. Cuando las avicularias reemplazan a un zooides en una serie lineal se denominan **vicarias** (Figura 9. 4). Se han propuesto diversas hipótesis en cuanto al papel que desempeñan las avicularias. En algunos casos poseen funciones defensivas, capturando pequeños organismos que se desplazan sobre la colonia, aunque en la mayor parte de los queilostomados no existen evidencias sobre el papel que cumplen. Las avicularias de *Bugula* son capaces de moverse independientemente sobre un pedúnculo y poseen un notable parecido con la cabeza de un ave, de allí su nombre (Figura 9. 5).

En las vibracularias (Figura 9. 24) la mandíbula se alarga, transformándose en una seda quitinosa capaz de moverse en varios planos. Estos polimorfos contribuyen a la limpieza de la superficie de la colonia, y en algunos casos cumplen funciones de locomoción.

En la mayoría de los Gymnolaemata, los embriones se desarrollan en una **cámara de incubación**. Suele consistir en un espacio lleno de agua, delimitado por paredes corporales que dejan una abertura por donde entra el huevo fecundado y sale la larva al terminar su desarrollo. Tanto el zooides que deposita el huevo, llamado **zooides materno**, como el zooides distal a éste, cuyas paredes están modificadas para alojar a la cámara de incubación, son polimorfos. La estructura globular formada por las paredes expandidas del zooides se denomina **ooecio** (Figuras 9. 3, 18 y 23).

El polimorfismo no suele estar muy desarrollado en el orden Cyclostomata. Los **rizoides**

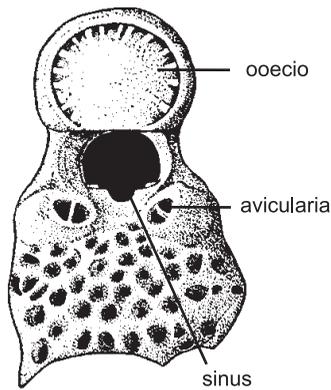


Figura 9.3. Zooida de *Schizoporella* (Cheilostomata, Ascophora). Pueden observarse el oocicio y las avicularias adventicias ubicadas a ambos lados del sinus (modificado de Maturó, 1957).

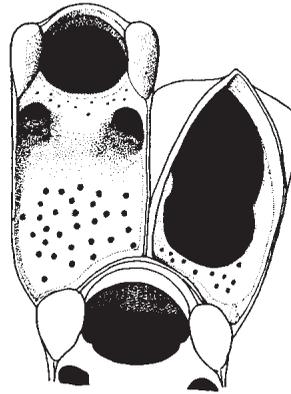


Figura 9.4. Zooides (izquierda y abajo) y avicularia vicaria (derecha) en *Thalamoporella* (Cheilostomata, Anasca) (de Maturó, 1957).

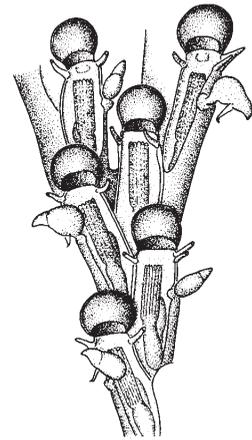


Figura 9.5. Fragmento de una colonia de *Bugula* con sus típicas avicularias en forma de cabeza de ave (de Ryland y Hayward, 1977).

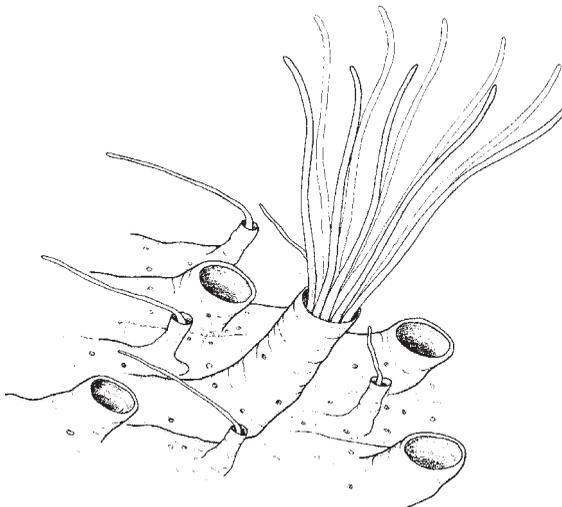


Figura 9.6. Autozooides y nanozooides de *Diplosolen* (Cyclostomata) (de Silén y Harmelin, 1974).

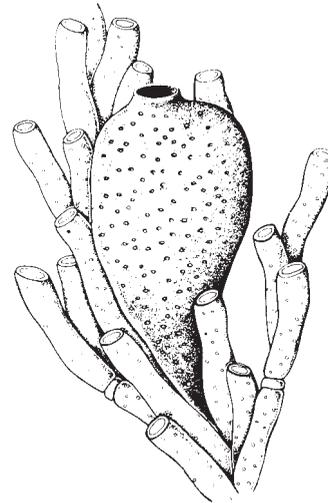


Figura 9.7. Gonozooida de *Crisia* (Cyclostomata) (de Silén, 1977).

son polimorfos que sirven para anclar la colonia al sustrato. En algunos géneros, como *Diplosolen*, existen zooides diminutos llamados **nanozooides** (Figura 9.6), de función aparentemente limpiadora. Los **gonozooides** (Figura 9.7) son polimorfos de paredes ensanchadas que cumplen con la función de alojar a los embriones y están presentes en todos los Cyclostomata.

Un interesante ejemplo de convergencia se observa en los briozoos melicerítidos (familia Eleidae), un grupo de Cyclostomata cuyo rango abarca desde el Cretácico al Paleoceno. Además de autozooides, quenzoooides y gonozooides, la posesión de un opérculo calci-

ficado les permitió el desarrollo de un polimorfismo equivalente al de los Cheilostomata. Los polimorfos característicos de este grupo se denominan en conjunto **eleozooides** y poseen diferentes morfologías. Un tipo particular de eleozooides son los **rostrozooides**, cuyo opérculo se alarga considerablemente, confiriéndoles un aspecto similar al de las avicularias.

COLONIALISMO

Luego de asentarse sobre el sustrato, la larva de los briozoos sufre metamorfosis, convirtién-

dose en un zooides primario o **ancéstrula** (Figura 9. 8). En la mayoría de los gimnolemados, la ancéstrula es un zooides completamente desarrollado, aunque frecuentemente presenta una morfología diferente al resto de los miembros de la colonia. *Membranipora* posee la particularidad de que su ancéstrula consiste en un par de zooides gemelos. En algunos Ascophora, la ancéstrula no posee la pared frontal calcárea que caracteriza al grupo, sino una membrana frontal como la de los Anasca (Figura 9. 8), sugiriendo que estos últimos pueden ser considerados ancestros de los Ascophora.

Los zooides son unidades modulares morfológicamente discretas análogas a un animal completo, que producen réplicas similares mediante un proceso de brotación asexual. El mecanismo por el cual la ancéstrula origina a una colonia se denomina **astogenia** (Figura 9. 8). La brotación da como resultado la adición de zooides más nuevos en el borde o en la superficie de las colonias, cada vez más lejos de la ancéstrula. Esa dirección se conoce como **distal**, mientras que la más cercana al origen de la colonia, donde los zooides son más viejos, es la **proximal**. En una primera fase, o **zona de cambio astogenético**, las sucesivas capas de zooides van experimentando variaciones morfológicas, que generalmente comprenden un aumento progresivo en tamaño y complejidad. Los zooides en la zona de cambio astogenético se denominan **neánicos**. A medida que prosigue el proceso de brotación asexual las capas de zooides alcanzan una morfología definitiva. Esta fase se denomina **zona de repetición astogenética**, y los zooides que la constituyen se llaman **efébicos**. En esta zona existe también un gradiente superpuesto de **cambio ontogenético**, donde la complejidad aumenta desde el margen en sentido proximal, a medida que cada zooides se va desarrollando hasta alcanzar su morfología definitiva. En consecuencia, se reconocen en los zooides de una colonia cuatro causas de variación morfológica: la astogenia, la ontogenia, el polimorfismo y las variaciones microambientales, como por ejemplo irregularidades en el sustrato o amontonamiento por competencia con otras colonias.

Una nueva colonia también puede originarse por brotación a partir de fragmentos de colonias preexistentes, en cuyo caso carece de ancéstrula.

El fenómeno denominado **homosíndrome**, es decir la fusión de colonias originadas a partir de distintas larvas de la misma especie, está bien documentado en los briozoos y otros invertebrados coloniales. Su hallazgo en el

fenestrado pérmico *Septopora* sugiere que las larvas que dieron origen a las colonias fusionadas pueden haber poseído un mismo genotipo, por haberse originado mediante el proceso de poliembrionía, el cual hasta ahora solo se conoce en el orden Cyclostomata.

Dado que una colonia originada por brotación se supone genéticamente uniforme, los briozoos son muy útiles para comprender las causas de las variaciones morfológicas, ya que en este caso no existe el problema de las diferencias genéticas debidas a la reproducción sexual, como en los organismos solitarios.

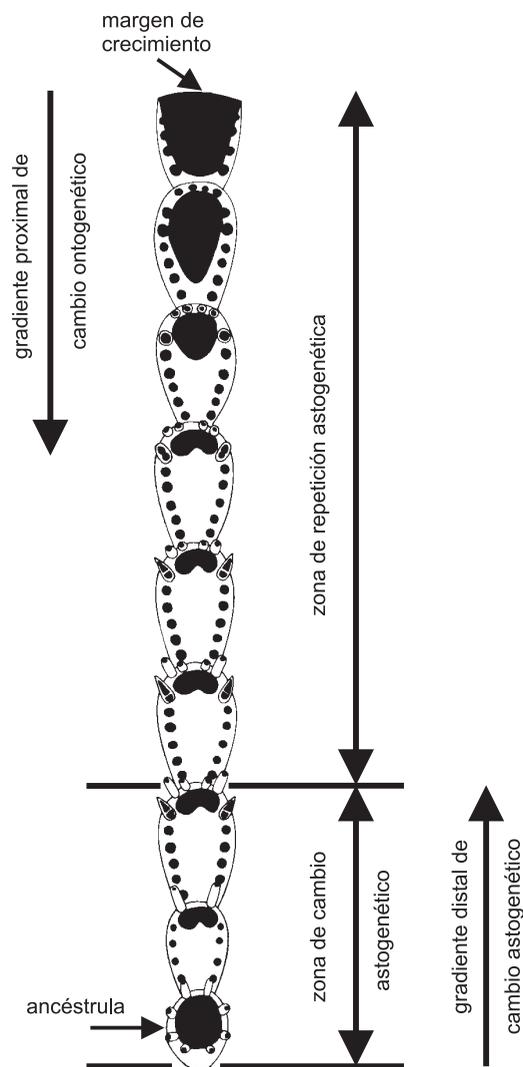


Figura 9. 8. Representación esquemática de la astogenia de una colonia (modificado de Boardman *et al.*, 1969).

SISTEMÁTICA

- Phylum Bryozoa
 - Clase Phylactolaemata
 - Clase Stenolaemata
 - Orden Trepodomata
 - Orden Cystoporata
 - Orden Cryptostomata
 - Orden Fenestrata
 - Orden Cyclostomata
 - Clase Gymnolaemata
 - Orden Ctenostomata
 - Orden Cheilostomata

CLASE PHYLACTOLAEMATA

Los briozoos filactolemados son exclusivamente dulceacuícolas, habitando en ríos, arroyos y lagos. A pesar de no poseer gran biodiversidad, están ampliamente distribuidos ecológica y geográficamente, con alta proporción de especies cosmopolitas. No han desarrollado polimorfismo, de modo que sus colonias están constituidas por un solo tipo de zooides (Figura 9. 9). Su lofóforo se diferencia del de los demás briozoos por poseer forma de herradura en vez de ser circular, presentando numerosos tentáculos dispuestos en dos series y unidos en su base por una **membrana intertentacular**. Una particularidad de esta clase es la presencia del **epistoma**, considerado como una estructura primitiva que los emparenta con los **forónidos** y que se ha perdido en el resto del phylum. Se trata de una proyección de tejido hueco ubicada sobre la boca, cuya cavidad celómica o **protocel** está separada del celoma del lofóforo o **mesocel** por un septo vestigial. Las cavidades corporales de los zooides suelen comunicarse libremente, existiendo a veces un solo celoma colonial. El tubo digestivo tiene forma de U y está unido a la pared ventral del cuerpo por un cordón de tejido mesenquimatoso llamado **funículo**. La pared del cuerpo se halla compuesta por la epidermis recubierta por una cutícula o por una gruesa capa gelatinosa. Debajo de la epidermis hay capas de fibras musculares circulares y longitudinales, y de peritoneo. El ganglio nervioso ubicado entre la boca y el ano emite fibras que se ramifican hacia los tentáculos y el resto del cuerpo. No existen órganos de los sentidos. El ovario está situado en la parte distal de la pared ventral del zooides, en cambio los testículos se desarrollan en el funículo. El huevo fecundado madura en un saco embrionario interno formado por una invaginación de la pared corporal. La eversión del lofóforo se lle-

va a cabo mediante la contracción de la musculatura circular, mientras que su retracción se produce gracias a la acción del **músculo retractor**.

