CAPÍTULO 15

Lofoforados: *Phylum* Bryozoa, *Phylum* Brachiopoda

Lisandro Negrete, Cristina Damborenea y Francisco Brusa

Introducción

Los lofoforados son un grupo de organismos, compuesto por los *phyla* Bryozoa (= Ectoprocta), Brachiopoda y Phoronida, que poseen una característica única denominada lofóforo. El lofóforo es una estructura con función alimentaria por suspensión y se compone de una corona de tentáculos externamente ciliados e internamente ocupados por celoma. Los tentáculos rodean la boca, mientras que el ano se sitúa por fuera de dicha corona (Brusca et al., 2023).

De manera general, en dichos organismos se pueden reconocer tres regiones corporales, una región anterior (prosoma), una región media (mesosoma) y una región posterior (metasoma), cada una con su propia cavidad celómica (protocele, mesocele y metacele, respectivamente). El protocele, que puede estar ausente en algunos grupos, está vinculado a una proyección a modo de labio denominada epistoma; el mesocele corresponde al celoma de los tentáculos del lofóforo y el metacele es el compartimento general del cuerpo.

Los lofoforados son animales sésiles, y como rasgos adaptativos a dicha vida poseen un sistema digestivo en forma de U, y secretan una envuelta externa protectora en la forma de tubos, conchas o exoesqueletos de diferente composición (gelatinosa, quitinosa o carbonática). Son organismos bentónicos y, salvo algunas excepciones, casi exclusivamente marinos.

En este capítulo serán tratados dos de los *phyla* de lofoforados, los Bryozoa y Brachiopoda.

Phylum Bryozoa

Los briozoos son animales cuyos miembros forman colonias compuestas por numerosas unidades conocidas como zooides. La forma y organización de las colonias varía drásticamente entre clados, géneros y especies. La morfología general de los zooides “normales”, denominados generalmente como autozooides, es prácticamente idéntica dentro de una colonia. Cada zooide está compuesto por un cistidio, que corresponde a la pared celular (endocisto) y su cutícula (ectocisto), y el polípido, que comprende los tejidos blandos como el lofóforo, el tracto digestivo y los tejidos asociados (Schwaha, 2021).

El cistidio abarca la pared corporal y su cutícula, los septos y poros interzooidales, si los hay, los músculos y terminaciones nerviosas asociadas a la pared corporal, y otros tejidos, como las gónadas adheridas a ella. Todas las partes restantes, comenzando por la punta distal, con la

pared vestibular, la vaina tentacular, el lofóforo y el tracto digestivo, y cualquier músculo o cordón peritoneal adherido, forman parte del polípido.

En los briozoos, las cavidades corporales son esenciales para el mecanismo hidrostático de protrusión y retracción de los polípidos. La retracción siempre se efectúa mediante la contracción de músculos retractores, mientras que la protrusión se lleva a cabo aumentando la presión en la cavidad corporal mediante diferentes mecanismos. Los briozoos son animales celomados, lo que significa que poseen una cavidad corporal secundaria revestida por un epitelio, el peritoneo (Bartolomaeus, 2001). Como la naturaleza del ectocisto (cistidio) varía entre las diferentes clases de briozoos, existen diversos mecanismos para la protrusión del polípido, esencialmente del lofóforo, responsable de la captura de partículas alimenticias.

Dentro del *phylum*, pueden reconocerse tres grandes grupos o clases, a saber: Phylactolaemata, Stenolaemata y Gymnolaemata.

Phylactolaemata

Los briozoos filactolemados se caracterizan por habitar exclusivamente ambientes dulceacuícolas y por no desarrollar polimorfismos, por lo que todos los zooides de la colonia se identifican como autozooides. Se diferencian de los demás briozoos por presentar un lofóforo en forma de herradura (Figura 15.1C), aunque se conocen algunas formas con lofóforo circular (Figura 15.1A, B). Otra particularidad de esta clase es la presencia de epistoma, una proyección de tejido hueco (remanente del protocele) ubicada sobre la boca (Figura 15.1C).

Los filactolemados poseen un ectocisto formado por una cutícula o una gruesa capa gelatinosa (Figura 15.1B). El peritoneo se encuentra adyacente a la epidermis de la pared corporal, con ambas membranas basales enfrentadas. La protrusión del polípido se lleva a cabo mediante la contracción de la musculatura de la pared corporal; es decir, todo el zooide se comprime, lo que fuerza al polípido hacia afuera (Gawin et al., 2017).

Un rasgo notable de los filactolemados es su reproducción asexual, que consiste en la producción de cuerpos de resistencia denominados estatoblastos (Figura 15.1A, D). Estos se originan como un cúmulo de células en el funículo (una red de tejido mesenquimatoso que conecta los zooides de la colonia) y adquieren más tarde una cubierta protectora formada por dos valvas.

