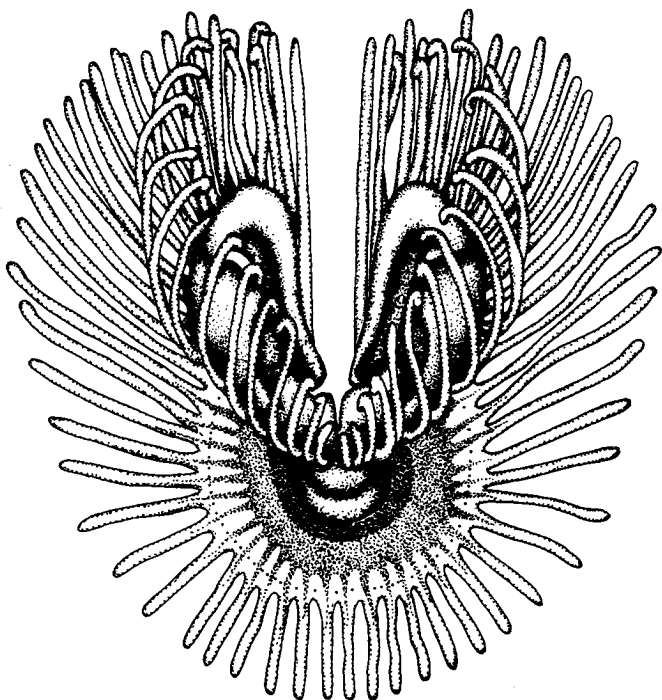


lofoforatuak



UE udako
euskal
unibertsitatea

IRUÑEA 1985

Azala: *Phoronis architecta* foronidoaren lofoforoa,
Grassé-ren arauera. Barneko azalean foronido
berbera osorik.

EUSKO JAURLARITZAREN LAGUNTZAZ

Jabegoa: U.E.U.ko BIOLOGIA Saila

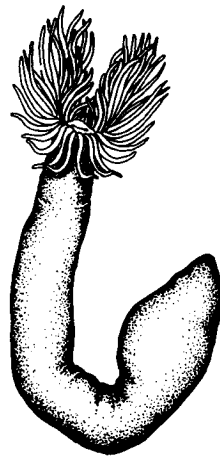
Lege-gordailua: BI-2.132-85

ISBN: 84-398-5444-7

Inprimategia: I. BOAN, S.A. - Bilbao

lofoforatuak

miren e. FULDAIN
kepa ALTONAGA



A I T Z I N S O L A S A

Urrun samar geratzen ari da VII. UEU. Orduan, hau da, 1979. urteko uda sargori hartan, Zoologiazko materialen prestaketaz urtebeteko epean aritzea pentsatu genuen: apunte-mordoa burutzea, alegia. Harrez gero, baina, gauzak nahikotxo aldatu dira, zeren eta, askoz egokiago iruditu bait zitzaigun geroari begira, apunte soilak egin beharrean kontsulta-material landuagoa tajutzea, eta, izan ere, honetan ihardun izan dugu azken urteotan. Bidea urratu zuten "Arthropoda" eta "Ornogabeen Zoologia I. Animalien ezaugarri orokorrak" (1980) haien atzetik, "Anelidoak eta talde anelidianoak" (1982) eta "Moluskuak" (1983) ailegatu dira segidan, sakontasunean irabazi delarik, gure us-tez behintzat. Progresio horretan kokatu nahi genuke oraingo "Lofoforatuak" deritzon hau.

Idazki honetarako, zoologiazko liburu orokorrak arakatu ditugu, lofoforatuen alorreko informazioa bahetu eta laboratu dugularik nolabait. Bestalde, zenbait idazlan espezializatuagorik ere erabili izan dugu, puntu konkretu batzuren azalpena egiteko (guzti honen berri, ez dago esan beharrik, bibliografiaren atalean beha daiteke). Modu honetara, lan orekatua lortu nahi izan da, alegia, liburu orokorrek eman ohi duten alde deskriptiboa gehiago zabaldu, baina espezialisten putzu amaigabeen erori gabe.

Hortaz, lan honek eskaintzen duen informazioa Leioako Zientzi Fakultatean kurtsatzen den 3. ikasturteko Zoologia Orokorreko programaren atal txiki bati doakio (gai bati, hain zuzen), eta bai karreraren bigarren zikloan ikasten den Ornogabeen Zoologiari ere.

Bestalde, ohar pareta egin gura genuke liburuaren prestakuntzaren gainean. Miren E. Fuldainek idatzi du liburuaren zati nagusia; izan ere, bere eskutik irten dira 2., 3., 4. eta 5. gaiak. Kepa Altonaga arduratu da lehenengoaz.

Behin idatzi eta gero, mintegi-lana egon da, gai-eraketa eta bai idazkera ere eztabaidatzeko. Idazkera eta terminologia-rako, zer esanik ez, UZEIko lanak guztiz lagungarri gertatu zaizkigu, eta zalantzazko puntuetarako, Zientzi Fakultate hone-tan nahiz Elhuyar taldearen inguruan erabiltzen diren arauez baliatu gara. Alde grafikoari dagokionez, bibliografian aipatu-riko liburueta-ko irudiak hartu ditugu.

Edozelan ere, liburuaren prestaketa ezinezkoa izan zate-keen, ondoko pertsonen laguntza preziaturik gabe. Alde grafi-koan Amaia Etzeberria, Zintzo Endeiza eta Ander Fuldain. Libu-ruaren azala Ramon Martinen ardura izan da. Idazmakinarekin Nekane Intxaurza eta M. Karmen Menika burrukatu dira. Denoi mila-esker anitz.

Leioa, 1985.eko Azaroaren 20an.

AURKIBIDEA

A U R K I B I D E A

<i>AITZINSOLASA</i>	5
<i>AURKIBIDEA</i>	9
<i>I. IDEIA OROKORRAK</i>	13
<i>II. PHORONIDA PHYLUMA</i>	19
2.1. <i>Morfologia orokorra</i>	21
2.2. <i>Eraketa orokorra</i>	23
2.2.1. <i>Hodia</i>	23
2.2.2. <i>Lofoforoa</i>	25
2.2.3. <i>Orma somatikoa</i>	29
2.2.4. <i>Zeloma</i>	33
2.3. <i>Fisiologia</i>	35
2.3.1. <i>Liseri-hodia eta elikadura</i>	35
2.3.2. <i>Zirkulazio-aparatua</i>	37
2.3.3. <i>Metanefridioak eta exkrezioa</i>	39
2.3.4. <i>Nerbio-sistema; kinadei erantzuna</i>	40
2.3.5. <i>Ugalketa eta garapen enbrionarioa</i>	43
2.3.6. <i>Autotomia eta birsorkuntza</i>	51
2.3.7. <i>Higidura</i>	51
2.4. <i>Ekologia</i>	52

III. BRYOZOA PHYLUMA	55
3.1. Morfologia orokorra	57
3.2. Brizooen sailkapena	63
3.3. Eraketa orokorra	73
3.3.1. Koloniak	73
3.3.2. Zooideak	77
3.3.2.1. Heterozooideak	77
3.3.2.2. Autozooideak	81
3.3.3. Gorputz-orma	86
3.3.4. Zeloma	88
3.4. Fisiologia	91
3.4.1. Liseri-hodia eta elikadura	91
3.4.2. Arnasketa eta exkrezioa	93
3.4.3. Nerbio-sistema	93
3.4.4. Ugalketa eta garapen enbrionarioa	96
3.4.5. Gorputz arreak	110
3.4.6. Higidura	111
3.5. Ekologia	111
3.6. Fosilen historia	113
3.7. Filogenia	114
IV. BRACHIOPODA PHYLUMA	119
4.1. Morfologia orokorra	121
4.2. Brachiopoda phylumaren sailkapena	125

4.3. Antolakuntza orokorra	130
4.3.1. Maskorra	130
4.3.2. Pedunkulua	138
4.3.3. Lofoforua	142
4.3.4. Orma somatikoa	148
4.3.5. Zeloma	152
4.4. Fisiologia	154
4.4.1. Sistema muskularra	154
4.4.2. Liseri-hodia eta elikadura	163
4.4.3. Zirkulazio-sistema eta arnasketa	167
4.4.4. Exkrezioa	171
4.4.5. Nerbio-sistema	173
4.4.6. Ugalketa eta garapen enbrionarioa	178
4.5. Ekologia	186
4.6. Fosilen historia	189
4.7. Brakiopodoen filogenia	190
V. LOFOFORATUEN FILOGENIA	193
BIBLIOGRAFIA	197

I. IDEIA OROKORRAK

Zelomatuen artean, hiru phylum dira, lofoforoa deritzen ga rro ziliatuen koroa aurkeztearren bereizten direnak. Phylumok, Phoronida, Bryozoa (=Polyzoa= Ectoprocta) eta Brachiopoda dira. Lofoforoa janarien hatzemetan eta arnasketan jarontzen da; gorputz-ormaren tolestura da, ferra itxurakoa edo zirkularra, zeinak ahoa inguratzen bait du, tentakulu ziliatuen kopuru al dakorra edukirik. Tentakuluok gorputz-ormaren luzakin hutsak dira, heurotariko bakoitzak zeloma zati bat izanik. Lofoforo amankomun honek hiru taldeon arteko ahaidetasuna iradokitzen du gotorki, nahiz eta, phylum bakoitzak bizimodu berezia eta, hortaz, espezializazio desberdinak garatu dituen. Honegatik, autore desberdinak ez datoz bat talde hauen kategoria taxonomikoaz: esate baterako, Grassé (1970) edo Emig (1979)ren ustez, phylum bakarra dira, hiru klaserekin. Dena den, autoreen gehiengoak 3 phylum egiten du, hortaz, geuk ere, 3 phylum bailiren tratatuko di tugu.

Garro-koroa hori dela eta, inoiz Tentaculata izenaz ezagutu dira, baina, Hyman-ek nahiago du Lophophorata, zeren eta, animalia hauek bait dituzte soilik tentakulu zelomatuak (=lofoforoa), tentakuluak beste anitz taldek badituzte ere.

Bestalde, badirudi lofoforatuak protostomatu eta deuterostomatuen lerroen batasun-unetik hurbil daudena, eta hori zenbait arrazoi dela eta. Ikus ditzagun banan bana arrazoirik gar rantzitsuenak:

- a) Oro har, protostomatuen ahoa blastoporik sortzen da, edo berorretatik hurbil; deuterostomatueta, oster, aho sekundarioa ez dator blastoporik. Puntu honetan lofoforatuak protostomatutzat joak izan daitezke. Izan ere, foronidoen ahoa blastoporotik eratorria da, zeina, ez bait da inoiz ixtera iristen. Brakiopodoen ahoa ere, blastoporoaz era daiteke, baina, dauden frogak ez dira erabat erabakitzaileak. Ektoproktoen ahoaren jatorria desegurua da. Edozein modutara, estuki erlazionatu phylumak direnez, ahoaren jatorriaren karakterea hartuko bagenu soil soilik, protostomatuen artean kokatuko genituzke lofoforatu guztiak.

- b) Oro har, protostomatuek lakainketa espiral determinatua, edo beronen eratorpenen bat, edukitzen dute; osterantzean, deuterostomatuek erradial indeterminatua. Arazo honi dagokionez, lofoforatuek ez dute zigotoaren inolako lakainketa-eredu tipikorik erakusten garapeneko lehen urratsetan. Foronido eta brakiopodotan, eredu espiralak beha daitezke, baina, eredu erradialen zantzurekin nahasita. Bestalde, hiru phylumetako garapena indeterminatua da, eta enbrioak erregulazio-ahalmena du. Horiez aparte, lakainketa birradialeko ereduen maiztasunak, beste zenbait ezaugarriekin batera, lofoforatuen lakainketa erradial eraldatutzat jotzera induzitzen bide du.
- c) Normalki, protostomatuek trokofora motako larba edukitzen dute, deuterostomatuek dipleurula izanik. Antza denez, zenbait autorek kontrakoa defendatu badu ere (Remane), ez da erraza, lofoforatuen larbak trokofora ereduan doitzea.
- d) Gehienetan, protostomatuen zeloma eskizozeliaz sortua izaten da, deuterostomatuena liseri-hodi primitiboak eratorririko enterozelea delarik. Lofoforatuen zelomaren erakuntza aztertzean, bai eredu eskizozelikoak eta bai enterozelikoak ere behatu dira, eta puntu honekiko, hortaz, kidetasunak zalan-tzazkoak dira.

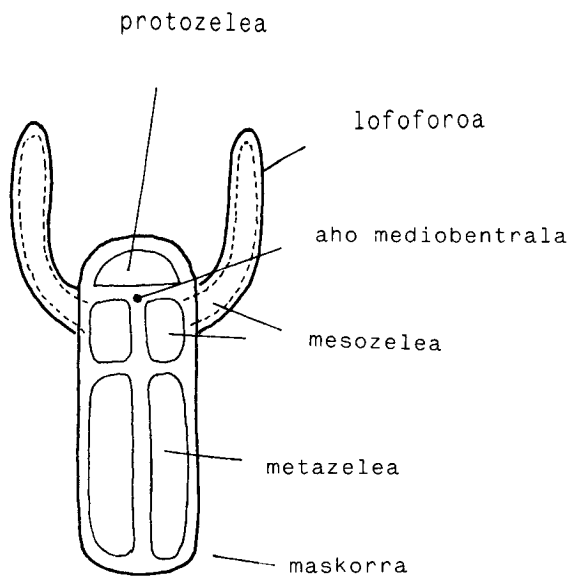
Nolanahi ere, zelomaren parakuntza dela eta, lofoforatuak deuterostomatuekin quztiz ahaidetuta daudela dirudi. Deuterostomatuen gorputza hiru aldetan banatuta egoten da, bakoitzak bere zeloma propioa duelarik, izan ere, ezaugarri hau ia salbuespenik gabe errepikatzen da, eta inoiz, Oligomeria taldea definitzeko erabili izan da. Lofoforatuen eredu morfologikoak, hiru zatitako banaketa erakusten du: (ikus 1.1. ird.).

- 1/ Prosoma edo protosoma: aho gaineko luzakin txikia (epistoma deritzon goi-ezpaina), zeinak, oraindik ere, batzutan barrunbe zelomatikoa edukitzen bait du.
- 2/ Mesosoma: erdiko eskualdea, zeloma propioduna; bertatik beso bi irteten dira, zeintzuen ertzak, tentakulu ziliatuez hornituak izaten bait dira, hots, lofoforoa. Mesosomaren aurrealdean ahoa dago.
- 3/ Metasoma: barrunbe zelomatiko zabaleko enborra, non organo nagusiak kokatzen bait dira, eta, bestalde, estalki solido batez edo maskor kuskubitako batez babestua izaten dena, bidezimodu sedentarioko, edota geldoko, bizidunetan sarritan gertatu den antzera.

Beraz ba, lofoforatuen hiru zatitako zeloma horrek oso estuki txertatzen ditu deuterostomatuekin batera, protostomatuekiko zerikusia ahaztuezinezkoa bada ere: ziur aski, protostomatu eta deuterostomatuen adarrak aldatzen hasiak zirenean sortu ziren lofoforatuak, eta, segun antza, deuterostomatuetatik hurbilago. Izan ere, gainontzeko phymunekin erlazionatu nahi izango bagenitu lofoforatuak, errazagoa litzateke deuterostomatuen jatorritzat jotzea, deuterostomatu edo protostomatuen egungo edozein taldetatik eratorritzat kontsideratzea baino.

Orobat, lofoforatuen jatorria galdekari biologiko galanta dugu. Egiatan, gaur eguneko protostomatu bizi ezagunen artean, ez dago batto ere, lofoforatuen arbaso onargarria izateko ezaugarriak dituenik. Endoprokto izeneko protostomatuek zenbait antzekotasun dituzte lofoforatuekiko, eta horiek direla eta, brio^ozooen taldekotzat kontsideratu dira luzaro; baina, edozein modutara, antzekotasunok ezin explika lukete pseudozelomatu tentakuludun batek, hots, endoprokto batek, zelan garatu duen lofoforo zelomikoa. Beste alde batetik, protonefridioen existentziak, bai lofoforatu batzuren larbatan eta bai zenbait kordaturenetan ere, zera iradokitzen du: protostomatu eta deuterostomatuak protonefridioak garatu eta gero aldendu zirela alegia, eta agian, egungo protostomatuetako lakainketa espiral determinatua honen garbiro ezarri aurretik.

Protostomatu ala deuterostomatu direneko arazoa bazterturik, lofoforatuak honelaxe defini daitezke: ornogabe zelomatu trimetamerikoak (behintzat ontogenian) dira; aho inguruan kokaturiko lofoforo izeneko garro-gangar batez horniturik, zeina mesosomatik eratorria bait da, eta garroak hutsak izaten dira beraien barnetik mesozeloma luzatzen da eta; finkoak, zefalizazio bakoak eta estalki babestailea (kutxatila, hodi zein maskorra) jariatzen dutenak, eta, brakiopodo batzu izan ezik, U itxurako liseri-aparatua daukatenak.



1.1.1. IRD. Lofoforatuen eredu morfologiko orokorra.

II. PHORONIDA PHYLUMA

Foronidoak animalia zelomatu bermiforme tubikolak izaten dira; ahoa inguratzen duen ferra itxurako lofoforo terminalaz, eta "U" erako liseri-hodiz hornituak, globulu gorridun zirkulazio-sistema hertsia eta gonoduktu gisara joka dezaketen bi metanefridio azaltzen dituztelarik. Guztiak itsastarrak eta mikrofagoak dira, eta zenbait autoreren ustetan trokoforatzat jo daitekeen larba aske eta pelagikoa edukitzen dute.

Zoologo gehienek phyluma *Phoronis* eta *Phoronopsis* izeneko generoez osotuta dagoela onartzen dute. Dena den, Grassé-ren eritziz, aipaturiko generoen arteko desberdintasunak taxon bi eratzeke bezain garrantzitsuak ez direnez, foronido guztiak, hau da, gaur egun ezagutzen diren hamabost bat espezieak, *Phoronis* genero bakarrean batzen ditu.

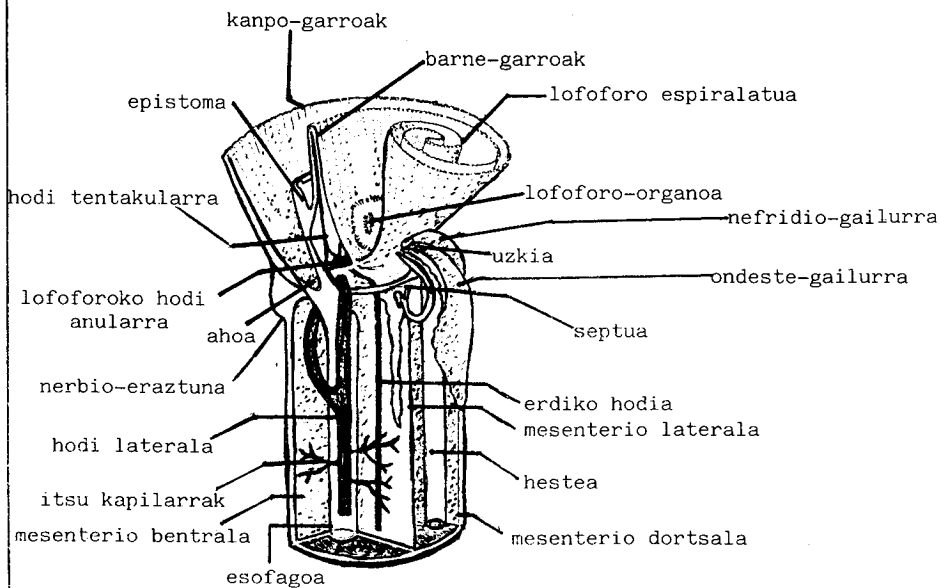
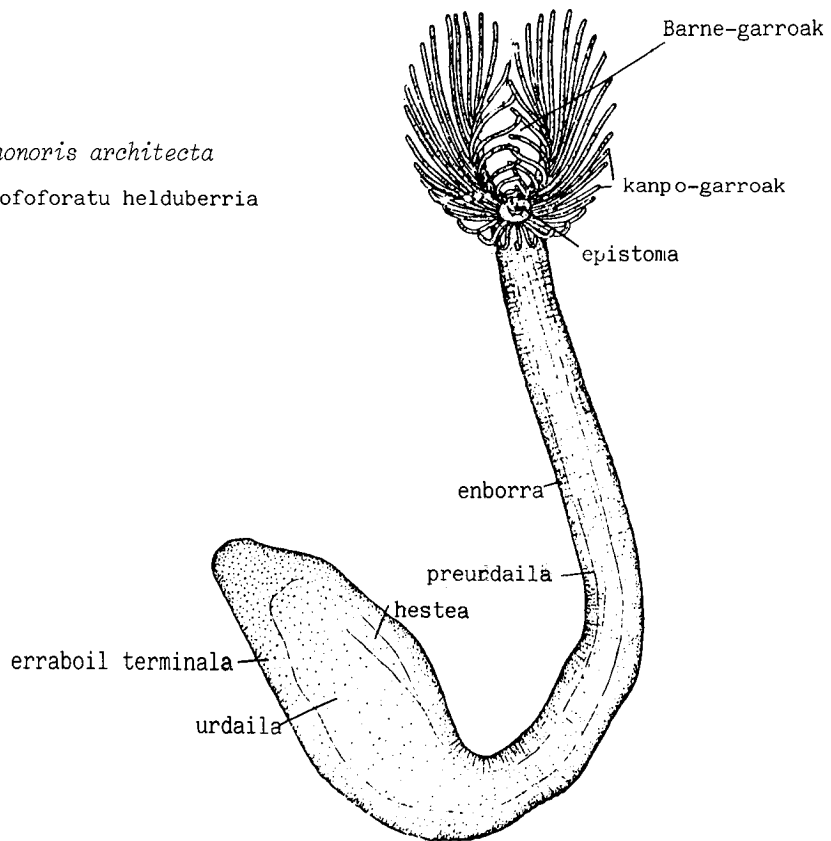
2.1. MORFOLOGIA OROKORRA.-

Forodinoak, beraiek jariaturiko kitinazko hodiedetatik inoiz irteten ez diren animalia sesilak eta ez-kolonialak izaten dira, normalean hodiak itsas hondoko hareetan murgildurik edota haitzei eta maskorrei atxekita beha daitezkeelarik. Gorputz mehe eta bermiformea atze-aldean erraboil terminala eratuz aurkitzen da, zeinak hodiari ainguratzeko balio bait du (2.1. ird.).

Foronidoen gorputzek azaltzen duten apendizet bakarra lofoforoa izaten da, berau delarik ezaugarri aipagarriena. Lofoforoaren adar bakoitzak barne- eta kanpo-garrozko ilarak dituen gangar bi daramatza, beraz bikoitzak dira. Lofoforoko gangar bien artean kokatzen deneko ahoari liseri-traktu tubular luzea jarraitzen zaio, zeina erraboil aldean eta urdaila eratuz hedatutakoan bira egiten bait du, ondoren animaliaaren aurre-alderantz abiatzen delarik, uzkie amaitu arte. Gainontzeko lofoforatuetan jazoten den bezalaxe, uzkie lofoforotik kanpo gelditzen da. Bestalde, aho gainean epistoma deritzon gorputz-ormaren luzapena beha daiteke.

Nerbio-sistemak anitz ezaugarri primitibo du, eta eremu nerbioso dortsala eratuz loditzen deneko nerbio-plexu intraepider-

2.1. Irudia- *Phonoris architecta*
lofoforatu helduberrria



2.2. IRD/ *Phonoris australis* lofoforatuaren aurre-aldea, non zirkulazio-sistema
eta organo nagusiak beha bait daitezke.

mikoa aurkezten du. Aho eta uzki artean kokatzen den eremu nerbioso honetatik, lofoforoko kanpo-gangarrarekiko paraleloa den nerbio-eraztuna ateratzen da. Hauez gain, eta enborrari dagokionez, ezker-aldean albo-nerbioa agertzen dute.

Foronidoen zeloma lofoforo oinarrian dagoen septu transbertsoak bi zatitan banatzen du. Alde batetik, mesozele deritzen lofoforoko zeloma, eta bestetik enborreko zeloma, hau da metazelea. Hau dela eta, hainbat kasutan lofoforoa mesosoma izendatzen da, eta ostera, enborrari metasoma deritzo. Azkenik, epistoma delakoa prosoma murriztutzat jo zitekeen, kasu honetan beronen zeloma protozelearekiko baliokidea zatekeen; dena den, azken konparaketa nau eztabaidagarria da, eta arazoak argitu gabe dirau.

Zirkulazio-sistema, zeina normalean hertsia izaten bait da, longitudinalki kokaturiko hodi biz osotua da batez ere. Foronidoek ez dute bihotzik edukitzen, beronen funtzioa hodi nagusiek betetzen dutelarik, uzkurgarriak bait dira (2.2. ird.).

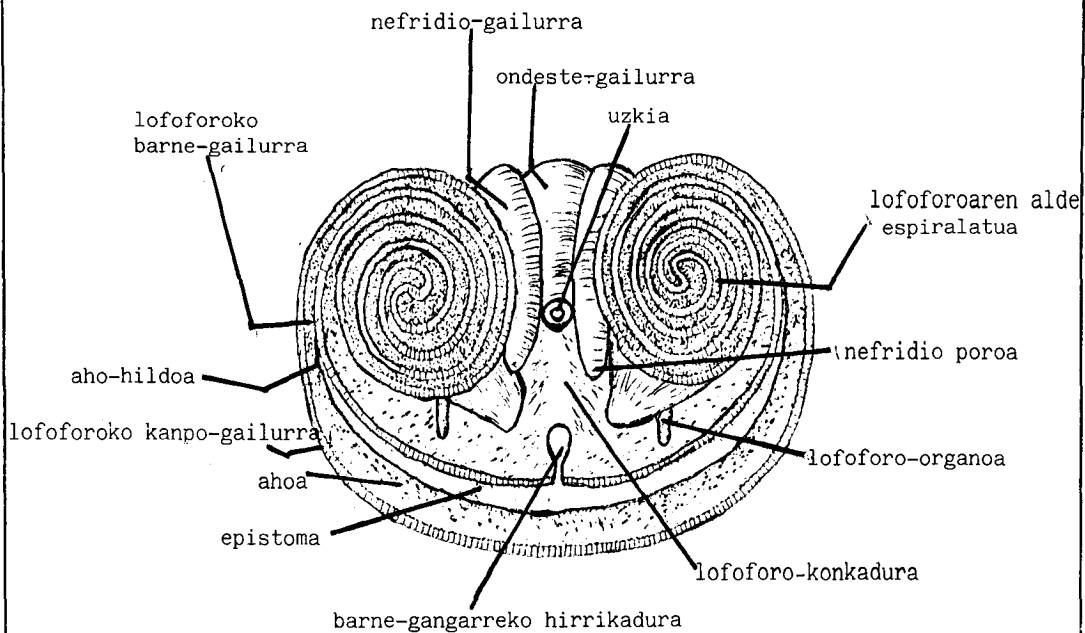
Lofoforatu hauek, hondakin nitrogenatuak eta gametoak egoz teko, enborraren aurre-aldeko zeloman nefrostoma bidez irekitzen diren metanefridio biz baliatzen dira. Bestalde, metanefridiook zelomara ezezik, kanpo-alderantz ere irekiak dira, uzki alboetan beha daitezkeen nefridioporoek, hain zuzen ere (2.3. eta 2.17. ird.).

Ugalketa eta garapen enbrionarioari dagokionez, foronidoak hermafroditikoak edo dioikoak izan daitezke. Nahiz eta hainbat kasutan arrautzeak itsas uretara askatuak izan, gehienetan lofoforo baitan beha daitekeen konkaduran inkubatu egiten dituzte (2.3. ird.). Ondoren, aktinotroka larba bihurtuko dira, zeintzuak metamorfosia jasandakoan har gazte bilakatuko bait dira.

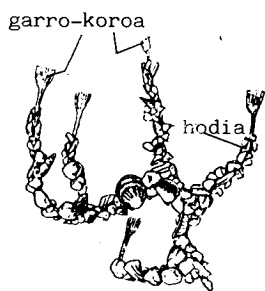
2.2. ERAKETA OROKORRA.-

2.2.1.- HODIA.-

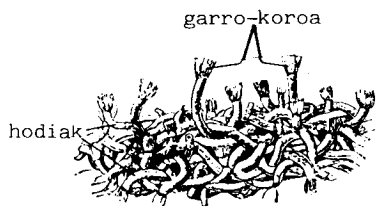
Normalean, foronidoen hodiak multzotan agertzen



2.3. IRD/ *Phonoris australis* foronidoaren lofoforo espiralatua, non garroak oinarritik ebakita bait daude.



2.4. IRD/ *Phonoris psammophila* foronidoaren pseudokolonia, non hodiak maskorrez eta harkaskarrez estalita bait daude.



2.5. IRD/ *Phonoris hippocrepia* lofoforatuaren multzoa.

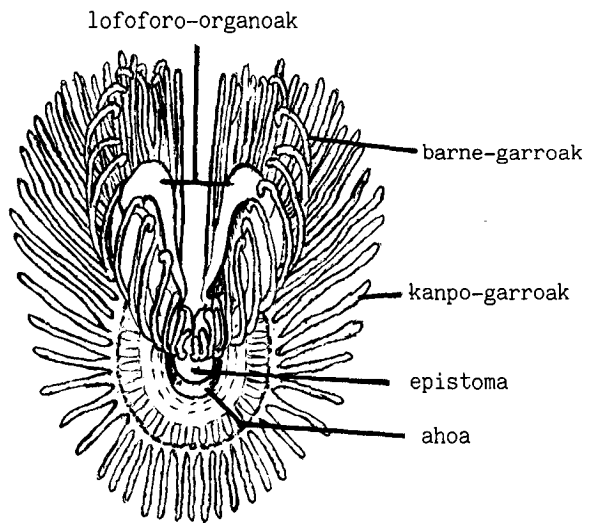
dira, hainbat kasutan ugalketa asexuala dela kausa. Nolanahi, jariakinaren jatorri-puntuak argitu gabe dirau; zenbait autoreren ustetan, hodi-eraketa gorputz-superfizie osoari dagokio; beste batzuren eritziz, ostera, azaleko alde bereziak beteko luke aipaturiko zeregina. Kitinazko edo mintzezkoa izan daitekeen jariakina eratu berria deneko kasuetan, isurkai, garden eta likin izan arren, ura ukitutakoan zurrun bihurtzen da. Hone la, fase eranskorrean jariakinari itsasten zaizkion partikulen kariaz, hala nola belaki-espikulak, harea, maskor-zatiak, har-kaskarrak, e.a., hodiak erabateko itxura hartzen du. Dena den, noizbehinka hodiaren aurre-aldeko atal txikia erantsitako partikularik gabe ager daiteke (2.4. ird.).

Substratuhareatsuetan bizi diren espezieek, adibidez *Phoronis architecta*, *Phoronopsis viridis* eta *Phoronopsis striata*, baita bestearekiko banaturik dauden zutikako hodi zilindrikoak edukitzen dituzte, zeintzuak harea-garautxozko geruzaz estalirik azaltzen bait dira. Beste zenbait espezieren hodie, ordea, maskorrean itsatsitako multzo korapilatsuak era ditzakete (2.5. ird.).