El producto de la reproducción sexual es una larva que nada libremente durante un corto período. Sin embargo, el rasgo más notable de los filactolemados es su reproducción asexual, que consiste en la producción de brotes de resistencia denominados **estatoblastos** (Figura 9. 10). Estos se originan como un cúmulo de células en el funículo, adquiriendo luego una cubierta protectora con una sutura ecuatorial que determina dos valvas: dorsal y ventral. La estructura de los estatoblastos varía considerablemente de un género a otro, siendo un carácter muy utilizado en sistemática. Algunos estatoblastos pueden flotar, ya que poseen un anillo con células llenas de aire (Figura 9. 10 A). En géneros como *Cristatella* y *Pectinatella* el anillo posee espinas en forma de gancho (Figura 9. 10 B) que les sirven para adherirse, por ejemplo, a las plumas de las aves, que los transportan en sus migraciones. Otros estatoblastos carecen de anillo y no flotan (Figura 9. 10 C), pudiendo ser libres o estar cementados a los tejidos de la colonia madre. Algunos filactolemados producen enormes cantidades de estatoblastos, que como las gémulas de las esponjas de agua dulce, aseguran la persistencia

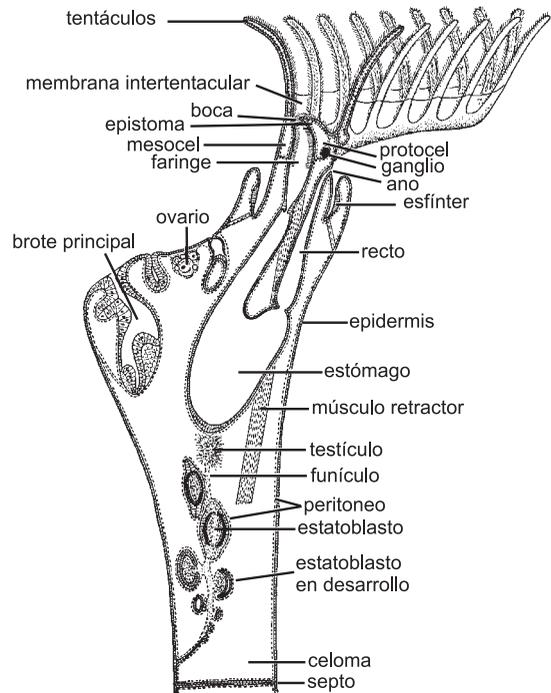


Figura 9. 9. Morfología de un filactolemado (modificado de Ryland, 1970).

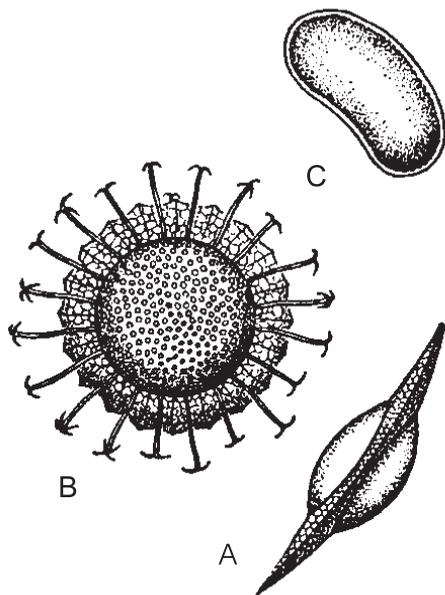


Figura 9. 10. Distintos tipos de estatoblastos. A. estatoblasto flotante de *Lophopus*; B. estatoblasto espinoso de *Cristatella*; C. estatoblasto sésil de *Fredericella* (de Ryland, 1970).

de la especie durante la estación menos favorable. Suelen ser liberados a fines del verano, para brotar en la siguiente primavera. Dado que los estatoblastos son excelentes medios de dispersión, la mayoría de las especies de filactolemados poseen distribuciones geográficas muy amplias. Las colonias originadas a partir de estatoblastos provenientes de la misma colonia madre se suponen genéticamente idénticas, pudiendo considerarse como clones.

La forma de la colonia es variable. En *Fredericella* y *Plumatella* los zooides son cilíndricos, produciendo una colonia ramificada. El zoario de *Pectinatella* es una masa gelatinosa y en *Cristatella* posee el aspecto de una babosa, pudiendo desplazarse sobre el sustrato. Desconocidos como fósiles, solo contienen especies vivientes.

CLASE STENOLAEMATA

Briozoos marinos con zooides polimorfos y zoecios calcícticos, excepto una especie aragónica triásica. Abertura generalmente circular, puede ser terminal o estar desplazada hacia uno de los lados, denominado **frontal**. Tentáculos ordenados circularmente alrededor de la boca y eversión del lofóforo sin deformación de la pared corporal. Zoecios comúnmente con particiones interiores y exhibiendo homeomor-

fía externa: aspecto externo similar pero con características internas diferentes. Zoarios de distintos tipos. Ordovícico Temprano-Holoceno; abundantes en el Paleozoico, la casi totalidad extinguidos, pues los únicos actualmente vivientes son los Cyclostomata.

La abertura del zoide puede presentar un **peristoma**, un **lunario** (Figura 9. 13 A, E) o un **opérculo**. El **peristoma** es el margen saliente de la abertura, si muestra un reborde en forma de medialuna se llama **lunario**, mientras que el **opérculo** actúa como una placa que cubre a la abertura. Solo en el género *Septatopora* (Fenestrata) la abertura se halla dividida por 8 particiones o **tabiques**.

Los zooides tienen paredes calcificadas inflexibles (la pared frontal puede faltar) e ininterrumpidas, excepto cuando presentan **poros de comunicación** o **poros murales**, que sirven para transferir alimentos entre zooides vecinos, como en algunos Cyclostomata.

La microestructura esquelética puede ser: **laminada**, con capas de cristales aplanados, en su mayoría aproximadamente paralelos a la superficie esquelética; **granular**, caracterizada por cristales subcuadrados, presente en parte o todo el esqueleto de la mayoría de los estenolemados; **hialina**, casi transparente, hallada en las paredes del cuerpo de un orden y partes menores del esqueleto de otros.

Los zoecios pueden presentar particiones transversales, membranosas o calcáreas, construidas durante el crecimiento zoecial, denominadas **diafragmas (tábulas)** (Figura 9. 11 C) si se extienden a través de todo el tubo zoecial, **hemiseptos** (Figura 9. 14 A, C) en el caso de que se trate de una proyección parcial desde la pared zoecial, y **cistifragmas** (Figura 9. 11 C) cuando son convexas y adyacentes a dicha pared.

Muchos zoarios de estenolemados son denominados **paredes libres**, de modo que la cubierta membranosa externa (pared membranosa que cubre exteriormente la colonia) no se halla fija a los extremos de las paredes verticales esqueléticas de los zooides. Esta carencia de unión produce una confluencia de las cavidades externas del cuerpo conectando las superficies esqueléticas más externas de los zooides de este tipo de colonia. En los zoarios de **paredes fijas** (Figura 9. 16), las paredes que rodean al orificio están unidas a las paredes esqueléticas, desapareciendo las áreas de confluencia de las cavidades externas del cuerpo. La mayoría de los Stenolaemata de paredes fijas tiene las paredes del orificio sujetas a paredes frontales. Las capas esqueléticas de estas últimas se hallan unidas a los extremos de las paredes zoeciales verticales.

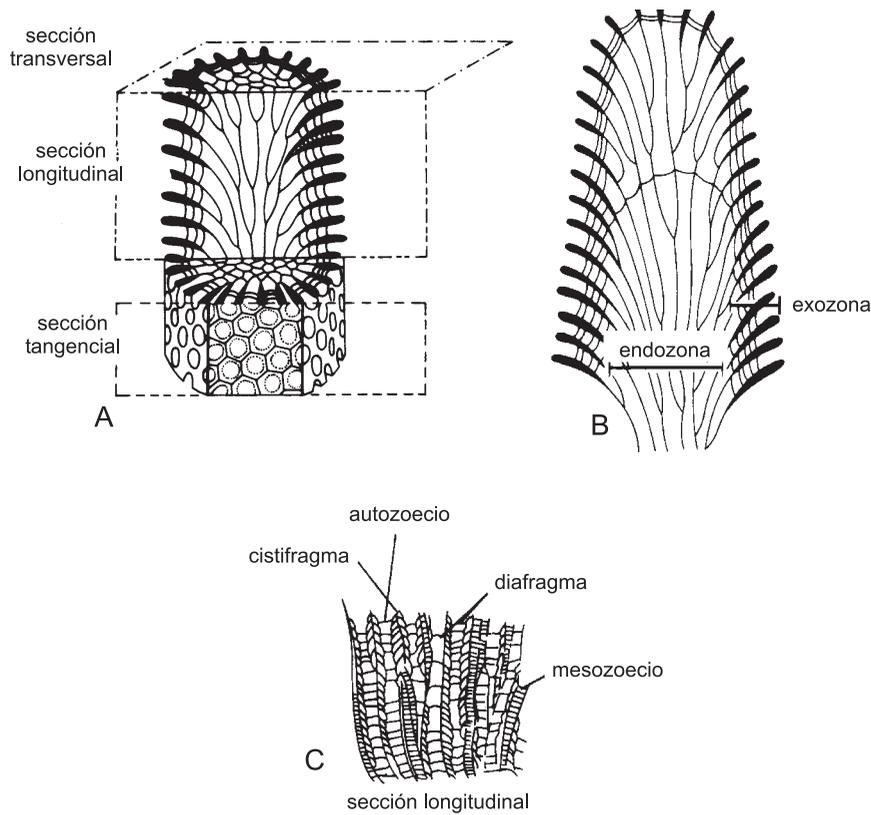


Figura 9. 11. A. segmento de la rama de una colonia de tipo dendroideo mostrando las secciones utilizadas en el estudio de los estenolemados; B. sección longitudinal de un trepostomado; C. sección longitudinal del trepostomado *Prasoporta* (A y B. modificado de Boardman y Cheetham, 1987; C. modificado de Moore *et al.*, 1952).

El zoario se divide en dos zonas (Figura 9. 11 B) basadas en los cambios ontogenéticos de los zooides: **endozona**, región interna o **inmadura** conteniendo la parte proximal o inicial de los autozoocios, identificada por la presencia de paredes finas, diafragmas espaciados, relativa escasez de estructuras esqueléticas intrazooidales y dirección de crecimiento zooidal de bajo ángulo; y **exozona**, área periférica externa o **madura** conteniendo a la parte distal o terminal de los zoocios, comúnmente caracterizada por paredes verticales espesas, concentración de estructuras esqueléticas intrazooidales y dirección de crecimiento zooidal de alto ángulo.

Externamente, la superficie zoarial a veces exhibe elementos esqueléticos en forma de varillas, llamadas **estilos**, además de proyecciones espinosas dispuestas casi paralelas a los zoocios adyacentes (Figura 9. 14 A, C).

En las colonias más robustas es posible hallar **máculas** (agrupamientos algo espaciados de polimorfos), estructuras extrazooidales o una combinación de ambas, las que frecuentemente se observan como prominencias o de-

presiones sobre la superficie zoecial. También suelen existir masas centradas de esqueleto extrazooidal.