Stenolaemata

Los Stenolaemata son únicamente marinos y polimórficos (cuyo lofóforo es circular), con exoesqueletos calcíticos. La abertura es generalmente circular, pudiendo ser terminal (Figura 15.2A, B) o estar desplazada hacia uno de los lados. Al presentar cistidios calcificados, que rodean la mayor parte de los polípidos, no dejan espacio compresible para el mecanismo de

protrusión hidrostática (Figura 15.2A, B). En consecuencia, poseen un mecanismo hidrostático diferente para permitir la protrusión de los polípidos: la capa peritoneal de la pared corporal se ha desprendido de la epidermis para formar el saco membranoso, flexible y que rodea al polípido (Nielsen y Pedersen, 1979). La separación del peritoneo de la pared corporal original divide la cavidad corporal en dos cavidades distintas: la cavidad endosacal, que corresponde a la cavidad celómica original, y la cavidad exosacal, situada entre las membranas basales de la epidermis y el revestimiento peritoneal. El saco membranoso presenta algunas conexiones con la epidermis de la pared corporal (Figura 15.2C). Los músculos presentes en el revestimiento del saco membranoso permiten la protrusión del polípido (Schwaha et al., 2018).

Gymnolaemata

Los gimnolemados poseen una gran diversidad de colonias, cuyos zooides pueden ser cilíndricos o cuadrangulares. En esta clase se alcanza un mayor grado de polimorfismo en comparación a las restantes clases. Se pueden reconocer dos grandes grupos, los Ctenostomata y los Cheilostomata. En los primeros, el polimorfismo está reducido y la eversión del polípido se lleva a cabo por acción de músculos que deforman la pared del cuerpo, la cual es membranosa o gelatinosa, nunca calcificada. En los Cheilostomata, por otra parte, hay un gran polimorfismo, y los autozooides poseen un opérculo que protege al polípido una vez retraído, ausente en los ctenostomados.

La existencia del opérculo ha posibilitado el gran desarrollo de zooides especializados cuya función puede ser la limpieza y la defensa de la colonia. Los más frecuentes y característicos son los vibraculários (Figura 15.3A, B), cuya transformación del opérculo origina una cerda quitinosa, y los avicularios (Figura 15.3C), en el que el opérculo se transforma en mandíbula y cuyo movimiento repele a depredadores y organismos que intentan asentarse sobre la colonia. Otro tipo de zooides son las ovicelas, que son cámaras de incubación externamente calcificadas, las cuales permiten la protección de embriones en desarrollo (Figura 15.4F).