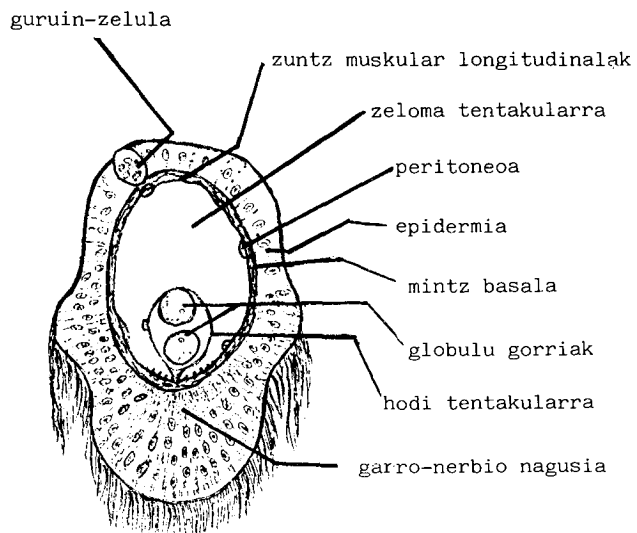
2.2.2.- LOFOFOROA.-

Foronidoek har itxurako eta kolorerik gabeko edota kolorazio zurbileko gorputza izan ohi dute. Halaber, tamainua espezieen arauarakoa da, txikiena *Phoronis ovalis* delarik, zeinak 6mm-tako luzera edukirik, hamazortzitik hogeitabostera garro erakus bait ditzake. Handiena, aldiz, berrehun mm-tako luzera eta hiru rehun bat tentakulu duen *Phoronopsis viridis* da; dena den, espezie gehienek ehun mm-tako baino luzera motzagoa izaten dute. Bestalde, eta 2.1. irudian ikus daitekeenez, gorputz-atal nabariak lofoforoa eta enbor luzea dira.

Lofoforoa azaltzen dueneko gorputz-aldean ahoa ezezik uzkia ere badagoenez, animalaren alde dortsala aho- eta uzki-tarteko superfizie laburra litzateke. Hala eta guztiz ere, albo honi aurrekoa izendatzea erabaki da, aurkakoa atze-aldea delarik. Hau honela, ahoa urreratzen zaioneko enbor luzearen aldea bentral edo oraltzat, eta kontrakoa, ostera, dorsal edo anal-



2.6. IRD/ *Phonoris architecta* delakoaren lofoforo kanporatua, goitik behatuta.



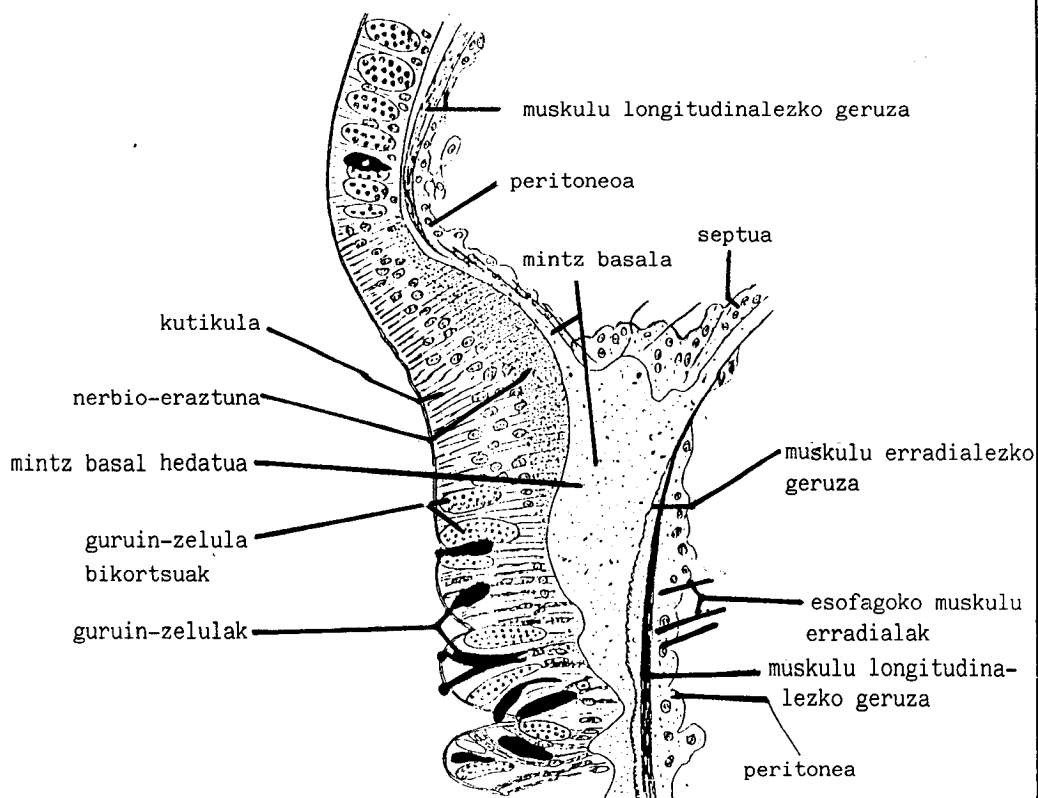
2.7. IRD/ Garroaren ebakidura transbertsoa.

tzat har daitezke.

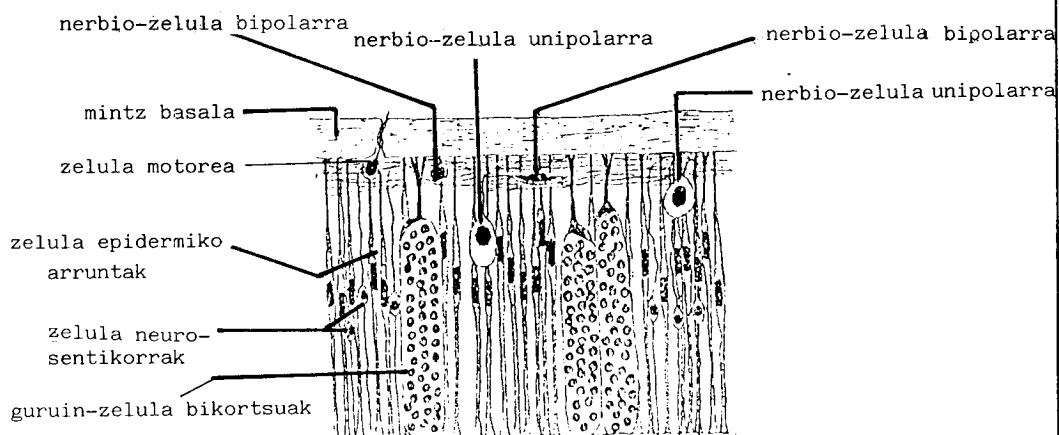
Esan denez, lofoforoko garroak gorputz-ormaren gangar bi-koitzean kokatzen dira, ferra itxurako organoa eraturik (2.3. ird.). Nahiz eta autore batzuren eritziz lofoforo izena soilik gailurrei dagokien, gai honetan, garroak eta gailurrak ehun bakarrez osotuta daudenez, lofoforo edota garro-korua izena multzo osoari eman zaio. Ahoarekiko bentrala den lofoforoaren gailur konbexuari, kanpokoa, eta konkaboari (zeina ahoarekiko dortsala bait da), berriz, barrukoa deritze; beraz, hainbat kasutan espiralatua den ferraren muturra dortsala da (2.2., 2.3., eta 2.6. ird.).

Barne-garroen ilararen erdiko lerroan hirrikadura agertzen da, non tentakulu berriak sorterazten bait dira (2.3. eta 2.6. ird.), honelatan ba, garro motzenak etagazteenak barne-ilararen erdian aurki daitezke, nahiz eta *Phonoris mülleri* ezagunaren kasuan tentakuluak kanpoko ilaran ere sortarazi. Hortaz, animalaren bizitzan zehar garro-kopurua handituz doa, hazkuntz aldeetatik at luzera berdintsua dutelarik. Bestalde, garrook gorputz-ormaren luzapen ziliatuak izatean, hutsak dira, beraien barnetik mesozeloma hedatzen da eta; horrez gainera, lateralki lautuak eta sekzio transbertsalean obalo itxurakoak izaten dira (2.7. ird.). Oinarrian fusionaturik agertzen dira, aho-ildoak inguratzen duen mintza eraturik, zeina lofoforoko gailurrekin bat egiten da.

Lofoforoko gailur bien tartean mediobentralki kokaturiko ahoa, dortsobentralki laututako irekigune handia izaten da, beronen ertzek gailur-tartean dagoen ildo bukala ukitzen dutelarik. Bestalde, epistoma delakoa beha daiteke ahoa estaltzen duelarik (2.1., 2.2., 2.3. eta 2.6. ird.). Horrez gainera, animalaren aurre-aldean, lofoforoko adar tartean, hain zuzen, arrautzeak inkubatzeko erabiltzen den gelaunea azaltzen da, eta dortsalki, uzkia eta nefridioporoak paratzen direneko proiektzioak zedatzen du (2.3. ird.). Konkadura hau bai espezieen arau era eta bai urtaroarekiko ere, aldakorrek diren lofoforo-organo biz horniturik dago (2.3. ird.). Hauetariko organo bakoitza alde bereko nefridioporoekin konektatuz ildo ziliatua ageri arren,



2.8. IRD/ Lofoforo beheko gorputz-ormaren sekzio longitudinalala.



2.9. IRD/ Epidermiaren eskema.

argitu gabe dirau organoen funtzioak (2.11. eta 2.12. ird.).

Azkenik, *Phoronis* generoko animalietan, enborra garro-koro-arekiko bereiztuz ildo ez nabaria beha daiteke; *Phoronopsis* generoan, aldiz, iduneko itxurako tolestura altua agertzen da.

2.2.3.- ORMA SOMATIKOA.-

Foronidoen gorputz-ormak honako osagai hauexek ditu: epidermia, mintz basala, muskulu zirkularrezko geruza, muskulu longitudinalezkoa eta peritoneoa (2.8. ird.). Epidermi-altuera gorputz-atalekiko aldatzen da, eta zelula glandularrak eta bai neurosentikorrak edukitzen ditu (2.9. ird.). Zenbaitzutan, lofoforoako kanpo-superfiziean ondo garaturiko kutikula fina agertzen da, enborran zehar murriztuz doana.

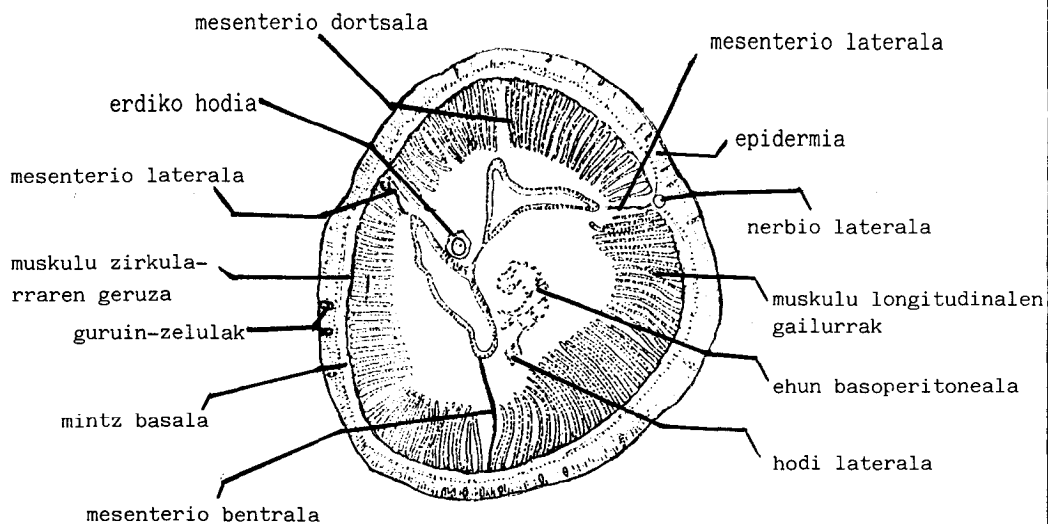
Garroen epidermia, behintzat beraien barne-aldean, zilia-tua izan arren (2.7. ird.), gorputzekoak ez du ziliorik azaltzen, enborraren aurre-aldea salbuespena delarik. Bestalde, borobilak diren guruin-zelulak, bikorrez, tamainu desberdineko bixikulez, edota jariakin-masa homogenoz beterik egon daitezke (2.9. ird.), zelulok oso ugari direlarik garroen eta lofoforoaren kanpo-superfizietan (2.8. eta 2.7. ird.). Dena den, enborraren atze-alderantz urreratzean, guruin-zelulen kopurua txikiagotuz doa, nahiz eta erraboil terminalean mota honetako zelula franko ageri. Hodi-eraketari dagokionez, Marcus-ek (1949) *Phoronis ovalis* delakoan mota bitako guruin-zelula aurkitu zuen, batetik basofiloak, eta bestetik azidofiloak, autore honen eritziz azkenok zirelarik hodia jariatzen zutenak. Silén-ek (1952), oster, jariakin-masa homogenoz beteriko zeluzek eratzen zutela uste zuen. Jakina denez, zelula hauek gorputzeko toki bitan dira ugarietak, enborraren aurre-aldean eta erraboil terminalean, hain zuzen ere (2.8. ird.). Erraboileko guruin-zelulek, antza, geruza mehe gisako hodi-hasikina jariatzen dute, ondoren enborraren aurre-aldeko zelulen eraginez, hodia lodituz doalarik. Halaber, lofoforo-organoen baitan, funtzio ezezaguneko anitz zelula glandular azaltzen da.

Epidermi oinarri osoan zehar nerbio-geruza agertzen da, zeinak zelula epidermiko arrunten tartean kokatzen diren zelula neurosentikorrak sortarazten bait ditu (2.9. ird.). Horrez gain era, epidermi azpian, nahiz garroetan (2.7. ird.) nahiz lofoforo oinarrian (2.8. ird.), oso lodia den mintz basala paratzen da, zeinaren barne-aldean muskulu-geruza garatzen bait da.

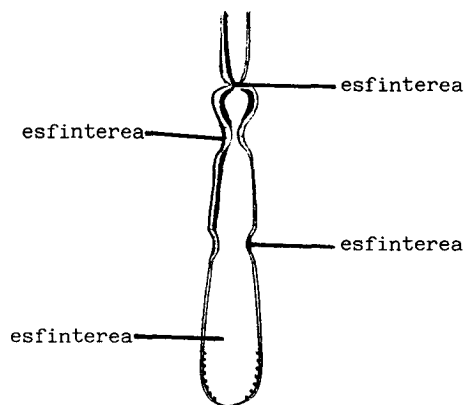
Gorago aipatu denez, foronidoek muskulu-geruza bi edukitzen dute: bata, mintz basala ukitzen duen zuntz zirkularrez osoturikoa, ahul samarra dena, eta bestea zuntz longitudinalaz eratua. Azken hau hain garatuta dago, ezen soilik enbor-mutur bietan agertzen bait da geruza bakarraren eran, enborraren erdi-aldean, ostera, zuntzak pilatzean azau antzekoak sortarazten direlarik; are gehiago, zuntzen tamainuaren handipenaren kariaz gertaturiko tolestura hauek, hainbat kasutan zeloma baitan hedatzen dira (2.10A, B eta C ird.). Kopurua neurri handi batetan espeziearekikoa izan arren, batzutan ez da berdina izaten espezie bereko foronidoetan. Bestalde, erraboil terminalean zuntz longitudinalen geruza murriztuz gain, atze-muturrean geruzen parakuntza aldatu egiten da, hots, zuntz zirkularrak barnerantz eta longitudinalak kanporantz kokatzen dira (2.10B ird.). Edozein kasutan, zuntzak lauak izaten dira, eta Silén-en eritziz sintzitialak.

Halaber, orma somatikoa zelomarekiko bereizten duen peritoneoa, geruza sintzitial eran azaltzen da.

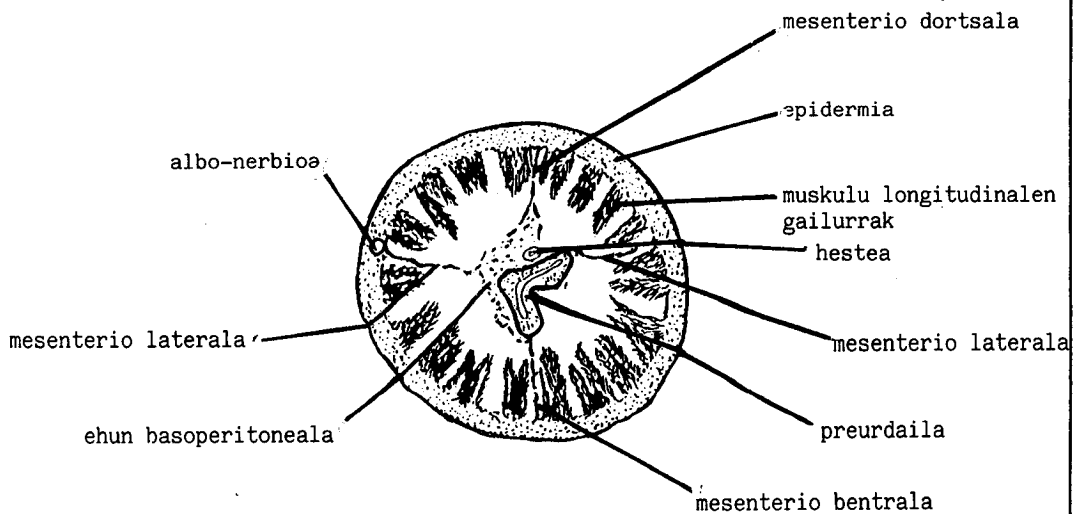
Garroak gorputz-ormaren luzapenak direnez, geruza berberetz osoturik egongo dira. Barne-aldeko epitelio kolumnar ziliatua, kanpo-aldekoa baino altuago eta ziliatuagoa izaten da, epitelio osoa guruin-zelulez eta neurosentikorrekin horniturik egoten delarik (2.7. ird.). Garroen barne-aldean nerbio-geruza loditu egiten da, nerbio tentakularra eraturik (2.7. ird.); halaber, kanpo-aldean garapen txikiagoko nerbioa beha daiteke. Garroetako mintz basalek eskeleto eusle gisan jokatuko lukete, gainontzeko gorputz-ormakoa baino gogorrago eta dentsuagoa bait da, hau honela, garroei higidura-murriztapena dakarren zurutasuna ematen diela. Muskulaturari dagokionez, geruza zirkularraren eza eta zuntz longitudinalen noizbehinkako agerpena dira berezita-



2.10A IRD/ *Phoronopsis harmeri* delakoaren enborraren alde muskularraren sekzioa, non muskulu-gailurrak beha bait daitezke.



2.10B IRD/ *Phoronopsis pallida* aipatutakoaren geruza muskularraren eskema, non puntuez muskulu zirkularrak, eta beltzez margotuta muskulu longitudinalen geruza lodia adierazi bait dira.



2.10C IRD/ *Phoronis pallida* lofoforatuaren enborreko alde muskularraren sekzioa.



2.10D IRD/ *Phoronis pallida* izenekoaren muskulu-azaua.

sunik aipagarrienak (2.7. ird.). Izanak izan, peritoneoak ingura tzen dueneko lumenean odol-hodi tentakularra kokatzen da, zeina peritoneoari bait datxekio.

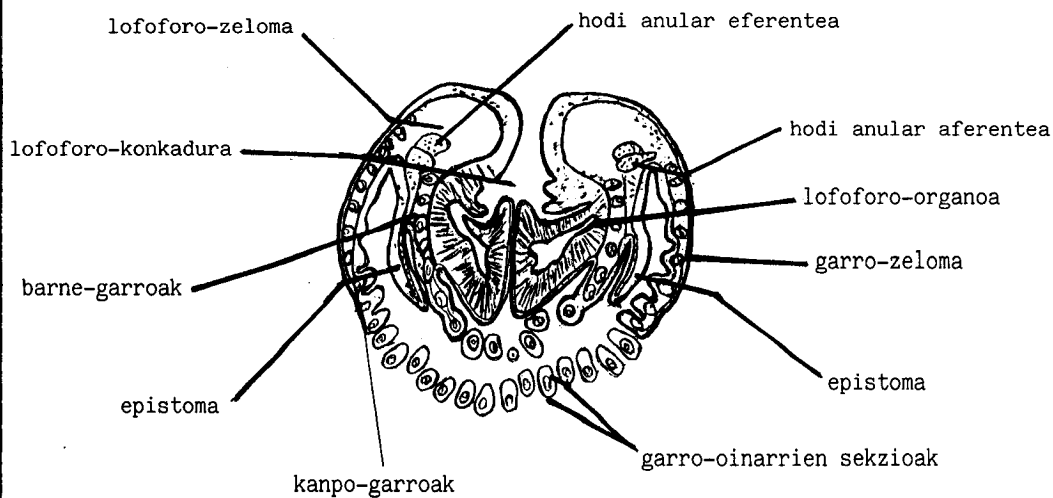
Bestalde, lofoforoko kanpo-superfizioa guruin-zelula frankoz horniturik egoten da, eta barneko mintz basalak geruza bi eratzen ditu, zeintzuei esker, euskarri-funtzioa betetzen bait du. Garroetan gertatzen den bezalaxe, lofoforoko muskulaturatzat soilik zuntz longitudinal gutxi batzu har daitezke.

2.2.4.- ZELOMA.-

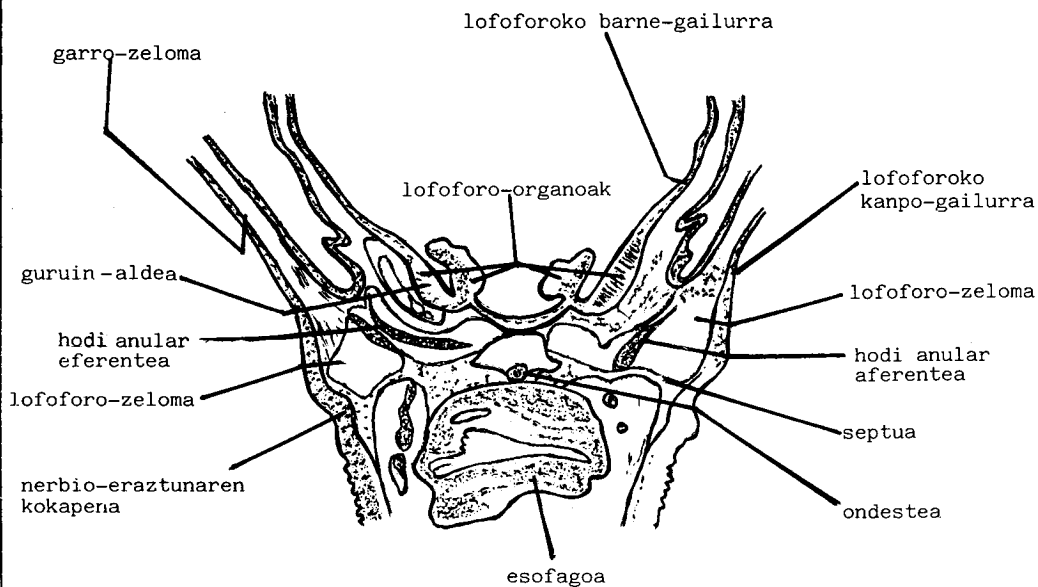
Foronidoen zeloma zati bitan egoten da banaturik, hots, parakuntza oligomerikoa du, bata enbor-zeloma, hau da, metazeloma, eta bestea, garro-koroako zeloma edo mesozeloma, bien artean septu edo diafragma izeneko trenkadura agertzen delarik. Metazeloma enbriologikoki soilik mesenterio mediobentralaz horniturik egon arren, foronido helduetan hesteari eusten dion mesenterio sekundario bi azaltzen dituzte, ezkerrekoa eta eskuinekoa, hain zuzen (2.10A eta C ird.). Hau dela eta, normalean metazeloma lau gelaune longitudinaletan banatuta aurkitzen da, bentrolateral bi eta dortsolateral beste bi, prezeski; dena den, mesenterio lateralak dortsalki desplazaturik daudenez, gelaune bentrolateralak handiagoak dira (2.10C ird.). Nolanahi ere, enbor-mutur bietan zeloma-atal desberdinak batu egin daitezke, zeren eta, alde hauetako mesenterioak ez bait daude ondo garatuta. Mesenterioak peritoneozko geruza biz daude osoturik, hainbat kasutan geruza bien artean zuntz zirkularrak egon daitezkeelarik. Aipatu denez, foronidoen metanefridioak metazelomarantz irekitzen dira, eta beraz, nefridiook zelomoduktutzat jo litezke.

Gorputzaren aurre-aldean garro, lofoforo eta epistomako zeloma aurkitzen da, zeina jarraia bait da (2.12. ird.). Kasu honetan zeloma, ingurunearekiko isolatuta dago, ez du irekigunerik azaltzen eta.

Ematen duenez, likido zelomiko gardena, albuminoidea da, odol-gorpuzki gorriak, zeregin ezezaguneko ehoardatz itxurako



2.11 IRD/ *Phoronis psammophila* foronidoaren oinarritik ebakitako garro-koroa, non lofoforo-organoak garatuta bait daude.



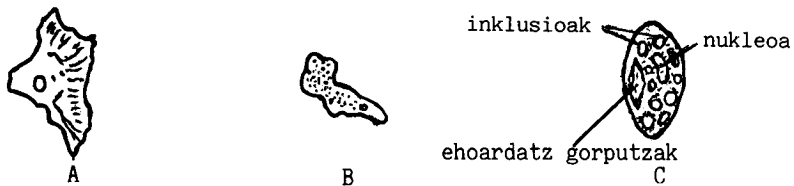
2.12. IRD/ *Phoronis hippocrepi* delakoaren aurre-muturraren sekzio bertikala.

gorputzak eta lau motatako zelomozitoak (amebozito fagozitiko hialinoak, granulozito eosinofiloak, granulozito basofiloak eta inklusio eosinofilikodun zelula globular geldiak) barne dituelarik (2.13A, B eta C ird.). Azkenik, garro-koroak kolorea dueneko kasuetan, mesozeloman pigmentudun zelula higikorrek azal daitezke.

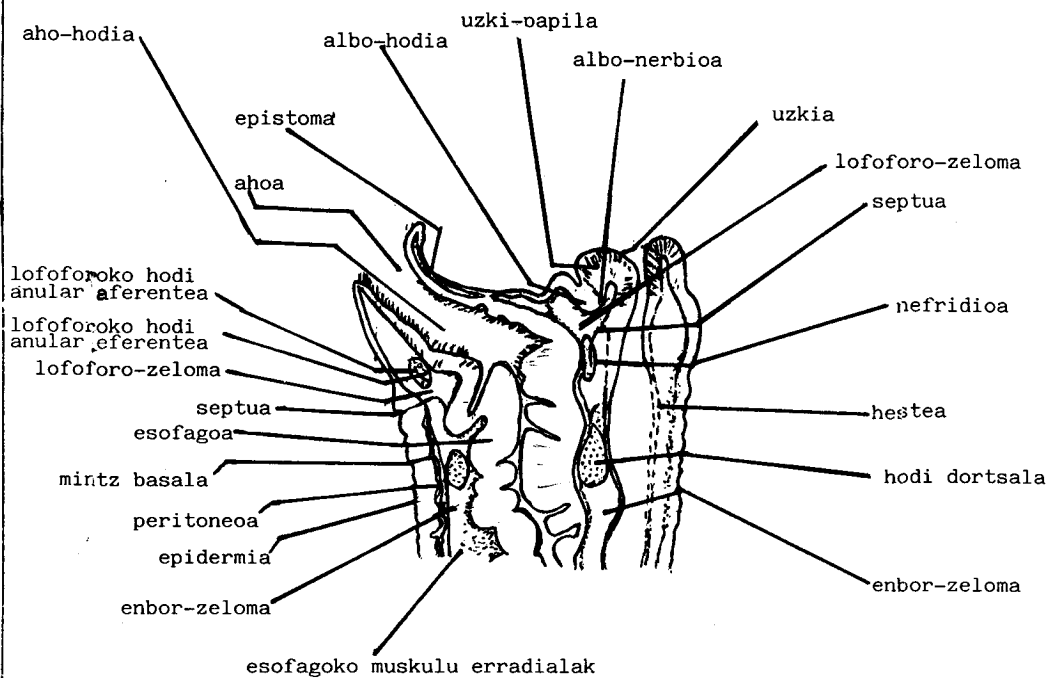
2.3. FISIOLOGIA.-

2.3.1.- LISERI-HODIA ETA ELIKADURA.-

Foronidoak, lofoforatu guztiak bezalaxe, animalia iragazleak izaten dira. Garro-zilioen higidurak sortarazitako ur-korrontea lofoforoko gailur tartean kokatzen den ildo bukal-lerantz abiatu ondoren, eta ahotik pasatutakoan, uzki eta nefridioporo gainetik irteten da; beraz dortsalki. Hau honela, planktona eta detritusak lofoforo-korrontean harrapatuta gelditzen direnez, garroek ukitutakoan mukusarekin nahasten dira, ildo bukaleko zilioen eraginez, elikagaiak ahora heltzen direlarik. Esofagoa, ezaugarritzat tolestutako orma lodia eta kolore horiska dituen, ahoari jarraitzen zaio; traktu digestiboko atal honen epitelia altua eta ziliatua izateaz gain, guruin-zelulak eta epidermiko nerbio-geruzaren jarraipena azaltzen ditu. Halaber, mintz basalaren kanpo-aldean zuntz zirkularrak beha daitezke. Azkenik, gorputz-ormako geruza muskularrarekin batzen diren zuntz erradialek, esofagoa orma somatikoari lotzen diote (2.14. eta 2.15. ird.). Esofagoa segituz, preurdaila edo bentrikulua deritzona aurkitzen da, esofagoarekiko hainbat desberdintasun azaltzen duelarik, kasu batetarako zilio gutxiko epitelio kuboidea (nahiz eta mediodortsalki zelula altu ziliatuen xingola ageri). Antza denez, preurdaila ez dago geruza nerbio-soz, ez eta muskulaturaz horniturik. Erraboil terminalera heltzen denean, urdail oboidea eraturik hedatzen da, non preurdaileko zelula altu ziliatuen xingola ildo bihurtzen bait da. Dena dela, urdail-epitelioaren zelulak, albo-aldeetan izan ezik, altuak eta zilio gutxikoak dira, kanpotik zuntzmuskularrak eta ehun konektiboa jarraitzen zaizkion sare hemala paratzen delarik. Erraboil terminalaren behe-aldean, hau da, urdaila estututakoan, hestea hasten da, zeina bira egin ondoren enborraren



2.13. IRD/ Zenbait zelomozito. A: amebozito fagozitikoa; B: granulozittoa;
C: inklusio handiko zelula borobila.



2.14. IRD/ Enborraren aurre-aldeko sekzio mediosagitala.

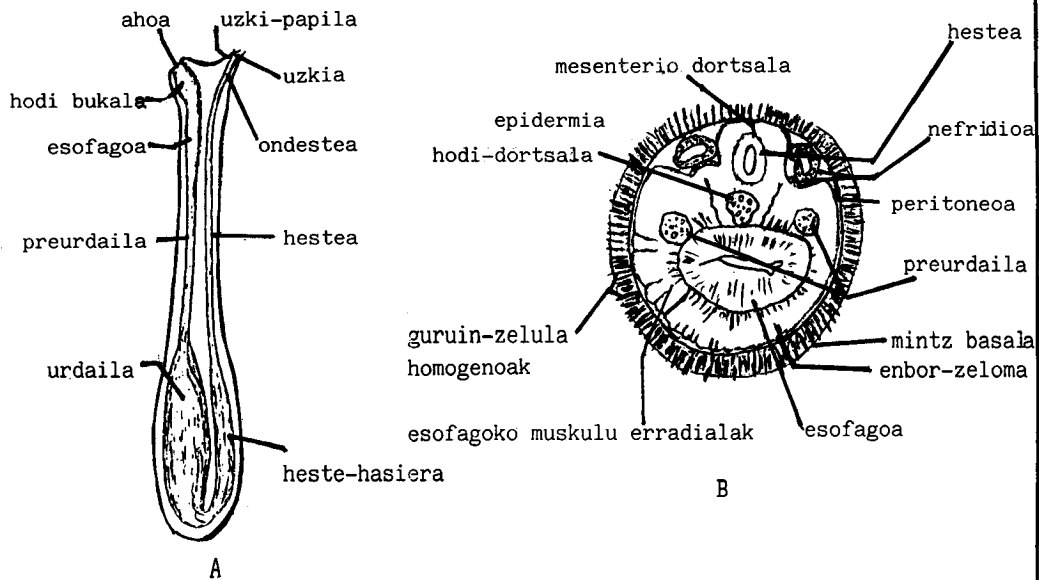
alde dortsal osotik igoten bait da. Izanak izan, zati bi bereiz daitezke: batetik erreboil terminal barnean dagoena, zeinak diametro handiagoa, epitelio altuagoa eta zuntz longitudinalak azaltzen bait ditu; eta bestetik, enborran kokatzen dena, azken honen epitelio kuboidea ia ez-muskularra delarik. Bestalde, hestearekiko desberdintasunik azaltzen ez duen ondestea, papila analean bukatzen da, eta uzkia inguraturik, epidermi altu eta seguraski glandularra agertzen delarik (2.14. ird.).