Los estenolemados desarrollaron distintos tipos de zoarios: dendroideos, con ramas de sección circular donde, en la mayoría, los zooides surgen de las paredes verticales de otros zooides (Cryptostomata); bifoliados, con dos capas de zooides que brotan, reverso contra reverso, de una pared media interna (Cystoporata, Cryptostomata); frondosos, con ramas aplanadas, en forma de hojas, con los zooides partiendo de las paredes verticales de otros zooides (Trepostomata); reticulados o fenestrados, donde la unión de las ramas con distintos tipos de conexiones forman un zoario reticulado (Fenestrata); pinnados, con una rama principal axial de la que divergen ramas más angostas, en direcciones opuestas pero en el mismo plano (Fenestrata). También existen colonias incrustantes (Cyclostomata) y macizas (Trepostomata).

El polimorfismo de los estenolemados es reducido, reconociéndose además de los autozooi-

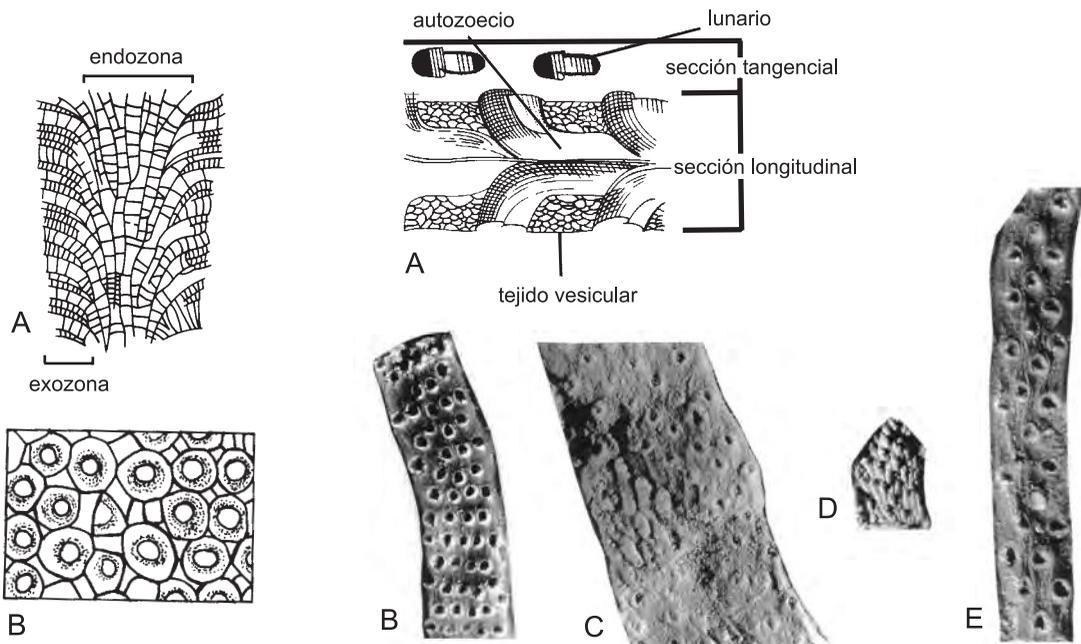


Figura 9. 12. A. sección longitudinal del trepostomado *Hallopora*; B. sección tangencial de *Prasopora* (A. modificado de Moore *et al.*, 1952; B. modificado de Carrera, 2003).

Figura 9. 13. A. morfología de *Sulcoretopora*; B-E. *Fistulamina* spp.: B. vista externa de un fragmento del zoario; C. desgaste tangencial mostrando los zoecios; D. detalle interno de la disposición zoecial; E. vista externa de un fragmento del zoario mostrando lunarios (A. modificado de Moore *et al.*, 1952; B-E. de Sabbatini, 2002).

des (alojados en autozoecios), nanozooides y gonozooides, en los Cyclostomata y Fenestrata (Figuras 9. 6 y 7).

La homeomorfía motiva que para el estudio de esta clase de briozoos se requiera efectuar secciones delgadas orientadas (Figura 9. 11 A): una longitudinal (paralela a la longitud zooidal), que permita apreciar las particiones transversales; otra tangencial (paralela a la superficie zoarial), que intercepte aproximadamente en ángulo recto a los autozoecios y mesozoecios (zoecios intercalados entre los autozoecios, pero de menor tamaño y con más diafragmas), a los efectos de determinar la sección y tamaño de los mismos, y una tercera, transversal (perpendicular a la dirección de crecimiento de la colonia).

Orden Trepostomata

Zoarios de forma y tamaño diversos, típicamente robustos, la mayoría dendroideos, algunos incrustantes o macizos y unos pocos frondosos. Colonias de paredes libres, tubos zoeciales largos, generalmente con diafragmas y estilos; aberturas próximas. Zonas madura e inmadura diferenciadas. Endozona de los autozoecios con paredes finas, diafragmas espaciados, cistifragmas escasos o ausentes; exozona de paredes gruesas, diafragmas próximos, usualmente con cistifragmas y pequeños

mesozoecios que exhiben diafragmas cercanos, que pueden agruparse en máculas y esqueleto laminado. La brotación de autozooides ocurre, en la mayoría de los casos, en la autozona y a través de las paredes autozoeciales no existe comunicación; en la intersección de las paredes pueden presentarse estilos (Figuras 9. 11 C y 12 A). Ordovícico Temprano (Tremadociano)-Triásico.

Los más antiguos son del Tremadociano chino; durante el Ordovícico Medio y Tardío alcanzaron su máxima diversidad, reduciéndose notablemente en el Silúrico, pero se recuperaron parcialmente durante el Devónico y posteriormente, sufrieron una gradual declinación hasta desaparecer en el Triásico, cuando solo se registran 2 o 3 géneros. Se conocen aproximadamente 200 géneros.

En la Precordillera de la provincia de San Juan (Argentina) existen dos especies del género *Nicholsonella* (Carrera, 1995) y una especie de *Prasopora* (Carrera, 2003) (Figura 9. 12 B).

Orden Cystoporata

Zoarios robustos, incrustantes o macizos o bien, delicados, foliados o dendroideos; de paredes libres. Autozoecios cilíndricos, cortos o largos, con paredes delgadas, aberturas circulares, sin opérculo; lunario (Figura 9. 13 A, E)

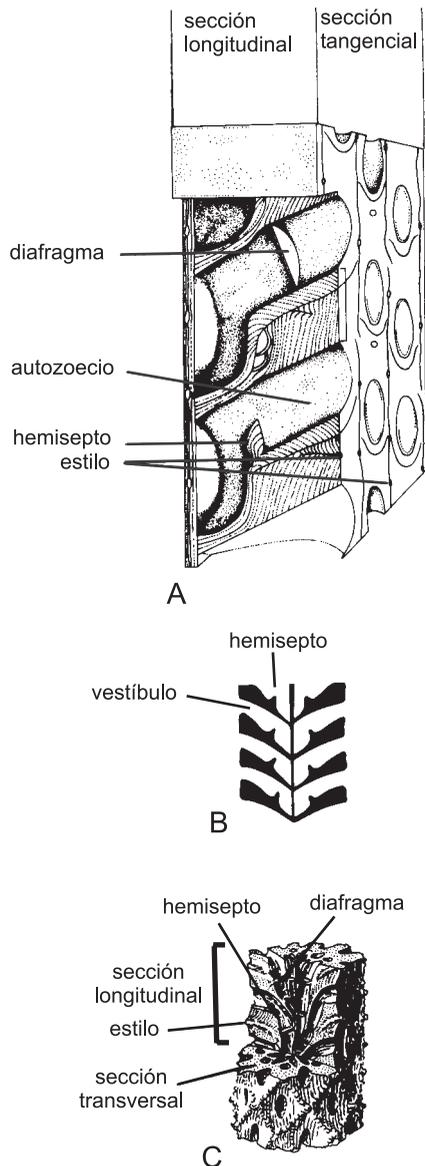


Figura 9. 14. A. sección longitudinal de *Stictopora*; B. sección longitudinal de un criptostomado bifoliado; C. secciones longitudinal y transversal de un criptostomado dendroideo (A. de Karklins, 1983; B. de Ryland, 1970; C. de Moore *et al.*, 1952).

exclusivo de este orden. Zooides o grupos de zooides separados por vesículas esqueléticas extrazooidales, de modo que las aberturas se hallan ampliamente espaciadas sobre la superficie zoarial. Estilos en pocos géneros, sin cámaras embrionarias. A veces con poros murales que comunican a los zooides. Diafragmas escasos o ausentes, pero pueden haber cistifragmas y hemiseptos. La mayoría con esqueleto granular, algunos con las paredes transversalmente laminadas en la exozona. La mayoría de los géneros con los polimorfos restringidos a las máculas. Ordovícico Temprano-Triásico, unos 100 géneros conocidos. Su diversidad se incrementa hasta el Devónico Medio, con aproximadamente 27 géneros, para luego de-

clinar progresivamente hacia fines del Paleozoico, existiendo una sola especie en el Triásico. En el Carbonífero de la provincia del Chubut (Argentina) se hallan especies del género *Fistulamina* (Sabattini, 2002) (Figura 9. 13 B-E).

Este orden fue propuesto para reunir los Stenolaemata paleozoicos previamente incluidos en los Cyclostomata. Algunos géneros presentan dudosas afinidades y el límite entre Cystoporata y Trepotomata es difícil de establecer (Taylor, 1993).

Orden *Cryptostomata*

Zoarios delicados, dendroideos o bifoliados; máculas en muchos zoarios bifoliados y pocos dendroideos. Zoecios de paredes libres, con aberturas ordenadas en hileras longitudinales o diagonales. Autozoecios típicamente cortos, en la región distal con un **vestíbulo** (Figura 9. 14 B), parte de la cámara zoecial comprendida entre la abertura y el hemisepto. Diafragmas comúnmente ausentes. Estilos alineados, frecuentemente más de un tipo en los dendroideos, ausentes en la mayoría de los foliados (Figura 9. 14 A, C). Los autozoecios suelen estar separados por esqueleto extrazooidal en las exozonas, motivo por el cual las aberturas se hallan ampliamente espaciadas y ordenadas con una distribución rómbica o longitudinal sobre la superficie zoarial. Esqueleto zoecial laminado en la exozona. Sin poros que comuniquen a los zooides. La brotación se produce desde las paredes centrales planas, en las colonias bifoliadas, o desde el eje lineal en los zoarios dendroideos. Pueden existir polimorfos pequeños. Cámaras embrionarias ausentes. Ordovícico Temprano-Pérmico. Los dendroideos ya se presentan con unas pocas formas muy delicadas en el Ordovícico y Silúrico, alcanzando su máxima diversidad durante el Mississippiano, y extinguiéndose a fines del Pérmico. Los bifoliados lograron su máxima diversidad en el Ordovícico Tardío, disminuyendo rápidamente durante el Silúrico y extinguiéndose en el Pennsylvaniano. Se han registrado aproximadamente 90 géneros. En la Argentina se conoce solo una especie del género *Rhombopora*, en el Carbonífero del Chubut (Sabattini, 1972).

Orden *Fenestrata*

Briozoos cercanamente relacionados con los *Cryptostomata*, de los que fueron separados por sus aberturas dispuestas sobre un solo lado de las ramas. También se los relaciona con los *Trepotomata*, ya que algunas formas reticuladas primitivas poseen esqueleto comparable, en forma y estructura, con los representantes de este orden.