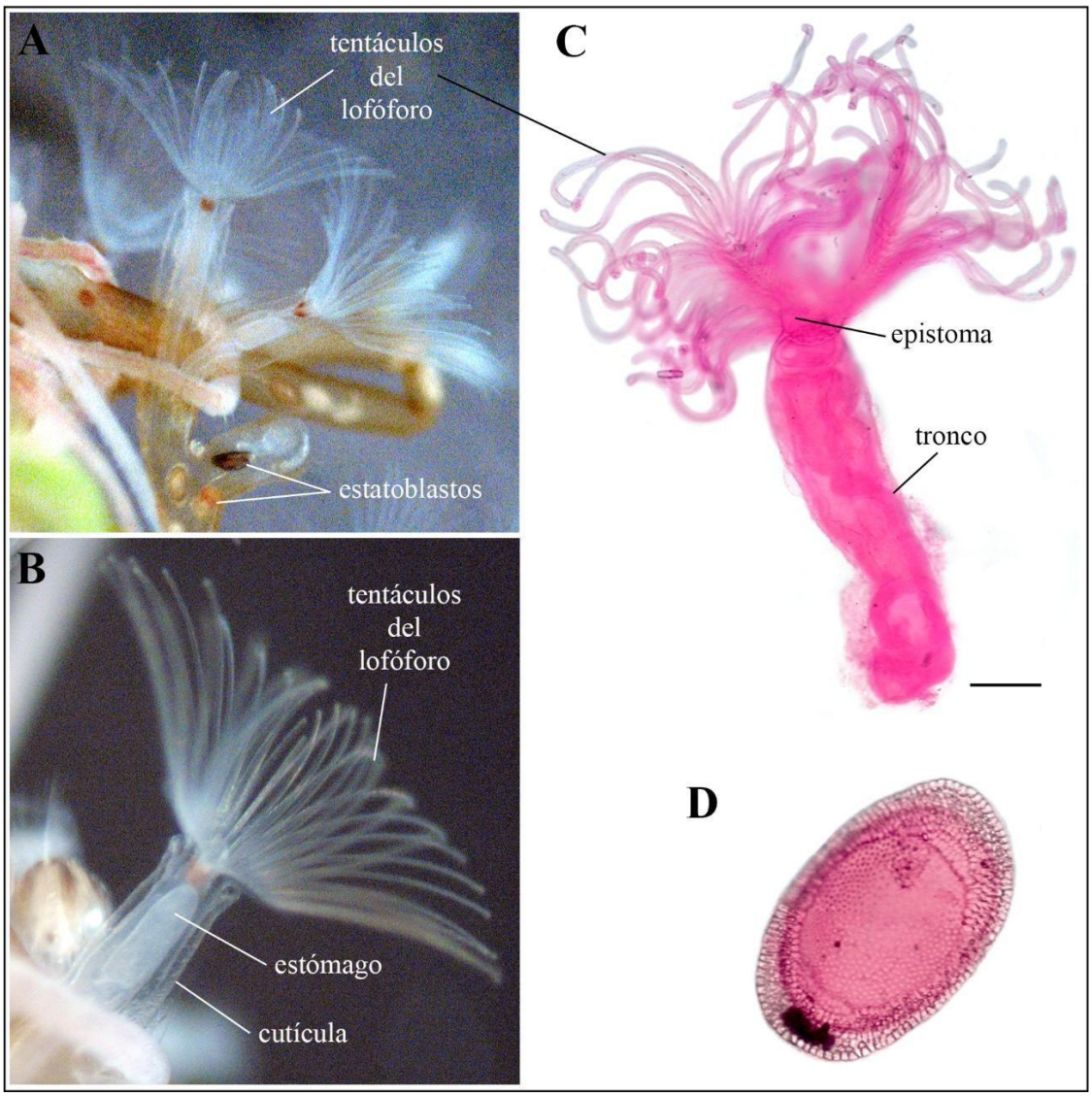
Entre los gimnolemados, cuyos zooides no modificados presentan un aspecto de caja, el mecanismo mediante el cual se lleva a cabo la protrusión del polípido está determinado fundamentalmente por la morfología de la pared frontal de los autozooides. Así, en los Anasca, las paredes laterales, la pared basal, proximal y distal de esa especie de caja suelen estar calcificadas, excepto la pared frontal, la cual es membranosa, denominándose membrana frontal (Figura 15.3D). Una serie de músculos parietales, que se insertan sobre esta membrana y sobre las paredes laterales calcificadas, se contraen y deprimen la membrana frontal produciendo un aumento de la presión en el interior del zooide y por consiguiente la protrusión del polípido. La retracción del mismo se produce por la contracción de músculos retractores y oclusores del opérculo (Figura 15.3D). Entre los Anasca, si bien la superficie frontal permanece sin calcificar, en diferentes taxa puede observarse una gradación tendiente a proteger esta superficie delicada que se encuentra a merced de depredadores. De esta manera, algunas formas desarrollan

calcificaciones (denominadas gimnocisto, criptocisto, etc.) que suelen estar acompañadas de espinas de variado desarrollo que protegen parcialmente la superficie frontal (Figura 15.3A-C).

En los Ascophora, la superficie frontal es sólida, y el mecanismo hidrostático depende de un saco subyacente denominado asco o saco compensador comunicado al exterior por un poro, denominado ascoporo (Figura 15.4F). La protrusión del polípido se produce por el ingreso de agua desde el ascoporo, produciéndose un aumento de volumen del asco y el concomitante aumento de presión en el interior del zooide que fuerza la salida del polípido a través del orificio. En los ascóforos, si bien la superficie frontal está calcificada, se puede observar una progresión entre formas que aún poseen la superficie frontal porosa, casi totalmente calcificada y otras en las que está completamente calcificada (Figura 15.4D-F).