Zer esanik ez, traktu digestibo osoa kanpo-aldetik peritoneoz estalirik egoteaz gain, mesenterioen bidez, gorputz-ormari atxekitzen zaio. Modu berean, traktuaren adar biak lotuz, beste mesenterio bat erakusten dute.

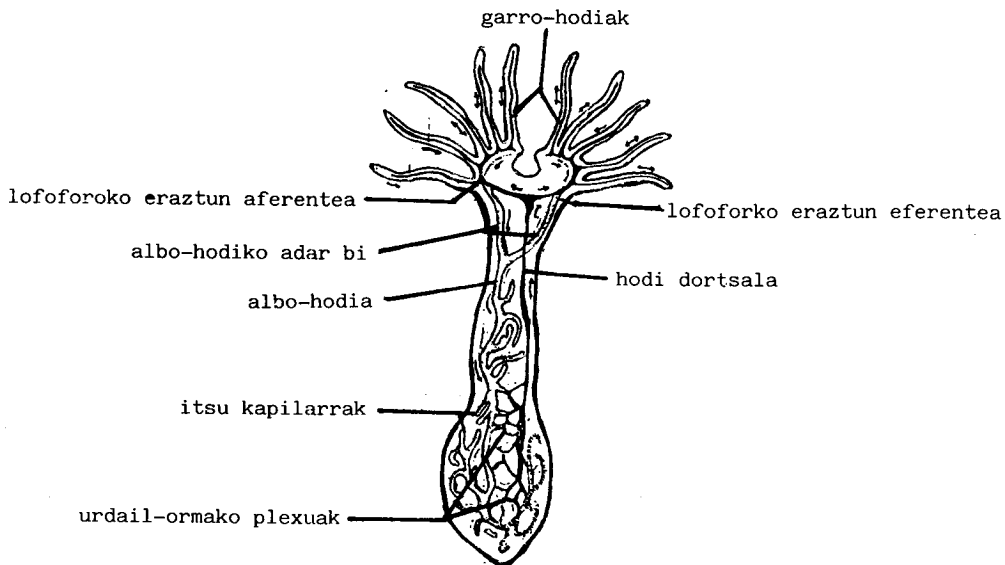
Liseriketari burruz, zera esan daiteke: Vandermuellen-ek urdailean entzimak ekoizten direla frogatu arren, egun larbetan liseriketa intrazelularra burutzen duen alde sintzitalak aurkitzeke dirau; hau dela eta, zenbait ikertzailearen ustetan animalia helduek mota honetako liseriketa baztertu egin dute. Beste hainbatzuren eritziz, ostera, larben eta helduen urdail-ormako zatia ren parekotasuna dela eta, antzeko liseriketa aurkezten dutela ondoriozta liteke.

2.3.2.- ZIRKULAZIO-APARATUA.-

Foronidoen zirkulazio-sistema hertsizat har daiteke, eta bi hoditaz osotua da batez ere: lehena erdiko hodia (dortsala edo aferentea deritzona), zeinean odola aurrerantz higitzen bait da, eta bigarrena, hodi laterala, bentrala edo eferentea, honetan odola kontrako zentzuan mugitzen delarik. Dena den, urdail-ormako plexu hemalak hodi biak komunikatzen ditu. Erdiko hodia, plexu hauetan sortutakoan enborraren aurre-alderantz abiatzen da, traktu digestiboaren adar bien tartean hain zuzen, inolako abarkadurarik jasan gabe (2.15B eta 2.16. ird.). Septua zeharkatu ondoren, lofoforoko zeloman barneratzen da, non ferra itxurako hodi anular bihurtzen bait da, beronetik garro bakoitzera hodi bana abiatzen delarik (2.7. ird.); beraz, garro barneko hodian odola zentzu bietan higituko da. Era berean, garro-oinarrian hodiak ferra itxura duen lofoforoko hodi



2.15. IRD/ A: Foronidoen traktu digestiboaren eskema; B: Esofagoaren sekzio transbertsala.



2.16. IRD/ Foronidoen zirkulazio-sistemaren eskema

anular eferentean barneratzen den adarra sortarazten du (2.11. eta 2.12. ird.). Hodi anular eferentea, gorago aipaturiko aferentearen alboan kokatzen da, eta garroetako odola jasotzea du zeregintzat. Bestalde, eraztun eferentetik ateratzen diren adar biak, septua zeharkatutakoan, gutxi gorabehera esofagoa bukatzen deneko puntuan elkartu egiten dira, hodi eferentea, hots bentrala eraturik (2.2. eta 2.15B ird.), zeina beheranzko lise-ri-hodiko eskuin-aldetik luzatzen bait da, eta, batez ere dortsalki, itsu kapilarrek eratzen ditu. Normalean itsuok bakunak izan arren, *Phonoris australis* eta *Phoronopsis harmeri* direlakoetan abarkatuak dira. Nolanahi ere, hodi eferentea urdail-ormako plexuan bukatzen da (2.16. ird.).

Odol-hodi nagusien epitelio leunaren eta peritoneoaren artean zuntz muskularrak agertzen dira, zirkularrak batez ere. Itsu kapilarrek, aldiz, zuntz zirkularrak ezezik longitudinalak ere badituzte ormetan; hau honela izanik, uzkurketa-ahalmen handikoak izaten dira. Urdail-ormako plexuak peritoneotik kanpo dauden gelauneak direnez, zirkulazio-sistemaren atal irekia eratzen dute. Odola fluido koloregabekoa izan arren, hamar bat mikrako diametroko eritrozito gorri diskoidalak azaltzen ditu.

Zirkulazioari dagokionez, jakina da foronidoetan zirkulazio aktiboa jazoten dena. Garro-hodi eta itsu kapilar bakoitza independenteki uzkurgarriak izaten dira. Garroetako hodiak loforoko eraztun aferentetik odolez betetakoan, mutur basalak uzkurtuz hustu egiten dira, odola hodi anular eferentera abiatzen delarik. Edozein modutan, zirkulazio-mantenua hodi longitudinalak dituen uhinetan datza, batez ere dortsalekoetan.

2.3.3.- METANEFRIDIOAK ETA EXKREZIOA.-

Metazeleko aurre-aldean eta septutik hurren kokatzen diren nefridioak, epitelio ziliatuko eta peritoneoaz estaltutako U itxurako hodiak izaten dira. Nahiz eta espezie gehienek nefridioak esofagoren orma mediodorsal alboko metazelean irekigune obalatuarekin hasi, hainbat foronidotan metanefridio bakoitzak enbutu bi azaltzen ditu metazelerantz, txikiena metazeleko gelaune bentrolateralean. Azken honen irekigunea, mesen-

terio lateralak eusten dioneko apendizean luzatzen da (2.17. ird.).

Hodi nefridiala orma somatiko dortsalera heltzen denean, bira egiten du, eta gorputz-orma dortsalaren peritoneoaren kanpo-aldetik gorantz abiatzen da, uzki-papilaren alboan kokatzen den nefridioporoan bukatu arte (2.3. ird.).

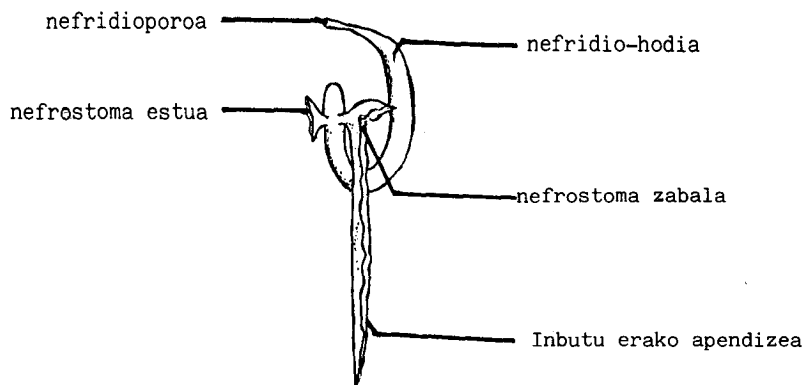
Bestalde, bai nefridioak eta bai ondestea ere, septuarekiko atze-aldean daudenez, enborrari dagozkio.

Nefridioek betetzen duten zeregina bikoitza bide da: alde batetik, gorputz arre errefringenteak barne omen dituztela eta nefridioporoetatik materia-irteera behatutakoan, exkrezio-funtzioa izan zezaketela ondorioztatu da; eta bestetik, nefridioak zelula sexualak egozteko erabiltzen dira. Dena dela ere, Ohuye-k (1942) zirkulazio-sistemako endotelioek eta edonongo peritoneoek injektaturiko partikulak bereganatzen zituztela aurkitu zuen. Hau honela, exkrezio-funtzioa ez dute soilik nefridioek betetzen, gainontzeko beste sistema batzuk ere.

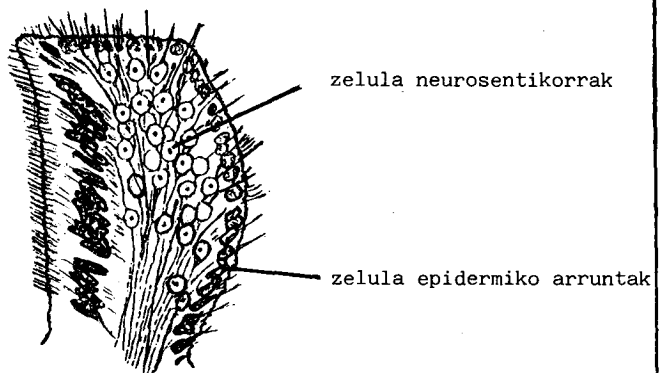
2.3.4. NERBIO-SISTEMA. KINADEI ERANTZUNA.-

Orma somatika, zuntz horizontalez eta nerbio-gorputzez (unipolarrez zein bipolarrez) osaturiko geruzaz horniturik dago (2.9. ird.), zeinetik gainazalerantz anitz nerbio-zelula sentikorrek jotzen bait du (2.19. ird.). Gorputz aurre-aldean plexu nerbiosoari, lofoforo-kanpo-gailurrarekiko paralelo den eraztun itxurako gune nerbiosoa jarraitzen zaio, zeina lofoforo-konkaduran dentsuagoa bait da, atal honi gune nerbioso printzipala edo eremu nerbioso preorala deritzolarik. Nerbio-eraztunetik nerbio bana ateratzen da kanpo-garroetarantz, eta berriz, eremu nerbioso preoralak barne-garroak eta lofoforo-organoak zuzenki inerbatzen ditu. Halaber, nerbio-eraztunetiko zuntz motoreak enborraren aurre-aldeko muskulu longitudinalezko azauetaraino heltzen dira, mintz basala zeharkaturik.

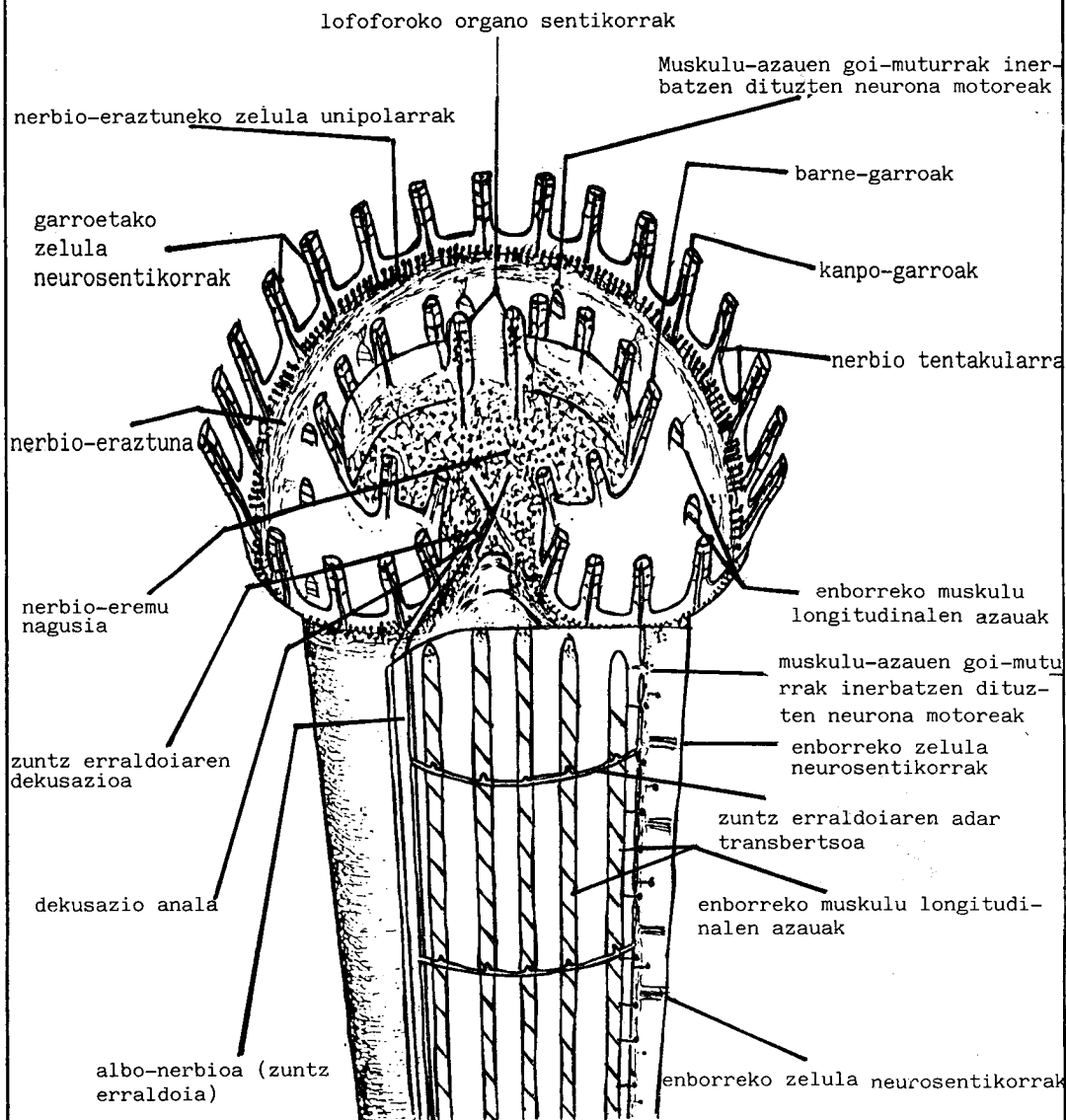
Foronidoetan nerbio bat agertzen da soilik, zuntz erraldoia den albo-nerbioa hain zuzen, zeina normalean ezker-aldean



2.17. IRD/ Metanefridio bi nefrostomaduna.



2.18. IRD/ Lofoforoko organo sentikorra.



2.19. IRD/ Foronidoen nerbio-sistemaren eskema

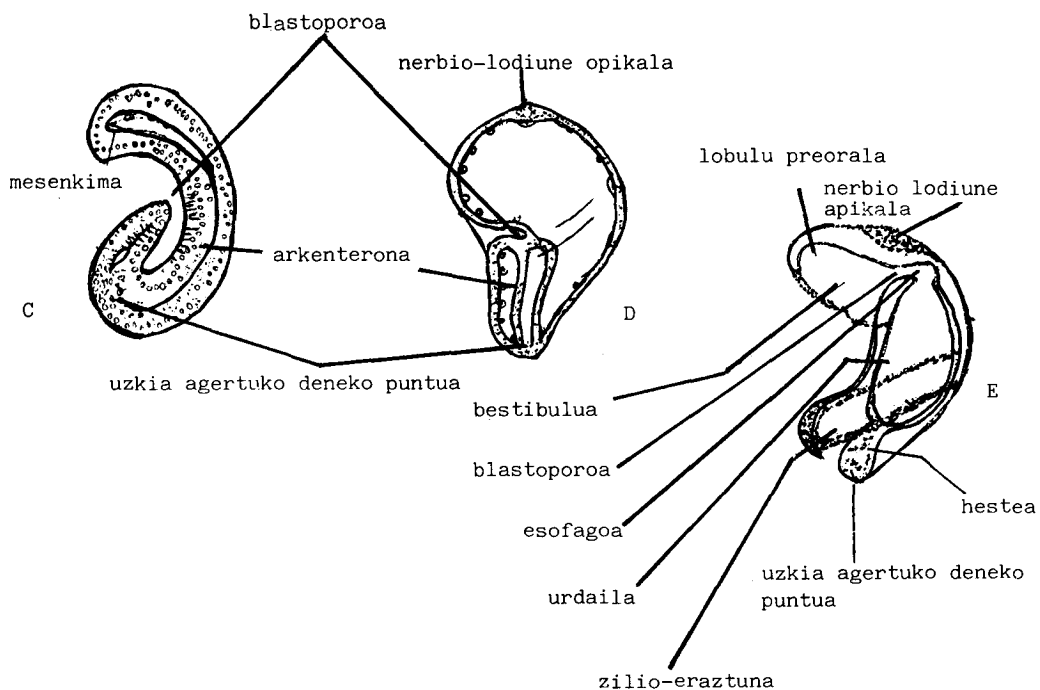
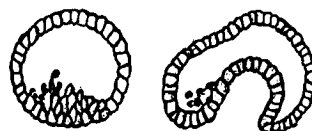
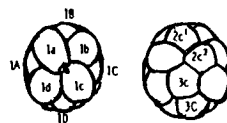
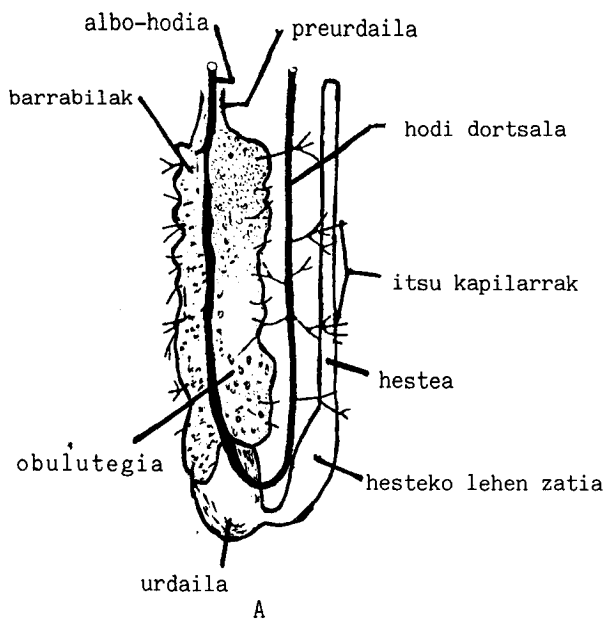
kokatzen bait da. Dena den, espezie gutxi batzuk eskuin-aldean ere nerbioa azaltzen dutela aipatu behar. Albo-nerbioa, eskuarki, zorro lodiaz inguraturiko zuntz zilindrikoa izaten da, zeina, ezkerrean agertzen deneko kasuetan, nerbio-eraztunaren atal mediodortsaleko, hots, eremu nerbioso preoraleko, eskuin-aldean sortzen bait da, eta ezker-alderantz zeharkatutakoan, erraboil terminalaren hasieraraino heltzen da. Eskuin-aldeko nerbioa, ostera, gune nerbioso printzipalaren ezker-aldean sortarazi ondoren, nerbio-eraztunean eskuin-alderantz abiatzen da; berba batez adierazirik, nerbioak dekusatu egiten direla esango dugu. Edonola ere, nerbio lateraletik enbor-muskulaturarantzko adar transbertsoak ateratzen dira, berauen funtzioa muskulaturaren uzkurketa azkarra eta sinkronikoa lortzea delarik.

Lofoforatu hauek zentzumen-organo berezirik eduki ez arren, garroetan eta enborraren alde muskularrean zelula neurosentikorrak agertzen dira maiz; alabaina, erraboil terminalean eta nerbio-eraztunean urri dira. Lofoforo-organoarekin estuki erlazionaturik, mota honetako zelula neurosentikorrekin multzoa azaltzen da, zeinari lofoforoko organo sentikorra bait deritzo (2.18. eta 2.19. ird.).

Phoronis mülleri delakoaren enborraren alde muskular isolatua erabili izan da, nerbio-sistemaren funtzionamendua ezagutzeko. Honela izanik, Silén-ek (1954) zera frogatu zuen: lofoforo azpitik, beraz nerbio-eraztuna kenduz, eta erraboil terminala hasten deneko tokitik ebakitako gorputzek kinada mekaniko ahulei kizkurtzapen puntualaz eta kinada gogorragoei, ordea, zirkunferentzia osoko uzkurketaz (zeina albo bietarantz astiro hedatzen bait da) erantzuten zieten. Bestalde, erraboil isolatuak enborraren modu berean ihardesten du, nahiz eta erantzuna ahulagoa eta astitsuagoa izan.

2.3.5.- UGALKETA ETA GARAPEN ENBRIONARIOA.-

Ugalketarako garai egokietanitsu kapilarretako peritoneoko, eta espezie batzutan baita hodi lateralekoa ere, zenbait zelula gonada bihurtzen da (2.20A ird.); halaber, ehun bereko hainbat irten egiten dira, eta beraz, hodiedako perito-



220. IRD/ A: *Phoronis australis* delakoaren atze-aldea; B: *Phoronopsis viridis* lainketaren eta gastrulazioaren zenbait urrats; C: gastrula; D: larba gaztea; E: larba helduagoa.

neoa txikiagotuz doa; hortaz, gonadek eta ehun basoperitonealak urtean zehar aldizkako zikloa pairatzen dute.

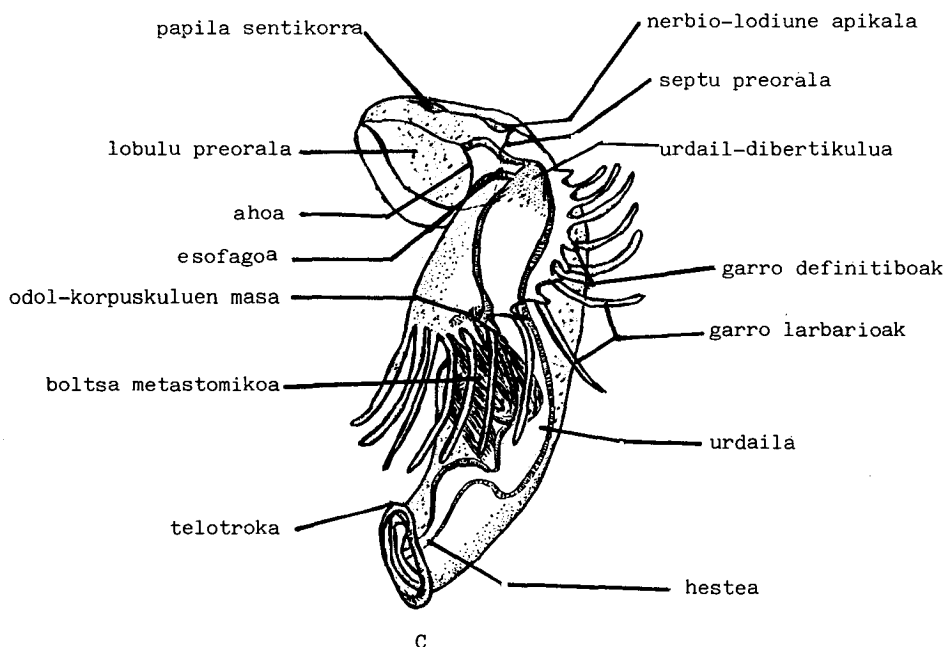
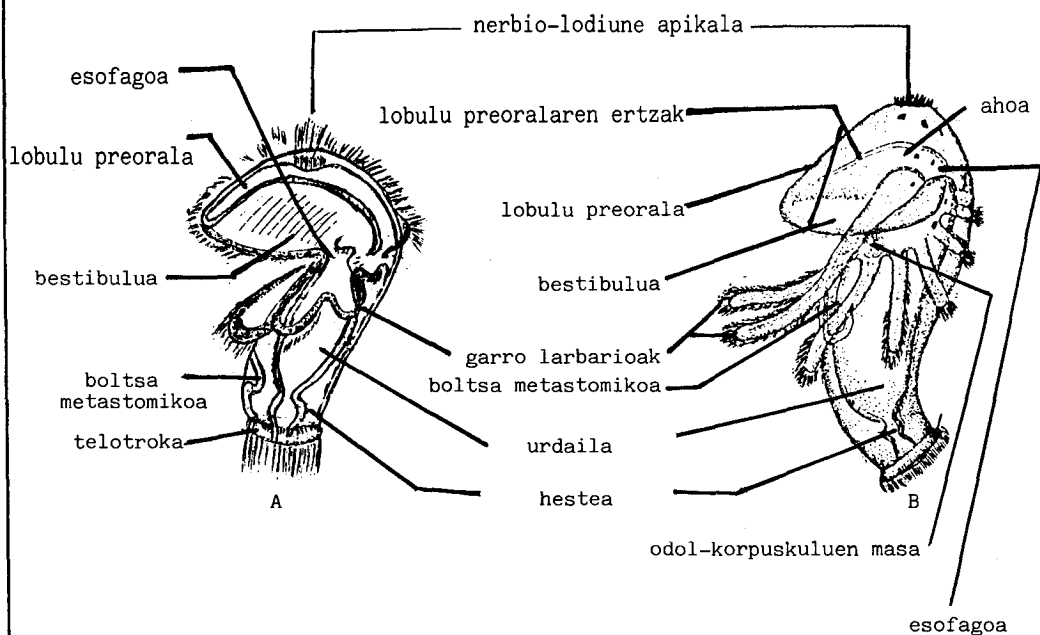
Bestalde, foronido batzu dioikoak izan arren, gehienak hermafroditikoak izaten dira. Gonadak hodi lateral eta itsu kapilar alboko masa askeak ditugu, espezie hermafroditikoetan norma lean, obulutegia albo-hodiaren alde dortsalean eta barrabilak, ostera, bentranean kokatzen direlarik (2.20A ird.); dena den, *Phoronis pallida* foronidoan guztiz kontrakoa jazotzen da.

Gametoak heldutakoan zeloma baitara askatzen dira, hainbat espezietan (*Phoronis mülleri*, *Phoronis hippocrepia* eta *Phoronopsis viridis* kasu) bertan ernaltzen direlarik; beste hainbatzutan, aldiz, nefridioetatik ingurunera irtendakoan gertatzen da ernalkuntza. Arrautzeak zeloma baitan sortzen direneko kasuetan, bide beretik, hau da nefridioetatik, kanporatzen dira, espezie batzuk lofoforo-ko konkaduran inkubatu egiten dituztelarik. Ernalkuntza aste edo hile eskalako denbora-tarte luzean aldizka gertatzen denez, lofoforo-konkaduran arrautze eta garapen-maila desberdineko enbrioiak beha daitezke, zeintzuak barne-garroen eta seguraski lofoforo-organoen eraginez mantentzen bait dira inkubazio-gelaunean. *Phoronis albomaculata* delakoak, ordea arrautzeak hodi-barneari edo haitzei atxekitzen dizkie, lofoforo-organo-ko jariakinez baliatuz.

Dena den, lofoforo-organoen zeregina eztabaidagarria da, zeren eta, alde batetik, hainbat espeziek ez bait ditu azaltzen, eta bestetik, lofoforo-organoak dituzten anitz espezietan, organo-ko urtaro-arekiko aldatu egiten bait dira. Honez gain, lofoforo-organoen agerpenak ez du zertan ekarri behar inkubazio-gaitasuna; honela delarik, organo hauez hornituriko *Phoronis pallida*, *Phoronis mülleri* eta *Phoronis architecta* foronidoek zuzenean erruten dute itsasoan. Esanak esan, arrautzeak dela inkubazio-gelaunetan dela hodi-barnean edo haitzetan itsastzen dituzten espezieek, lofoforo-organoen jariakinez lortzen dute. Era berean, aipaturiko organoen azaleran maiz esperma behatu denez, gainontzeko aleen esperma beraien superfizie lingirdatsuan eransten dela suposatuta egin da.

Foronidoen arrautzeak orok lakainketa holoblastikoa eta berdina gutxi gorabehera jasaten badute ere, hiru motatako ere-duak ager daitezke espeziearen arauera, irregularra, erradiala eta espirala, hain zuzen. Segmentazioa pairatutakoan sortzen den zeloblastula, plaka sentikor apikalaz horniturik egoten da, blastularen superfizie begetatiboa enbolia-eran inbagnetzean, zelula mesodermikoak eratzen dituela (2.20B ird.). Era honetan agerturiko blastoporo luzea, larban bentral bilakatuko den aldean atzetik aurrerantz ixteaz ezezik, lobulu preorala deritzon larbaren aurre-aldeko luzapenak blastoporoako aurre-aldea estaliko du ere (2.20C, D eta E ird.). Sortarazitako ahoa arkenteronarekiko blastoporo bidez konektaturik azaltzen bada ere, larbek ez dute ohizko inbagnetazio estomodeala jasaten, bestibulu izeneko iraganbidearen eraketa baizik, lobulu preoralaren hazkuntza dela kausa. Larbaren atze-aldea, eta beraz, barnean dagoen arkenterona ere luzatzean, azken hau ektodermoarekin fusionatu egiten da, eta hortaz, uzkia zuzenean agertzen da. Honez gain, arkenterona, urdaila eta hestea emanik zatitzen da, ondoren uzki pareko lodiune mesodermikoa inbagnetzean, protonefridioak sortarazitako dituen zilo nefridialak agertzen direlarik. Gutxi gorabehera une honetan edo beranduxeago, obalatua izaten den eta lobulu preorala atzerantz tolestuta duen larba ziliatua, planktoniko bihurtzen da, espezie inkubatzaileen kasuan lofoforo-konkaduratik irten egiten delarik (2.21 ird.). Barrunbeari dagokionez, mesodermoz irregularki estalitako espazio handiak ektodermoarekiko banatzen dueneko traktu digestiboan, hiru zati bereiz daitezke, esofagoa, urdaila eta hestea hain zuzen ere. Bestalde, zelula mesodermikoen lehenbiziko jatorria blastularen superfizie begetatiboa izan arren, enbriologi urrats hauetan arkenteronetik eta bai liseri-hoditik ere sortarazten dira; alabaina, zoritxarrez, argitu gabe dirau barrunbe zelomikoen jatorriak.

