A FORMA DO LOFÓFORO EM BRIOZOÁRIOS DEPENDE DO TAMANHO DO CORPO ?

Vladimir Stolzenberg Torres[1], Diethardt Horst Armin Jebram (*in memoriam*)

[1]Prefeitura Municipal de Porto Alegre

Resumo

Uma comparação entre o número de tentáculos e o tamanho do cistídeo em diversas espécies de briozoários revelou variações extremas nos valores relativos entre esses dois parâmetros. Como não foi possível detectar uma correlação constante entre ambos, tal relação não pode ser utilizada como argumento em favor de uma origem evolutiva independente dos Gymnolaemata em relação aos Phylactolaemata. Contrariamente à hipótese proposta por outros autores, os valores relativos evidenciaram uma tendência a uma correlação negativa entre o número de tentáculos e o tamanho corporal. O fato de lofóforos em forma de ferradura (em "U") ocorrerem exclusivamente nos Phylactolaemata, e não em espécies de Gymnolaemata de dimensões corporais semelhantes, indica que a forma circular do lofóforo nos Gymnolaemata não resulta de uma redução do tamanho do corpo, mas sim de uma modificação genética.

Palavras-chave: Bryozoa. Filogenia. Lofóforo. Morfometria comparativa.

DOES THE LOPHOPHORE FORM IN BRYOZOANS DEPEND ON BODY SIZE?

Abstract

A comparison of tentacle number and cystid size across several bryozoan species revealed extreme variation in the relative values of these two parameters. Since no consistent correlation between them could be detected, this relationship cannot be considered evidence supporting an independent evolutionary origin of the Gymnolaemata from the Phylactolaemata. Contrary to the hypothesis proposed by other authors, the relative values indicated a negative correlation between tentacle number and body size. The occurrence of horseshoe-shaped (U-shaped) lophophores exclusively in Phylactolaemata, but not in Gymnolaemata species of comparable body size, indicates that the circular lophophore of Gymnolaemata is not the result of body-size reduction but rather reflects a genetically determined evolutionary modification.

Keywords: Bryozoa. Comparative morphometrics. Lophophore. Phylogeny.

Introdução

Aparelhos tentaculares são encontrados em diversos animais diploblásticos e bilaterais. O lofóforo é um aparelho tentacular específico, no qual os tentáculos circundam a boca, mas não o ânus (HYMAN, 1959; EMIG, 1982). Conforme Temereva (2017), os foronídeos são animais bentônicos sésseis que vivem em tubos orgânicos, os quais estão fixados em substratos moles ou duros. A porção ventral do corpo do foronídeo permanece dentro do tubo, ao passo que o lofóforo e os tentáculos associados se projetam na água (TEMEREVA, 2017).

Tradicionalmente, o lofóforo em forma de ferradura dos briozoários Phylactolaemata Allman, 1856 tem sido considerado um caráter plesiomórfico

(JEBRAM, 1973). Em contraste com essa interpretação, MUNDY *et al*. (1981) propuseram que a forma do lofóforo dependeria simplesmente do número de tentáculos e que este, por sua vez, estaria relacionado ao tamanho corporal.

Como evidência para essa hipótese, MUNDY *et al*. (1981) apresentaram um gráfico baseado em dados compilados por EMIG (1971) para diversas espécies de Foronídeos (Phoronidea Hatschek, 1888). Entretanto, ao tratarem do grupo central de sua discussão - os briozoários - esses autores apresentaram apenas intervalos gerais do número de tentáculos para todo o grupo dos Phylactolaemata e para o conjunto dos briozoários marinhos, sem fornecer dados detalhados de espécies individuais.

Neste trabalho são apresentados exemplos desses dados. Foram incluídas, particularmente, espécies extremamente pequenas e extremamente grandes, tanto de Phylactolaemata quanto de Gymnolaemata Allman, 1856, pois são justamente essas que deveriam oferecer o melhor teste para a hipótese proposta por MUNDY *et al*. (1981).

Caso algum grupo de Gymnolaemata (*lato sensu*) pudesse ser diretamente comparado aos Phylactolaemata, os Ctenostomata Busk, 1852 - especialmente suas formas de crescimento unisseriado - constituiriam os candidatos mais apropriados, uma vez que apresentam paredes corporais não calcificadas e zoóides de morfologia semelhante.

Se a interpretação de MUNDY *et al*. (1981) estivesse correta, a comparação entre o número de tentáculos e o tamanho corporal deveria revelar valores relativos semelhantes (ou, à medida que o volume do cistídeo aumentasse, proporcionalmente previsíveis), independentemente da posição taxonômica das espécies.

Assim, o presente estudo objetivou testar uma hipótese evolutiva por meio de uma comparação morfométrica, entre espécies de Phylactolaemata e Ctenostomata, verificando a possibilidade de que a morfologia do lofóforo resulte de restrições associadas ao tamanho do corpo e discutindo suas implicações para a filogenia dos Bryozoa.