Figura 15.1

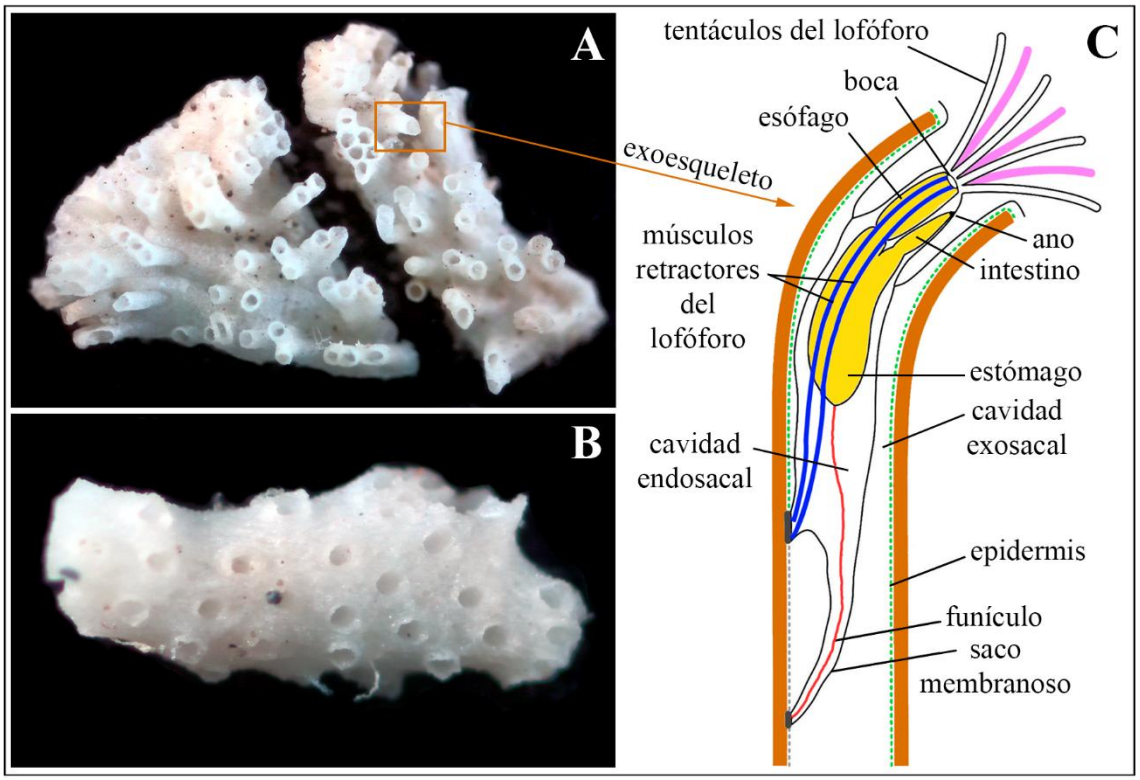
Aspecto externo de briozoos filactolaemados



A, colonia de briozoos dulceacuícolas. B, detalle de un zooide. C, zooide teñido preparado entre porta y cubreobjetos del género *Cristatella*. D, estatoblasto. Escala: C, 100 µm.

Figura 15.2

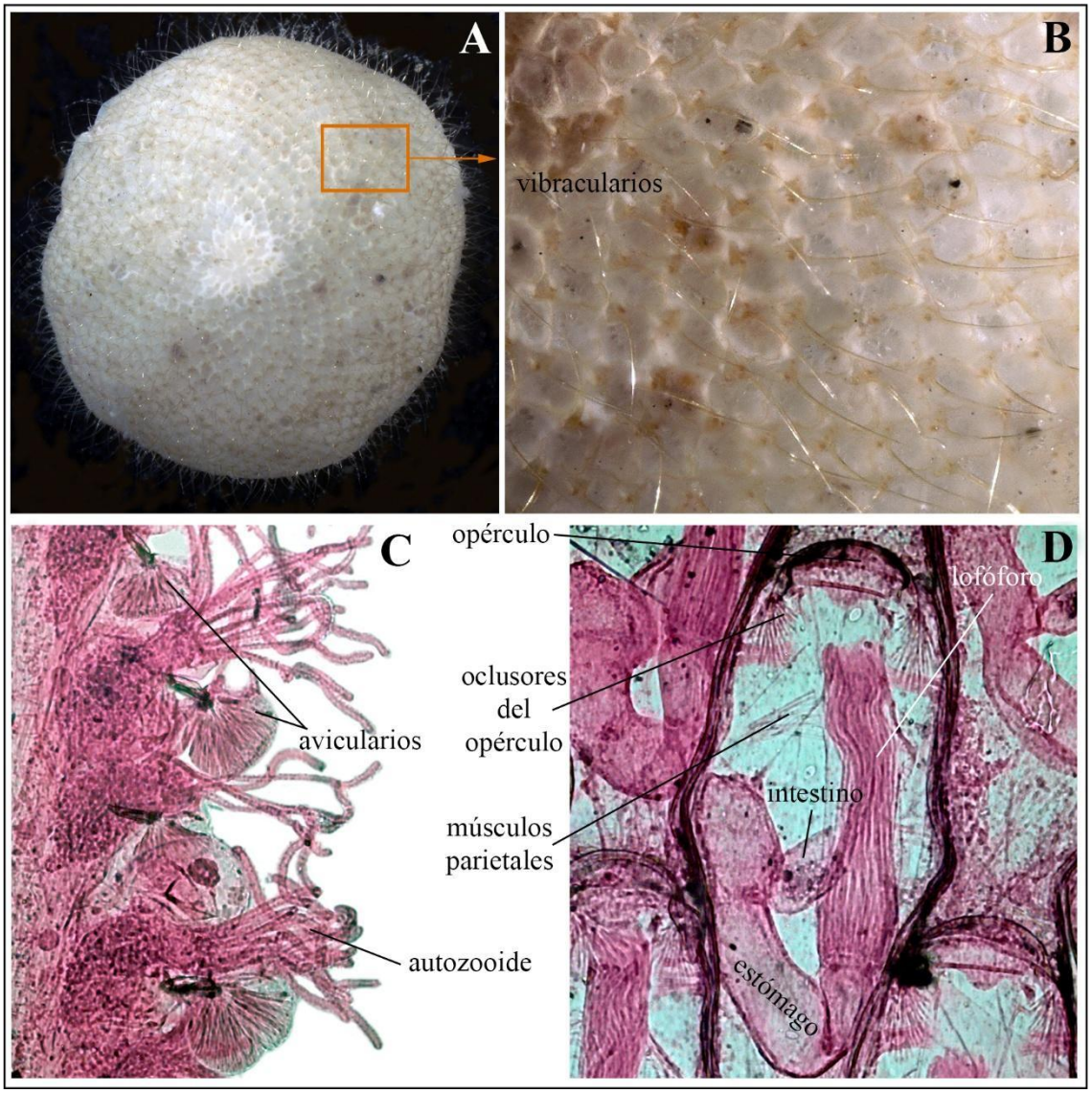
Aspecto externo de briozoos stenolaemados