Larban garatutako metatrokako zilioak (2.20 ird.) garro larbarioen ziliaturatzat jo litezke (2.21. ird.), garrook gangar ziliatu postoral horren ingurutik ateratzen bait dira. Honez gain, hemendik aurrera zenbait autorek trokofora aldaraztutzat hartzen dituzten aktinotroka izeneko larbak, beste zilioxingolabitaz horniturik daude: bata prototroka deritzona, zeina



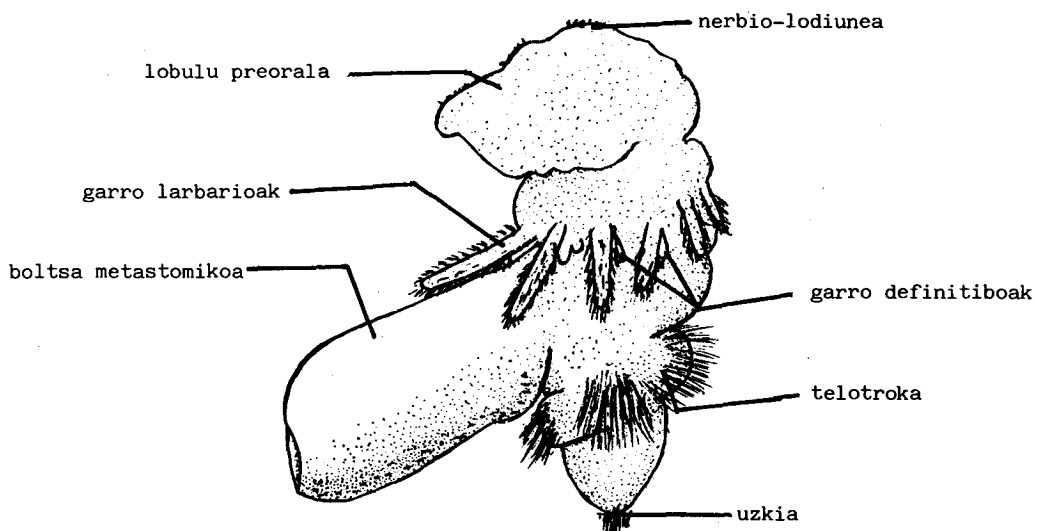
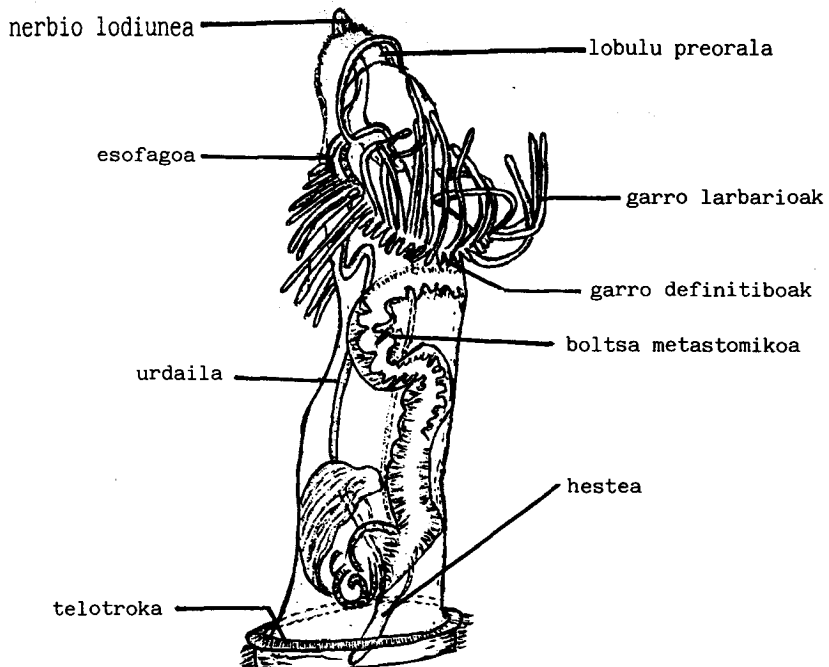
2.21. IRD/ A: garro-hasikinak azaltzen dituen aktinotroka gaztea; B: aktinotroka helduagoa; C: aktinotroka heldua, zeinean garro definitiboak gehiago beha bait daitezke.

lobulu preoralaren ertzean paratzen bait da, eta bestea, larbaren lokomozio-organo indartsuena, hots, telotroka perianala. Gainera, larba planktoniko izan aurretik uzki alboetan eratutako zilo nefridialek solenozitoak sortarazten dituztenez, proto-nefridio bilakatzen dira. Halaber, boltsa metastomiko deritzon inbaginazio ektodermikoa (2.21B eta C ird.) sakondutakoan eta anitz tolesturaren kariaz tamainuz handitutakoan, larba murgildu egiten da metamorfosia jasan aurretik (2.21D ird.). Prozesu hau oso azkarra izaten da (Ikeda-ren ustetan hamabost minututatik hogeitabostetara irauten du) eta larbek zenbait aldaketa pairatzen dute. Batetik, gorputz-uzkurketak direla medio, boltsa metastomikoa ebaginatuta egiten denean (2.21E ird.), traktu digestiboak U itxura hartzen du, eta metasoma-boltsa enborraren gorputz-orma bilakatzen da. Bestetik, lobulu preorala murriztu eta gorputzetik jaregin ondoren, irentsi egiten da (2.22. ird.); hau honela izanik, animalia metamorfosizatu berrian azaltzen ez den epistoma, ez da lobulu preoralaren zatia, ahoaren alde dortsalean beranduago eratzen den tolestura baizik. Modu berean, animalia helduaren gune nerbiosoak ez du plaka apikalarekin zerikusirik, berau lobulu preoralarekin batera deuseztatzen bait da. Bestalde, tentakulu larbarioak irentsitakoan (2.22. ird.), garro definitibo bihurtuko diren gemak, nahiz tamainuz nahiz kopuruz handituz joango dira (2.21D ird.).

Aipaturiko kanpo-aldaketez gain, larben eta helduen zenbait barne-organo desberdinak izaten dira. Azken barne-aldaketak laburbilduz, sakonki aztertzea luzeegia bait litzateke, garrantzitsuenak honako hauexek dira: hodi digestiboaren luzapena (atal berriak eratuz), solenozitoen deuseztapenak eta nefrostomen eraketak dakarten metanefridioen agerpena, lofoforozeloma gorputzeko aurre-alde osora hedatzea, eta gelaune preseptalen mantenu partziala odol-hodi modura.

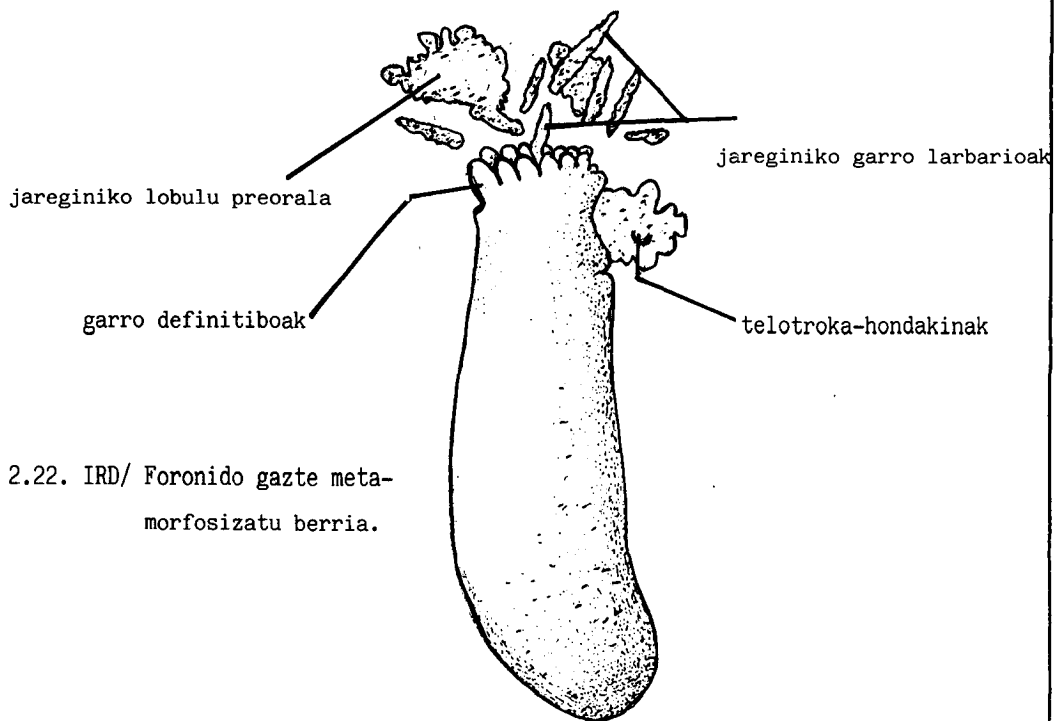
Metamorfosi-prozesua bukatu bezain agudo, foronido gaztea sedentario bihurtzen da, eta hodia jariatuko du.

Bestalde, *Phoronis ovalis* delakoan zeharkako trenkaduren bidez foronido berriak sortzen direna jakina da. Harmer-en eritiziz, hodi-banaketa hau, soilik enborraren zati ez-muskularrean

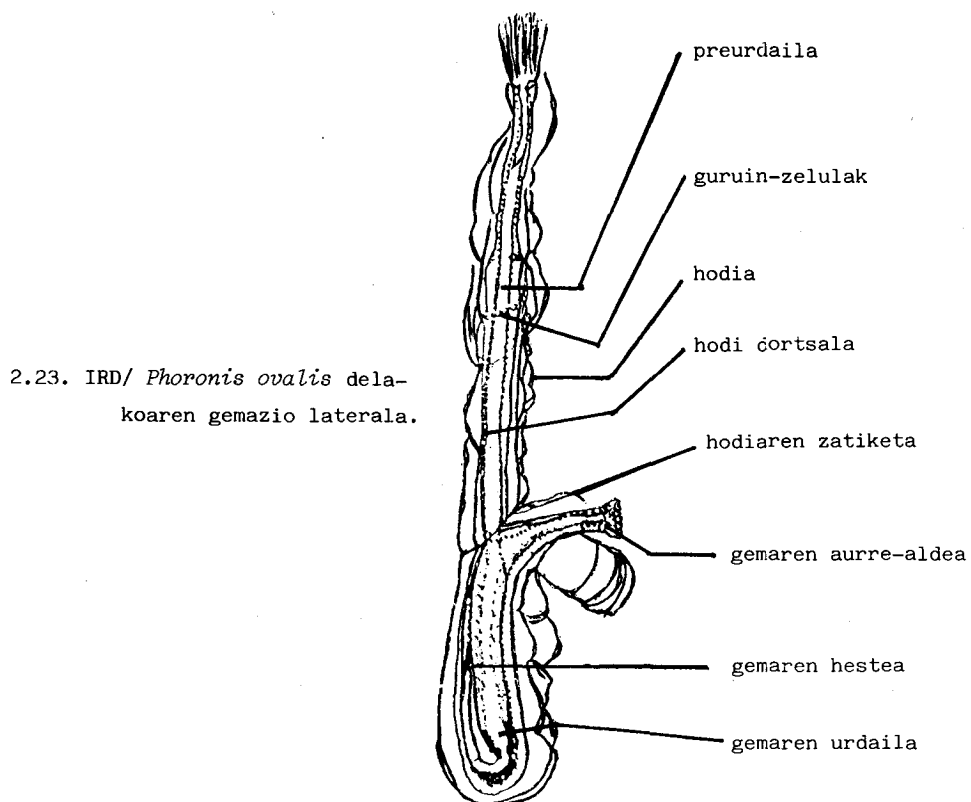


2.21. IRD/ D: Metamorfosizatzeko prest dagoen aktinotroka

E: Metamorfosia jasaten ari den aktinotroka, non boltsa metastomikoa ebaginatuta bait dago.



2.22. IRD/ Foronido gazte meta-
morfosizatu berria.



2.23. IRD/ *Phoronis ovalis* dela-
koaren gemazio laterala.

(batez ere erraboileko aurre-aldean) gertatzen da, prozesu osoa ondokoa delarik: hodian eraztun itxurako lodiunea agertutakoan gorputza estutu egiten da (2.24A eta B ird.); honela ba, gorputzeko aurre-aldeak hodi zaharraren barnean osotzen du galdu-tako atala, baina, jatorrizko atze-aldeak, gorputz osoa birsortzeko tokirik ez duenez (erraboila barne duen hodi-zatia txiekiegia bait da), hodiko aurre-alde berria eratzen du, zeinak hodi zaharrarekiko angelu zuzena erakusten bait du (2.24C ird.). Marcus-en ustetan, aldiz, hodiekin eta epidermiekin edonon sort ditzakete trenkadurak, hortaz, animalia zati bitan partitzen delarik. Gainera, autore honen eritzian, *Phoronis ovalis* lofoforatua gemazioz ugaltzeko daiteke: enbor ez-muskularraren luzapen bentrala den gemak jariaturiko hodian barneratzen den traktu digestiboko adarrak, gorputz osoa birsortzen du (2.23. ird.). Dena dela, Marcus-en gemak eta Harmer-en trenkadurak, antza, gauza bera dira, eta ikerketa gehiago beharko lirateke arazoa hau argitzeko.

2.3.6.- AUTOTOMIA ETA BIRSORKUNTZA.-

Lofoforoa galdu duten foronidoak (arrain txikien ausikien kariaz, esate baterako) garro-korua berria eratzen dutela behatu da maiz. Lofoforo-jareintasunarekin batera, muskulu zirkularren uzkurketa handia gertatzen da, zeinak zauri biak hersten bait ditu. Askaturiko gorputzeko aurre-aldeak lofofororaz gain, septua, nefridioak eta hodi digestiboaren muturrak azaltzen ditu, normalean, enbor eta erraboil berriak eratzeko gai ez delarik, nahiz eta *Phoronis ovalis* eta *Phoronopsis albomaculata* foronidoak salbuespen izan. Atze-aldeak, aldiz, kasu guztietan faltatzen zaizkion atalak oro osotzen ditu, are gehiago, enborreko edozein zatirekin emaitza bera lortzen du.

2.3.7.- HIGIDURA.-

Foronidoen mugimendu soilak ondokoak dira: gorputz aurre-aldearen kanporaketa, baldintza egokietako lofoforo-hedapena, eta osterak, beronen barneraketa edota jareintasuna inguruneke baldintzak kaltegarri direneko kasuetan. Inolako zantzarik gabe, mugimenduak oro gorputz-ormako muskulaturak era-

ginikoak dira. Garroak ahulki ukitzean, erantzun muskularrik agertu ez arren, bigarren ukipenak lofoforoaren uzkurketa partziala sortarazten du, eta kinada gogorra deneko kasuan, animalia hodian barneratzen da. Izanak izan, Hilton-en (1922) eritiziz, lofoforoko behe-aldeak garroek baino uzkurketa-erantzun handiagoa azaltzen du; honez gain, garroek higidura independente txikia dute, lofoforo osoak gorputz bakar gisara jokatzen bait du.

2.4. EKOLOGIA.-

Foronido-espezie gehienak Europako itsasertzetan aurkitu badira ere, alde tropikal eta epeletako sakonera txikiko ur guztietan garatzen dira. Europari dagokionez, lofoforatuok Eskandinaviatik Mediterraniara sakabanatuta daude. Halaber, Estatu Batuetako itsasertz bietan, Brasilen, Japonian, Zeelanda Berrian eta Hego Afrikako itsasoetan zenbait espezie azaldu dira. Dena dela, kontutan eduki behar da, anitz aktinotroken forma helduak ezezagunak direna, eta beraz, seguraski hainbat foronidok deskribatzeke dirautena.

Foronido guztiek hodiaztan inguraturiko bizitza sedentario bentikoa egiten dute. Hodi-parakuntza hiru motatakoa izan daiteke: hondo hareatsuetan bertikalki murgildutako hodi soilak, multzoak eratzen dituzten haitzei atxekitakoak, eta azkenik, maskor- edo kareharri-zuloetan garatzen direnak. Banatutako hodi-etan bizi diren espezieak, geruza babestaile horretik erauziko balira, atze-aldetik hasita hondoan murgilduko lirateke eta hodi berria eratuko lukete, zeinak, gogortzeko, gorago aipatu denez, bizpahiru aste behar bait du. Bestalde, hodieztan inguraturik dauden *Phoronis ovalis*, *Phoronis capensis*, *Phoronis hippocreptia* eta *Phoronis gracilis* direlakoak, kareharriak eta maskorrak zulatu ondoren, bertan garatzen dira. Periostrako azpian kokatzen diren hodiok maskor-superfiziearekiko paraleloak direnez, lofoforoa ateratzen deneko hodi-muturrak angelu zuzena eratzen du, ingurunera irekitzeko. Zulatzeko-mekanismoa ezezaguna bada ere, kasu gehienetan, irekiguneak maskorraren kanpo-aldean egoten dira, nahiz eta beste zenbaitzutan maskorraren alde konkaboan eriden.

hodia zatituko
deneko tokia



hodi digestiboaren
mutur batutakoak

erraboil berriaren hasikina

hodi-zatiketa



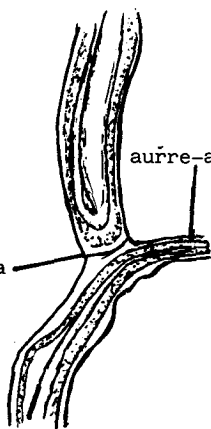
2.24. IRD/ A: *Phoronis ovalis* foronido-
aren zeharkako trenkaduraren lehen
urratsa, non hodia zatituko deneko
tokia lodituta bait dago

B: Irudi honetan hodia zatitu
ta beha daiteke

C: Hodi eta barne-organoen e-
raketa berria

aurre-alde berria

hodi-zatiketa



*Phonoris hippocrepi*a animaliareen koloniak urtaro desegokietan endakatu egiten dira, hodi-barneetan soilik gorputz-zatiak gelditurik, zeintzuek, baldintzak egoki bihurtzen direnean, gorputz berria eratzen bait dute.

Nahiz eta foronidoak gainontzeko hainbat ornogabe inguruan bizi, egunarte ez da harreman berezirik behatu, *Phonoris australis* espeziea (zeinak *Cerianthus* knidarioaren hodi-zirriztuetan murgiltzen bait du beraren hodi fina) salbuespen delarik.

Bestalde, eta foronidoen bizkarroiei dagokienez, heste-epitelioan gregarinio deritzen protozooak eta zeloman beraien kisteak behatuz gain, lofoforo-zeloman zenbait tremotodoren metazerkariak aurkitu dira. Horrezaz aparte, *Phoronopsis viridis* delakoaren garroetan *Heterocineta phoronopsidis* protozoo ziliatu tigmotrikidoa bizi da.

Behé-Paleozoikoan foronidoak animalia ugariak izan arren (aro horretako harearrietan antzeko hodi franko aurkitu bait da), egun oso espezie gutxi diraute bizirik.

III. BRYOZOA PHYLUMA

Phylum hau lofoforatuen arteko talderik zabal eta ugariena dugu. Garai batetan Endoprocta delako phyluma ere biozooen barnean zegoen arren, endoproktoen garro-gangarrak ahoa ezezik uzkia ere inguratzen zuenez, eta gainera, benetako lofofororik ez zeukatela eta gorputz-barrunbea pseudozeloma zela behatutakoan, briozooetatik deslotu egin ziren, beraiekin phylum berezia eratzeke.

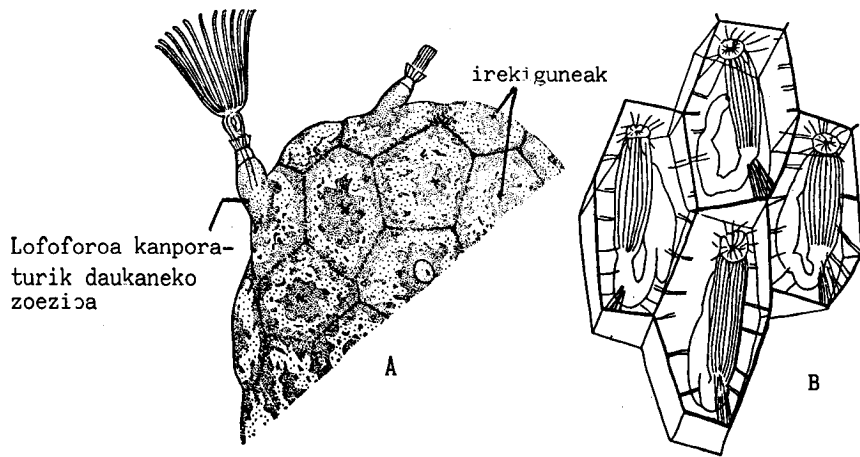
Briozooak normalean finkoak eta kolonialak izaten dira, "U" itxurako liseri-hodiz eta lofoforoz horniturik; nefridio eta zirkulazio-aparatu gabekoak, gehienek larba ziliatu, aske eta pelagikoa edukitzen dute; ugalketa asexuala aurkezten dute zenbaitzuk; mikrofagoak izaten dira.

Ikertzaile gehienek ondoko hiru klasetan zatitzen dute phyluma: Phylactolaemata, Gymnolaemata eta Stenolaemata. Azken klase honek itsas espezie bizi batzu eta bostehunetik gora genero fosil biltzen ditu. Gymnolaemata klasea itsastarra da ia soilki, eta briozoo-espezie gehienak batzen ditu bere barnean. Bestalde, ur gezetako den Phylactolaemata klaseak soilik berrogeitamar bat espezie ditu, zabalki hedatuta egon arren.

3.1. MORFOLOGIA OROKORRA

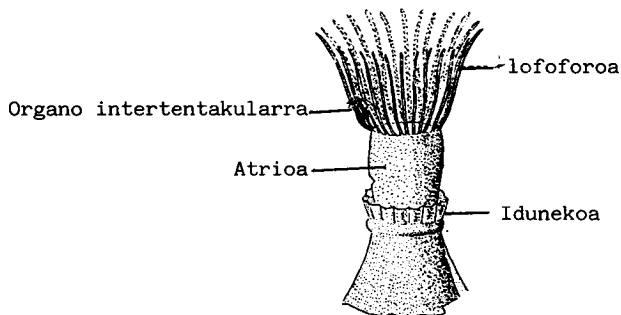
Briozooak ikertu zituzten lehenetariko zoologoek, zooide bakoitza bizidun bitaz osotuta zegoela uste zuten: bata ziztido zeritzona zeina bizitegiaren eratzailea bait zen, eta bestea, elikadura-funtzioa bere gain hartzen zuena, polipidoa hain zuzen.

Polipidoak eta ziztidoak independenteak badirudite ere, animalia bakarra osotzen dute. Batetik, ziztidoa erabat eraldatuta dagoen enborra eta beronen kanpo-eskeletoa da; bestetik, polipidoa lofoforo, liseri-hodi, muskulu eta gune nerbio-soaz eratuta dago.(ikus 3.1. ird.).



3.1. IRD/ A: Gainazaletik begiratuta *Alcyonididum variegatum* ktenostomatuaren kolonia-zatia, zoezio desberdinen mugak beha daitezkeelarik.

B: *Alcyonididum pilosum* ktenostomatuaren zoezioak, frontalki ikustita.



3.2. IRD/ *Flustrellidra hispida* ktenostomatuaren polipido hedatutako baten muturra

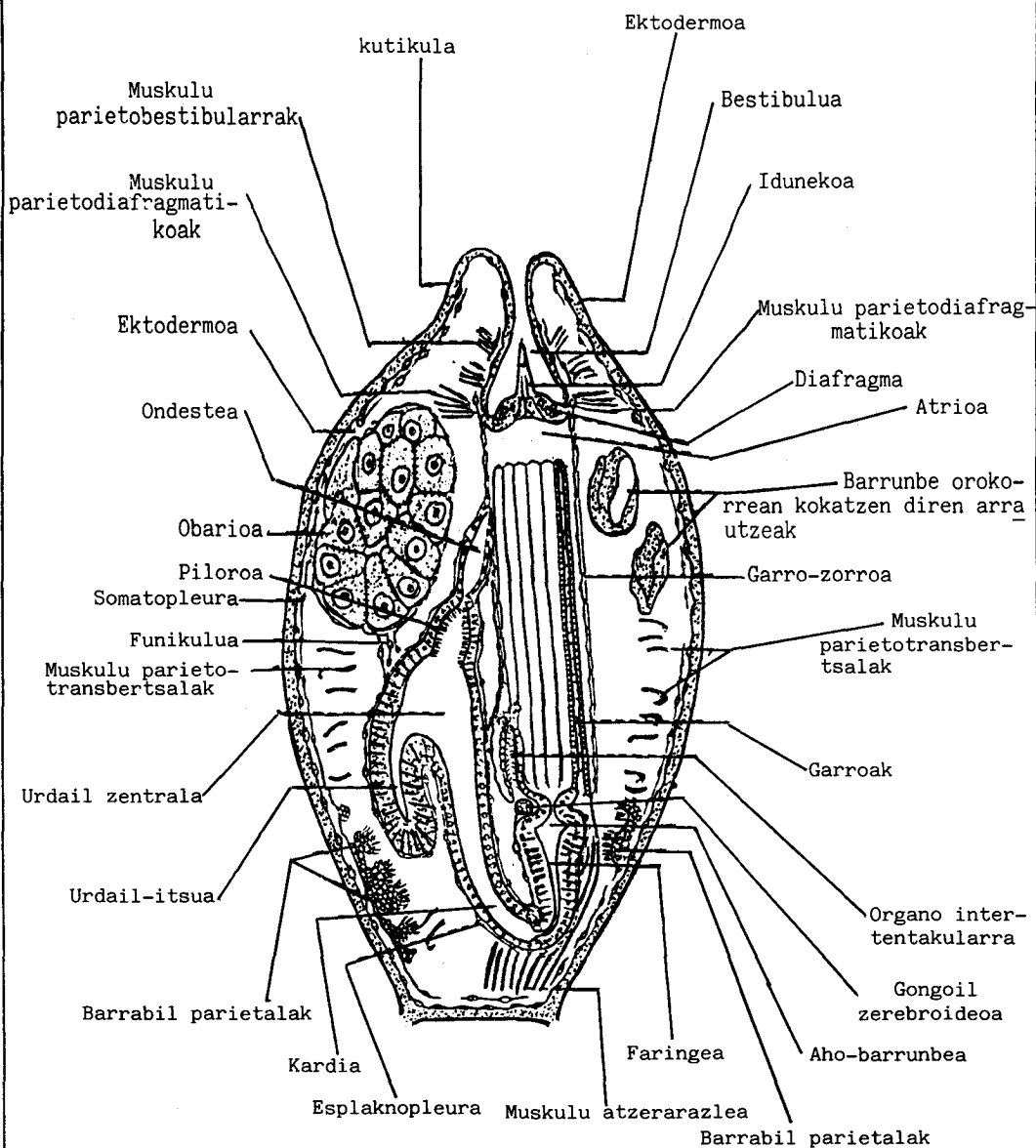
Adibidez, *Alcyonidium* eta *Flustrellidra* (ikus 3.2. ird.) genero itsastarretan, edo *Paludicella* ur gezetako generoan, ahoa barne- eta albo-aldeetan zilioz hornituriko tentakulu-zirkulu batez inguratuta egoten da, garroak gangar ziliatu batetan kokatzen direlarik; multzo osoari, aurrerago aipatu dugunez, lofoforo izena ematen zaio (ikus 3.3. ird.). Liseri-aparatuko faringea ziliatua izaten da, urdail-poltsan zabal-tzen den esofagoa jarraitzen zaiolarik; itsu estomakaletik erdiko hestea irteten da, zeinak, ilara ziliatuak bait ditu, iraganbide estu batek uzkie amaitzen den ondestearekin komu-nikatzen duelarik. Sarreran aipatu dugunez, uzkie lofoforotik kanpo egoten da. Ektoproktoek liseriketa extrazelularra eduki-tzen dute.

Garroak zorro tentakularrean uzkur daitezke. Tentakulu-zorro hau tekaren sarreran inbagnetzen, edota, kanporantz hedatzen da tentakuluekin aterata dagoeneko kasuan. Tentakulu-zorroak atrio deritzon espazioa mugatzen du. Atrioaren aurretik, inbagnetzen den bestibulua egoten da, bien artean diafragma agerturik. Zorro oinarrian kokatzen den mintz zirkular zaluak, kutxatila irekigunea ixten duen idunekoa eratzen du, tentakuluak uzkurturik daudenean. Batzutan, kutxatila irekigunea muskulu adduktore txiki bi dauzkaneko operkulu bidez herts daiteke (ikus 3.4. ird.).

Ektoprokto itsastarren zistidoaren orma, hots, zoezioa, osoa izaten da, nahiz eta batzutan aldameneko zooideen ehunek poro bidez elkar ukitu ahal; dena den, animalia desberdinen barrunbe zelomikoak ez dira jarraiak izaten. Ur gezetako brio-zooen zoezioak, osteraz, ezosoak izaten dira, eta beraz, alboko zooideen metazeleak jarraiak izaten dira, zenbaitzutan koloniaren polipido guztiak zeloma bakarrean kokatzen direlarik.

Brio-zooek muskulu longitudinal erretraktoreak eta baita longitudinal parietalak dituzte, denak zuntz leunak direlarik. Uzkurketa azkarra izaten da; luzapena, berriz, astiroa.

Urdaila inguratzen duen epitelio mesodermiko zelomikoak, funikulu deritzon organulua eratzen du, zeinak obulutegia bait



darama eta somatopleura eta esplaknopleura batzen bait ditu. Barrabilak ez dira toki berezian kokatzen, eta gorputz-orman zehar ikus daitezke. Obulu eta espermatozoidak heltzen direnean, inguratzen dituzten mintzak apurtu ondoren, barrunbe orokorrera erortzen dira.

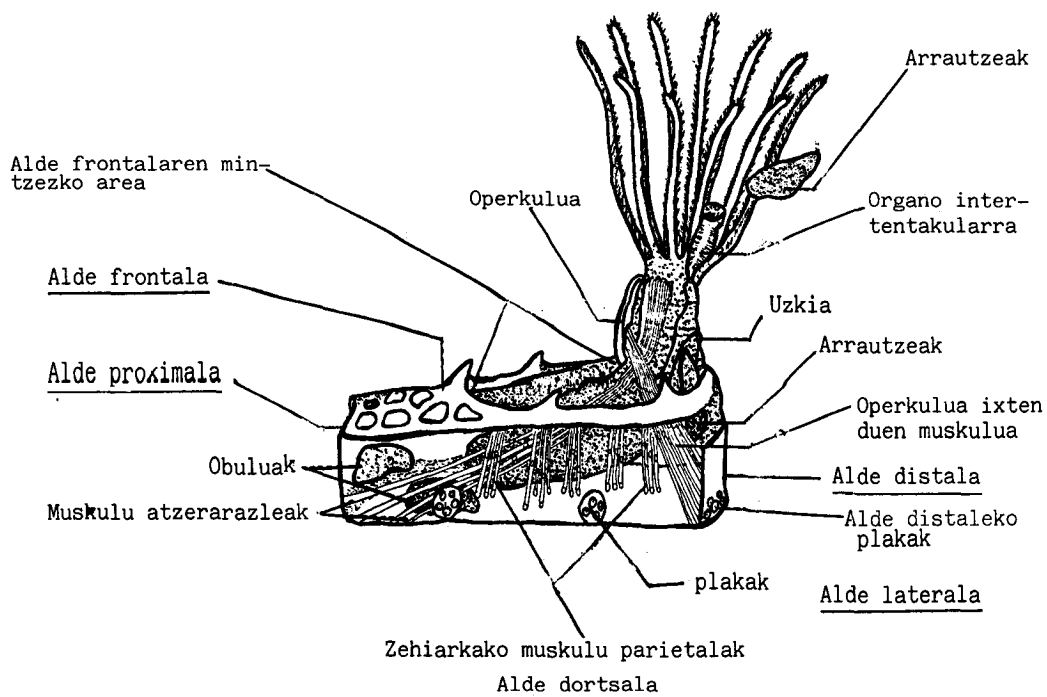
Nerbio-sistemaren osagaiak hauexek dira:

- aho eta uzki tartean kokatzen den gongoil zentralizatu zerebroidea (ikus 3.5. ird.).
- lofoforoko nerbio-eraztuna.
- nerbio parietal biszeromuskularrak.
- nerbio-plexu parietala.