Material e métodos

Diversos dados foram obtidos a partir de espécies cultivadas em laboratório, a saber: *Victorella pavida* Saville-Kent, 1870; *V. pseudoarachnidia* Jebram & Everitt, 1982; *Panolicella nutans* Jebram, 1985; e *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780). Outros dados foram obtidos de espécimes preservados: *Fredericella sultana* Blumenbach, 1779;

Cristatella mucedo Cuvier, 1798; e *Sundanella sibogae* (Harmer, 1915).

Para completar esta comparação, também foram incluídos dados publicados por outros autores referentes às seguintes espécies: *Stolella agilis* Marcus, 1942; *Plumatella repens* (Linnaeus, 1758); *Terebripora eltaninae* Soule & Soule, 1968; *T. ramosa* d'Orbigny, 1842; e *Nolella gigantea* (Busk, 1856).

Outras duas espécies merecem especial atenção em razão de suas dimensões corporais; entretanto, seus valores biométricos não haviam sido publicados. Assim, suas medidas foram estimadas a partir de figuras publicadas contendo escalas, permitindo obter valores ao menos aproximados para essas espécies de interesse: *Stolella indica* Annandale, 1909; e *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851).

A determinação do comprimento do cistídeo apresenta dificuldades nos Phylactolaemata, pois esses organismos não possuem septos delimitando claramente os zooides individuais. Como solução prática, considerei o ponto de ramificação da colônia como a extremidade proximal de cada indivíduo. Para o gênero *Cristatella* Cuvier, 1798, adotou-se como extremidade proximal a base da colônia.

Um procedimento mais objetivo - embora muito mais difícil de executar - seria relacionar o número total de tentáculos de todos os lofóforos ativos da colônia com o volume total do zoário (*zoarium*, colônia). Entretanto, valores relativos semelhantes seriam obtidos por esse método. Para simplificar as medições, desconsiderou-se a estreita porção basal dos cistídeos nos ctenostomados de crescimento unisseriado.

Resultados

Os dados primários obtidos para as diferentes espécies de briozoários encontram-se reunidos na Tabela 1. O tamanho dos cistídeo, de diversos Ctenostomata, são semelhantes aos observados em formas típicas de Phylactolaemata; alguns ctenostomados também apresentam números de tentáculos comparáveis aos dos filactolamados.

Com base nos dados apresentados na Tabela 1, foram calculados e expressos na Tabela 2, os volumes máximos aproximados dos cistídeos para cada espécie. A partir do volume máximo do cistídeo e do número máximo de tentáculos de cada espécie, calcularam-se dois índices recíprocos: número de tentáculos por unidade de volume do cistídeo; e o volume do cistídeo correspondente a um único tentáculo.

Ambos os índices foram arredondados e apresentados, pois permitem comparar e

discutir os resultados sob perspectivas distintas.

O principal resultado obtido é que os valores relativos (Tabela 2) apresentam amplitudes extremamente elevadas em ambos os grupos de briozoários.

Nos Phylactolaemata, o maior valor relativo é aproximadamente 100 vezes superior ao menor enquanto nos Ctenostomata, essa diferença alcança aproximadamente 470 vezes.

Considerando conjuntamente os dois grupos, o valor relativo correspondente ao menor ctenostomado analisado é aproximadamente 2.400 vezes superior ao observado na maior espécie de Phylactolaemata considerada neste estudo.

Tabela 1. Exemplos da variação do número de tentáculos e do tamanho corporal em briozoários Phylactolaemata e Ctenostomata.

Espécie	Número de tentáculos	Forma do lofóforo	Comprimento do cistídeo (µm)	Comprimento máximo (µm)	Fonte
Phylactolaemata					
F. sultana	16 – 32	Circular	160 – 400	600	Observação dos autores
S. indica[1]	30 – 35	Em U	200 – 300	3.000	Annandale (1911)
S. agilis	35 – 49	Em U	400 – 500	7.000	Marcus (1942)
P. repens	42 – 60	Em U	340 – 700	8.000	Prenant & Bobin (1956)
C. mucedo	45 – 110	Em U	450 – 550	1.500	Observação dos autores
P. magnifica[1]	50 – 120	Em U	1.600 – 2.400	6.500	Kraepelin (1887)
Ctenostomata					
V. pavida	8	Circular	150 – 200[2]	8.000[2]	Observação dos autores
V. pseudoarachnidia	8	Circular	200 – 220[2]	10.000[2]	Observação dos autores
P. nutans	(7 –) 8 – 11	Circular	65 – 85[2]	1.000[2]	Observação dos autores
T. eltaninae	10	Circular	100 – 140	620	d'Hondt (1983)
T. ramosa	12	Circular	65 – 80	240	d'Hondt (1983)
N. gigantea	18 – 22	Circular	140 – 280[2]	2.000[2]	Prenant & Bobin (1956)
S. sibogae	31 – 34	Circular	300 – 600[2]	4.800[2]	Observação dos autores
F. hispida	28 – 40	Circular	500 – 600	1.000	Observação dos autores

[1] Medidas obtidas a partir de figuras publicadas em escala pelo autor citado.