A, colonia del género *Tubulipora*. B, colonia del género *Hornera*. C, dibujo esquemático de la pared corporal y estructuras internas de un Stenolaemata.

Figura 15.3

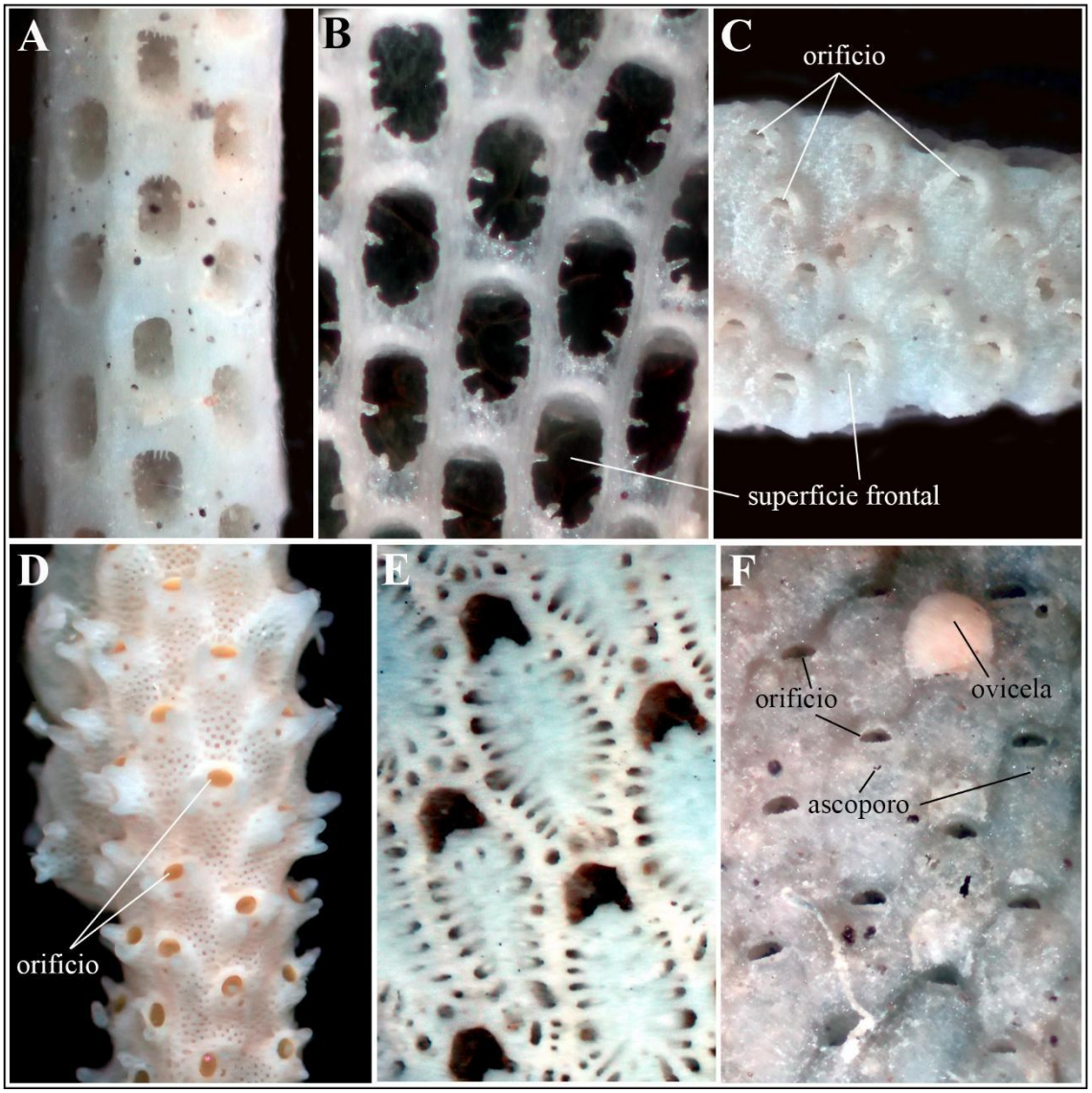
Aspecto general de colonias de briozoos gymnolaemados (Anasca)