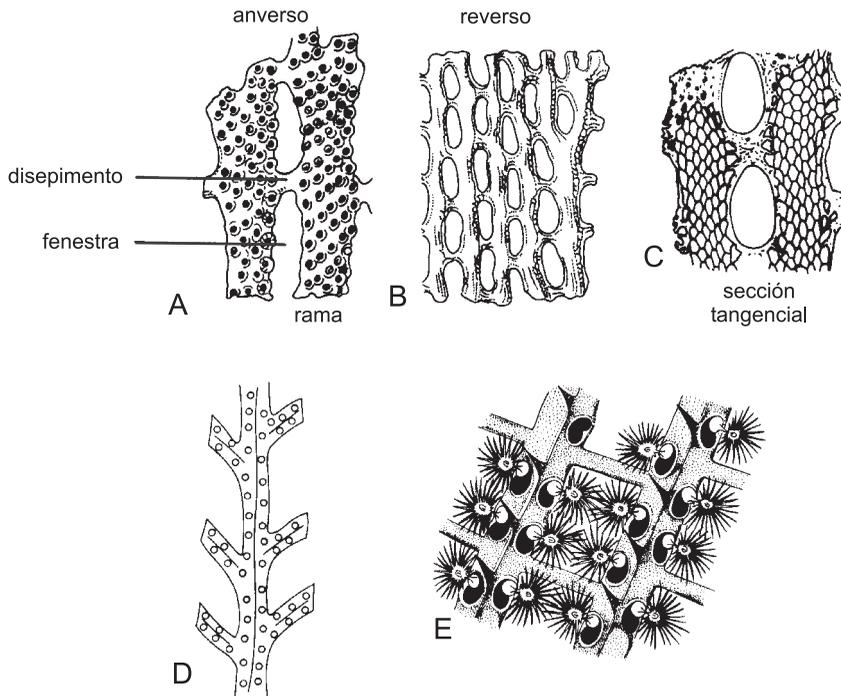


Figura 9. 15. A. anverso de *Polypora*; B. reverso de *Fenestella*; C. sección tangencial de *Polypora* mostrando la disposición interna de los zoocios; D. zoario pinnado de *Penniretepora*; E. reconstrucción de parte de un zoario mostrando la ubicación de los lóforos (A-C. modificado de Moore *et al.*, 1952; D. de Sabattini, 1972; E. de Cowen y Rider, 1972).

Colonias en su mayoría fenestradas o reticuladas (Figura 9. 15 A-C, E); en menor cantidad pinnadas (Figura 9. 15 D). Zoocios de paredes libres, con aberturas solo en el lado frontal o anverso de la colonia y comúnmente dispuestas en hileras longitudinales. Brotación desde las paredes posteriores del zoario.

Los fenestrados están formados por ramas de sección subtriangular, conectadas transversalmente por barras denominadas **disepimientos** (Figura 9. 15 A) que, en su conjunto, forman un zoario reticulado con espacios subrectangulares, llamados **fenéstrulas** o **fenestras**. En el anverso del zoario, las ramas exhiben dos o más hileras de aberturas; en el primer caso, ambas hileras pueden estar separadas por una carena, a veces con espinas, nodos o tubérculos, además de variada ornamentación. El reverso del zoario puede exhibir costillas, estrías, nodos, tubérculos o pústulas, con prolongaciones radiciformes que fijan la colonia al sustrato.

Los zoarios fenestrados crecen a partir de un anillo de zoocios, con las ramas desarrollándose hacia arriba y bifurcándose a intervalos regulares, de modo que las colonias pueden ser infundibuliformes o flabeliformes. La funcionalidad de estas colonias fue analizada por Cowen y Rider (1972): los zooides se disponían

con los lóforos regularmente espaciados y extendidos dentro de las fenestras (Figura 9. 15 E), formando una red filtrante. La forma de copa o embudo y de abanico de las colonias fueron adaptaciones de estos brioziós para maximizar la eficiencia filtradora a nivel colonial. Los zooides generarían una corriente que dirigiría las partículas alimenticias hasta las fenéstrulas, donde los lóforos extraerían el alimento. Los zoarios se disponían con el anverso en dirección al flujo de la corriente, es decir que en una colonia en forma de copa, si el frente de la colonia se halla en el interior de la misma, se crearían corrientes que entrarían centralmente y atravesando las fenéstrulas, saldrían del zoario al exterior lateralmente. Si las aberturas se encontraban en el exterior del embudo se crearía una succión en las paredes exteriores y luego, se evacuaría el agua a través de la cavidad central.

Los zoarios pinnados (Figura 9. 15 D) están constituidos por una rama principal y otras secundarias o laterales, que divergen oblicuamente desde la principal. Las ramas laterales pueden comunicarse entre sí mediante disepimientos. En el anverso hay dos o más hileras de aberturas zoociales y el reverso es liso u ornamentado. Las hileras de aberturas pue-

den estar separadas por costillas o carenas que suelen contener nodos o espinas.

Esqueleto extrazooidal en el reverso de la colonia y en el anverso, entre las aberturas zoeciales. Autozoocios cortos; hemiseptos presentes, a veces sin diafragmas (Figura 9. 15 C) Estilos frecuentes, proyectados a través del tejido extrazooidal. Esqueleto tipo hialino o hialino y laminado.

Aberturas con peristoma u operculadas (Figura 9. 15 A). Son los únicos briozoos donde se han registrado aberturas tabicadas, en el género *Septatopora*, el que cuenta con especies en Australia y Argentina (Engel, 1975; Sabbattini, 1983).

Entre los polimorfos se han registrado gonozoocios (Tavener-Smith, 1966; Stratton, 1981; Bancroft, 1986 a) y nanozoocios (Bancroft, 1986 b), correspondientes a nanozooides cuya función habría sido la limpieza y defensa de la colonia. Ordovícico Temprano-Triásico.

Los fenestrados reticulados alcanzan su máximo desarrollo en el Mississippiano y unos pocos llegan al Triásico; los pinnados fueron más abundantes en el Paleozoico Tardío. Se conocen aproximadamente 100 géneros.

En Argentina varios géneros de reticulados se encuentran presentes en el Carbonífero de la cuenca Calingasta-Uspallata, de la provincia de San Juan, y Carbonífero-Pérmico de la cuenca Tepuel-Genoa (reticulados y pinnados) de la provincia del Chubut (Sabbattini, 1972, 1983, 1990).

Orden Cyclostomata

Colonias erectas o incrustantes. Son los únicos estenolemados que pueden presentar zoarios de paredes fijas y frontales, aunque también incluyen a colonias con paredes libres e incluso, una combinación de ambos tipos. Zooides alargados, tubulares, de paredes finas, abertura terminal circular (a veces con peristoma) y sin opérculo. La pared corporal consiste en epidermis, cutícula y una capa calcárea interrumpida por numerosos **seudoporos**. Cuando el polípido está retraído, el orificio queda ocluido por una membrana terminal que se invagina en el centro para formar un **atrio**, cerrado en la base por un esfínter muscular. El polípido se encuentra envuelto por un **saco membranoso** que se fija basalmente a la pared del cuerpo mediante ligamentos, dividiendo a la cavidad corporal en dos compartimientos, uno externo o **cavidad exosacal** y otro interno o **cavidad endosacal**. Un detallado estudio morfológico comprobó que solo la cavidad endosacal sería un verdadero celoma. La eversión del polípido se lleva a cabo por con-

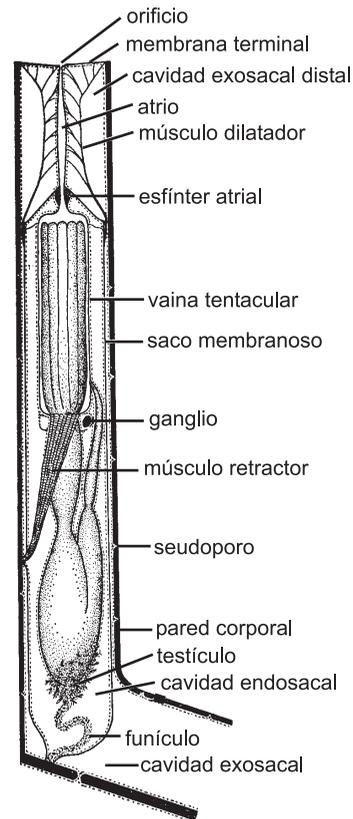


Figura 9. 16. Morfología de un ciclostomado (modificado de Ryland, 1970).

tracciones de los **músculos dilatadores** del atrio y la relajación del **esfínter atrial**. Ésto empuja al atrio hacia la pared corporal, haciendo que el líquido exosacal se desplace proximalmente comprimiendo el saco membranoso. El aumento de la presión en el saco hace que la vaina tentacular se evagine y el lofóforo se evierte. El proceso inverso se realiza gracias a la contracción del músculo retractor del lofóforo y la relajación de los dilatadores del atrio. Una vez que el lofóforo se ha invaginado, el esfínter atrial se cierra (Figura 9. 16).

Pocos con diafragmas, sin cistifragmas ni (generalmente) hemiseptos. Esqueleto zooidal laminado, granular o laminado combinado con granular o hialino. Polimorfos con cámaras embrionarias comúnmente presentes (Figura 9. 7), correspondientes a polimorfos grandes o bien, se encuentran en áreas extrazooidales y nanozooides, representados por un polípido rudimentario con un tentáculo (Figura 9. 6).

La reproducción de los ciclostomados es notable por presentar un proceso de fisión embrionaria o **poliembrionía**, fenómeno solo observado en muy pocos grupos del Reino Animal. El embrión primario se fragmenta para

producir embriones secundarios y hasta terciarios, que llenan la cavidad del gonozooide. Se presume que todas las colonias adultas originadas a partir de un mismo embrión primario son clones, es decir que poseen la misma información genética. Ordovícico Temprano-Holoceno.

Fueron los únicos estenolemados que perduraron después del Triásico; insignificantes en número y diversidad hasta el Jurásico, dominaron en el resto del Mesozoico, logrando su máxima diversidad (aproximadamente 175 géneros) durante el Cretácico, para luego declinar y ceder el dominio a los Cheilostomata. Actualmente son los únicos estenolemados vivos, con unos 250 géneros registrados.

En América del Sur, McNair (1940) menciona a los géneros *Cyclotrypa* y *Fistulipora* en el Devónico Medio de Colombia; Meyer (1914) cita una especie de *Cheilotrypa* en el Carbonífero Superior de Perú y Chronic (1953) para el Pérmico Inferior del mismo país, registra a *Goniocladia*. En Brasil, *Reptaria* fue citado para el Devónico (Katzer, 1903), *Fistulipora* para el Carbonífero (Derby, 1894, Katzer, 1903) y *Lichenopora* en el Mioceno (Barbosa, 1967 b).

En su estudio sobre los briozoos del Paleoceno Inferior (Formación Roca) de la Argentina, Canu (1911) menciona 18 especies asignadas a 8 géneros de Cyclostomata. Este mismo autor (Canu, 1904, 1908) también estudió la rica fauna de Cyclostomata del Patagoniano (Terciario Inferior) de las provincias del Chubut y Santa Cruz, reconociendo unas 26 especies y 18 géneros.

En el Terciario Inferior de Santa Cruz Ortmann (1902) registró los géneros *Reticulipora*, *Tennysonia* y *Heteropora*, mientras que Conti (1949) halló *Reptomulticava* y *Heteropora* en la provincia del Chubut. También en el Mioceno Superior del Chubut Canu (1908) reconoció la presencia de *Liripora* y *Lichenopora*. En sedimentos de edad equivalente, de la provincia de Entre Ríos (Formación Paraná), Muravchik *et al.* (2004) mencionan a *Tubulipora*.

Sin embargo, es necesario aclarar que la mayoría de los trabajos sobre Cyclostomata (y también Cheilostomata) fósiles sudamericanos fueron publicados hace ya varias décadas y no se realizaron revisiones posteriores. En los últimos tiempos, la sistemática de este grupo tuvo profundos cambios, principalmente por el empleo de la microscopía electrónica de barrido. En consecuencia, muchas de las determinaciones sistemáticas originales se hallan desactualizadas y seguramente, experimentarán modificaciones en las futuras revisiones.

CLASE GYMNOLEAEMATA

Zoooides cilíndricos o cuadrangulares. Lofóforo circular sin epistoma. La pared corporal puede ser calcificada, presentando tejidos pero no capas musculares. El carbonato de calcio se halla en forma de calcita, aragonita o ambas en un mismo esqueleto. El mecanismo de eversión del lofóforo depende de la deformación de la pared corporal mediante músculos. Los celomas de los zoooides adyacentes están separados, pero se comunican entre sí a través de poros. Las generaciones de polípidos se suceden dentro de un mismo zooide mediante procesos de degeneración y regeneración. Polimorfismo presente, pudiendo alcanzar un gran desarrollo. La inmensa mayoría de las especies son marinas. Ordovícico Temprano-Holoceno.