[2] Dimensões referentes apenas aos tubos peristomiais; as estreitas porções basais foram desconsideradas.

Tabela 2. Relação entre o tamanho corporal e o número de tentáculos em alguns briozoários Phylactolaemata e Ctenostomata (calculada a partir dos dados da Tabela 1).

Espécie	Volume máximo aproximado do cistídeo (mm^3)	Tentáculos por mm^3 de volume do cistídeo	Volume do cistídeo (mm^3) por tentáculo
Phylactolaemata			
F. sultana	0,07536	424,63	0,002355
S. indica[1]	0,21195	165,13	0,006056
S. agilis	1,37375	35,67	0,028036
P. repens	3,07720	19,50	0,051287
C. mucedo	0,35620	308,82	0,003238
P. magnifica[1]	29,39040	4,08	0,244920
Ctenostomata			
V. pavida[2]	0,25120	31,85	0,031400
V. pseudoarachnidia	0,37994	21,06	0,047493
P. nutans[2]	0,00581	1.894,00	0,000528
T. eltaninae	0,00954	1.048,29	0,000954
T. ramosa	0,00121	9.952,72	0,000100
N. gigantea[2]	0,12309	178,73	0,005595
S. sibogae[2]	1,35648	25,06	0,039896
F. hispida	0,28260	141,54	0,007065

[1] Valores calculados a partir de figuras publicadas em escala pelos autores citados.
[2] As dimensões consideram apenas os tubos peristomiais, tendo sido desconsideradas as estreitas porções basais.

Discussão

Não há dúvidas: os resultados obtidos refutam a interpretação de MUNDY *et al*. (1981), segundo a qual, nos briozoários em geral, assim como nos demais lofoforados, o número de tentáculos estaria constantemente correlacionado ao tamanho corporal.

Essa conclusão já pode ser percebida a partir dos dados primários. Espécies de maior tamanho não apresentam necessariamente maior número de tentáculos; espécies com dimensões corporais semelhantes podem possuir números de tentáculos bastante diferentes (por exemplo, *Stolella* e *Cristatella*; *Victorella* e *Flustrellidra*); da mesma forma, espécies com números semelhantes de tentáculos podem apresentar volumes de cistídeo muito distintos (por exemplo, *Victorella* e Terebripora).

Ao contrário, os valores relativos demonstram uma forte tendência para uma correlação negativa: quanto menor é a espécie, maior é, proporcionalmente, o número de tentáculos por unidade de volume do cistídeo. Embora, à primeira vista, os dados primários dos Phylactolaemata possam sugerir uma correlação positiva, os valores relativos demonstram claramente uma correlação negativa tanto nos Phylactolaemata quanto nos Gymnolaemata.

Embora a exclusão das estreitas porções proximais dos cistídeos nos Ctenostomata de crescimento unisseriado tenha alterado ligeiramente os valores obtidos, essa simplificação favorece, na realidade, a interpretação proposta por MUNDY *et al*. (1981). Ainda assim, essa modificação metodológica não impede que o equívoco da hipótese desses autores se torne evidente.

Consequentemente, nos briozoários em geral, a forma do lofóforo não está rigidamente relacionada nem ao número de tentáculos nem ao tamanho corporal. Diversos Ctenostomata apresentam volumes de cistídeo e/ou números de tentáculos semelhantes aos observados em Phylactolaemata típicos; entretanto, os lofóforos em forma de ferradura ocorrem exclusivamente nos Phylactolaemata.

Por essa razão, a forma circular do lofóforo observada nos Gymnolaemata não deve ser interpretada como consequência de uma redução do tamanho corporal, mas sim como uma característica fixada no genoma.

Dessa forma, os resultados obtidos invalidam um dos argumentos fundamentais utilizados por MUNDY *et al*. (1981) para defender que os Gymnolaemata (*lato sensu*) teriam uma origem filogenética independente dos Phylactolaemata. O autor acrescenta que essa questão seria discutida com maior profundidade em publicação posterior.

A correlação negativa observada entre o número de tentáculos e o tamanho corporal nos briozoários pode estar relacionada ao fenômeno geral segundo o qual animais menores necessitam, proporcionalmente ao seu peso corporal, de maior quantidade de alimento do que animais maiores.