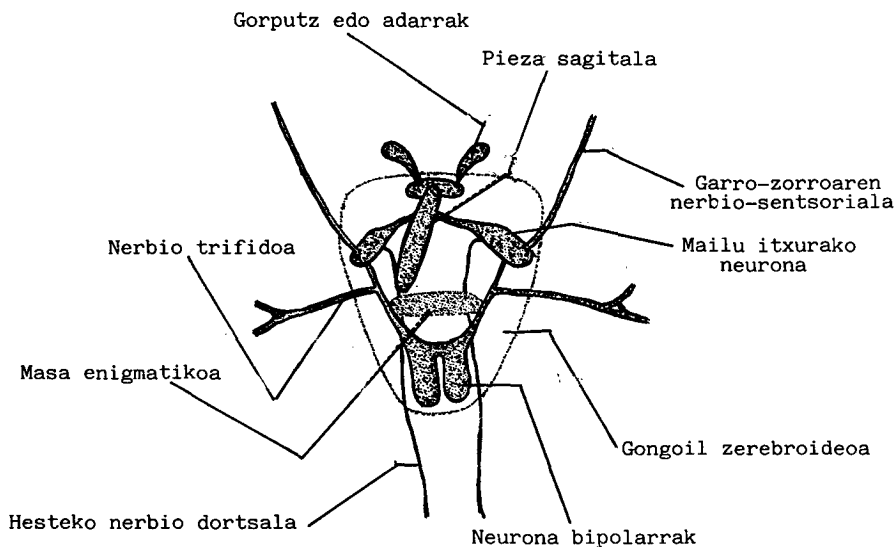
Ez da inoiz behatu zentzumen-organo berezirik. Era berean, zirkulazio- eta arnas aparaturok ez daukate, eta ez exkrezio-organo nefridialak ere. Heste-ormako zelulak hondakinez betetzen direnez, metapen-giltzurrun gisara jokatuko lukete, eta ondorioz, polipidoa hil egiten da, soilik kutxatila irauten duelarik bizirik. Liseri-hodia eta muskulu atzerarazleak deuseztatutakoan, gorputz erre deritzona eratzen da, eta kutxatila orma erabiliz, polipido berria sortuko da. Normalean, gorputz erre briooso berriaren urdailean liseritu egiten da, hondakinak uzkitik egozten direlarik.

Dena den, hainbat ektoproktotan polipido-berriztapena fenomeno arrunt eta aldizkakoa denez, fenomeno hori ezin azal dezakegu hondakin-metapena soilik kontutan harturik. Marcus-en eritziz, brioosoek gainazal tegumentarioan zeharreko barreia-keta erako exkrezioa edukiko dute.

Aleyonidium eta beste ektoprokto batzutan, heldutasun sexuala lortzean organo intertentakular delakoa ikus daiteke (ikus 3.3. eta 3.4. ird.), zeina, izenak berak dioskunez, tentakulu tartean eta, nerbio-gongoil eta ahoko atze-aldean kokatzen bait da. Organo intertentakularra, briooso batzuk arrautzeak egozteko erabiltzen dute, baina, hala eta guztiz, ez dago batere argi zein den betetzen duen benetako zeregina.



3.4. IRD/ *Electra pilosa* briozoo keilostomatuaren zoezia, albotik ikusita.



3.5. IRD/ *Alcyonidium polyomm* briozoo ktenostomatuaren nerbio-sistema.

3.2. BRIOZOOEN SAILKAPENA

Briozooen taxonomiaren atal zabala azalduta eta ondo finkatuta egon arren, ondoren apaituko ditugun sailkapen desberdinak ager dakizkiguke, anitz sistematika-arazo garrantzitsu argitu gabe irautea dela kasua.

1- Marshall&Williams eta Barnes zoologoen, Ryland-ek 1970. urtean argitaratutako sailkapenari jarraitu zaizkio, zeinak, zooide-morfologia, epistomaren existentzia eta orma zelularren mota bait ditu oinarritzat batez ere.

I- STENOLAEMATA klasea.-

Ziklostomatu batzu ezik estenolematu guztiak fosilak direnez, soilik bizirik iraun dutenak hartu dira kontutan, alde bigunak definitzeko; zooide zilindrikoak, lofoforo borobildunak, epistoma gabekoak; gorputz-orma ez da muskularra, eta kaltzifikatuta agertzen zaigu; lofoforoa kanporatzeko gorputz-ormaren deformazioa muskularrarekin zerikusirik ez dueneko mekanismoaz baliatzen dira; aldameneko zooideen zelmak desjarraiak izaten dira, nahiz eta batzutan poro bidez elkar ukitu; zooide berriak banaketa-orma interzoidalen bidez sortzen dira, koloniaren hazkuntz alde berezian.

1.- CYCLOSTOMATA ordena.-

Koloniak, operkulu gabeko irekigunea duteneko zooide tubiforme kaltzifikatuez daude osotuta; ez da abikulariorik agertzen; gonozooide motatako inkubazio-gelaunea; garapen polienbrionarioa; itsastarrak soilik.

Adibideak: *Berenicea*, *Crisia*, *Diastopora*, *Idmonea*, *Lichenopora*, *Stomatopora*, *Tubulipora*.

2.- TREPOSTOMATA ordena.-

Paleozoikoko zooide luze, kalkareo eta tubiformeak, ziklostomatuen zoezioekiko ondoko bi desberdintasunak nabarmen direlarik:

- trepostomatuek sekzio poligonala edukitzen dute.
- hodian diafragma-holtzak tartekatuta dituzte.

Koloniak masibo eta trinkoak izaten dira.

Adibideak: *Hallopora*, *Heterotrypa*, *Monticullipora*, *Stenopora*.

3.- CRYPTOSTOMATA ordena.-

Briozoo paleozoikoak, kolonia gehienak fronde erretikular fin, edo abarkatutako zurtoin itxura edukitzen dute. Estenolematuak direnez, zooideak kalkareoak eta tubiformeak izango dira; trepostomatuen modura, trenkadurak edukitzen dituzte, dena den, kriptostomatuen zoezioak motzagoak izaten dira, eta irekigunea inbutu erako girten baten ondoan edukitzen dute kokatuta.

Adibideak: *Archimedes*, *Acanthocladia*, *Fenestella*, *Rhabdomeson*.

4.- CYSTOPORATA ordena.-

Orden hau Barnes-ek aipatzen du soilik, beroni buruz, fosilak direla esanik besterik gabe.

II- GYMNOLAEMATA klasea.-

Zooide zilindrikoak edo lautuak izaten dira, eta epistoma gabeko lofoforo borobila edukitzen dute; gorputz-orma ez da muskularra izaten, eta batzutan kaltzifikatuta agertuko zaigu; lofoforoa ateratzeko daukaten mekanismoak, muskulu parietalez (zeintzuak extrintsekoak bait dira) gorputz-ormaren deformazioa du oinarritzat batez ere; tapoi tisularrez estalitako poroak eduki arren, aldameneko zooideen zelomak ez dira jarraiak izaten; zooide berriak zeharkako trenkaduraz sortzen dira gema baten banaketa dela kausa; bereziki itsastarrak izaten dira.

1.- CHEILOSTOMATA ordena.-

Zooideak kalkareoak eta kitinatsunak izaten dira; *Bugula* generoko espezieetan izan ezik, zoezioaren irekigunea operkuluaz herts daiteke. Abikulario, bibrakulario eta kenozooide motatako zooide espezializatuak, hots, heterozooideak, agertzen dira kolonian zehar. Enbrioak obizelario edo oozio deritzen inkubazio-gelaunetan garatzen dira normalean.

1.1. ANASCA subordena.-

Zooide hauek mintzezko orma frontala edukitzen dute.

Adibideak: *Bugula*, *Callopora*, *Cellaria*, *Cribilina*, *Electra*, *Flustra*, *Kinetoskias*, *Lunulites*, *Membranipora*, *Membraniporella*, *Pyripora*, *Scrupocellaria*, *Stamenocella*.

1.2. ASCOPHORA subordena.-

Keilostomatu hauetan orma frontala kaltzifikatuta agertzen da, beronen azpian zaku

konpentsatorioa kokatzen delarik.

Adibideak: *Cryptosula*, *Eschara*, *Hippoporida*, *Retopora*, *Schizoporella*, *Watersipora*.

2.- CTENOSTOMATA ordena.-

Kitinazko, mintzeko edo gelatinazko zooideak izan daitezke, eta ez dira inoiz kaltzifikatuak izaten; irekigunea terminaltzat jo daiteke, zenbaitzutan tolestutako idunekoak itxi egiten duela-rik. Ez dute gonozoiderik ez eta abikulariorik edu kitzen.

2.1. CARNOSA subordena.-

Zooideak banatuta, edota, bata bestearen alboan kokatzen dira. Antzestrulek autozooideak sortarazten dituzte.

Adibideak: *Acyonidium*, *Flustrellidra*, *Monobryozoon*, *Nolella*, *Paludicella*.

2.2. STOLONIFERA subordena.-

Zooideak altuak izaten eta banatuta egoten dira. Suborden honetan antzestrulek ez dituzte autozooideak sortarazten, herrestadarrak baizik, zooide berriek jatorritzat herrestadarra dutelarik.

Adibideak: *Amathia*, *Bowerbankia*, *Hypophorella*, *Triticella*, *Zoobryton*. Puntu honetan, aipa dezagun *Amathia* eta *Bowerbankia* generoetako aleak Bilboko Abran aurkitu direla oraintsu.

III- PHYLACTOLAEMATA klasea.-

Ur gezetako briozooak, zooide zilindrikoak, zein-

tzuak, *Fredericella* generoko ektoproktoetan izan ezik, ferra itxurako lofoforoz horniturik egoten bait dira; epistomadunak izaten dira. Gorputz-orma muskularra eta ez-kaltzifikatua. Lofoforoa ateratzeko mekanismoa gorputz-ormaren muskulu zirkularrez baliatzen da. Alda meneko zooideen zelomak jarraiak izaten dira. Koloniek ez dute polimorfismorik azaltzen.

Adibideak: *Cristatella*, *Fredericella*, *Lophopus*, *Pectinella*, *Plumatella*.

2- Grassé eta Meglitsch-ek soilik bizirik dirauten ektoproktoak sailkatu dituzte. Autoreok, aurreko sailkapenean Marshall&Williams eta Barnes oinarritu direneko taxonomi berezitasun berberak erabili dituzte briozooak klasifikatzeko, hau da, lofoforoa, epistomaren existentzia, gorputz-ormaren muskuluak, eta abar.

I- GYMNOLAEMATA klasea.-

Epistoma gabeko lofoforo borobildunak; gorputz-ormak muskulu parietalak edukitzen ditu soilik; aldameneko zooideen zelomak ez dira jarraiak izaten. Bereziki itsastarrak.

1.-CYCLOSTOMATA ordena.-

Kaltzifikatutako zooide hodikarak. Ireki-gunea (operkulu gabekoa baina mintz zulatuaz es talita egoten da) terminala eta, normalean, zirkularra izaten da. Polimorfismoa maiz asko agertzen da eta gonozoidak, kenozoidak eta na nozoidak (garro bakarreko zooide txikiak) beha tu izan dira. Inkubazio-gelaunean, hots, gonozoidetan, enbrioi bakarretik, eta polienbrioniaz, zooide berri franko eratzen dira.

2.- QUEILOSTOMATA ordena.-

Koloniak mintzezko edo kaltzifikaturiko zooideez osotuta egoten dira, zooide tartean ormak daudelarik. Irekigunea subterminala eta operkuluz horniturikoa izaten da; hainbatzutan idunekoa edukitzen dute, zeinak, zabalik irauten duen beste irekigune bat bait dauka; norma lean koloniek abikularioak, kenozoideak eta bibrakularioak azaltzen dituztenez, polimorfikoak izaten dira. Itsasoan bizi dira soilik.

3.- CTENOSTOMATA ordena.-

Zoezioak kitinazko materialez eratuta egoten direnez, zaluak izaten dira. Irekigunea terminala edo subterminala izan daiteke, eta operkulurik eduki ez arren, bestibulua ixten dueneko diafragma gainean mintz tolestua agertzen da zenbait kasutan. Agertzen diren hetero zooide bakarrek herrestadarra finkatzeko balio dute, hots, kenozoideak dira. Espezie batzu ur gezetakoak badira ere, gehienak itsastarrak dira.

II- PHYLACTOLAEMATA klasea.-

Ferra itxurako lofoforoz hornituriko zooideak (*Fredericella* izan ezik), eta epistomadunak; gorputz-orma muskularra izaten da; zoezioak ez dira kaltzifikatuak izaten, eta, ezosoak direnez, aldameneko zooideen zelomak jarraiak izaten dira.

3- Melendez-ek zoezioen berezitasunak aztertuz, ondoko sailkapena proposatu du:

I- STENOLAEMATA klasea.-

Zoezioak tubiformeak eta zilindrikoak izaten dira, hodi-barneetan zaharkako diafragmak edukitzen dituztelarik.

1.- CYCLOSTOMATA ordena.-

Zoezioen albo-aldeek elkar ikutzen dute, eta muturrak aske egoten dira. Koloniak narras taileak edo abartsuak izan daitezke, beraietan zoezio desberdinak erraz beha daitezkeelarik. Irekiguneak handiak izaten dira, eta hodiaren diametro osoa betetzen dute.

2.- TREPOSTOMATA ordena.-

Zoezioek zeharkako trenkadurak edukitzen dituzte, teka biren artean hodi estuagoak kokatzen direlarik, zeintzuek, halaber, zeharkako diafragmak bait dituzte. Koloniak xartatzailak ezezik, abartsuak eta tenteak ere izan daitezke.

II- GYMNOLAEMATA klasea.-

Zoezioak globo antzekoak izaten dira, eta ez dute trenkadurarik azaltzen. Zooideok luzeraz hazi barik, zabaleraz handitzen dira.

1.- CRYPTOSTOMATA ordena.-

Briozoo hauek paleozoikoan garatu ziren soilik; zoezioak koloniaren alde bakarrera irekitzen dira, beste aldea urez estalitako objektu bati atxekita, edota, lunarium izeneko orma jarraia eratzen egon daitekeelarik; koloniek itxura desberdinak eduki ditzakete: batzu flabeliformeak dira, beste batzu, ostera, den-

droideoak edo erretikularrak izan daitezke batez ere; tente daudeneko kolonietan substratuari eransten dien oinarria agertzen da.

2.- CHEILOSTOMATA ordena.-

Zoezioak oboideoak izaten dira, eta teka-ren diametroa baino txikiagoko zabalera dueneko irekigunez daude horniturik. Abikularioak, bibrakularioak eta obizelarioak agertzen dira. Anitz keilostomatuen zoezio barnean sistema hidrostatikoa kokatzen da, zeinak, lofoforoa kanporatzen deneko kasuetan, zoezioan depresio rik ez sortzea posibilitatzen bait du. Sistema hau, poroaz kanporantz irekitzen den zakuan datza. Zoezioaren irekigunea eta zaku konpentsatorioaren poroa independenteak izan daitezke, edota, sistema hidrostatikoaren poroak bazterreko muxarradura txikia sortaraz dezake.

2.1. ASCOPHORA subordena.-

Sistema hidrostatikoz hornituak.

2.2. ANASCA subordena.-

Zaku konpentsatoriorik ez dutenak.

3.- CTENOSTOMATA ordena.-

III- PHYLACTOLAEMATA klasea.-

Gelatinazko zoezioak edukitzen dituzte.

Aureko hiru sailkapenak aztertutakoan, begi bistakoa da Meglitsch eta Grassé-k ez dituztela fosilak klasifikatu. Bestalde, Melendez eta Ryland-en sailkapenen artean desberdintasun txikiak daude; dena den, Ryland-ek karakteristika-kopuru handiagoa kontutan hartu duenez, autore honek plazaratutako sailka-

pena iruditu zaigu egokiena, eta beroni jarraituko gatzazkio lan honetan:

I- STENOLAEMATA klasea

- 1.- CYCLOSTOMATA ordena
- 2.- TREPOSTOMATA ordena
- 3.- CRYPTOSTOMATA ordena
- 4.- CYSTOPORATA ordena

II- GYMNOLAEMATA klasea

- 1.- CHEILOSTOMATA ordena
 - 1.1. ANASCA subordena
 - 1.2. ASCOPHORA subordena
- 2.- CTENOSTOMATA ordena
 - 2.1. CARNOSA subordena
 - 2.2. STOLONIFERA subordena

III- PHYLACTOLAEMATA klasea

Briozoo bizi gehienak (2000 gen.) gimnolematuak dira, hauen barnean keilostomatuak nagusi direlarik.

Taxon hauen berezitasunik aipagarrienak I. taulan laburtu dira.

		ESTENOLEMATUAK			GIMNOLEMATUAK		FILAKTOLEMATUAK
	ZIKLOSTOMATUAK	TREPOSTOMATUAK	KRIPTOSTOMATUAK	KEILOSTOMATUAK	KTENOSTOMATUAK		
ZOEZIOAK	tubiformeak eta kaltzifikatuak; irekigune boro-bila, operkulu gabekoak	kalkareoak eta tubiformeak; paraleloak, sekzio poligonala; zeharkako trenkadurak	kalkareoak; tubiformeak; diafragma-holtzak dituzte	kaltzifikatuak edo kitinazkoak, kutxa itxurakoak; irekiguneak operkulua du.	mintzezko, kitinazko edo gelatinezko tekak; batzutan irekigunea tolestutako idunekoak itxi egiten du.	zilindrikoa, ez kaltzifikatuak; operkulu gabekoak.	
LOFOFOROA	zirkularra			zirkularra	zirkularra	ferra itxurakoa	
EPISTOMA	ez			ez	ez	bai	
GORPUTZ-ORMA	batzutan ezosoa izaten da, eta aldameneko zooideen zelomak jarraiak izaten dira				poroak tapoi tisularrez estalita daude, beraz aldameneko zooideen zelomak ez dira ukitzen	ezosoa da, zooideen zelomak jarraiak dira	
GORPUTZ-ORMAREN MUSKULATURA	gorputz-orma ez da muskularra.				gorputz-orma ez da muskularra izaten.	gorputz-orma muskularra	
LOFOFORO-ATERATZEA	ez da oinarritzen gorputz-ormaren deformazio muskularrean				muskulu parietalez (extrintsekoak); gorputz-ormaren deformazioa du oinarritzat.	gorputz-ormaren muskulu zirkularrak baliatzen da	
ZOOIDE BERRIEN ERAKETA	banaketa-orma inertzoidalen bidez				zeharkako trenkaduraz etagemabaten banaketa dela kausa sortzen dira.	gemazioz	
HETEROZOOIDEAK	gonozoideak eta kenozoideak				kenozoideak, abikularioak, bibrikularioak	kenozoideak	ez dute azaltzen
SAKABANAKUNTZA	soilik itsastarrak				itsastarrak	batez ere itsastarrak	ur gezetakoak

I. TAULA

3.3- ERAKETA OROKORRA

3.3.1.- KOLONIAK.-

Briozooek zenbait zooidez osoturiko koloniak eratzen dituzte, *Monobryozoon* ktenostomatua salbuespena delarik, kasu honetan zooide funtzional bakarra bait dago; dena den, beronek herrestadarrak azaltzen ditu, zeintzuak seguraski zooide aldarazitakoak bait dira.

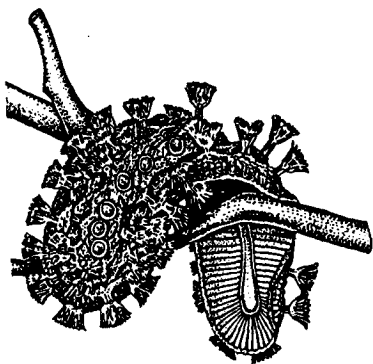
Briozoo-kolonia osoa, sexualki sortarazitako larbaren metamorfosiaz erdiesten deneko antzestrulatik jaiotzen da. Zooide bakoitzaren epidermiak geruza eskeletikoa jariatzen du, funtzio bikoitza duena: batetik, koloniari eustea, eta bestetik, polipidoa babestea. Edozein modutara, zooide tartean protoplasma-jarraitasuna adierazten denez, eta espezie baten kolonia desberdinak (nahiz eta bata bestearen alboan bizi) inoiz batzen ez direnez, ezin har ditzakegu koloniak izaki-kolekzio hutsak bailitzen.

Koloniak mota askotakoak izan daitezke, ondoko hiru arrazoiak direla kausa bereziki: batetik, zooide-izaera, hau da, kitinazkoak, gelatinazkoak edota kalkareoak izatea; bestalde, zooideek morfologia desberdinak azal ditzaketela (hodikarak, oboideoak edo poliedrikoak, kasu batzutarako); eta azkenik, gemazio-motaren eraginez zooideek izan ditzaketen kokapen bereziak. Kasu batzutan gemek hain garapen handia izaten dute, ezen koloniak geruza bakarreko zooideen xartapenak izaten bait dira (3.6A eta 3.8H,I ird.). Beste hainbatzutan, zutikako laminarrak izan daitezke (3.6B eta 3.8K ird.) bai lobulatuak eta bai fenestratuak ere (3.6C ird.). Zenbait kasutan, landare itxura edukitzen dute, edo gelatinazko masa lobulatu handiak eratzen (3.6D ird.). Beste batzutan, ordea, abarkaturiko herrestadar aske edo narraztaileak egoten dira, zooideak adarretan zehar eta taldeak eraturik kokatzen direlarik (3.6E ird.). Nahiz eta *Monobryozoon* eta *Kinetoskias* generoen koloni zatia basatan sartuta bizi, eta *Lunulites* fosilen eta *Cristatella* filaktotematuen (3.7A ird.) koloniak aske izan, briozoo gehienek substratuari itsatsita egoten dira.



3.6. IRD/ Briozooen zenbait kolonia-mota:

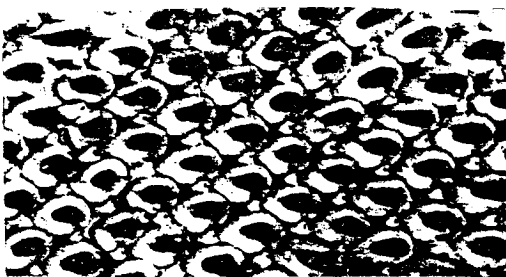
- A: *Flustrellidra* eta *Alcyonidium* karnoso xartatzaileak, *Fucus serratus* algaren gainean.
- B: *Flustra foliacea* anaskoaren kolonia
- C: *Bugula turbinata* anaskoaren kolonia abarkatua
- D: *Alcyonidium gelatinosum* karnosaren gelatinazko gingilak
- E: *Bowerbankia imbricata* estoloniferoaren kolonia, *Ascophyllum* algaren gainean.



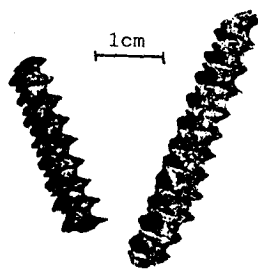
A



B



C



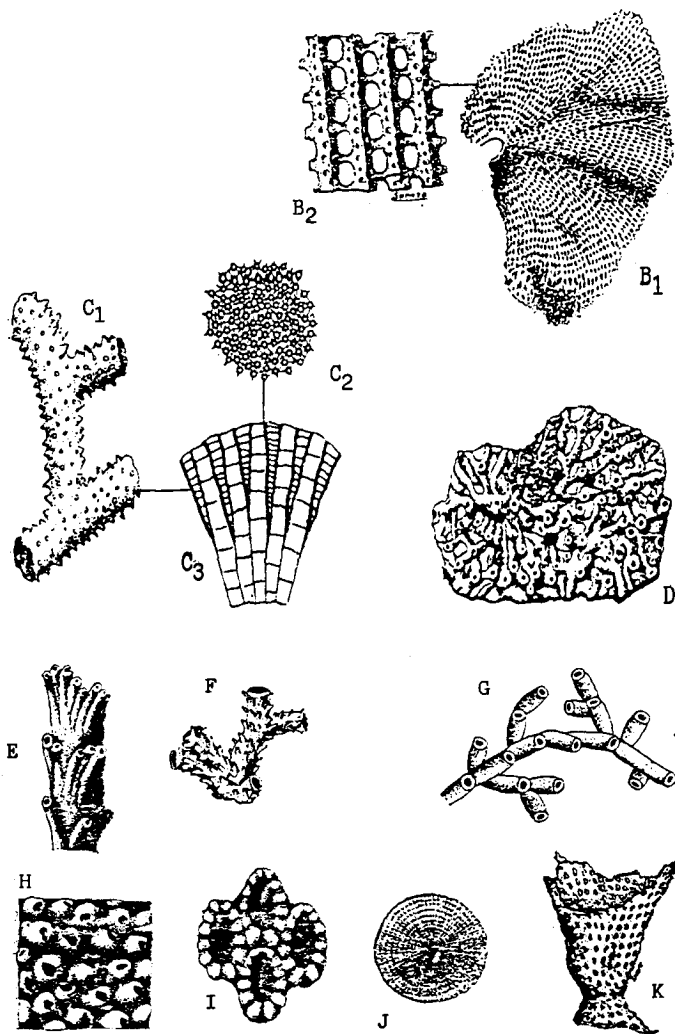
D

3.7. IRD/ A: *Cristatella mucedo* filaktolematuaren kolonia osoa.

B: *Lophopus crystallinus* filaktolematuaren kolonia txikia.

C: *Stamenocella cuvieri* anaskoaren kolonia.

D: *Archimedes wortheni* fosilaren kolonia.



3.8. IRD/ B: *Fenestella antiqua* kriptostomatuaren kolonia.

C: *Hollopora ramosa* trepostomatua.

C.1/ kolonia.

C.2/ superfiziea emandaturik.

C.3/ sekzio tangenziala.

D: *Aulopora conglomerata* trepostomatuaren kolonia.

E: *Idmonea compressa* ziklostomatua.

F: *Diastopora tubulosa* ziklostomatuaren kolonia.

G: *Stomatopora dichotoma* ziklostomatuaren abarkaturiko kolonia.

H: *Eschara ampulla* keilostomatu askofoaroaren kolonia.

I: *Membranipora crenulata* anaskoaren kolonia.

J: *Retepora cellulosa* askofooa.

3.3.2.- ZOOIDEAK.-

Koloniek osotzen dituzten zooide guztiak ez dira berdinak izaten, mota bitakoak baizik: batzuak, heterozooideak hain zuzen, funtzio bereziak betatzeko aldarazita agertzen dira; besteek, ordea, elikadura-funtzioa dute bere gain, eta autozooidea deritze. Dena den, 3.2. atalean aipatu denez, filaktolematuak ez dira poliformikoak izaten (I. taula). Halaber, estenolematu eta gimnolematuetako autozooidearen gorputz-orma, irekigunea daukan (zeina batzutan operkuluz horniturik egoten bait da) kutxa babestaileaz eratuta egoten dela ikusi da, irekigune honetatik garroak ateratzen direlarik. Filaktolematuen zoezioak, ordea, mintzezkoak izaten dira, eta irekiguneak ez du operkulurik edukitzen.

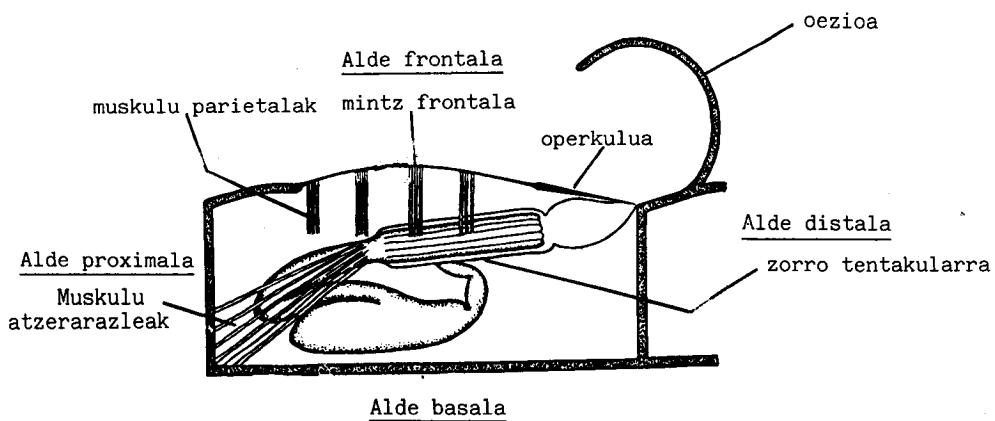
Irekigunea kokatzen deneko superfiziea frontaltzat hartzen da, kontrakoa basala delarik; briozoo xartatzaileetan substratuari eransten zaion aldea basala izaten da. Kolonia-jatorritik hurbilen dagoen muturrari proximala deritzo, aurkakoa distala delarik. Normalean, irekigunea mutur distalaren inguruan kokatzen da (3.9. eta 3.4. ird.)

Ondoren, heterozooide arruntenak eta autozooideen sistema hidrostatiko desberdinak aztertuko dira.

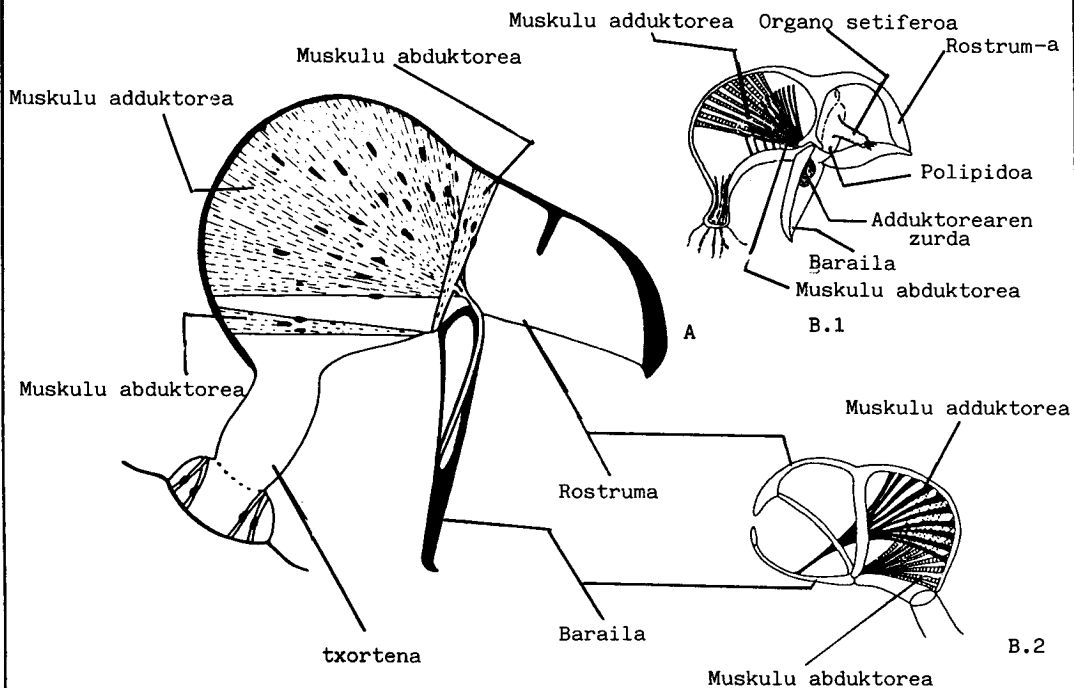
3.3.2.1.- Heterozooideak.-

Heterozooide arruntenak honako hauexek izaten dira: abikularioak, bribakularioak, kenozooideak eta gonozooideak.