Orden Ctenostomata

En este grupo (Figura 9. 17) el polimorfismo está reducido, consistiendo solamente en **que-nozoooides** de sostén. Los zoooides pueden ser cilíndricos o achatados, adoptando una disposición contigua, o comunicándose entre sí por quenozoooides que forman estolones postrados sobre el sustrato. Pared del cuerpo membranaosa o gelatinosa, nunca calcificada. La eversión del lofóforo se lleva a cabo por acción de **músculos parietales longitudinales y transversales**, y su invaginación se efectúa por acción del **músculo retractor**. Una **vaina tentacular** lo rodea cuando el zooide está retraído. El tubo digestivo presenta las características usuales del phylum, a excepción de un **proventrículo** muscular, cuya función es triturar los caparzones de las algas microscópicas del fitoplancton que constituyen su alimento. El **funículo** desciende desde el estómago y se continúa en el estolón, interconectando a todos los zoooides. El ovario y el testículo se desarrollan a partir del peritoneo de la pared corporal. La maduración de un óvulo coincide con la degeneración del polípido, saliendo luego al exterior a través de un **poro supraneural**, ubicado en la base de los dos tentáculos más dorsales. El embrión se desarrolla en el **atrio**, una cavidad producida por la invaginación del zooide, que se cierra mediante un **esfínter**. En algunos ctenostomados como *Bowerbankia*, existe una estructura llamada **collar**, que bloquea la entrada del atrio. Ordovícico Temprano-Holoceno.

La biodiversidad de este orden no es muy grande, constituyendo una proporción relativamente pequeña de los briozoos recientes. La gran mayoría de sus representantes son marinos.

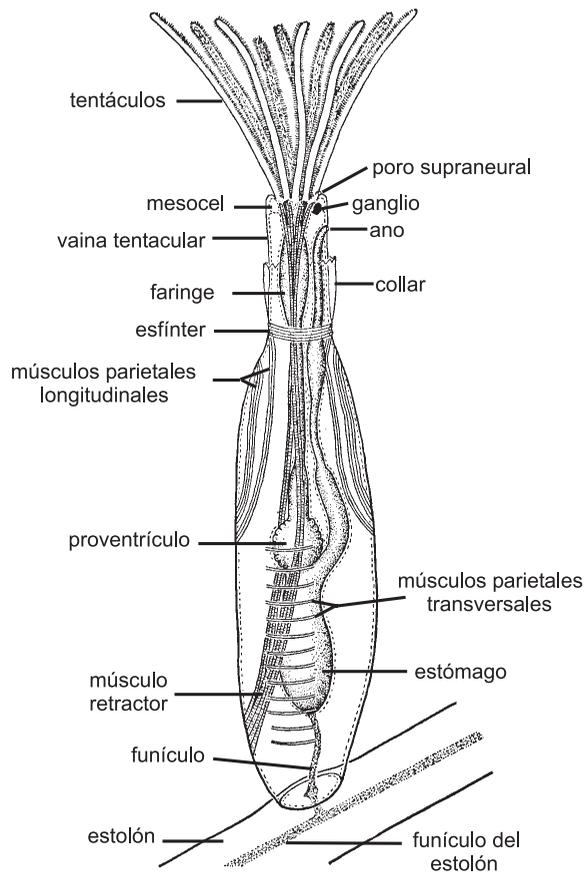


Figura 9. 17. Morfología del ctenostomado *Bowerbankia* (modificado de Ryland, 1970).

Sabattini (1982) halló al ctenostomado *Eliasopora* en el Carbonífero de la provincia del Chubut (Argentina).

Orden Cheilostomata

El rasgo principal que diferencia a los queilostomados de los ctenostomados es el mecanismo de cierre del orificio, que se realiza mediante un **opérculo**, tapa quitinosa accionada mediante **músculos oclusores**. La existencia del opérculo ha posibilitado el rasgo más importante de este grupo: el gran desarrollo de zooides especializados cuya función es la defensa y limpieza de la colonia. Los más frecuentes y característicos son las **avicularias**, donde el opérculo está transformado en **mandíbula**. En las **vibracularias** el grado de transformación del opérculo es aún mayor, convirtiéndose en una seda quitinosa. El desarrollo de los embriones suele tener lugar en **cámaras de incubación**, también llamadas **ooecios**. Los queilostomados generalmente poseen forma de caja, con seis paredes: basal, frontal, proximal, distal y un par de laterales. Los zooides están

conectados por tejido funicular que atraviesa las paredes interzooidales. Las conexiones se realizan mediante **placas de poros** en las paredes laterales, o por estructuras más complejas, las **cámaras de poros**, pequeños compartimientos ubicados en la unión de las paredes verticales con la pared basal. Ambas han sido consideradas zooides abortivos, convertidos en conexiones interzooidales.

El mecanismo mediante el cual se lleva a cabo la eversión del lofóforo es un proceso fundamental que determina la morfología de la pared frontal del zooide y consecuentemente, se le ha dado mucha importancia en la clasificación suprafamiliar. La superficie frontal de los queilostomados presenta distintos grados de complejidad, que conviene considerar como niveles de organización más que como taxa: *Anasca*, *Cribrimorpha*, *Gymnocyctidea* y *Ascophora*.

En los *Anasca* (Figuras 9. 18 y 22 A), las paredes basal, distal, proximal y laterales suelen estar calcificadas, pero no la frontal, que conserva una estructura similar a la pared del cuerpo en los ctenostomados, denominándose **membrana frontal**. Series de **músculos parietales transversales** dispuestos oblicuamente se insertan por un extremo a la membrana frontal y por el otro en las paredes laterales. Su contracción deprime a aquélla, produciendo el aumento de la presión en el interior del zooide y la consiguiente eversión del lofóforo. La retracción del lofóforo se lleva a cabo mediante la contracción de un **músculo retractor** y un par de **músculos oclusores del opérculo** y la relajación de los parietales transversales. En algunos géneros de *Anasca* como *Membranipora*, la membrana frontal tapiza toda la superficie frontal de los zooides, lo que tiene el inconveniente de dejar que las partes blandas del zooide queden expuestas a los depredadores. Este problema se contrarresta parcialmente mediante el desarrollo de una pared frontal sólida que rodea proximal y lateralmente a la membrana frontal, denominada **ginnocisto** (Figura 9. 19). También puede existir un **criptocisto** (Figura 9. 20) o pared calcárea marginal ubicada por debajo de la membrana, que permite su libre movimiento pero logra un mayor grado de protección del zooide. Tanto el ginnocisto como el criptocisto suelen poseer espinas en número y grado de desarrollo variable, generalmente concentradas alrededor del orificio. Tithoniano-Holoceno.

En los *Cribrimorpha* (Figura 9. 21) las espinas se arquean sobre la membrana frontal, fusionándose en la línea media. La protección brindada por este techo de costillas fusionadas re-

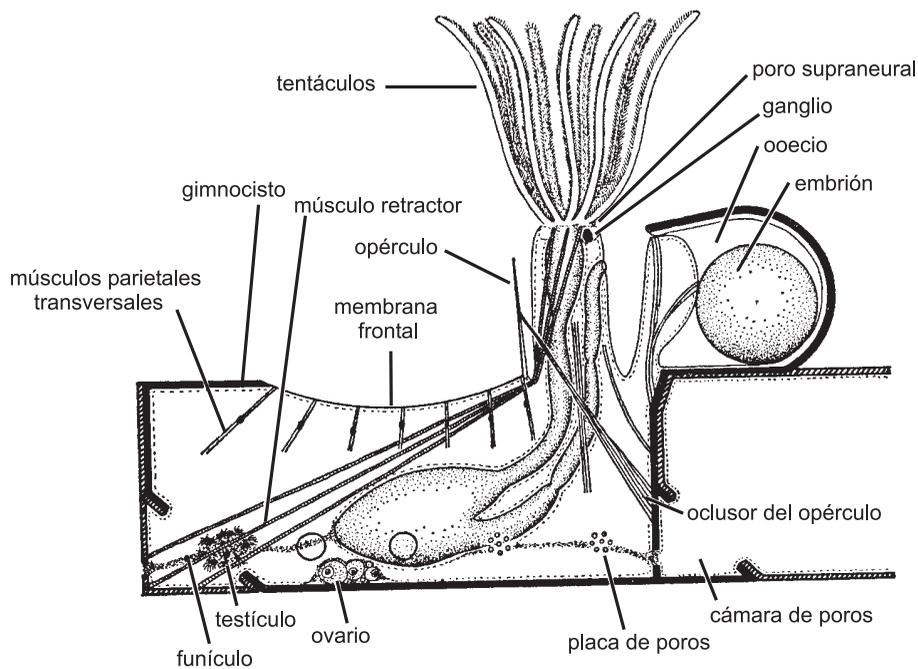


Figura 9. 18. Morfología de un queilostomado *Anasca* (modificado de Ryland, 1970).

presentó un claro avance sobre el nivel de organización de tipo *Anasca*. Por debajo del escudo defensivo, la membrana frontal sigue funcionando de la manera usual a fin de posibilitar la eversión del lofóforo. Cretácico Tardío-Holoceno.

En los **Gymnocystidea** (Figura 9. 22 C), la superficie frontal del zooide está calcificada. Los zooides en desarrollo en el margen de la colonia poseen la estructura de los *Anasca*, con una membrana frontal rodeada por gimnocisto. Sin embargo, durante la ontogenia, pliegues de la pared del cuerpo crecen desde el gimnocisto hacia arriba y hacia adentro, arqueándose sobre la membrana. Estos pliegues terminan fusionándose y formando un techo abovedado y calcificado, separado de la membrana frontal por un amplio espacio en donde el agua circula libremente. El mecanismo de eversión del lofóforo funciona al igual que en los *Anasca*. Cretácico Tardío-Holoceno.

Los **Ascophora** (Figuras 9. 22 B y 23) se caracterizan por la presencia de una pared frontal sólida, mientras que el control hidrostático depende de un saco subyacente, el **asco** o **saco compensador**, comunicado con el exterior por su extremo distal. Al igual que en los *Anasca*, los músculos parietales transversales se fijan por uno de sus extremos a las paredes laterales del zooide, pero por el otro al lado inferior del asco. Su contracción reduce el volumen del celoma y dilata el asco. Los tentáculos son evertidos cuando el agua llena el asco, com-

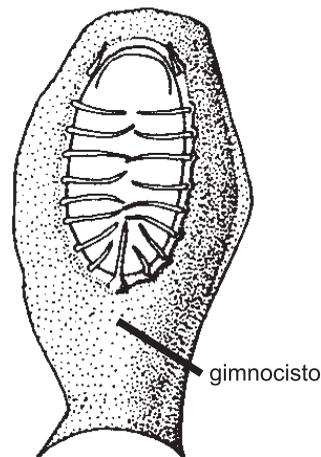


Figura 9. 19. Desarrollo del gimnocisto en *Electra* (Cheilostomata, *Anasca*) (modificado de Maturó, 1957).

pensando así la disminución en el volumen del celoma. Al ser una estructura membranosa, el asco no se conserva durante el proceso de fosilización, pero su existencia puede inferirse en base a la morfología del orificio de los *Ascophora*, que está típicamente dividido en dos zonas, una distal o **anter** y otra proximal o **poster**, que se continúa en el asco. Cuando el poster es estrecho, se lo denomina **sinus** (Figura 9. 3). En algunos *Ascophora*, la pared frontal de los zooides está adicionalmente reforzada

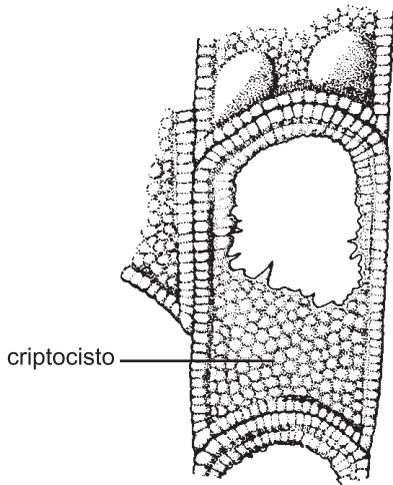


Figura 9. 20. Desarrollo del criptocisto en *Biflustra* (Cheilostomata, Anasca) (modificado de Maturó, 1957).

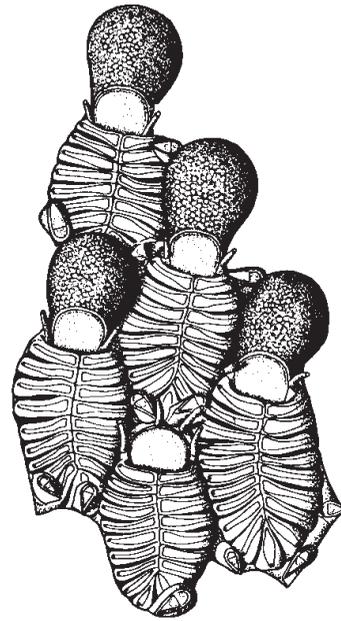


Figura 9. 21. El cribrimorfo *Membraniporella* (modificado de Ryland y Stebbing, 1971).

por calcificación secundaria. Cretácico Tardío-Holoceno.