A, colonia del género *Cupuladria*. B, detalle de la colonia (ectocisto), con las vibracularias. C, detalle de una colonia del género *Bugula*. D, detalle de una colonia del género *Flustra*.

Figura 15.4

Aspecto general de colonias de briozoos gymnolaemados (Anasca y Ascophora)



A-C, colonias de briozoos Gymnolaemata (Anasca), *Ogivalia* (A), *Membranipora* (B) y *Aspidostoma* (C). D-F, colonias de briozoos Gymnolaemata (Ascophora), no identificados (D y E) y *Microporella* (F).

Phylum Brachiopoda

Los braquiópodos son animales exclusivamente marinos bentónicos. De manera similar a los moluscos bivalvos, poseen un par de valvas, aunque estas poseen una orientación dorso-ventral y no lateral como en los primeros (Figuras 15.5A-C y 15.6A). La mayoría de los braquiópodos viven fijos por medio de un pedúnculo (ausente en algunas especies) a sustratos consolidados, mientras que otros lo utilizan para anclarse a la arena.

Las valvas de los braquiópodos suelen ser desiguales y, según posean o carezcan de estructuras que intervienen en la articulación entre ambas, se reconocen dos niveles de organización: articulados e inarticulados, respectivamente. Los braquiópodos articulados poseen una charnela en la que ciertas denticulaciones de la valva ventral encastran en fosetas de la valva dorsal (Figura 15.5B, C). Usualmente viven con la valva derecha orientada hacia arriba, presentando un foramen para la salida del pedúnculo (Figura 15.5B). En los inarticulados, ambas valvas se mantienen unidas mediante musculatura (Figura 15.6B), y el pedúnculo se origina y sale entre ambas valvas (Figura 15.6A), las cuales son iguales.

Morfología

Las valvas de los braquiópodos se componen de un periostraco orgánico externo y, en los articulados, una capa o capas subyacentes de carbonato de calcio (calcita) (Figura 15.5A); mientras que los inarticulados poseen quitina, colágeno y fosfato de calcio (apatita) (Figura 15.6A). De manera semejante a los moluscos bivalvos, el manto de los braquiópodos no sólo secreta la concha, sino que también da lugar a la cavidad del manto, la cual aloja al lofóforo (Figuras 15.5E y 15.6B). Los bordes del manto usualmente secretan quetas quitinosas (Figuras 15.5D y 15.6C), cuya función es la de proteger las partes blandas del interior (i.e. el lofóforo) y probablemente evitar la entrada de partículas de gran tamaño en la cavidad del manto. Por debajo del manto hay un tejido conectivo de espesor variable, mientras que la superficie interna de la pared corporal, donde se aloja el compartimento celómico, está tapizada tanto por células peritoneales como por mioepiteliales. Esta última parte del cuerpo, tanto dorsal como ventralmente, contiene extensiones del celoma y se denominan canales del manto (Figuras 15.5E y 15.6C).

El pedúnculo es una extensión de la pared corporal y se origina en la parte posterior de la valva ventral. Este carece de musculatura y cavidad celómica en los braquiópodos articulados mientras que está presente en los inarticulados (Figura 15.6A).

Concha

Para fines descriptivos, la concha se orienta con la valva dorsal hacia arriba y la valva ventral hacia abajo, independientemente de su posición en vida. Como ya se mencionó, las valvas de los braquiópodos articulados se mantienen unidas posteriormente mediante dientes y fosetas, elementos que forman parte de la charnela, mientras que los inarticulados carecen de dientes, por lo que diferentes grupos musculares mantienen unidas las valvas (Figura 15.6B). En la valva dorsal (Figura 15.5C), también denominada braquial, se pueden identificar (1) las fosetas dentales, que son depresiones en las que van a encastrar los dientes de la valva ventral; (2) el proceso cardinal, que es una elevación sobre el extremo postero-dorsal y en el que se insertan los músculos diductores (que participan en la abertura de las valvas); (3) placas charnelares, en las que se fijan los músculos adjustores; (4) las cruras, que son un par procesos calcáreos que sirven de soporte al lofóforo o al braquidio; y (5) el septo medio dorsal, sobre el plano sagital. El braquidio (Figura 15.5E) es una estructura acintada y delgada, formada por calcita, que pende de las cruras y cuya función es dar mayor sostén al lofóforo.