A- Abikularioak: soilik keilostomatuetan agertzen dira, eta txorten labur batez zooidearen gorputz-orma lateralari itsatsita egoten dira. *Bugula* generoan (ugariena deneko *B. neritina* espeziean izan ezik) abikularioa oinarrian artikulatuta egoten da, ondorioz higikortasuna lortzen duelarik (3.10. ird.)



3.9. IRD/ Zooide anaskoaren irudia, sekzio optikoan.

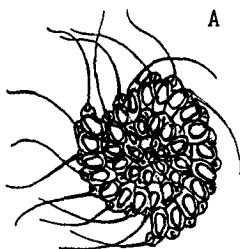


3.10. IRD/ A: abikularioaren eskema orokorra.

B: *Bugula* anaskoaren abikularioa.

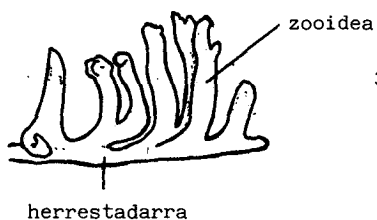
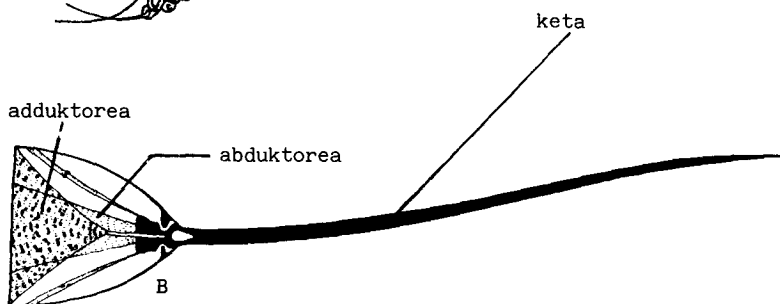
B.1/ baraila irekita.

B.2/ baraila itxita.



3.11. IRD/ A: *Heliostoma keilostomatuaren* kolonia, zeinak bibrakularioak azaltzen bait ditu

B: Bibrakularioaren eskema orokorra.



3.12. IRD/ *Paludicella ur gezetako ktenostomatua*

herrestadarra



3.13. IRD/ *Membranipora membranacea* anas-koaren kolonia-superfiziearen scanning EM picture delakoa.

Heterozooide honen egitura zera da: moko gisara estutzen den eta hutsik dagoen burua; moko oinarrian, barailarekin artikulatzen da. Baraila higitzeko behar diren muskuluak, buruaren barnean kokatzen dira, zeina aldarazitako zoezioa bait da, eta irudietan ikus dezakegunez, hiru izaten dira; alde batetik, baraila irekitzeko erabiltzen diren abduktore biak, eta bestetik adduktoire handi bat, zeinak arkua ixten bait du. Dena den, espezie guztien abikularioak ez dira higikorrak izaten: *Schizoporella* generoko espezetan, kasu batetarako, abikularioa autozooidearen gainazal dortsalean finko agertzen da, barailak kolonia-planoaren gainetik daudelarik (3.15C ird.) *Flustra* generoan, abikularioak interzoidalak izaten dira, kolonietan autozooide batzuren ordez kokatzen direlarik.

Abikularioaren baraila autozooidearen aldarazitako operkula denez eta operkuluaz horniturik soilik keilostomatuak daude, nabarmen da abikularioak orden honi zedatuta egongo direna.

Abikulario higikorrek organismo txikerrak, batez ere beste animalia finkoen larbak, harrapatzen edo eragozten dituzte; hala ere, beraien zereginak ondo definitu gabe irauten du.

B- Bibrakularioak: abikularioen barailak ezezik bibrakularioak ere operkuluarekiko homologoak direnez, keilostomatueta aurki daitezke soilik. Bibrakularioetan, operkulua keta luze bihurtzen da, plano batetan zehar higi daitekeelarik, eta, antza denez, gainazala hondakinez eta larbez garbitzeko erabiltzen dira.

C- Kenozooideak: hainbat estenolematutan eta gimnolematutan behatu diren heterozooide hauek, herrestadarrak, finkapen-diskoak, sustrai antzeko egiturak eta koloniaren beste alde begetatiboak eratzen dituzte. Zooideok hain bakunduta daude, ezen beraien estruktura gorputz-ormaz eta ehunezko xingola batzuez (zeintzuek gorputz-barrunbea alde batetik bestera zeharkatzen bait dute) osotuta dagoela (3.12. ird.).

D- Gonozoideak: zenbait ziklostomatutan agertzen diren inkubazio-gelauneak dira, zeintzuak geroxeago aztertuko bait dira, ugalkuntzari buruzko atalean hain zuzen.

3.3.2.2.- Autozooideak: sistema hidrostatikoa.-

Briozoo guztiek, mekanismo desberdinez baliatuz lortzen duten likido zelomikoaren presioaren emendioa dela kausa kanporatzen dute lofoforoa.

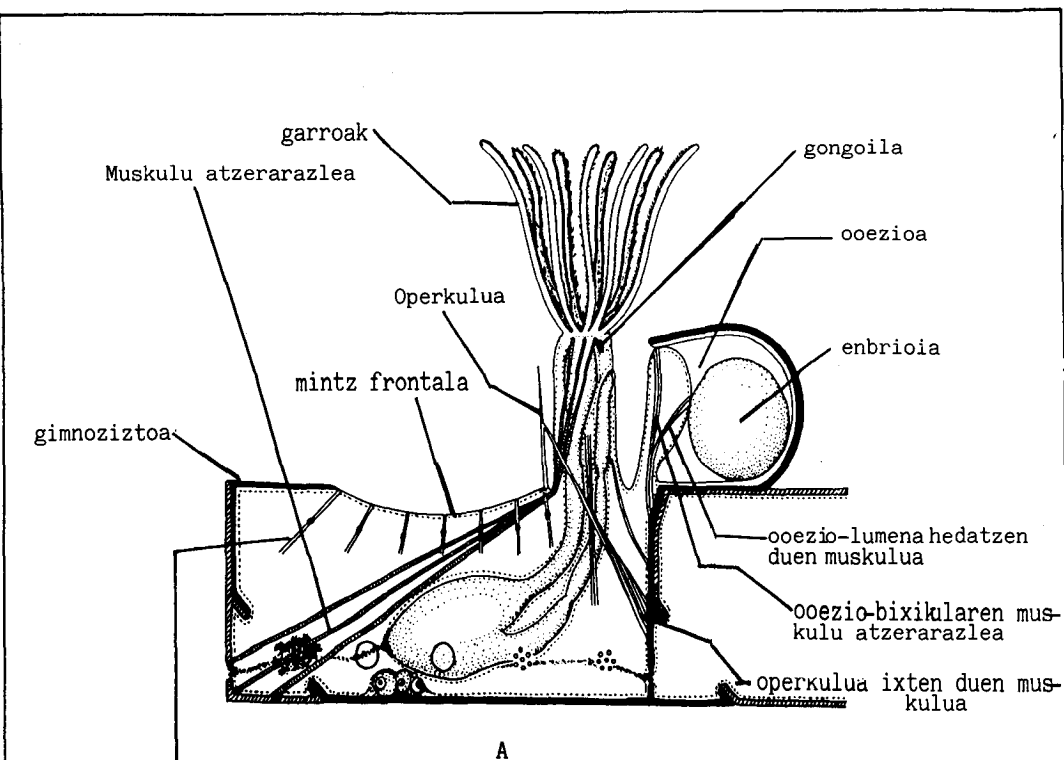
Ektoprokto anaskoetan, zooidearen alde frontal osoa, edo zati bat, ez-kaltzifikatua izaten da, mintz frontal zaluaz estalitako opesia deritzon leihoa agertzen dutelarik (3.4., 3.9. eta 3.14. ird.). Zoezioaren orma zurrunari eta mintz frontalari datxezkien muskulu parietalen eraginez, mintz frontala barnerantz tiratua izaten deneko kasuetan, presio hidrostatikoa hantitu egiten da, eta ondorioz, lofoforoa kanporatu egingo da astiro. Uzkurketarako, ostera, zooidearen orma frontalari eta lofofoaren oinarriko trenkadura zelomikoari lotuta dauden musku lu atzerarazleak erabiltzen dira, eta oso azkarra izan daiteke.

Mintz frontala ziztidoaren puntu ahula denez, alde frontala babesteko era desberdinak azaltzen dira hainbat espezieetan, nahiz eta anasko batzutan (adibidez *Membranipora membranacea*; 3.13. ird.) alde frontal osoa mintzaz estalita egon.

Zenbait taldetan (*Electra* generoan kasu batetarako), mintz frontalaren azalera murriztu egiten da, obalo itxurako opesia azaltzen dutelarik (3.4. eta 3.15A ird.)

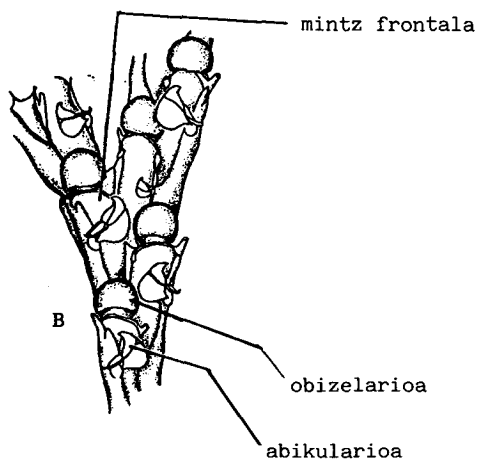
Anitz espeziek, opesia inguruan paratzen diren arantzak garatu dituzte albo-ormen ertz frontaletan (3.16A ird.). *Membraniporella* anaskoan, berriz, arantza hauek lauak dira, eta opesia zeharkatzen dute sahiets gisara (3.16B ird.); espezie gutxi batzuk, polipidoaren babes arantza luze eta makur bakarraz lortu dute.

Azkenik, aldarazpen handiena *Cribrillina* generoan aurkitzen da: kasu honetan arantzak fusionatu egin dira babes-estal-



A

muskulu parietal transbertsalak



B

3.14. IRD/ A: Briozoo anaskoaren eskema

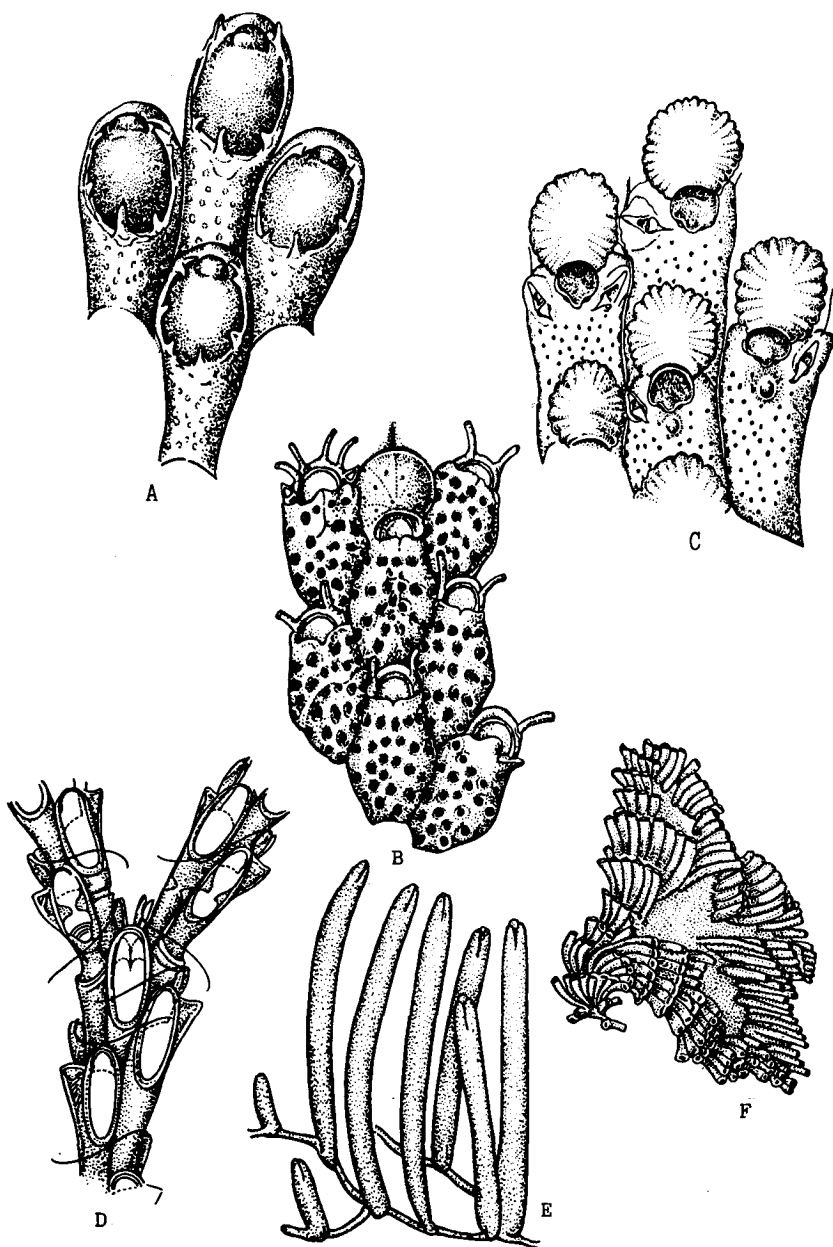
B: *Bugula* anaskoaren kolonia

kia eraturik, eta, ura mintz frontaleraino hel dadin, estalki honek poroak azaltzen ditu. Beste talde batetan, antzerako alda razpena gertatu da independenteki, eta mintz frontala, aurre-aldetik aske dagoeneko ganga zurrunaz estali da. Beste anasko batzuk, bestetik, mintz frontalaren azpitik kriptozisto izeneko orma kaltzifikatua eratzen dute polipidoa babesteko; muskulu parietalak kriptozisto hau poro bidez zeharkatu ondoren mintz frontaleraino heltzen direnez, briozoo hauek lofoforoa kanporatzeko ez dute inolako oztoporik izango (3.17 ird.).

Askoforoetan, alde frontal osoa, irekigunea izan ezik, orma kaltzifikatuaz estalita egoten da, babes maximoa lorturik (3.15C, 3.18. eta 3.19. ird.). Keilostomatu hauen mintz frontalaren inbaginazioaren kariaz, orma azpitik zaku konpentsatorioa, hau da, ascus delakoa hedatzen da.

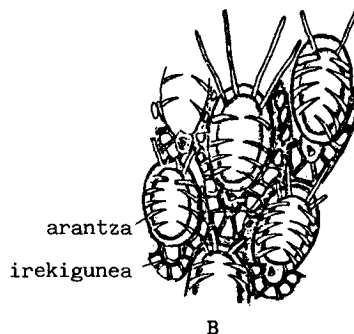
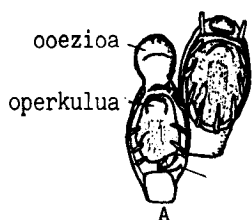
Normalean, ascusa zoezioaren irekigunean zabaltzen da, irekigunearen alde proximalean muxarradura agertzen delarik. Anaskoen eta askoforoen operkuluak konparatzean, ondoko desberdintasun biak beha daitezke: batetik, askoforoena anaskoena baino lodi eta hauskaitzagoa izaten da, eta bestetik, irekigunea doituago artekatzen da. Horiez gainera, askoforo hauen operkulua ez da irekigunearen ertzean artikulatzen, muxarradura eta benetako irekigunearen tartean baizik, hau da, operkulua alde bitan agertuko dute; atze-aldea jaisten deneko kasuetan (beraz, ascusa irekita egongo da), aurre-aldea igon egiten da, irekigunea zabaldurik. Muskulu parietalen eraginez ascusa hedatzean, ura barneratu egingo da, eta ondorioz, zelomaren presio hidrostatikoa handitzen da; beraz, lofoforoa kanporatua izango da. Une berean, operkuluak bai irekigunea eta bai muxarradura ere zabaltzen ditu. *Microporella* eta beste genero batzutan, muxarradura eta irekigunea banatuta azaltzen dira; hau honela, zaku konpentsatorioa poro baten bidez komunikatzen da inguru-nearekin zuzenean.

Gymnolaemata klaseko bigarren ordeneko (hots, ktenostomatuetakoa) (*Nolella*: 3.15E eta 3.20B ird.) espezieen zoezioak kaltzifikatuak inoiz izaten ez direnez, lofoforoa irekitzeko ez du te mekanismo konpentsatoriorik behar.



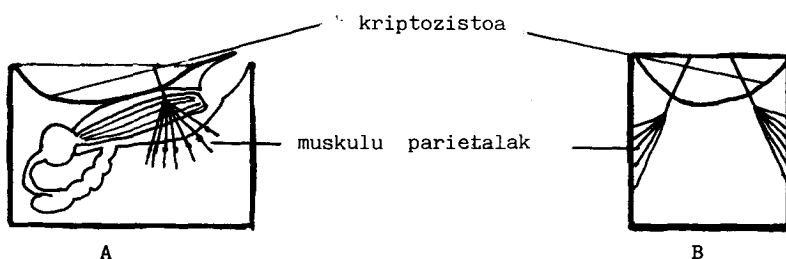
3.15. IRD/ Briozooen zenbait zooide.-

- A: *Electra pilosa* anaskoa mintz frontala babestuta.
- B: *Cribrillina punctata* anaskoa, zeinean arantzak fusionatu egin bait dira.
- C: *Schizoporella unicornis* askofoa: mintz frontal kaltzifikatuak pseudoporoak azaltzen ditu. Abikularioak eta oozioak beha daitezke.
- D: *Scrupocellaria scruposa* bibrakulariodun anaskoa.
- E: *Nolella gigantea* ktenostomatua.
- F: *Tubulipora liliacea* ziklostomatua.



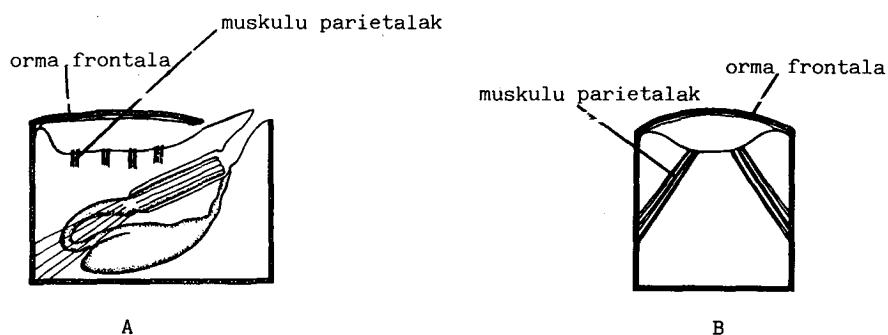
3.16. IRD/ A: *Callopora keilostomatua* frontalki ikusita.

B: *Membraniporella* anaskoaren kolonia-zatia.



3.17. IRD/ A: Kriptozistoa daukaneko zoezioa frontalki behatuta.

B: Zoezioa bera bista lateralean.



3.18. IRD/ A: Zooide askofoaroaren sekzioa, non mintz frontal azpitik ascusa hedatzen bait da.

B: Zooide askofoaroaren sekzio transbertsala.

Lofoforoa kanporatzeko, estenolematuek (osotzen duten hiru ordenetatik, soilik ziklostomatuek diraute bizirik) garatu duten sistemak, ez dakar gorputz-ormaren deformazioa, likido zelo mikoaren presioaren handiketan oinarritu arren (3.15F ird.). Briozooa uzokurtuta dagoeneko kasuan, polipidoa mintzezko zaku zaluari kokatzen da, bestibuluarekiko idunekoa banatzen duela-rik. Bestibulu honi datxekzion muskuluen eraginez bestibulua he datzen denean, zeloma distalaren bolumena txikiagotu egiten da (zeloma, barrunbe zelomiko proximalera abiatzen bait da), mintzezko zakua konprimatu egiten delarik, eta ondorioz, garroak kanporatu egingo dira. Kontrako prozesua, muskulu atzerarazleen kizkurtzapenaz eta bestibulua hedatzen duteneko muskuluen lasaipenaz lortzen da.

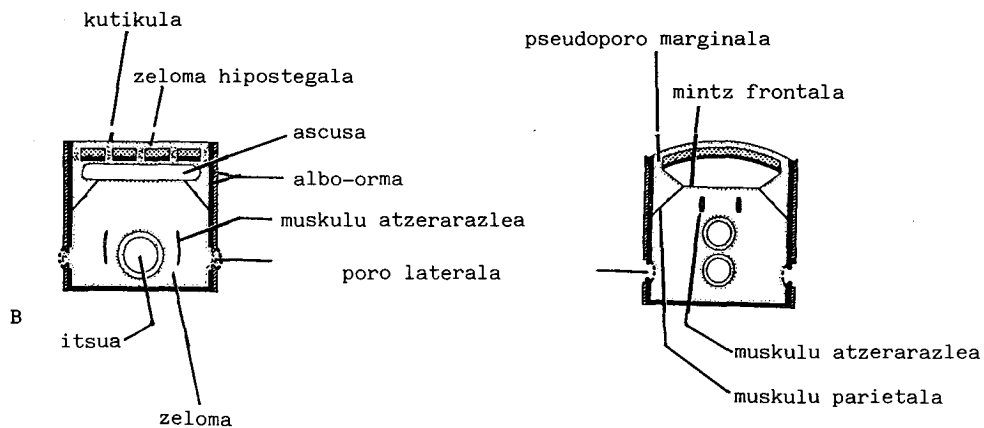
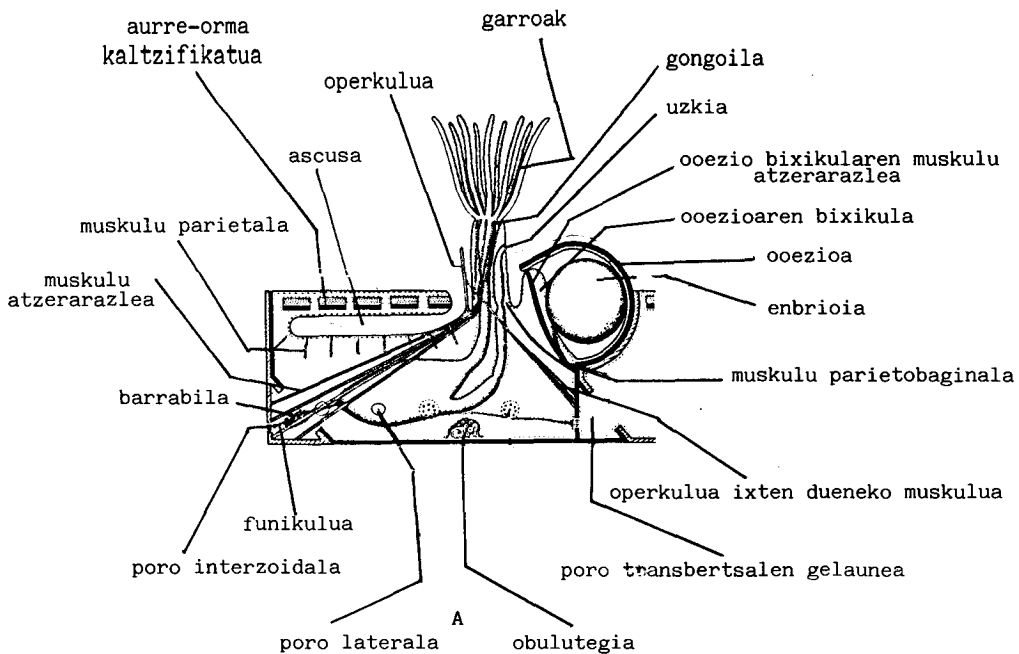
Atal honi bukaera emateko, filaktolemauek azaltzen duten mekanismoa aipatu behar da. Briozoo hauen gorputz-orma biguna da, eta muskulu-geruza bitaz osotuta dago: kanpoko geruza zuntz zirkularrez eratua, eta barnekoa, zuntz longitudinalaz. Gorputz-orma zaluari denez, garroak zuntz zirkularren eraginez kanpora daitezke, une berean bestelako muskulu bidez bestibulua he datu egiten delarik. Aipaturiko muskuluak (gorputz-ormako zuntz zirkularrak eta bestibuluari datxekzionak) lasaitzean, eta muskulu atzerarazleak kizkurtzean, polipidoa uzokurtu egiten da (3.21. ird.).

3.3.3. GORPUTZ-ORMA.-

Zoezioa, aldaraztutako estalki kutikulartzat jo daiteke, briozooen orma somatikoa estuki atxekita bait dago.

Anitz ktenostomaturen gorputz-ormaren osagaiak, honako hauexek izaten dira: zelula lauezko epidermia, beronen gainean kokatzen den kitinazko kutikula, eta peritoneoa. Ktenostomatu batzutan, kutikula harea-bikorrean estalirik egoten da, eta karnoso askoren epidermiak, kasu batetarako, gelatinazko geruza jariatzen du.

Ormak kaltzifikatuak direneko kasuetan, hots, estenolematuetan eta keilostomatuetan, hain zuzen, geruza kalkareoa epidermi eta kutikula artean ezartzen da (3.22. ird.)



3.19. IRD/ A: Keilostomatu askoforoaren sekzio sagital eskematikoa.

B: Sekzio transbertsalak.

Anaskoen mintz frontalaren egitura, ktenostomatuen orma so matikoarena bezalakoa da, ez bait dago kaltzifikatuta. Hainbat asko forotan, gorputz-ormaren kaltzifikazio primarioa, kaltzifikazio sekundarioz estalirik agertzen da; sarritan, kaltzifikatu gabe gelditu diren espazioak beha daitezke, zeintzuak, gorputz-ormaren geruzez estalirik eta ehun biziz osaturik bait daude. Antza, pseudoporo hauek funtzio garrantzitsua lukete kaltzifikazio sekundarioan (3.15C ird.).

Halaber, zenbait ziklostomatuk orma kaltzifikatu bikoitza du, barneko ormetan zehar poroak azaltzen dituelarik.

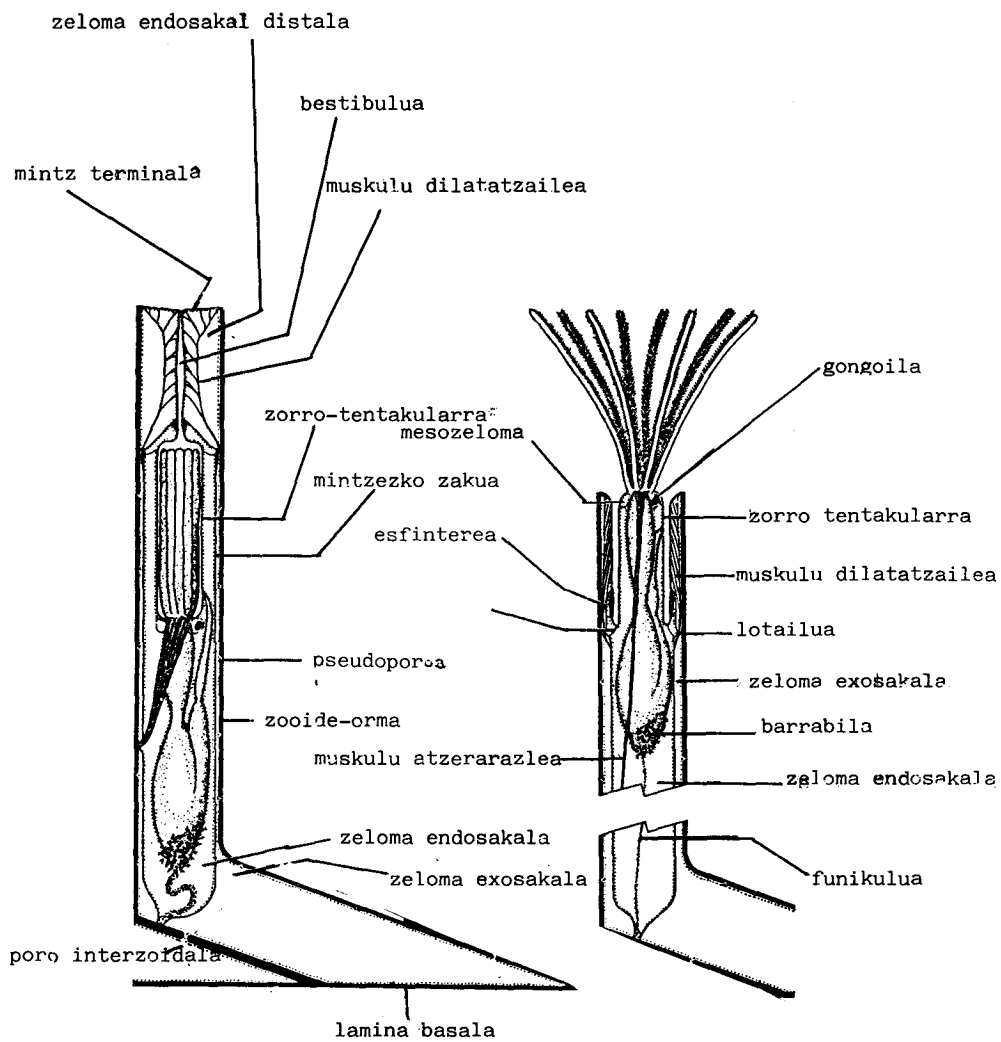
Bestalde, filaktolematuen gorputz-ormaren garapen histologikoa, estenolematuena eta gimnolematuena baino handiagoa da. Epidermia, kanpo-aldetik kutikula fin edota gelatinazko geruzalodia jaria dezaketen zelula altuez osotuta dago. Horiez gainera, filaktolematuek lofoforoa kanporatzeko gorputz-ormaren muskuluak erabiltzen dituztenez, ormok ezin egon daitezke kaltzifikatuta. Azkenik, ondo garatutako peritoneoak zeloma inguratzen du.

Briozooen irekigunean gorputz-orma inbaginatu egiten da, esfinterean bukatzen den vestibulua eraturik. Zenbait ziklostomatu eta ktenostomatutan vestibulua oso luzea izan daiteke (3.3 eta 3.20. ird.)