La pared frontal calcificada de los Gymnocyttidea y Ascophora ha sido un gran avance evolutivo con respecto a los Anasca, siendo los queilostomados mejor representados en las faunas marinas recientes (Figura 9. 25).

Algunos ejemplos sudamericanos

Barbosa (1970) cita al género *Conopeum* para el Cretácico del Brasil.

La fauna de Cheilostomata del Paleoceno Inferior de Argentina (Formación Roca) fue estudiada por Canu (1911), quien registra la presencia de 51 especies que asignó a 19 géneros. Ortmann (1902) menciona a *Cellaria*, *Melicerita*

y *Aspidostoma* para el Terciario Inferior de la provincia de Santa Cruz (Argentina) y Philippi (1887) a *Cellaria* y *Lunulites* en el Terciario de Chile.

Canu (1904, 1908) describió una variada fauna de Cheilostomata del Patagoniano (Terciario Inferior) de las provincias argentinas de Santa Cruz y Chubut, registrando la presencia de 90 especies pertenecientes a 26 géneros.

El mismo autor (Canu, 1908) cita a 3 especies de *Membranipora* en depósitos de la Formación Paraná (Mioceno), provincia de Entre Ríos (Argentina). Muravchik *et al.* (2004) retoman el estudio de los briozoos de esa formación, citando a los géneros *Acanthodesia*, *Microporella*, *Schizosmittina*, *Schizoporella* y a un representante de la familia Schizoporellidae. Closs y Madeira (1968) mencionan a los géneros *Cellaria*

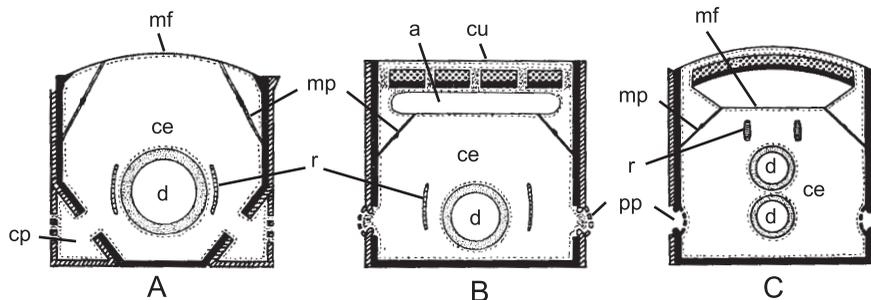


Figura 9. 22. Orden Cheilostomata. Corte transversal de la parte proximal de un Anasca (A), de un Ascophora (B) y de la parte distal de un Gymnocyttidea (C). a: asco, ce: celoma, cp: cámara de poros, cu: cutícula, d: tubo digestivo, mf: membrana frontal, mp: músculos parietales, pp: placa de poros, r: músculo retractor (modificado de Ryland, 1970).

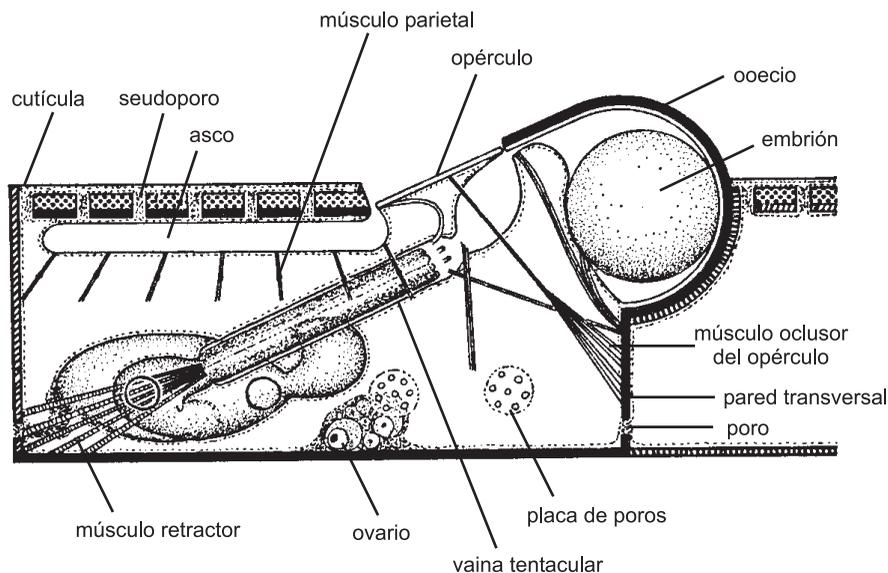


Figura 9. 23. Morfología de un queilostomado *Ascophora* (modificado de Ryland, 1970).



Figura 9. 24. Colonia lunuliforme de *Discoporella* apoyada sobre el sustrato por medio de sus vibraculias marginales (de Cook, 1963).

y *Discoporella* en depósitos subsuperficiales de la Formación Camacho (Mioceno) en el extremo nordeste de Uruguay. Canu (1908) estudió a los Cheilostomata del Mioceno Tardío (Entrerriense) de la provincia del Chubut (Argentina), registrando la presencia de 13 especies pertenecientes a 7 géneros. En el Mioceno del Brasil se han registrado los géneros *Lunulites*, *Cupularia*, *Steginoporella*, *Biselenaria* y *Trigonopora* (White, 1887; Katzer, 1903, Maury, 1924; Barbosa, 1957; Barbosa, 1959 a, b, 1967 b).

En depósitos del Pleistoceno (Pampeano) y Holoceno (Pospampeano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina), Canu (1908) señala la presencia de 4 y 13 especies de Cheilostomata, respectivamente. Barbosa (1967 a) cita a *Conopeum* para el Pleistoceno u Holoceno del Brasil.

Dado que la mayoría de los estudios sobre Cheilostomata fósiles sudamericanos fueron realizados hace varias décadas, valen los mismos comentarios ya expresados en cuanto a las faunas fósiles de Cyclostomata.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

La gran mayoría de las especies de briozoos estenolemados y gimnolemados son marinas y estenohalinas, habitando en aguas de salinidad normal, aunque existe un elenco relativamente reducido de especies adaptadas a los ambientes salobres. Unos pocos ctenostomados y todos los filactolemados son exclusivamente dulceacuícolas.

En los mares actuales los briozoos habitan desde las regiones tropicales hasta las polares, y desde la zona intermareal hasta más de 8000 m de profundidad en las fosas oceánicas, aunque alcanzan su mayor diversidad en zonas poco profundas de la plataforma continental. El número de especies disminuye con la profundidad, y en las regiones abisales solo predominan las formas arborescentes, con colonias erectas y flexibles. Se presume que los briozoos abisales son filtradores de detrito en suspensión.

Suelen encontrarse en la cara inferior de rocas y rodados, ya que no necesitan de la luz y allí están protegidos de la sedimentación. También es frecuente hallarlos en epibiosis sobre

algas, moluscos, crustáceos o ascidias. La mayoría de los briozoos no suele tener una especificidad muy marcada en cuanto al sustrato, aunque hay algunas excepciones, como por ejemplo ciertas especies de *Membranipora*, que crecen sobre las frondes de grandes algas pardas, o *Hippoporidra* que incrusta las conchillas de gastrópodos habitadas por cangrejos ermitaños.

Los queilostomados incrustantes y en menor medida los ciclostomados, son abundantes y diversificados en los arrecifes coralinos actuales. Suele hallárselos en la superficie inferior del coral, donde cumplen la función de reforzar las estructuras esqueléticas y rellenar parcialmente cavidades profundas dentro del arrecife. Los trepostomados y cistoporados participaron extensamente en los ambientes arrecifales del Paleozoico Temprano, mientras que los fenestrados predominaron en el Paleozoico Tardío.

Aunque la mayoría de los briozoos vive sobre sustratos duros, existen especies con colonias arborescentes adaptadas a la vida en el fango. En los briozoos lunulitiformes, como *Cupuladria* o *Discoporella*, se observa una interesante adaptación a la vida sobre sedimentos blandos. Sus colonias son discoidales y cónicas, del tamaño de una moneda, y no se encuentran fijadas al sustrato, sino posadas sobre éste gracias a la acción de sus vibracularias marginales (Figura 9. 24). Una adaptación aún más curiosa la constituye *Selenaria*, cuyas colonias utilizan sus vibracularias para desplazarse sobre el sustrato.

Algunos ctenostomados perforantes habitan en el interior de sustratos calcáreos como valvas de moluscos, tubos de poliquetos serpúlidos y placas de cirripedios. La colonia consiste en delgados estolones que se ramifican dentro del carbonato de calcio, de los que brotan zooides comunicados con el exterior a través de pequeños orificios. Los briozoos no horadan las valvas mecánicamente, sino mediante la secreción de ácido fosfórico en el extremo de los estolones.

La alimentación de los briozoos consiste principalmente en fitoplancton, que es capturado mediante la generación de corrientes de agua gracias a la acción de los tentáculos ciliados del lofóforo. Aunque en un principio se supuso que dichas corrientes eran producidas por cada zooide, posteriormente se comprobó que existe una coordinación, a nivel colonial, por la cual se originan «chimeneas» excurrentes en ciertas zonas del zoario en las que los polípidos degeneran. Las áreas modificadas para la salida del agua se denominan **montículos**, y su

existencia ha permitido inferir este mecanismo de alimentación en distintas especies de briozoos fósiles.

Los briozoos pueden ser ingeridos incidentalmente por aves acuáticas o peces y forman parte de la dieta de los erizos de mar, que comen las colonias en epibiosis sobre las algas que constituyen su alimento principal. Algunos picnogónidos y moluscos nudibranquios, en cambio, se alimentan preferentemente de briozoos, habiendo desarrollado mecanismos muy especializados como aparatos de succión para ingerir a los polípidos. La presencia de nudibranquios induce el rápido desarrollo de espinas defensivas en la membrana frontal de *Membranipora*.

Los sustratos duros suelen ser un factor limitante para las poblaciones de organismos sésiles. La competencia por este recurso llega a ser intensa, tanto entre miembros de la misma o de distintas especies. El análisis de epifaunas de los períodos Silúrico y Jurásico que incrustaban bivalvos y otros sustratos ha demostrado que a pesar de las diferencias en cuanto a la composición taxonómica, los mecanismos utilizados en la competencia por el sustrato siguen siendo esencialmente los mismos hasta el presente. Algunas especies con colonias laminares adoptan estrategias confrontativas, como por ejemplo el desarrollo de espinas en los zooides marginales, mientras que los zoarios uniserials ramificados suelen emplear una estrategia fugitiva, que les facilita expandirse rápidamente sobre el sustrato a pesar de ser recubiertos parcialmente por sus competidores.

La estructura de la colonia de las distintas especies de briozoos, halladas en un determinado yacimiento, permite realizar interpretaciones e inferencias acerca de las características físicas y químicas de dicho ambiente. Una de las clasificaciones utilizadas tradicionalmente por los paleoecólogos es la de Stach (1936), quien describió distintos tipos zoariales y sus relaciones con diferentes hábitats. Recientemente, Hageman *et al.* (1998) han propuesto una clasificación analítica del hábito de crecimiento de los briozoos, que puede utilizarse para efectuar una correlación más precisa entre las formas de crecimiento colonial y las condiciones ambientales en las que vivía dicho organismo. Los caracteres utilizados en este esquema son: orientación relativa al sustrato y fijación al mismo, construcción, ordenamiento de las series de zooides, ordenamiento de las superficies frontales, engrosamiento secundario del esqueleto, unidades estructurales, dimensiones de las unidades estructu-

rales, frecuencia de las bifurcaciones, dimensiones de la bifurcación y conexión de las unidades estructurales. Un ejemplo de la aplicación de las formas de crecimiento colonial de los briozoos, como indicador paleoambiental en la plataforma y talud continental del sur de Australia se encuentra en Hageman *et al.* (1997).