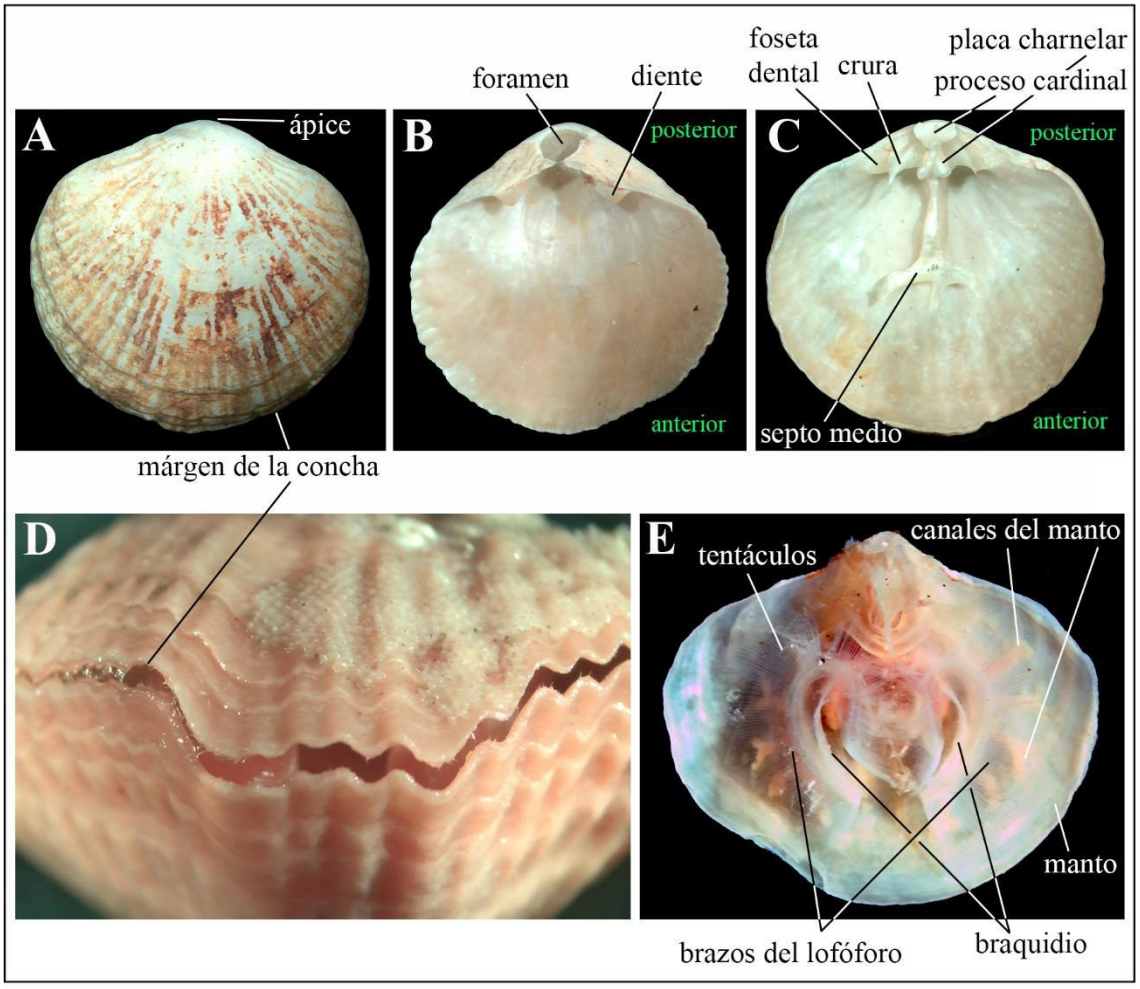
En la valva ventral, también llamada peduncular, se pueden observar: (1) los dientes charnelares, que encastran con las fosetas dentales de la valva dorsal, y (2): el foramen, que sirve para dar paso al pedúnculo.

Lofóforo

Dentro de la cavidad del manto, y ocupando gran parte de ella, se encuentra el lofóforo cuya función principal es la de captar las partículas alimenticias. Está compuesto por dos braquias o brazos. Cada braquia está recorrida axial e internamente por un gran canal braquial y otro de menor tamaño, del cual se desprenden extensiones celómicas dentro de cada tentáculo. Si bien existe una gran variedad de tipos de lofóforo, entre los articulados un tipo común es el plectólofo. En este, los extremos de las braquias rotan hacia delante y generan hacia el centro tramos planoespirales paralelos al plano sagital (Figura 15.5E). En ciertos inarticulados, se puede encontrar el tipo de lofóforo espirólofo, en el que los extremos de cada braquia crecen en forma divergente entre sí dando lugar a un par de espirales (Figura 15.6B).