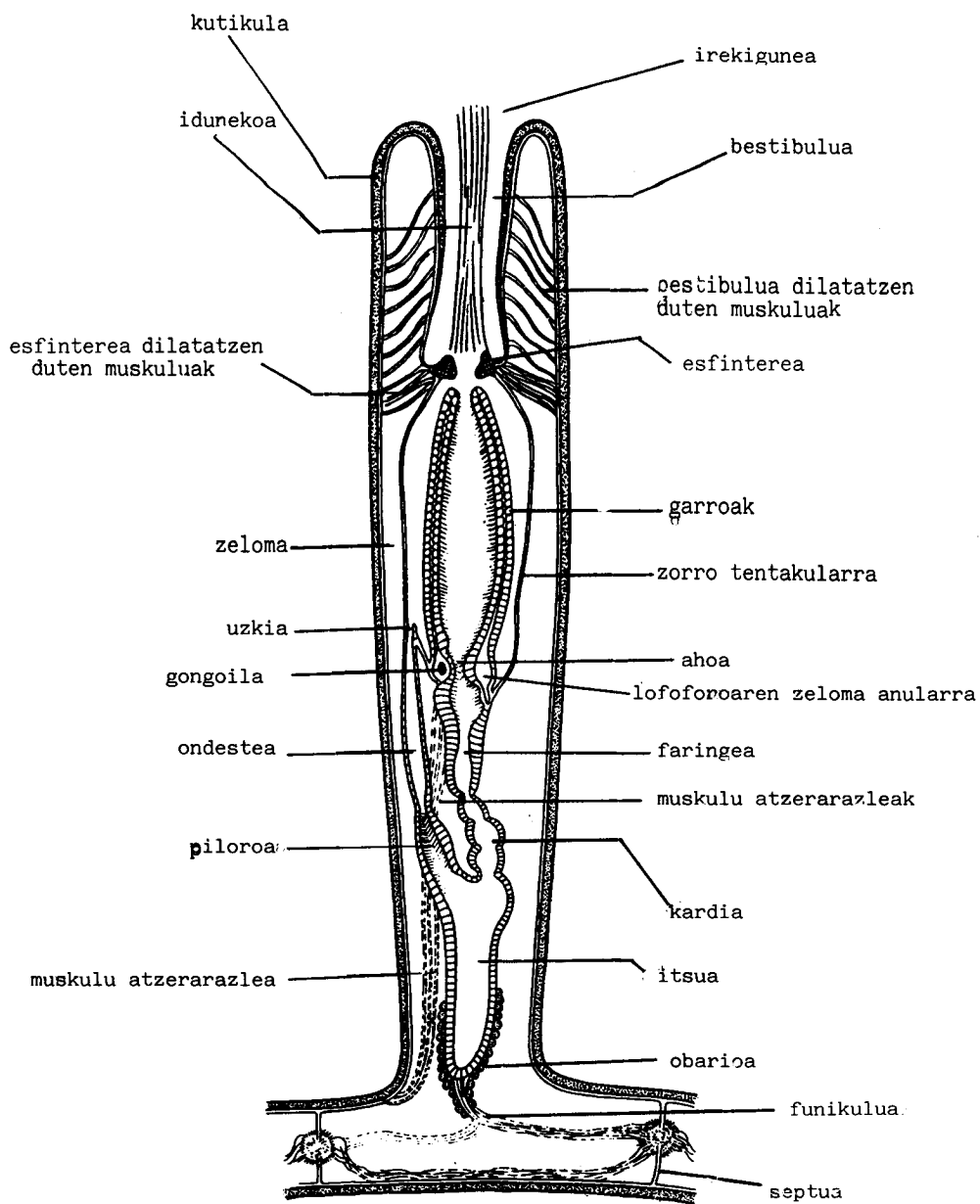
3.3.4. ZELOMA.-

Estenolematu eta gimnolematuetako zeloma, trenkadura ezosoaz zati bitan banatuta egoten da; bata, lofoforoa inguratzen eta garro barnetik hedatzen den zeloma distala, hots, mesozeloma, eta bestea, metazeloma deritzona.

Zeloma, peritoneo lauaz inguraturik aurkitzen da, eta halaber, peritoneoz estalirik dauden zelula fusiforme mesenkimati-koek zeharkatzen dute; azken hau, oso argi ikusten da funikulan (3.3., 3.19., 3.20. eta 3.21. ird.), zeina urdailari eta zooidearen orma proximalaribait datxekie. Zeloma baitan beste motatako zelula batzu aurkitu dira, adibidez, fagozito ameboideoak eta granular fusiformeak.



3.20A IRD/ Zoide ziklostomatu bi.



B

3.20B IRD/ B: *Nolella karnosoaren* sekzioa.

Filaktolematuek mesozeloma eta metazelomaz gain, beste barrunbe zelomikoa azaltzen dute, hau da, protozeloma, zeina epistoma barnean kokatzen bait da.

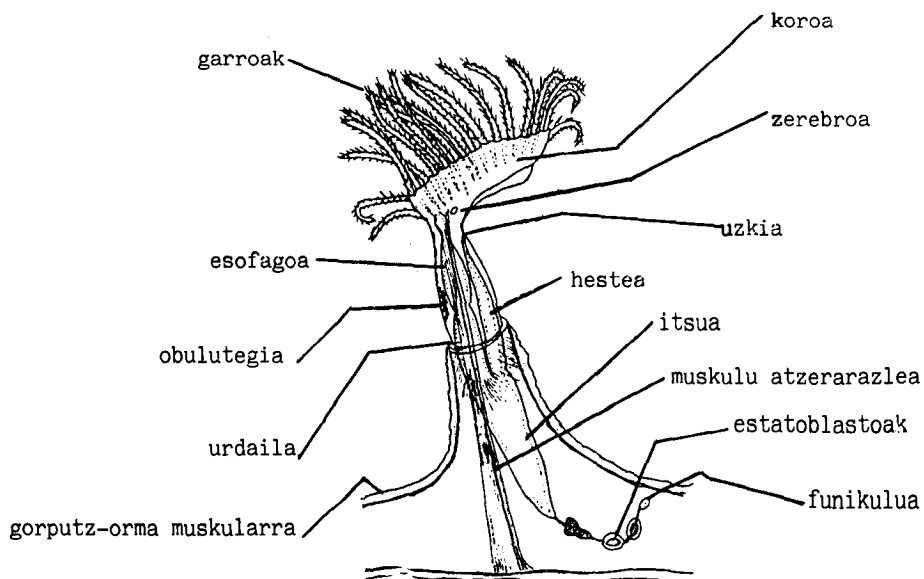
3.4- FISIOLOGIA

3.4.1.- LISERI-HODIA ETA ELIKADURA.-

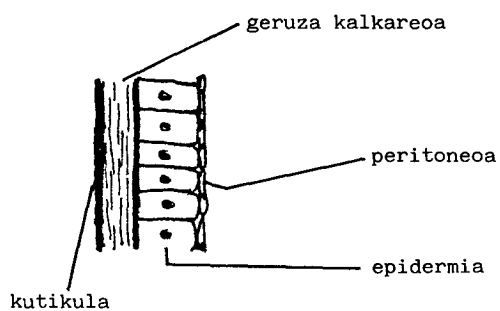
Garro alboetako zilioek, beherantz eta garro tartetik kanporantz joaten den ur-korróntea sortarazten dute, elikagaiak ahorantz abiatzen dituztelarik (3.23. ird.).

Faringeari, ahulki muskularizatutako esofagoa jarraitzen zaio (3.3., 3.20., 3.21. eta 3.24. ird.). Normalean, esofago eta urdail artean kardia-balbula kokatzen da. Hainbat ktenostomatukhortz birrintzaile txikiez hornituriko hera edukitzen dute esofago oinarrian (3.25. ird.). Beste briozoo batzuren urdailak hiru atal azaltzen ditu: kardia, itsua eta piloroa hain zuzen (3.24. ird.).

Elikagaien ingestioa, bai faringe-gaineztaduraren zilioek eta bai faringean edosketa sortarazten duten faringearen behe-aldekodilatazio azkarrek ere errazten dute. Ahoa hertsia egin daiteke, eta garroen irabiatu ziliarren abiadura, txikiagotu edota zentzuz alda daiteke, ondorioz, elikagaiak eragotzi egiten dituztelarik. Faringea zeharkatu ondoren, elikagaiak esoga-goan biltzen dira (3.3. eta 3.24. ird.). Soilik faringea eta urdailaren atze-aldea dira ziliatuak, liseri-hodi osoa zuntz muskularrez forratuta dagoelarik. Muskulu hauek sortarazten dituzten aldizkako kizkurtzapen-uhinek, elikagaiak urdailera bultzatzen dituzte, itsu eta piloro artean atzerantz eta aurrerantz higitzen direlarik. Silén-en eritziz, mukus-kordoi luzeak barnean hartzen du, eta biraka hasten da atze-zilioen eraginez, gutxi gorabehera 150bira/min abiaduraz. Filaktolematuen liseriketa oso azkarra izaten da; Marcus-ek, janaria ugari deneko kasuan, ordubete baino gehiago liseri-hodian egoten ez dela frogatu zuen. Hau honela, liseriketa ez da efikaza izaten, eta adibidez, nematodo edo errotiferoek ihes egin dezakete liseriketa-prozesu osoa jasandakoan. Filaktolematuetan, liseriketa



3.21. IRD/ *Plumatella repens* filaktolematuaren egitura orokorra.



3.22. IRD/ Keilostomatuen gorputz-ormaren eskema.

guztiz extrazelularra izaten da, xurgapena hestean gertatzen delarik; dena den, anitz gimnolematuk itsuko eta kardiako epitelioan liseri-bakuolak era ditzake. *Zoobotryon* gimnolematuan, almidoia astiro liseritzen eta glukogeno eran gordetzen da. Proteinak, aldiz, urdailean hidrolisatzen, eta antza, toki berean xurgatuak izaten dira. Bestalde, urdail-epitelioko zelulek gantzak fagozitatzen dituzte. Azkenez, liseritu ez diren partikulak, hestean gorotz-bola txiki bihurtutakoan egozten dira lofoforoa kanporatuta dagoenean.

3.4.2.- ARNASKETA ETA EXKREZIOA.-

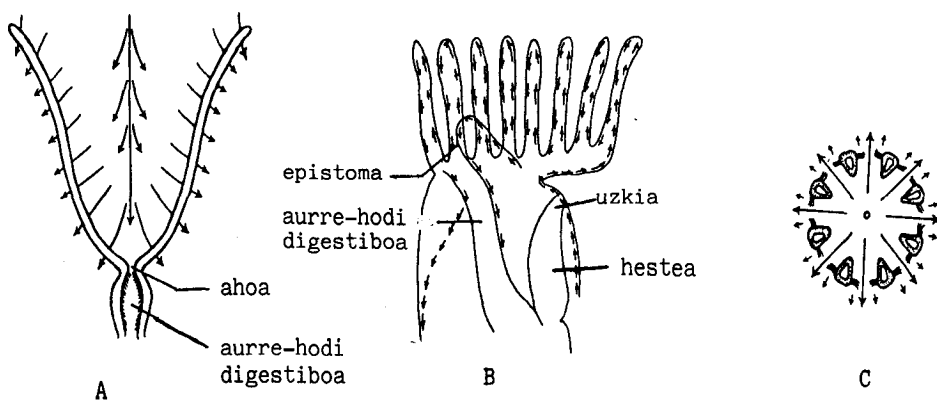
Arnas elkartrukea gorputz-azalean gertatzen da, lofoforoan zehar batez ere. Cori-ren eritziz, barne-garroak mesozelearekin komunikatzen dituzten kanal bifurkatuak (3.24. ird.), nefridio-aztarnak litezke. Dena den, hondakin nitrogenatuak kanal hauetan eratu arren, hainbat zoologok ez du ontzat hartzen Cori-k asmatutako hipotesia. Bestalde, elikagaien, gasen eta hondakinen barne-garraioa likido zelomikoaren funtzioa da, beronen baitan dauden zelomozitoek hondakinak pilatzen bide dituzte larik metapen-organo gisara.

Gorputz arre direlakoen eraketak dakarren kolonien behealdeko aldizkako kolorazioa, hondakin-metapenarekiko erantzun fisiologikoa izan daiteke, eta baliteke, hondakinak egozteko me^{tu} todoa izatea.

3.4.3.- NERBIO-SISTEMA.-

Briozooek zentzumen-organo berezirik eduki ez arren, kinada-hartzaileak azaltzen dituzte ur-korronteetarako eta kinada taktil eta kimikoetarako.

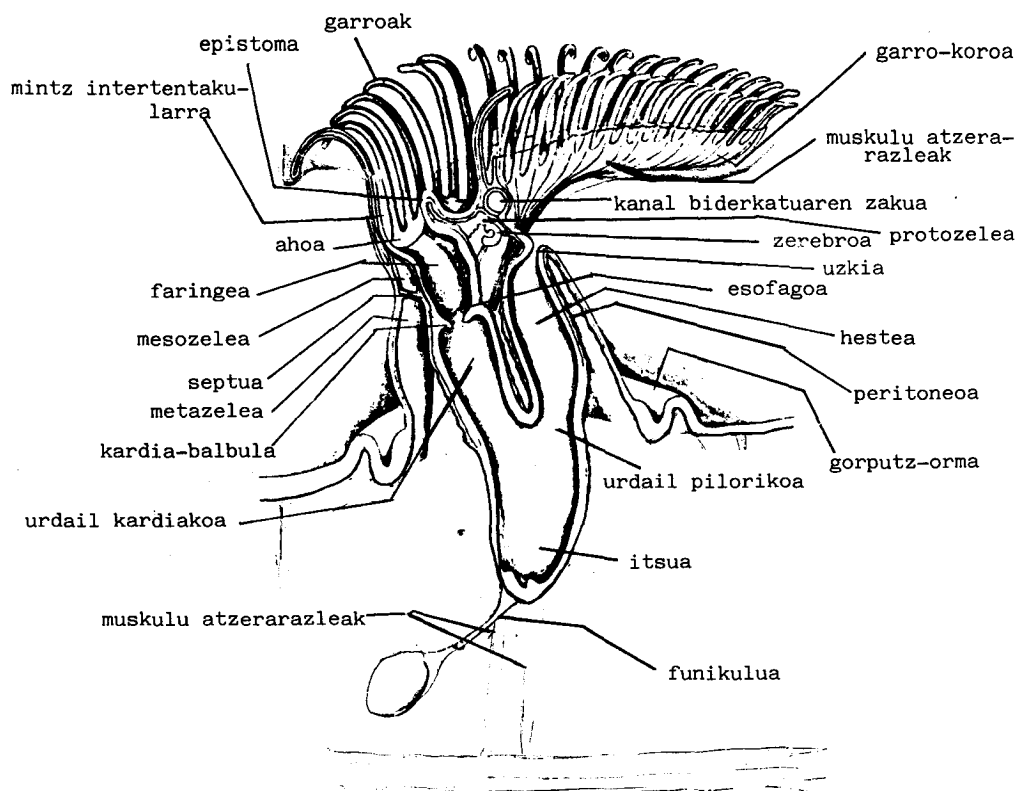
Nerbio-sistema bakuna da; gimnolematuek nerbio-eraztuna dute faringea inguratzen (3.5. ird.). Lofoforoko zeloma baitan kokatzen den, eta neuropilo zentralaz eta neurona periferikoez hornituriko gongoil zefaliko txikia, nerbio-eraztunari datxekio. Eraztun honetatik garro bakoitzera zuntz motore bina eta beste zuntz sentikor bina heltzen dira. Horiez gainera, gongoil zefa-



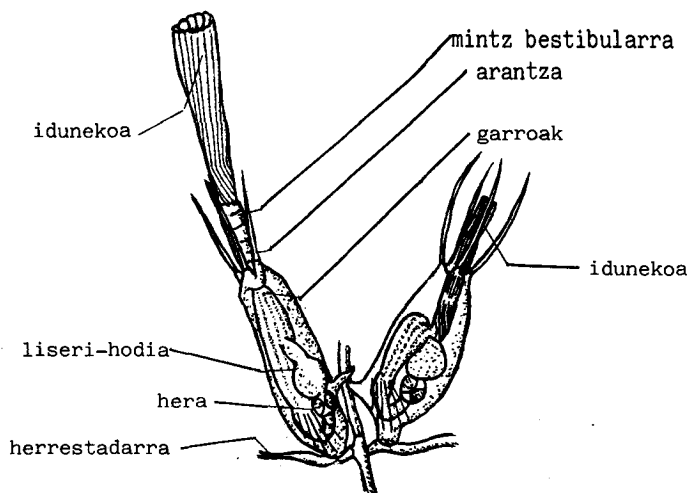
3.23. IRD/ A: Ziklostomatuen garro-koroaren sekzio longitudinala.

B: *Pectinella* filaktolomatuaren lofoforo-ziliarrak.

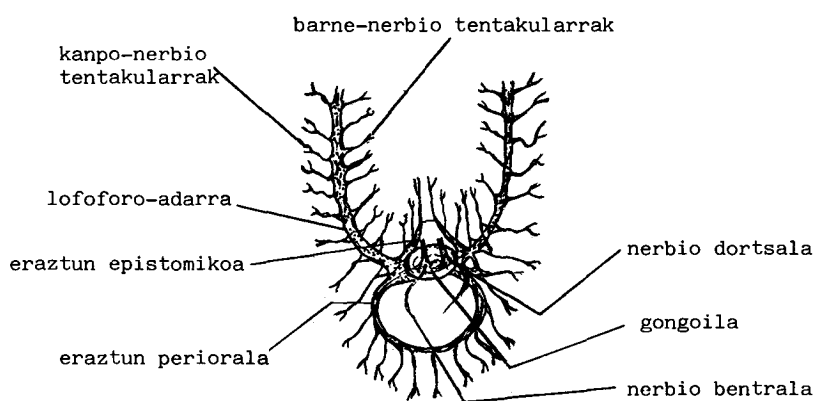
C: Ziklostomatuen garro-gangarraren sekzio transbertsala.



3.24. IRD/ Filaktolomatuen eskema orokorra.



3.25. IRD/ *Aeverilla* Ktenostomatuaren zooide bi.



3.26. IRD/ *Cristatella* filaktolematuaren nerbio-sistema.

likotik garro-zorrorantz ere zuntz sentikorren eta motoreen bikoteak abiatzen dira, zeintzuak, seguraski plexu subepidermi-koarekin erlazionatuta baitdaude. Halaber, garro-zorroaren nerbiotik edo gongoil zerebroideotik nerbio motoreak ateratzen dira liseri-hodira eta muskulaturara. Ziztidoak (hots, zooide-~~ormare~~ngeruza zelularren eta eskeletikoen multzoa) nerbio-sareak azaltzen du; autore batzuren arauera, sareak poro parietalak zeharkatuz aldameneko zooideak konektatuko lituzke.

Filaktolematuen nerbio-sistemak egitura desberdina izaten du. Hutsik dagoen gongoil zefalikoa, mesozelera irekitzen den bixikula peritonealean kokatzen da. Lofoforekiko paralelo doazen adar bi, gongoilez horniturik egoten dira, gongoil haue-tatik garroetarantzko nerbio motoreak eta sentikorrak ateratzen direlarik. Garro-inerbazioak lofoforo erdian etenaldia erakusten du, alde batetik epistomaren, eta bestetik, ahoaren eta faringearen kariaz. Aipaturiko oztopo biak, nerbio-eraztun perioralaz eta nerbio-eraztun epistomikoaz gainditzen dira (3.26. ird.). Gongoil zefalikotik garro-zorrora, faringera eta gorputz-muskuluetaradoazen nerbioak irteten dira.

3.4.4.- UGALKETA ETA GARAPEN ENBRIONARIOA.-

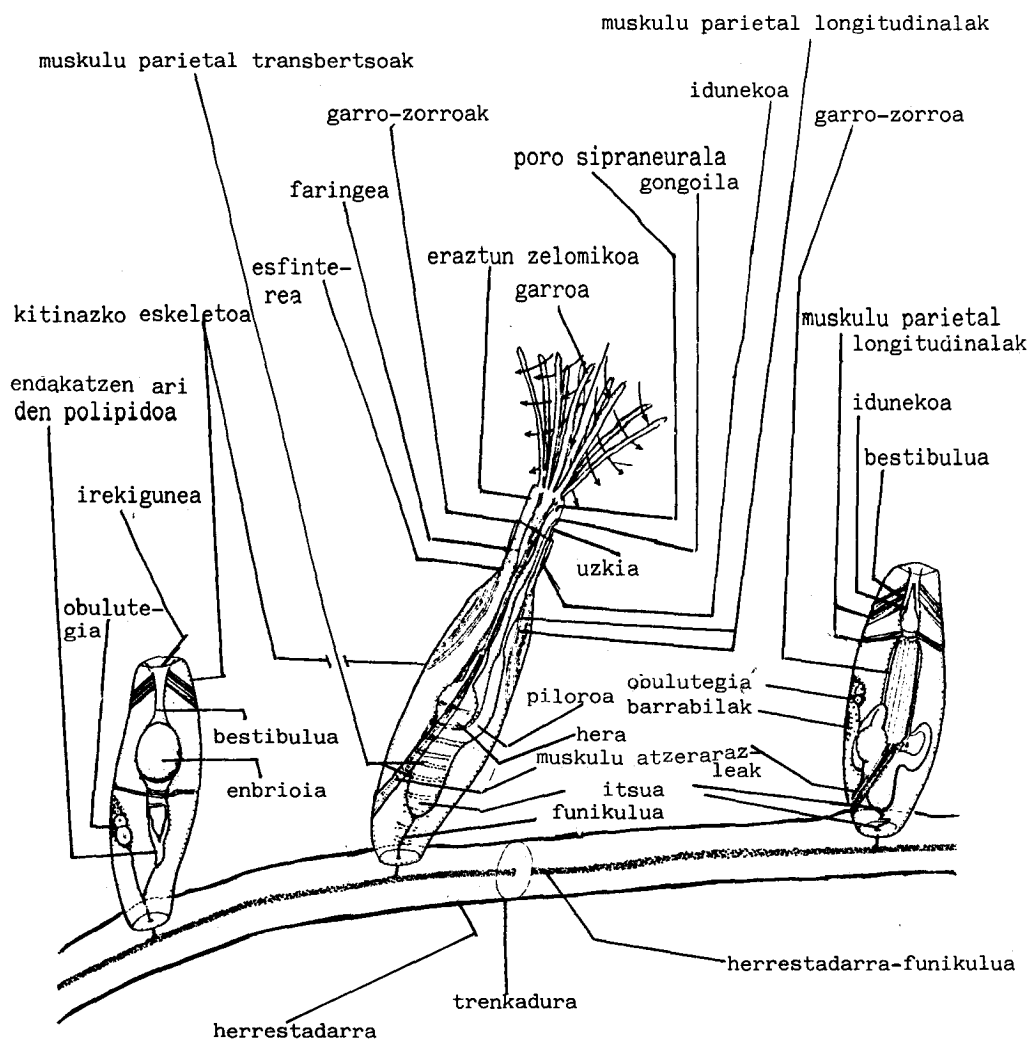
Ur gezetako brio-zoo guztiak ezezik, itsastar gehienak ere, joera protandrikoko hermafroditikoak izaten dira. Gimnolematuak dioikoak izan daitezke, eta zenbait kasutan, kolonia osotzen duten bizidunak sexu desberdinetakoak dira. Klase honetako brio-zooen gonadak metazelearen peritoneoan kokatzen dira, eta bai liseri-hodian eta bai funikuluan ere. Filaktolematuak, berriz, ur gezetakoak direnez, hermafroditikoak izango dira, obulutegia gorputz-orman, eta barrabilak funikulu gainean gartzten direlarik. Ez dute azaltzen gonodukturik, eta beraz, obulu eta espermatozoidak heltzen direnean, barrunbe zelomikora erortzen dira, inguratzen dituzten mintzak deuseztatutakoan.

Brio-zooek obuluak eta espermatozoidak une berean agertzen zituztenez, eta, gameto arrak askatzen zireneko era argituta ez zegoenez, duela hogeitabost urterarte phylum honetan autoernal-kuntza gertatzen zela uste zuten zoologoek. Silen-ek zalantzan

jarri zuen aipaturiko eritzia, arazo genetikoetan oinarriturik; eta *Electra* keilostomatuaren ugalketa ikertu ondoren, 1966. urtean, ernalkuntza gurutzatua zela frogatu zuen, garai hartatik hona beste ordenetarako ere egiaztatu delarik. *Electra* generoaren kasuan, espermatozoideak obuluak baino arinago garatzen dira, hots, genero hau protandrikoa da, eta itsasoko uretan zehar sakabanatzen dira, lofoforoko bi garroren bidez kanporatuak izan ondoren. Espermatozideok beste briozoen elikadura-korrontera heltzen direneko kasuetan, garro-superfizieari erants daitezke, edota, organo intertentakularrean barnera daitezke. Lehenengo kasuan, hau da, espermatozoideak garro-superfizieari datxezkionean, obuluak organo intertentakularretik irteten duten heinean ernalduak izaten dira, eta berriz, gameto arrak organo barnean sartzen direneko kasuan, ernalkuntza bertan gertatuko da. Silen-en eritziz, beste briozoo itsastarrek antzerako mekanismoa azal dezakete, eta, arrautzeak barnean inkubatzen dituzteneko espezieetan, espermatozoideak zelomoporoa zeharkatuz hel daitezke zelomarin.

Anitz briozoo itsastarrek uretan zuzenean errun arren, ektoprokto gehienek inkubatu egiten dituzte metodo desberdinez baliatuz. Nahiz eta espezie gutxi batzuk arrautzeak zeloma baitan inkubatu (*Watersipora* keilostomatu askofoa kasu batetarako), briozoo gehienek gelaune extrazelomikoak erabiltzen dituzte, zenbait kasutan, liseri-hodia eta lofofora endakatu egiten direlarik lekua uzteko. Bestalde, garro-zorroaren barrunbea eta bestibulu-ormaren inbaginazioak, oso toki arruntak izaten dira arrautzeak inkubatzeko, adibidez *Cryptosula* keilostomatuan eta *Bowerbankia* ktenostomatuan (3.27. ird.).

Hainbat keilostomaturen enbrioak obizelario edo oozio izeneko gelaunetan garatzen dira (3.9., 3.14A, 3.15C, 3.16A eta 3.19. ird.). Arrautzeak obizelariotik kanpo aterako balira, ez lirakete normalki garatuko, eta beraz, oozio barnean garapen enbrionarioa errazten duten baldintza bereziak izango dira. Obizelarioetan soilik arrautze bat egoten da, eta enbrioaren garapena amaitzen denean eta larba askatutakoan, beste arrautze bat sartzen da oozioan.



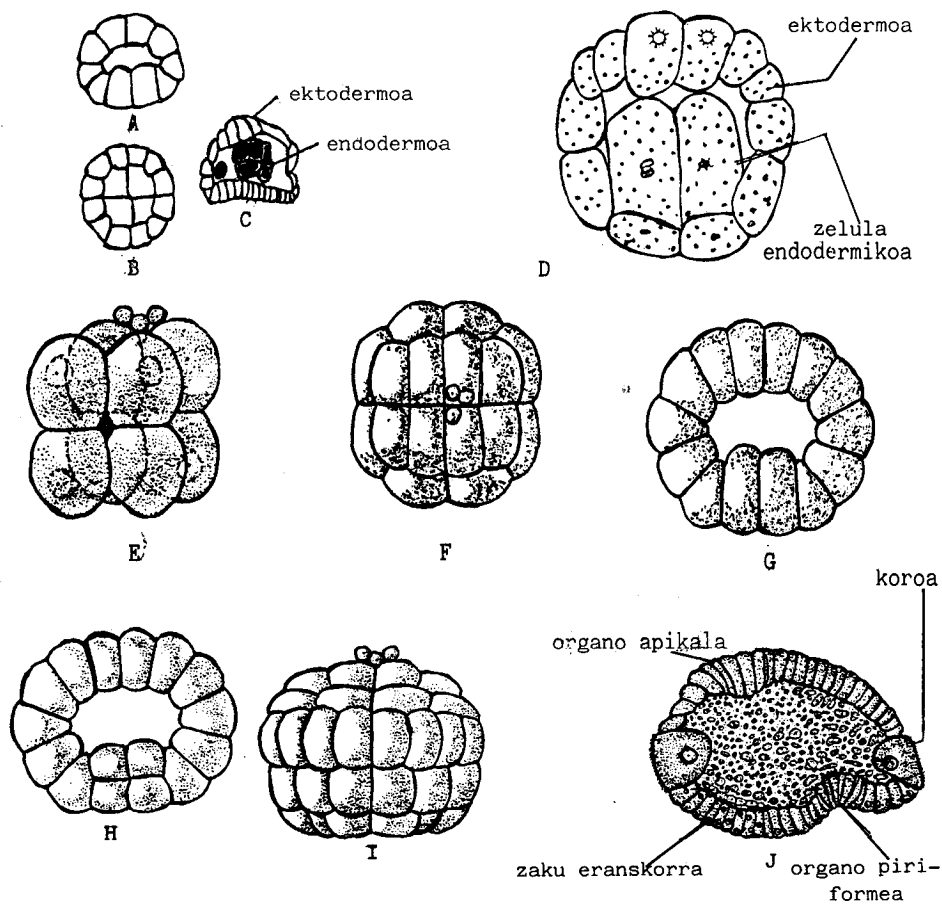
3.27. IRD/ *Bowerbankia* estoloniferoaren kolonia txikia, non, herrestadarrak, bi autozooide eta garatu gabe dagoen zooide bat beha bait daitezke

Ziklostomatuetan beste mota desberdin batetako inkubazio-gelauneak azaltzen dira: gonozoiden izeneko heterozooideak, hain zuzen. Zooidearen garapena bukatu aurretik, polipidoari arrautze bat atxekitzen zaio, arrautzea elikagaiez hornitzeko polipidoa endakatu egiten delarik. Orden honetan polienbrionia, hots, arrautze bakarretik enbrioi ugari sortaraztea, gertaera arrunta izaten da. Horren arrazoia zera izan daiteke: arrautzea garatzeko, gonozoiden bihurtuko den polipidoari erantsi behar zaionez, oso arrautze gutxi bilakatuko dira larba aske.

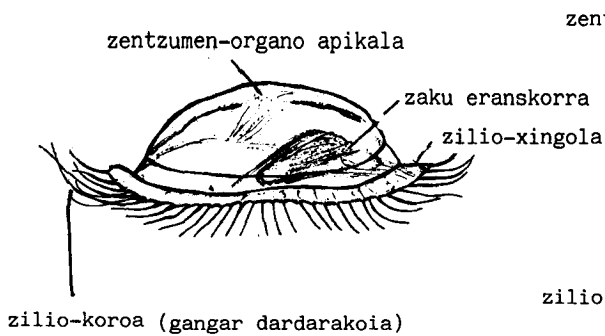
Gimnolematuen arrautzeek lakainketa holoblastikoa eta erradiala jasaten dute. *Frustella* gimnolematuaren mikromero-lau koteak, polo animalaren blastomero-multzoak eta polo begetatiboko lau makromeroak (zeintzuek endodermoa eratzen bait dute) kontutan harturik, briozooak espiralatuetatik eratorri direla pentsa daiteke, lakainketa espiralean jazoten den banaketa-ardatzen parakuntza okertua azaldu ez arren. Gastrulazioa epibolia eta inbaginazio artekoa izaten da. Gehienetan, gastrula gazteko zelula endodermikoak bloke tetrazelularra eraturik eta zelula mesodermiko txikiez inguraturik agertzen dira; dena den, hasiera-zelula mesodermikoen existentziak argitu gabe irauten du (3.28. ir.).