PALEOBIOGEOGRAFÍA

No son muchos los trabajos dedicados a la paleobiogeografía de las briozoofaunas fósiles. Los lectores interesados en el tema pueden consultar a Ross y Ross (1981), Ross (1981, 1985) y Bigey (1985). Moyano (1982) ha delimitado las regiones zoogeográficas marinas de América del Sur y Central en base a sus faunas recientes de briozoos. La distribución geográfica y los patrones de biodiversidad de los briozoos marinos recientes de Argentina han sido estudiados por López Gappa y Lichtschein (1988) y López Gappa (2000).

BIOESTRATIGRAFÍA

Los briozoos están representados en el registro paleontológico solo por los Stenolaemata y Gymnolaemata. Los primeros dominaron en el Paleozoico y, excepto los Cyclostomata, no superaron la crisis del final del Pérmico, si bien un número muy reducido de géneros llegó al Triásico.

Los Gymnolaemata fueron abundantes y diversificados desde fines del Mesozoico hasta la actualidad.

Todos los órdenes de Stenolaemata ya se hallaban presentes en el Ordovícico Temprano, aunque sus momentos de dominancia no siempre coincidieron: los Cryptostomata y Trepostomata se diversificaron mayormente en el Paleozoico Temprano, mientras que los Fenestrata lo hicieron en el Paleozoico Tardío. Los Cyclostomata experimentaron una explosión evolutiva durante el Cretácico, cuando alcanzaron su mayor diversidad, sufriendo luego una importante reducción en el Terciario (Figura 9. 25).

La extinción ocurrida en el límite Cretácico-Terciario afectó más a los queilostomados que a los ciclostromados, pero las principales desapariciones tuvieron lugar en los niveles taxonómicos inferiores. De todos modos, los recambios faunísticos más notables (de faunas dominadas por trepostomados a fenestrados en el Paleozoico, y el desplazamiento de ciclostromados por

queilostomados a partir del Cretácico) no estuvieron relacionados con extinciones masivas.

La historia geológica de los Cribrimorpha fue breve pero espectacular. Las especies más primitivas son del comienzo del Cretácico Tardío y de ellas surgieron numerosas familias que florecieron a mediados de ese período, aunque la mayoría se extinguió en el Eoceno, comenzando desde entonces una declinación que los llevó a estar escasamente representados en las faunas actuales.

En cambio, los Gymnocystidea y Ascophora continuaron diversificándose hasta alcanzar el éxito que experimentan actualmente y que se debería, en gran parte, a la calcificación de la pared frontal del zoecio.

Los Ctenostomata, en su gran mayoría marinos, constituyen una proporción relativamente pequeña de la fauna actual de briozoos. Poseen una larga historia fósil que se inicia en el Ordovícico Temprano, pero sus registros paleozoicos son esporádicos, consistiendo principalmente en perforaciones en sustratos calcáreos. Se presume la existencia de diversas formas no perforantes que no se preservaron fosilizadas. Los hallazgos son más frecuentes a partir del Jurásico, no quedando dudas de que precedieron a los queilostomados.

Dado que en los ctenostomados la pared corporal no posee carbonato de calcio, sus posibilidades de fosilización son muy reducidas. Sin embargo, en las últimas décadas se han registrado varios casos de colonias conservadas como moldes externos, preservándose el relieve de colonias blandas recubiertas por organismos calcáreos que crecían sobre un sustrato duro. Como ejemplos de este fenómeno pueden mencionarse a *Amathia immurata*, del Cretácico de Holanda, y *Arachnidium jurassicum*, del Jurásico de Alemania.

Los briozoos tienen escasa aplicación en la solución de problemas estratigráficos debido al amplio biocrón de las especies. En cambio, son más útiles como indicadores ambientales y faciales.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los briozoos constituyen uno de los pocos invertebrados marinos con esqueleto que no se hallan presentes en la llamada «Explosión evolutiva cámbrica». Sus primeros hallazgos se remontan al Ordovícico Inferior, donde se registran principalmente varios órdenes de Stenolaemata.

Los briozoos, junto con los forónidos y braquiópodos, son clasificados en el grupo de los

lofoforados, considerándose que todos ellos poseen un ancestro común similar a un forónido. Estos últimos presentan características que los emparentan a los filactolemados, pero al no existir registros fósiles importantes de ninguno de ellos, las relaciones entre forónidos y briozoos son más bien especulativas.

Igualmente, las posibles vinculaciones filogenéticas con los **Entoprocta** tampoco pueden ser establecidas, dado que este pequeño grupo de invertebrados, cuyo tubo digestivo termina dentro de la corona tentacular (considerada no homóloga del lofóforo), también carece de representación fósil.

Los briozoos más primitivos serían los filactolemados, a juzgar por la forma cilíndrica de sus zoooides, el lofóforo en herradura, la estructura muscular de la pared del cuerpo, presencia de epistoma y ausencia de polimorfismo. Lamentablemente, son desconocidos como fósiles, excepto por la mención de estatoblastos en depósitos jurásicos, terciarios y cuaternarios.

Los primeros briozoos en aparecer en el registro paleontológico son los Stenolaemata, que rápidamente ocuparon gran variedad de ambientes, convirtiéndose en los grupos dominantes del Paleozoico (Figura 9. 25), cuando también fueron componentes importantes de los arrecifes.

Las extinciones a fines del Ordovícico y el Devónico no los afectaron tanto como la ocurrida al final del Pérmico, la que tuvo un efecto devastador sobre este grupo de invertebrados, que sufrió la desaparición del 76% de las familias existentes, además del orden Fenestrata. A

consecuencia de ese evento, la fauna triásica de estenolemados quedó considerablemente pauperizada con respecto a la del Pérmico, y los órdenes triásicos sobrevivientes desaparecieron a la culminación del período.

Durante el Jurásico, los briozoos estuvieron representados principalmente, por los Cyclostomata y Ctenostomata, mientras que los Cheilostomata aparecieron recién a fines de ese período. Los Cyclostomata experimentaron una radiación evolutiva en el Triásico y se constituyeron en el grupo dominante a través de todo el Mesozoico (Figura 9. 25). A fines del Cretácico, los Cyclostomata sufrieron una drástica reducción. La mayoría de los ciclostromados se extinguieron, siendo reemplazados por los queilostomados, posiblemente originados a partir de ctenostomados incrustantes uniseriales. La diversidad de los queilostomados, baja en el Cretácico Temprano, aumentó rápidamente desde el Albiano o Cenomaniano hasta el Eoceno y desde entonces se ha mantenido estacionaria, en alrededor de 45-50 familias.

Las primeras evidencias esqueléticas de incubación larval datan de fines del Albiano, inmediatamente antes de la radiación adaptativa del grupo. Se supone que la aparición de larvas lecitotróficas (Figura 9. 2) desencadenó un marcado aumento en la tasa de especiación alopátrica, debido a que su breve vida planctónica restringió el flujo genético entre poblaciones.

Entre los Cheilostomata, los Anasca pueden haber sido los ancestros de los Ascophora. Los queilostomados se convirtieron en el grupo dominante de briozoos marinos desde el Terciario hasta la actualidad, a expensas de los

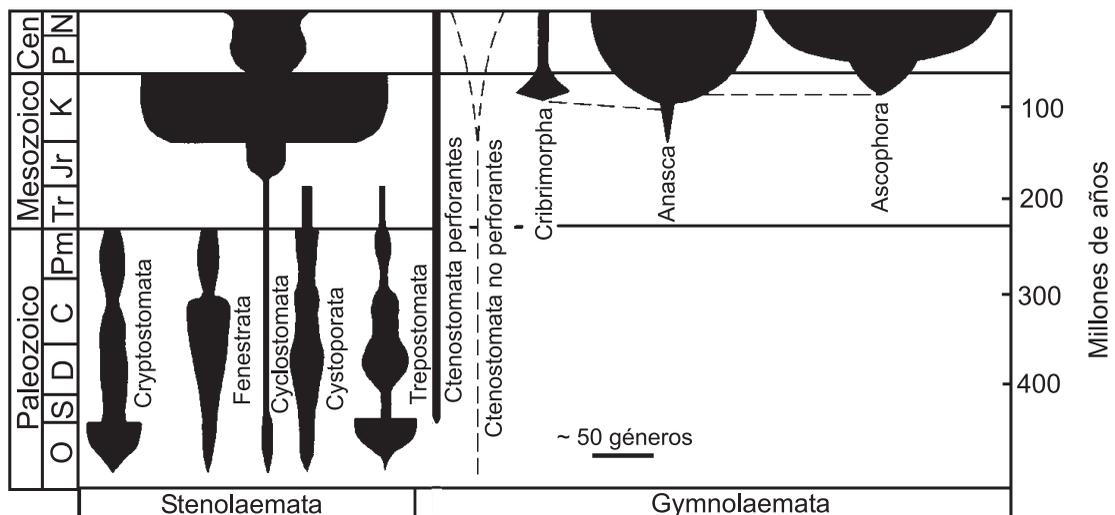


Figura 9. 25. Rango estratigráfico y diversidad genérica aproximada en los principales taxones de Stenolaemata y Gymnolaemata. Los Gymnocystridae aparecen incluidos en los Ascophora (modificado de McKinney y Jackson, 1989).

Cyclostomata, a los que aventajaron consistentemente en la competencia por el sustrato. Existen evidencias de esta superioridad com-

petitiva tanto en faunas fósiles, a lo largo de 100 m. a., como en comunidades bentónicas actuales.

BIBLIOGRAFÍA

- Bancroft, A.J. 1986 a. Ovicells in the Palaeozoic Bryozoan order Fenestrata. *Palaeontology* 29: 155-164.
- Bancroft, A.J. 1986 b. Secondary nanozoecia in some Upper Palaeozoic Fenestrata Bryozoa. *Palaeontology* 29: 207-212.
- Banta, W.C., McKinney, F.K. y Zimmer, R.L. 1974. Bryozoan monticules: excurrent water outlets? *Science* 185: 783-784.
- Barbosa, M.M. 1957. Redescricao do exemplar-tipo de *Lunulites pileolus* White, 1887. *Boletim do Museu Nacional, n.s., Geologia* N° 24: 1-6.
- Barbosa, M.M. 1959 a. Descriçao de um novo briozoario da Formação Pirabas. *Boletim do Museu Nacional, n.s., Geologia* N° 29: 1-7.
- Barbosa, M.M. 1959 b. *Steginoporella pirabensis* n.sp. de briozoário da Formação Pirabas, Estado do Pará - Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 31: 109-111.
- Barbosa, M.M. 1967 a. *Conopeum commensale* K. & M., em depósito de Maré, na praia do Albardão, Santa Vitória do Palmar, RS (Bryozoa-Pleistoceno?). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 39: 279-280.
- Barbosa, M.M. 1967 b. Briozoarios fósseis da bacia amazônica. I. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica* 1: 75-82.
- Barbosa, M.M. 1970. Lista dos Bryozoa recentes e fósseis do Brasil. *Publicações Avulsas do Museu Nacional* N° 54: 1-23.
- Bassler, R.S. 1953. Bryozoa. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology Part G*. University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence, Kansas. 253 pp.
- Bell, M.A. 1997. Origin of metazoan phyla: Cambrian explosion or proterozoic slow burn? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 1-2.
- Bigey, F.P. 1985. Biogeography of Devonian Bryozoa. En: C. Nielsen y G. P. Larwood (eds.), *Bryozoa: Ordovician to Recent*, Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 9-23.
- Blake, D.B. 1983. The order Cryptostomata. En: R. A. Robison (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G. Bryozoa - Revised* 1. University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 440-452.
- Boardman, R.S. 1984. Origin of the post-Triassic Stenolaemata (Bryozoa): a taxonomic oversight. *Journal of Paleontology* 58 (1): 19-39.
- Boardman, R.S. y Cheetham, A.H. 1987. Phylum Bryozoa. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (eds.), *Fossil Invertebrates*, Blackwell Scientific Publications, Palo Alto. pp. 497-549.
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Cook, P.L. 1969. Intracolony variation and the genus concept in Bryozoa. *Proceedings of the North American Paleontological Convention, Part C*. pp. 294-320.
- Canu, F. 1904. Les bryozoaires du Patagonien. Echelle des bryozoaires pour les terrains tertiaires. *Mémoires de la Société de Géologie de France, Paleontologie* 12: 1-30.
- Canu, F. 1908. Iconographie des bryozoaires fossiles de l'Argentine. Première partie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, serie 3*, 10: 245-341.
- Canu, F. 1911. Iconographie des bryozoaires fossiles de l'Argentine. Deuxième partie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, serie 3*, 14: 215-288.
- Carrera, M.G. 1995. El género *Nicholsonella* Ulrich (Bryozoa) en el Ordovícico de la Precordillera argentina. Su significado paleoecológico y paleobiogeográfico. *Ameghiniana* 32 (2): 181-190.
- Carrera, M.G. 2003. The genus *Prasopora* (Bryozoa) from the Middle Ordovician of the Argentine Precordillera. *Ameghiniana* 40 (2): 197-203.
- Chronic, J. 1953. Bryozoa. En: N. D. Newell, J. Chronic y T. G. Roberts (eds.), *Upper Paleozoic of Peru. Geological Society of America, Memoir* 58: 43-165.
- Closs, D. y Madeira, M.L. 1968. Cenozoic Foraminifera from the Chuy drill hole, northern Uruguay. *Ameghiniana* 5 (7): 229-246.
- Conti, S. 1949. I briozi del Aonichense (Superpatagoniano) di S. José nella Penisola Valdez (Argentina). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale, Genova* 63: 283-293.
- Cook, P.L. 1963. Observations on live lunulitiform zoaria of Polyzoa. *Cahiers de Biologie Marine* 4: 407-413.
- Cook, P.L. y Chimonides, P.J. 1978. Observations on living colonies of *Selenaria* (Bryozoa, Cheilostomata). I. *Cahiers de Biologie Marine* 19: 147-158.
- Cowen, R. y Rider, J. 1972. Functional analysis of fenestelid bryozoan colonies. *Lethaia* 5: 147-164.
- Cuffey, R.J. 1972. The roles of bryozoans in modern coral reefs. *Geologischen Rundschau* 61: 542-550.
- Cuffey, R.J. 1977. Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geologic time. *Studies in Geology* N° 4: 181-194.
- Derby, O.A. 1894. The Amazonian upper carboniferous fauna. *Journal of Geology* 2: 480-501.
- Engel, B.A. 1975. A new bryozoan from the Carboniferous of eastern Australia. *Palaeontology* 18 (3): 571-605.
- Hageman, S.J., Bock, P.E., Bone, Y. y McGowran, B. 1998. Bryozoan growth habits: classification and analysis. *Journal of Paleontology* 72 (3): 418-436.
- Hageman, S.J., Bone, Y., McGowran, B. y James, N.P. 1997. Bryozoan colonial growth-forms as paleoenvironmental indicators: evaluation of methodology. *Palaaios* 12: 405-419.
- Harvell, C.D. 1984. Predator-induced defense in a marine bryozoan. *Science* 224: 1357-1359.
- Karklins, O.L. 1983. Ptilodyctyoid Cryptostomata Bryozoa from the Middle and Upper Ordovician rocks of central Kentucky. *Paleontological Society Memoir* 14: 1-31.