Figura 15.5

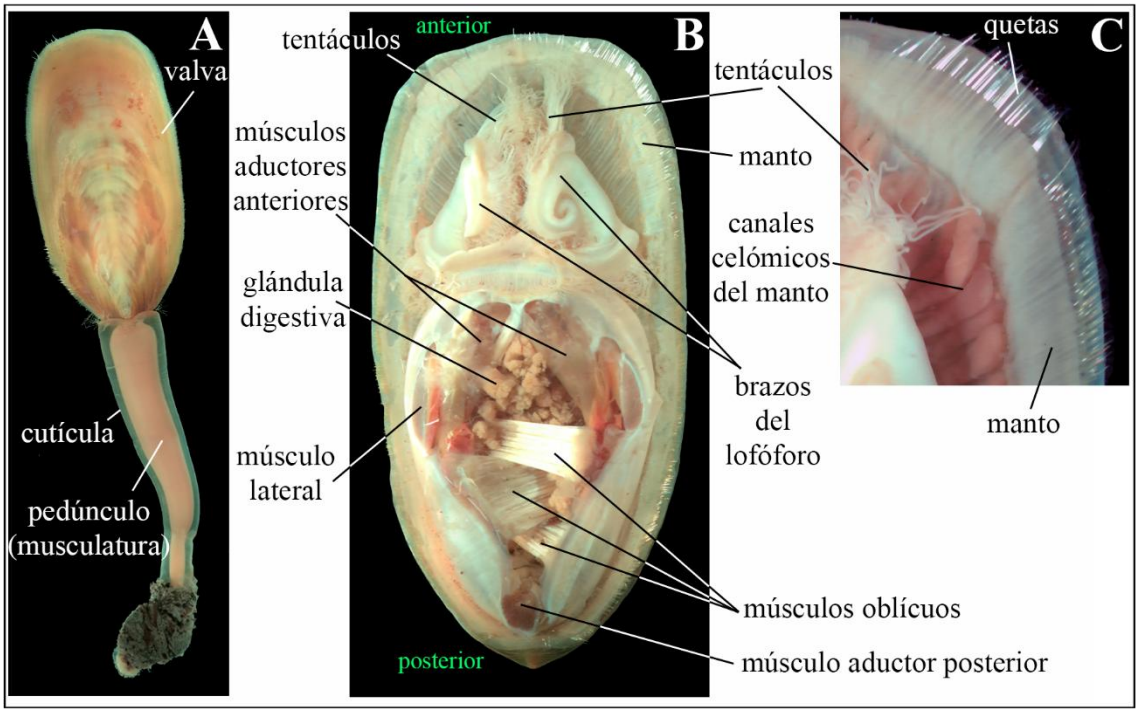
Anatomía externa e interna de braquiópodos articulados



A y D, aspecto externo de una valva en el que se aprecian las líneas de crecimiento. B, aspecto interno de la valva ventral (peduncular). C, aspecto interno de la valva dorsal (braquial). E, aspecto interno de una valva con las partes blandas, especialmente el lofóforo.

Figura 15.6

Anatomía externa e interna de braquiópodos inarticulados



A, aspecto externo de un braquiópodo inarticulado del género *Lingula*. B, aspecto interno de una valva con las partes blandas (lofóforo, musculatura y sistema digestivo). C, detalle del borde de una valva.

Referencias

Brusca, R. C., Giribet, G. y Moore, W. (2023). *Invertebrates, 4th Edition*. Sinauer Associates.

Bartolomaeus, T. (2001). Ultrastructure and formation of the body cavity lining in *Phoronis muelleri* (Phoronida, Lophophorata). *Zoomorphology*, 120, 135-148.

Camacho, H. H. y Longobucco, M. I. (2007). Los invertebrados fósiles. Tomo I. Fundación de Historia Natural / Vazquez Mazzini.

Gawin, N., Wanninger, A. y Schwaha, T. (2017). Reconstructing the muscular ground pattern of phylactolaemate bryozoans: first data from gelatinous representatives. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 225.

Nielsen, C. y Pedersen, K. J. (1979). Cystid structure and protrusion of the polypide in *Crisia* (Bryozoa, Cyclostomata). *Acta Zoologica*, 60, 65-88.

Schwaha, T. (2021). *Handbook of Zoology. Phylum Bryozoa*. De Gruyter.

Schwaha, T. F., Handschuh, S., Ostrovsky, A. N. y Wanninger, A. (2018). Morphology of the bryozoan *Cinctipora elegans* (Cyclostomata, Cinctiporidae) with first data on its sexual reproduction and the cyclostome neuro-muscular system. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 92.