Entretanto, mesmo nos Gymnolaemata (*lato sensu*), lofóforos com pequeno número de tentáculos são claramente capazes de sustentar zooides de grandes dimensões. Jebram (1979) adverte, portanto, contra qualquer generalização simplista: a capacidade de coleta de alimento por um lofóforo não depende exclusivamente do número e do comprimento dos tentáculos, mas também da intensidade e da eficiência do batimento ciliar, bem como das estratégias de seleção alimentar empregadas pelo organismo.

Esta Discussão revela-se particularmente interessante haja vista que os autores empregam um argumento quantitativo para contestar uma hipótese filogenética. Em vez de apenas comparar morfologias, é demonstrado que a relação proposta entre tamanho corporal, número de tentáculos e forma do lofóforo não se sustenta quando se analisam múltiplas

espécies com ampla variação morfométrica.

Esse tipo de abordagem, relativamente inovadora, antecipou a uma tendência que se consolidaria posteriormente na sistemática: a necessidade de testar hipóteses evolutivas com dados comparativos quantitativos, e não apenas com interpretações morfológicas qualitativas.

Considerações finais

Não foram realizados experimentos laboratoriais propriamente ditos, mas uma análise morfométrica comparativa, reunindo informações provenientes de três fontes distintas: observações originais em espécies cultivadas; medições realizadas em espécimes preservados; e dados extraídos da literatura científica, complementados por estimativas obtidas a partir de ilustrações em escala.

Essa estratégia permitiu ampliar significativamente a variação de tamanhos corporais considerada, aspecto essencial para testar a hipótese de MUNDY *et al*. (1981).

Outro ponto metodológico importante é a opção por utilizar o cistídeo como unidade de comparação do tamanho corporal. Embora se reconheça que essa medida apresente limitações - especialmente nos Phylactolaemata coloniais - justifica-se sua escolha como o melhor compromisso entre precisão e viabilidade prática.

Além disso, a exclusão da estreita região basal dos cistídeos nos Ctenostomata unisseriados evita que diferenças morfológicas pouco relevantes distorçam os cálculos volumétricos.

Esclarecimentos

O presente estudo é integrante de um conjunto de oito estudos realizados no início da década de 1990, sob a tutela do Prof. LD Diethardt Horst Armin Jebram (*in memoriam*) e que se encontravam perdidos em um HD. O atual estágio da tecnologia possibilitou iniciar o resgate deste importante material. Embora algumas referências tenham sido atualizadas, é fundamental estabelecer que tais estudos ainda se preservam como inéditos, razão para, então, submetê-los ao aceite de publicação.

Referências

ANNANDALE, N. Freshwater Sponges, Hydroids & Polyzoa. Part III. Freshwater Polyzoa (Ctenostomata & Phylactolaemata). In: The Fauna of British India including Ceylon and Burma. London: Taylor and Francis, 1911. p. 161–251.

EMIG, C. C. Taxonomie et systématique de Phoronidiens. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Zoologie, n. 3, v. 8, p. 469-568. 1971.

EMIG, C. C. The biology of Phoronida. Adv. mar. Biol., n. 19, p. 1-89. 1982. DOI: 10.1016/S0065-2881(08)60086-3.

d'HONDT, J. L. Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa. Mémoires de l'Institut Océanographique de Monaco, n. 14, p. 1-134. 1983.

HYMAN, L. H. The lophophorate coelomates. In: HYMAN, L. H. The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups. Vol. 5. New York: McGraw-Hill, 1959. p. 516-609.

JEBRAM, D. H. A. The Importance of Different Growth Directions in the Phylactolaemata and Gymnolaemata for Reconstructing the Phylogeny of the Bryozoa. In: Living and Fossil Bryozoa. London: Academic Press, 1973. p. 565-576.

JEBRAM, D. Interrelations of Nutrition, Food Uptake, and Growth in Bryozoans. In: Advances in Bryozoology. London / New York / San Francisco: Academic Press, 1979. p. 121-140.

KRAEPELIN, K. Die deutschen Süßwasserbryozoen. I. Anatomisch-systematischer Teil. Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, n. 10, p. 1-168. 1887.

MARCUS, E. Sobre Bryozoa do Brasil II. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Zoologia n. 15, v. 6, p. 57-106. 1942.

MUNDY, S. P.; TAYLOR, P. D.; THORPE, J. P. A Reinterpretation of Phylactolaemate Phylogeny. In: Recent and Fossil Bryozoa. Fredensborg: Olsen & Olsen, 1981. p. 183-190.

PRENANT, M.; BOBIN, G. Bryozoaires. Première Partie: Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes. Faune de France, n. 60, p. 1-398. 1956.

TEMEREVA, Elena N. Innervation of the lophophore suggests that the phoronid *Phoronis ovalis* is a link between phoronids and bryozoans. Scientific REPORTS, n. 7, 16 p. 2017.: 14440. DOI:10.1038/s41598-017-14590-8