- Katzer, F. 1903. Geologia do Estado do Pará. *Boletim do Museo Paraense Emilio Goeldi* 9: 1-288.
- Larwood, G.P. y Taylor, P.D. 1979. Early structural and ecological diversification in the Bryozoa. En: M. R. House (ed.), *The origin of major invertebrate groups*. Systematics Association Special Volume N° 12. Academic Press, London. pp. 209-234.
- López Gappa, J. 1989. Overgrowth competition in an assemblage of encrusting bryozoans settled on artificial substrata. *Marine Ecology Progress Series* 51: 121-130.
- López Gappa, J. 2000. Species richness of marine Bryozoa in the continental shelf and slope off Argentina (south-west Atlantic). *Diversity and Distributions* 6: 15-27.
- López Gappa, J. y Lichtschein, V. 1988. Geographic distribution of bryozoans in the Argentine Sea (South-Western Atlantic). *Oceanologica Acta* 11: 89-99.
- Maturo, F.J.S. 1957. A study of the Bryozoa of Beaufort, North Carolina, and vicinity. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 73: 11-68.
- Maury, C.J. 1924. *Fósseis terciários do Brasil com descrição de novas formas Cretáceas*. Servicio de Geologia e Minería do Brasil. 665 pp.
- McKinney, F.K. 1981. Intercolony fusion suggests polyembryony in Paleozoic fenestrate bryozoans. *Paleobiology* 7: 247-251.
- McKinney, F.K. 1995. One hundred million years of competitive interactions between bryozoan clades: asymmetrical but not escalating. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 465-481.
- McKinney, F.K. y Jackson, J.B.C. 1989. *Bryozoan evolution*. The University of Chicago Press, Chicago. 238 pp.
- McKinney, F.K., Lidgard, S., Sepkoski, J.J. y Taylor, P.D. 1998. Decoupled temporal patterns of evolution and ecology in two post-Paleozoic clades. *Science* 281: 807-809.
- McLeod, J.D. 1978. The oldest bryozoans: new evidence from the Early Ordovician. *Science* 200: 771-773.
- McNair, A.H. 1940. Devonian Bryozoa from Colombia. *Bulletins of American Paleontology* 25: 113-146.
- Meyer, H.L.F. 1914. Carbonfaunen aus Bolivie und Peru. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 37: 590-651.
- Moore, R.C. (ed.) 1953. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G. Bryozoa*. University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence. 253 pp.
- Moore, R.C., Lalicker, C.G. y Fischer, A.G. 1952. *Invertebrate Fossils*. McGraw-Hill Book Company.
- Moyano, H.I. 1982. Bryozoa marinos de Centro y Sudamérica: evaluación preliminar. *Cahiers de Biologie Marine* 23: 365-380.
- Muravchik, M., Griffin, M. y Pérez, L.M. 2004. Bryozoans from the Paraná Formation (Miocene), in Entre Ríos province, Argentina. *Ameghiniana* 41 (1): 3-12.
- Nielsen, C. 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans. *Ophelia* 7: 217-256.
- Nielsen, C. y Pedersen, K.J. 1979. Cystid structure and protrusion of the polypide in *Crisia* (Bryozoa, Cyclostomata). *Acta Zoologica (Stockholm)* 60: 65-88.
- Ortmann, A.E. 1902. Tertiary invertebrates. *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia* 4: 47-332.
- Philippi, R.A. 1887. *Die Tertiären und Quartären Versteinerungen Chiles*. F.A. Brockhaus, Leipzig. 266 pp.
- Pohowsky, R.A. 1973. A Jurassic cheilostome from England. En: G.P. Larwood (ed.), *Living and Fossil Bryozoa*. Academic Press, London. pp. 447-461.
- Pohowsky, R.A. 1978. The boring ctenostomate Bryozoa: taxonomy and paleobiology based on cavities in calcareous substrata. *Bulletins of American Paleontology* 73: 1-192.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 206: 217-218.
- Ross, C.A. y Ross, J.R.P. 1981. Biogeographical influences on late Palaeozoic faunal distributions. En: G. P. Larwood y C. Nielsen (eds.), *Recent and Fossil Bryozoa*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 199-212.
- Ross, J.R.P. 1981. Late Palaeozoic ectoproct biogeography. En: G. P. Larwood y C. Nielsen (eds.), *Recent and Fossil Bryozoa*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 213-220.
- Ross, J.R.P. 1985. Biogeography of Ordovician ectoproct (bryozoan) faunas. En: C. Nielsen y G. P. Larwood (eds.), *Bryozoa: Ordovician to Recent*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 265-271.
- Ryland, J.S. 1965. *Polyzoa (Bryozoa). Order Cheilostomata. Cyphonautes larvae*. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, Sheet 107: 1-6.
- Ryland, J.S. 1970. *Bryozoans*. Hutchinson University Library, London. 175 pp.
- Ryland, J.S. y Hayward, P.J. 1977. British Anascan Bryozoans. En: D.M. Kermack (ed.), *Synopses of the British Fauna (New Series)*, Academic Press, London. 188 pp.
- Ryland, J.S. y Stebbing, A.R.D. 1971. Two little known bryozoans from the west of Ireland. *The Irish Naturalists' Journal* 17: 65-70.
- Sabattini, N. 1972. Los Fenestellidae, Acanthocladiidae y Rhabdomesidae (Bryozoa, Cryptostomata) del Paleozoico superior de San Juan y Chubut. *Revista del Museo de La Plata (n.s.)* 6, *Paleontología* 42: 255-377.
- Sabattini, N. 1982. *Eliasopora* Bassler (Bryozoa Ctenostomida) en el Carbónico del grupo Tepuel, Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 19 (3-4): 259-262.
- Sabattini, N. 1983. Especies de *Septatopora* Engel (?Bryozoa) del Carbónico de la Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 20 (1-2): 61-71.
- Sabattini, N. 1990. Nueva especie de *Penniretepora* d'Orbigny (Fenestrata, Bryozoa), del Carbonífero de la Cuenca Tepuel-Genoa (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 27 (1-2): 185-187.
- Sabattini, N. 2002. Los Cystoporata (Bryozoa) del Carbonífero de la cuenca Tepuel-Genoa, Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 39 (2): 201-211.
- Sepkoski, J.J., McKinney, F.K. y Lidgard, S. 2000. Competitive displacement among post-Paleozoic cyclostome and cheilostome bryozoans. *Paleobiology* 26: 7-18.
- Silén, L. 1977. Polymorphism. En: R. M. Woollacott y R. L. Zimmer (eds.), *Biology of Bryozoans*. Academic Press, New York. pp. 183-231.
- Silén, L. y Harmelin, J.G. 1974. Observations on living Diastoporidae (Bryozoa Cyclostomata), with special regard to polymorphism. *Acta Zoologica (Stockholm)* 55: 81-96.

- Stach, L.W. 1936. Correlation of zoarial form with habitat. *Journal of Geology* 44: 60-65.
- Stratton, J.F. 1981. Apparent ovicells and associated structures in the fenestrate bryozoan *Polypora shumardii* Prout. *Journal of Paleontology* 55 (4): 880-884.
- Tavener-Smith, R. 1966. Ovicells in fenestrate cryptostomes of Visean age. *Journal of Paleontology* 40 (1): 190-198.
- Taylor, P.D. 1979 a. Palaeoecology of the encrusting epifauna of some British Jurassic bivalves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 28: 241-262.
- Taylor, P.D. 1979 b. The inference of extrazoooidal feeding currents in fossil bryozoan colonies. *Lethaia* 12: 47-56.
- Taylor, P.D. 1984. Adaptations for spatial competition and utilization in Silurian encrusting bryozoans. *Special Papers in Palaeontology* N° 32: 197-210.
- Taylor, P.D. 1985. Polymorphism in meliceritid cyclostomes. En: C. Nielsen y G. P. Larwood (eds.), *Bryozoa: Ordovician to Recent*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 311-318.
- Taylor, P.D. 1988. Major radiation of cheilostome bryozoans: triggered by the evolution of a new larval type? *Historical Biology* 1: 45-64.
- Taylor, P.D. 1993. Bryozoa. En: M. J. Benton (ed.), *The Fossil Record* 2. Chapman & Hall, London. pp. 465-489.
- Taylor, P.D. y Curry, G.B. 1985. The earliest known fenestrate bryozoan, with a short review of Lower Ordovician Bryozoa. *Palaeontology* 28: 147-158.
- Taylor, P.D. y Larwood, G.P. 1988. Mass extinctions and the pattern of bryozoan evolution. En: G. P. Larwood (ed.), *Extinction and Survival in the Fossil Record*. Systematics Association Special Volume N° 34, Clarendon Press, Oxford. pp. 99-119.
- Utgaard, J. 1983. Paleobiology and taxonomy of the Order Cystoporata. En: R. A. Robison (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G. Bryozoa - Revised* 1. University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 327-439.
- Voigt, E. 1972. *Amathia immurata* n.sp., ein durch Biomuration erhaltenes ctenostomes Bryozoon aus der Maastrichter Tuffkreide. *Paläontologische Zeitschrift* 46: 87-92.
- Voigt, E. 1977. *Arachnidium jurassicum* n.sp., (Bryoz. Ctenostomata) aus dem mittleren Dogger von Goslar am Harz. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung* 153: 170-179.
- White, C. 1887. Contribuções à paleontologia do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 7: 1-273.
- Winston, J.E. 1984. Why bryozoans have avicularia - a review of the evidence. *American Museum Novitates* N° 2789: 1-26.
- Yoshioka, P.M. 1982. Predator-induced polymorphism in the bryozoan *Membranipora membranacea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 61: 233-242.