Enbrioi inguruan, prototrokarekiko konparagarri den zelula ziliatuen xingola bat eratzen da, eta zaku eranskorra eta organo piriformea emango dituzten anitz inbaginazio ektodermiko agertzen dira, une berean, plaka apikala organo apikal bihurtzen hasten delarik. Gimnolematu ez-inkubatzailerik batzuren larbei, zifonaute deritze (3.29. eta 3.30. ir.).

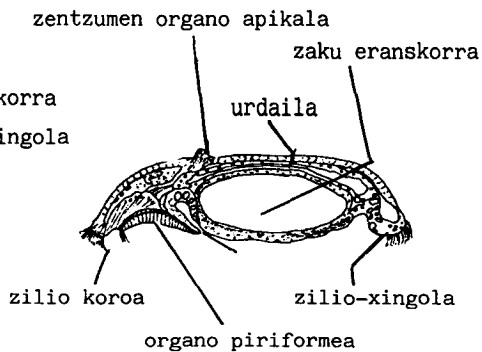
Kasu honetan, aparatu iragazlea murgildu egiten da, beronen epidermia trokoforaren hiposfera inbaginatzat har daitekeelarik. Ahoa gelaune iragazlerra irekitzen da, eta, heste-hasi kina zatitu egiten da, heste meharra eta ondestea eraturik. Larba hauek kuskubitako estalki kalkareoa jariatzen dute. Zentzumen organotzat apikala eta piriformea dute, zeintzuak organo piriformearen muskulu atzerarazletik urte dagoen nerbioaz lotuta bait daude. Organo piriformeari, epidermiaren ildo ziliatuak eta zelula sentikor eta glandularren multzoak dagozkio. Zilio-



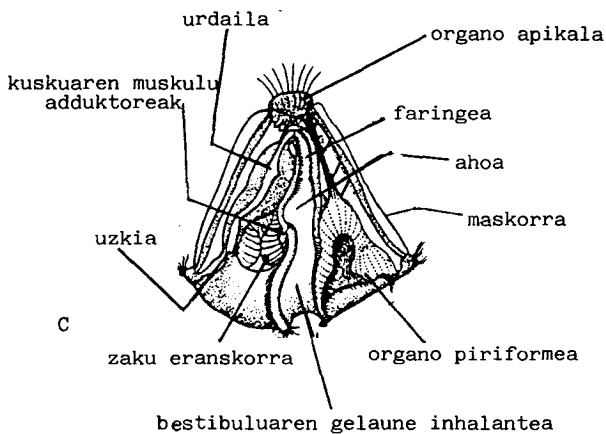
- 3.28. IRD/ A, B eta C: *Aleyonidium albidum* ktenostomatuaren larbaren garapena, non, A blastula, B gastrula gaztearen polo begetatiboa, eta C, mesodermo-hastapena azaltzen duen gastrula bait dira.
- D: *Flustrellidra* ktenostomatuaren gastrula.
- E-J: *Bugula flabellata* keilostomatuaren enbriologia.
- E: Zortzi blastomerotako egoera, non gorputz polarrak beha daitezkeen.
- F: 32 zelulatako blastularen polo animala.
- G: 60 zelulatako blastula sekzio optikoan.
- H: Gastrulazio-hasiera, sekzio optikoan.
- I: 64 zelulatako gastrula albotik behatuta.
- J: Larba gaztearen sekzio sagitala.



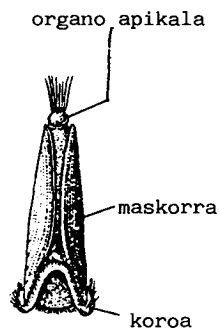
A



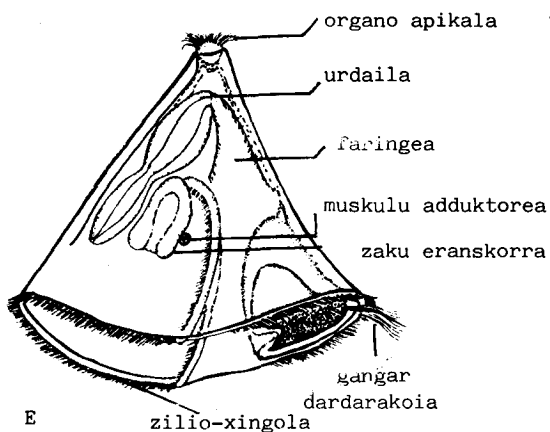
B



C



D



E

3.29. IRD/ A: *Flustrella* gimnolematuaren zifonaute larba.

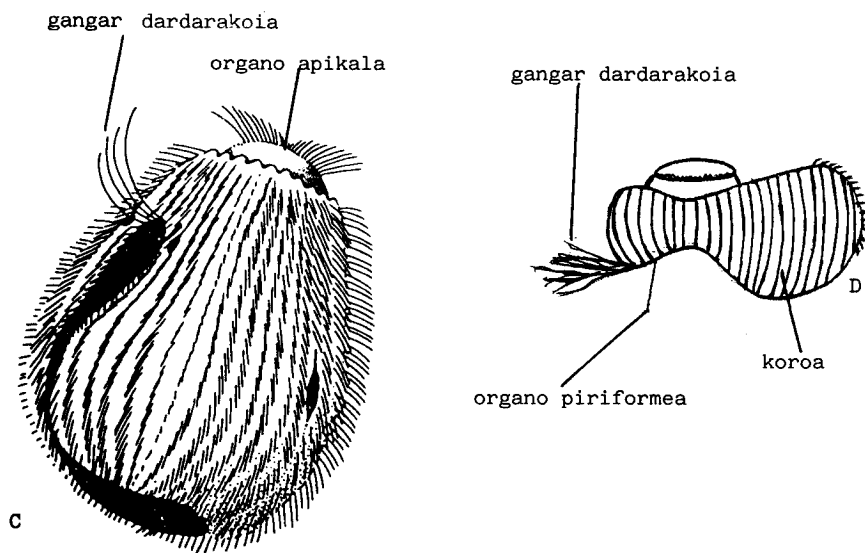
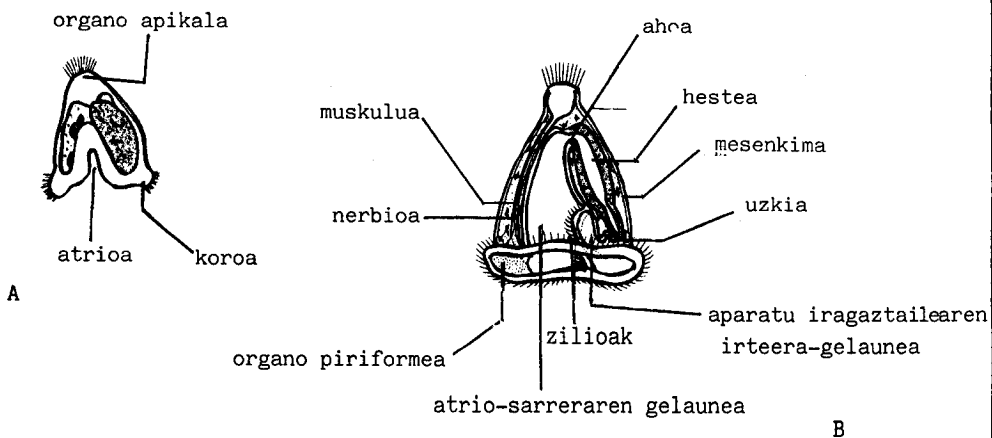
B: Zifonaute larbaren ebakidura sagitala.

C eta D: *Electra pilosa* keilostematuaren zifonaute larba.

C: sekzio optikoa.

D: soslaitik behatuta.

E: Zifonaute larbaren eskema.



3.30. IRD/ A eta B: *Alcyonidium albidum* ktenostomatuaren zifonaute larbaren eskema.

C: *Bugula* keilostomatuaren larba.

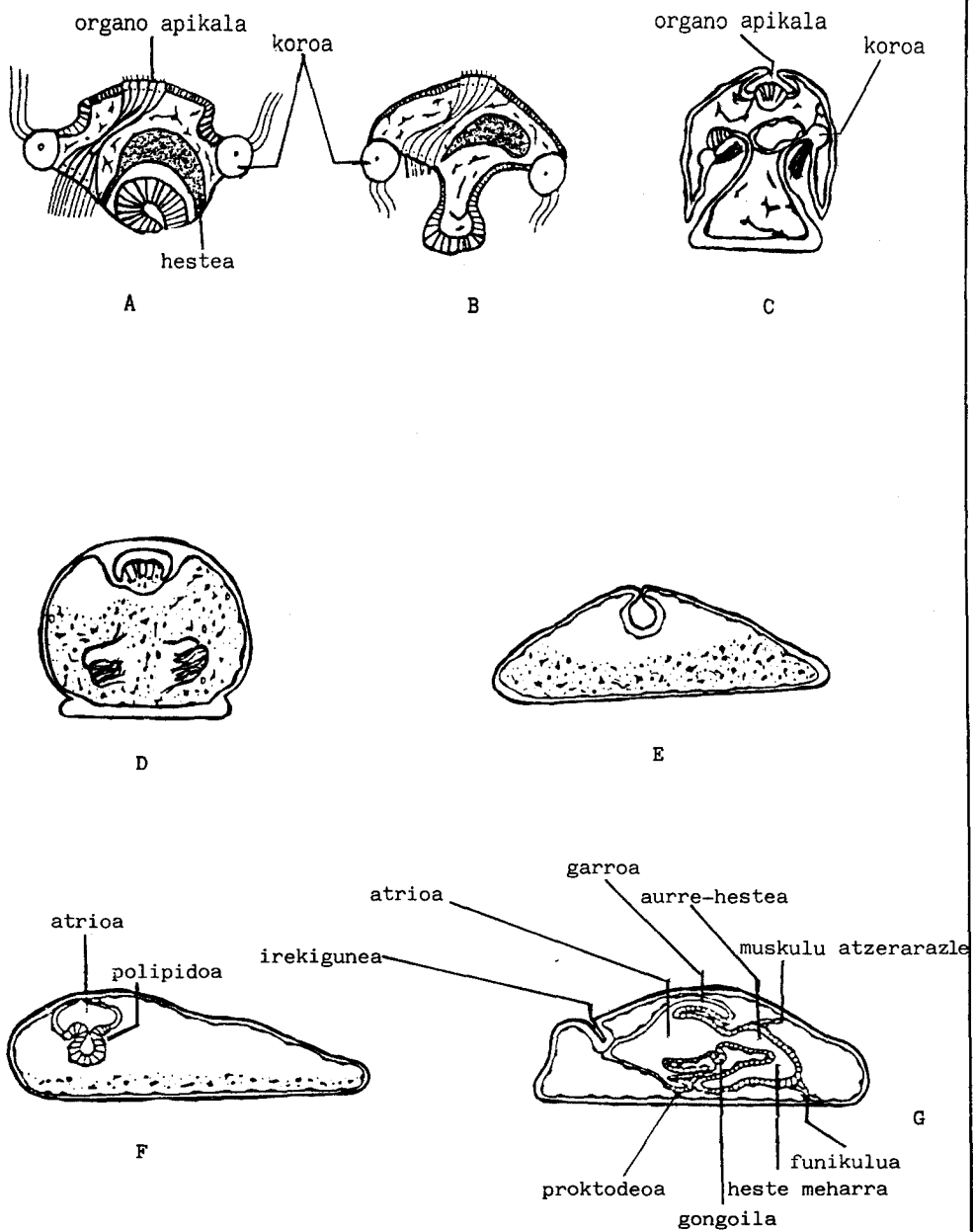
D: *Cellepora* keilostomatuaren larba lezitotrofikoa.

-koroak organo piriformea, eta, ura sartzen eta irteten deneko irekigunea inguratzen ditu. Kuskubitako maskorra zentzumen-organoen uzkurketaz herts daiteke. Irekigune aldean zifonaute larbak guruin eranskorra garatzen du, zeina briozooen larba guztiek agertzen bait dute, eta, metamorfosia hasterakoan, subtratuari itsasteko erabiltzen bait du. Liseri-aparatu funtzionala inkubatzen ez duten briozooen larbek dutenez soilik, hainbat gimnolematuk ez dute ohizko zifonaute larba azaltzen, larba lezitetofikoa baizik. Dena den, larbek orok ondoko egiturak azaltzen dituzte: organo apikala, zilio luzeen aurre-koroa, zaku eranskorra eta zilio-xingola hain zuzen (3.30. ird.).

Lehenengo urratsetan larbak positiboki fototaktikoak direnez, inkubazio-gelaunetatikako irteera eta sakabanakuntza erraztuta egoten dira; dena den, ezarkuntza-unea hurbilduz doan neurrian, larba negatiboki fototaktiko bihurtzen da, eta beraz, superfizie ilunetarantz abiatzen da. Gangar dardarakoia zentzumen-organo gisa erabiliz finkapen-toki egokia aukeratu ondoren, zaku eranskorra ebaginatu egiten da, eta larba, hautaturiko lekuan finkatzen da. Halaber, organo piriformeak substantzia eranskorra jaria dezake.

Metamorfosian, maskorra desagertuz gain, hainbat erregresio eta neoformazio-prozesuak beha daitezke (3.31. ird.).

Traktu intestinalaren eta organo apikal larbarioaren erregresioa, finkapena gertatu aurretik has daiteke, ondoren, bestelako barne-organo batzu desagertzen direlarik. Hau honela, mesenkimaz beteriko bixikula epidermikoa soilik gelditzen da (3.31D ird.), zeinak zistidoa sortarazten eta apikalki agerturiko gema batetan polipidoa eratzen bait du. Era berean, hasikin honek heste berria eraikitzen du (3.31F eta G ird.). Beraz, ektodermo larbariotik soilik larbaren hestea sortzen da, eta beronekin batera, metamorfosian desagertu egiten da. Briozooen zeloma, agregazio-zeloma bezala eratzen da, orain arte parenkimatiko izan den larbaren zelula mesenkimatikoak zistido eta polipidoaren ormetan pilatuz. Metamorfosia jasandakoan azaltzen den lehen izakiari edo izaki-multzoari antzestrula deritzo.



3.31. IRD/ Gimnolemtuen metamorfosiaren eskema.

A-C: Finkapena.

D : Organo larbarioen histolisia.

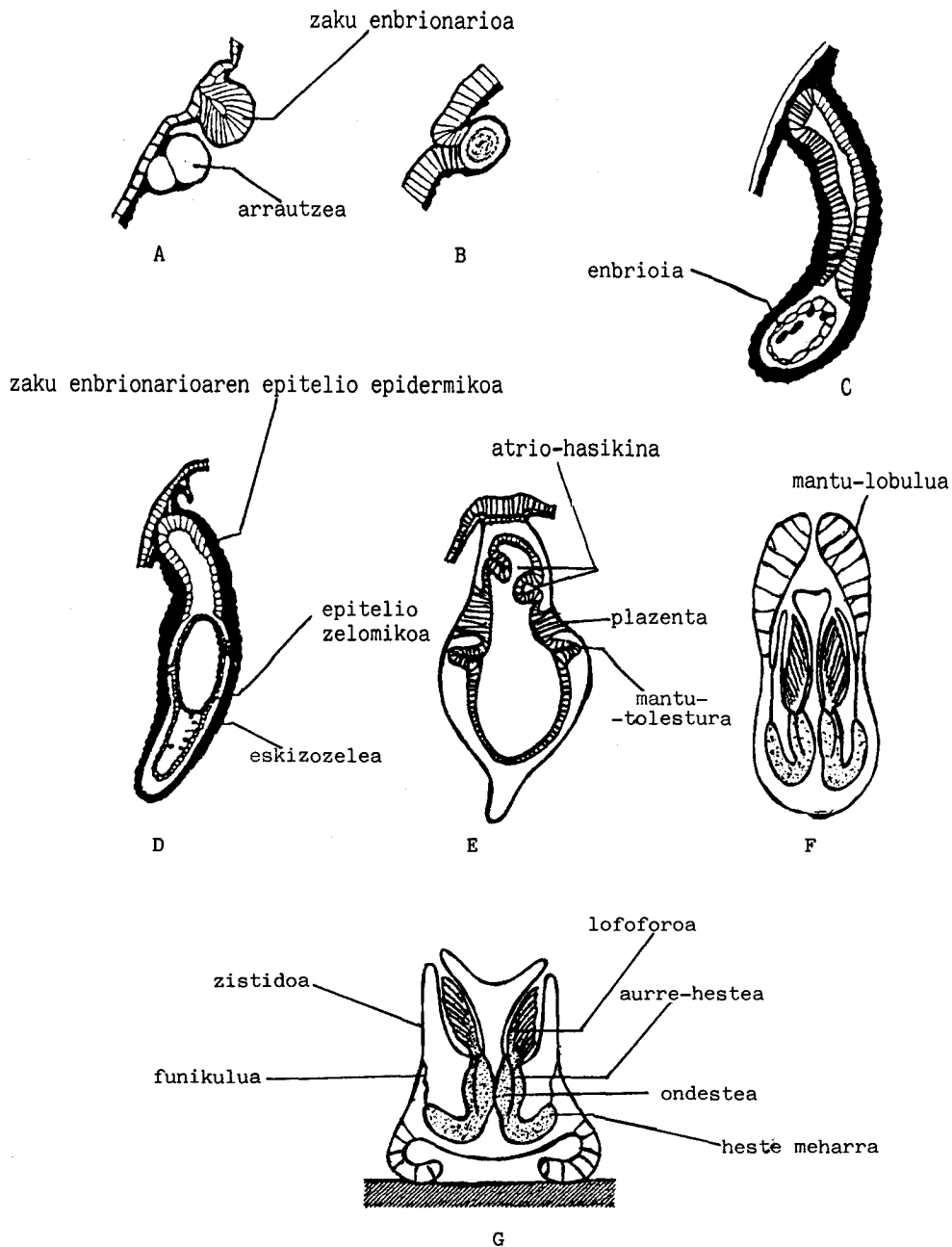
E : Polipido-hasikinaren inbaginazioa.

F-G: Polipidoaren eraketa.

Ur gezetako briozooak diren filaktolematuen garapena, askoz ere bakunagoa izaten da. Klase honetako ektoproktoak hermafroditikoak dira, gonadak peritoneoan azaltzen dituztelarik: alde batetik, obulutegia bestibuluan edo beronen inguruan kokatzen da; bestetik, barrabilak normalean funikuluan egoten dira. Arrautze alboan, zooidearen gemazio-aldean, epitelio zelomikoz inguraturiko bixikula bihurtzen den inbaginazio epidermiko mota ko zaku enbrionarioa agertzen da (3.32. ird.).

Obozelula bat, segmentazio-hasieran zaku-orman barneratzen da, zakuaren alde epidermikoak pausoz pausoko erregresioa jasaten duelarik. Enbrioia lehenengo urrats batetan lumen zabaleko blastula bihurtzen da, ondoren zelula mesenkimatikoen inmigrazio polarraz (zeintzuak zuzenean ektodermoari hurbiltzen bait zaizkio eta enbrioia gaztean agregazio-zeloma eratzen bait dute) endodermo gabeko gastrula sortzen delarik. Plazentan enbrioia-ren ektodermoak eta zaku enbrionarioak elkar ukitzen dute. Bestalde, inbaginazio apikal bezala eraturiko atrioaren bi hasikinen oinarrian, polipido primarioa garatzen da. Plazenta azpitik bi tolestura eratzen dira, mantu-lobuluak hain zuzen, zeintzuak, enbrioia plazentarekiko banatutakoan, biziki haziko bait dira, animalia-ren aurre-aldea inguraturik. Mantu-lobuluak (zeintzuen barnean euskarri-zuntz mesodermikoak eratzen bait dira) jaitsi egiten dira larba finkatzen denean, eta neurri batetan, birxurgatuak izaten dira, atze-aldearen gorputz-estalkiarekin batera barneratu ondoren (3.32G ird.). Horrez gainera, polipido primarioaren funikulua zistido-ormarekin lotzen da plazenta aldean. Une honetan, estadio larbarioa bi zooide edo gehiagoko (20tarainoko) kolonia primariotzat har daiteke, fase aske laburra-ren ondoren eta larba finkatutakoan, berau antzestrula bihurtzen delarik. Beraz, garapen-mota honetan ez dira azaltzen zifonaute edo antzeko larbak, ez eta endodermoaren eraketa enbrionarioa eta garapenaren fase parenkimatiko osoa. Bestalde, polipido primarioaren heste-hasikina ezin daiteke endodermotzat jo, mesodermoa aurrerago eratzen bait da.

Briozoo guztien koloniak, antzestrularen gemazioz sortzen dira. Antzestrulok gematzean zooide berriak agertzen dira, zeintzuak, halaber, gematzeko gai bait dira, honela, kolonia emenda



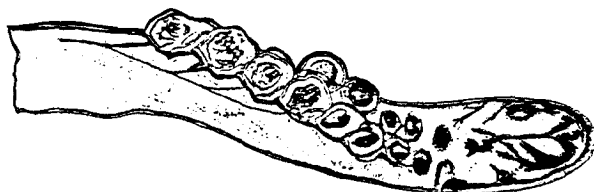
3.32. IRD/ *Plumatella fungosa* filaktolematuaren garapen enbrionarioa.

- A: Arrautzeak eta zaku enbrionarioaren hasikina.
- B: Zaku enbrionarioaren hasikinean dagoen arrautzea.
- C: Gastrulazioaren hasiera (Inmigratio polarra).
- D: Enbrioia epitelio zelomikoarekin, eta eskizozele-hondarrak.
- E: Atrioaren hasikina duen eta mantuaren tolesturak ebaginatu ditueneko enbrioia.
- F: Larba aske ziliatua.
- G: Finkatzen ari den larba.

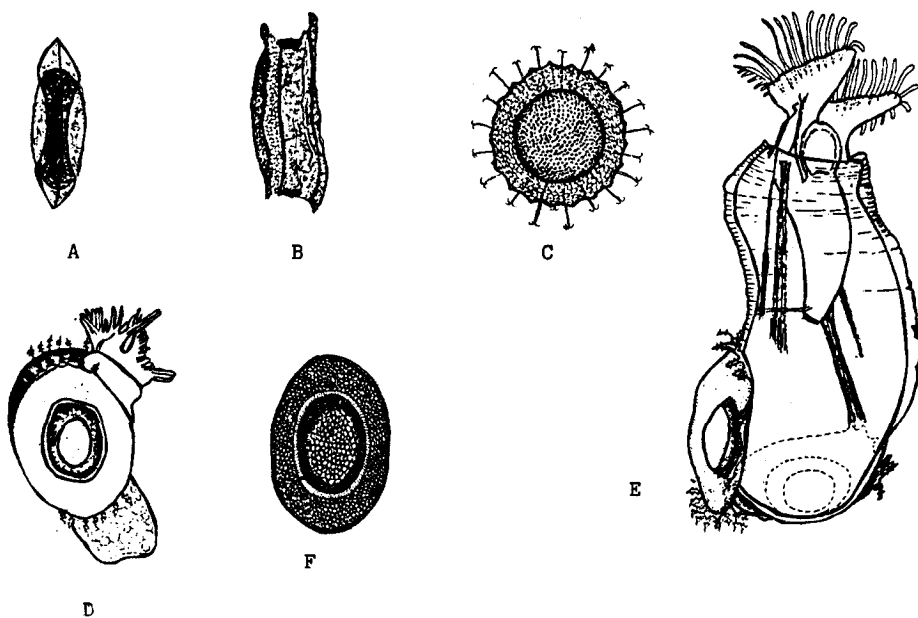
tuz doalarik. Gemak, polipido-gema bana edukitzen duten zistido-ebaginazioak dira. Gimnolematuetan zistido-gemaren garapena polipidoarena baino lehenago hasten da; filaktolematuetan, al-diz, polipidoarena gertatzen da aurretik. Normalean, gemazio-al-dean polipido-gema txiki ugari egoten da, baldintza egokietan anitz gema gara daitekeelarik. Kasu guztietan, koloniaren hazkuntz era gemazio-motaren arauerakoa izaten da. Esate baterako, *Bugula* (3.6C, 3.14A eta 3.14B ird.) keilostomatuaren zutikako kolonia dendritikoan, hazkuntza adar bakoitzaren muturrean ematen da. Espezie xartatzaileek, berriz, hazkuntz ertz periferi-koa azaltzen dute. Bestalde, *Bowerbankia* ktenostomatuaren herrestadarra (3.27. eta 3.33. ird.) muturretik hazten da, ehun ektodermiko eta mesodermiko berriak eratuz. Kasu honetan, gemak muturretik distantzia luze xamarrera agertzen dira, honen zerga-tikoa, ehun berria gemak eratzeko gai ez dela izan daitekeela-rik. Dena den, briozoo desberdinen kolonien hazkuntz motak az-tertutakoan, nabari da gemazio-ereduak barne-faktoreek zehazki erregulatzen dituztena.

Ugalketa sexualaz eta gemazioaz gain, filaktolematuek esta-toblasto deritzen gorputz jarkikorren bidez ugal daitezke ase-xualki (3.34. ird.). Estatoblastoak ondoko hiru motatakoak izan daitezke: estatoblasto flotatzailea (zeinak kapsula-ormaren ze-lulak airez beterik bait ditu), sesoblastoa (substantzia zemen-tatzailez zoezio-ormari atxekita dagoeneko kasuan), eta, azke-nik, espinoblastoak (gakoez hornitutakoak) (3.34A-C ird.).

Estatoblastoen morfologia-motak espezieen ezaugarriak dire-nez, oso erabiliak izan dira sailkapenak egiteko. Polipidoa en-dakatutakoan askatzen diren gorputz hauek, funikuluaren eratzen dira (3.35. ird.): zelula epidermikoaren multzo txikiak zistido-ormatik funikuluraino barneratzen dira, berton lumen laueko bi-xikula eraturik. Bixikularen tamainua handituz joaten da, eta beronen ertzak tolestutakoan, orma bikoitzeko gorputz hutsa bi-hurtuko da; azkenik, estalkiak guztiz inguratuko du edukina. Es-talkiaren epitelioaren barne-geruza blastematzat jo daiteke; kanpo-geruza, aldiz, kutikula-estalki hauskaitza jariatzen ondo-ren, desagertu egiten da. Kutikula-estalkiak guztiz eratu gabe-ko etendura azaltzen du ertzean, estatoblastoa hozitzerakoan (3.

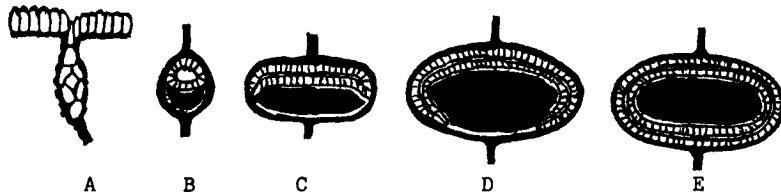


3.33. IRD/ *Bowerbankia* ktenostomatuaren herrestadarraren gemazio-eredua



3.34. IRD/ Hainbat briozooren estatoblastoak:

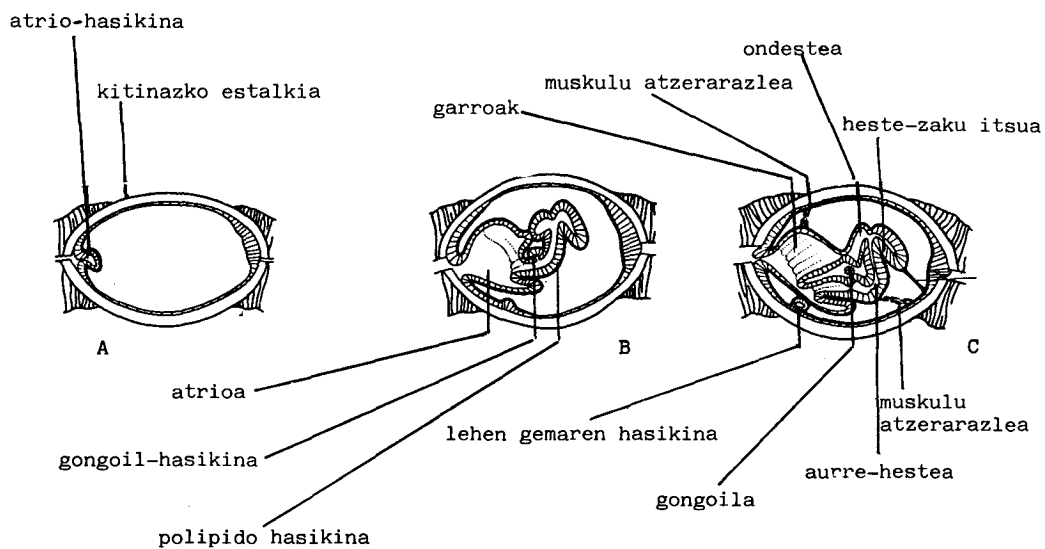
- A: *Plumatella* filaktolematuaren estatoblasto flotatzailearen ikuspegi lateralala.
- B: *Plumatella* filaktolematuaren sesoblastoaren ikuspegi lateralala.
- C: *Cristatella mucedo* filaktolematuaren estatoblasto gakoduna.
- D-E: *Lophopodella* filaktolematuaren estatoblastoaren hoziduraren bi urrats.
- F: *Hyalinella punctata* filaktolematuaren estatoblasto flotatzailea.



3.35. IRD/ Estatoblastoaren garapena.

A: Epidermiko zelulak funikuluan barneratzen dira.

B-E: Bixikula ektodermikoaren eraldakuntza.



3.36. IRD/ *Pectinatella gelatinosa* filaktolemtuaren estatoblasto-hozidura.

A: Atrio-hasikinaren hondorapena.

B: Polipido-hasikina agertzen duen estatoblastoa.

C: Ia helduriko estatoblastoa.

36. ird.), estalkiaren alde biak jausi egiten direlarik. Bestalde, geruzablastematikoa antzestrula-zistido bihurtzen da, eta, garapen enbrionarioan gertatzen zen bezala, polipidoa sortaraziko duen lehen gema eratzen da.

Estatoblastoak hauskaintzak direnez, bai neguan eta bai ur gutxi dagoeneko kasuan ere, espeziea babestu egiten dute. Honez gain, espezie-sakabanakuntzan garrantzi handia dute; sexualki sortaraziko larbek ezin dezakete oso urruneraino igeri egin, eta edozein kasutan, ezin joan daitezke beste ur-korronte, aintzira edo idoietara. Estatoblastoak, ostera, aire- edo ur-korronteen bidez urrutiraino garraiatuak izan daitezke; are gehiago, uretako animalia batzuren liseriketa jasan ondoren, aldatu gabe diraute, halaber, bestelako animalien superfizieiari erantsiz, sakabanakuntza-azalera handitu egiten dute, eta beraz, alde honetatik beste metodo garraiatzaile berria hustira dezakete.

3.4.5.- GORPUTZ ARREAK.-

Garatutako koloniaren anitz zooidetan, polipidoen ordez, soilik gorputz arre iluna beha daiteke. Berau, endakaturiko polipidoa da, zeinean garroak, lofoforoa eta liseri-hodia deuseztatu egin bait dira. Zooide hauek gai dira birsortzeko, zooide berriaren polipidoa garatzen den bezala, zooidearen orma distaleko zeluletatik polipido berria ager daitekeelarik.

Aipaturiko endakapen/birsorketaren zikloa gimnolematu eta estenolematu guztien ezaugarria da, eta polipido-endakapenak enbrioi-garapena dakar. Espezie askotan gorputz arre delakoa metazelean gordetzen da, eta noizbehinka, anitz gorputz arre behatu dira; beraz, zooideak endakapen/birsorketaren ziklo bat baino gehiago jasan behar izan du. Beste espezie batzutan, uzkitik egotzia izaten da, eratzen ari den hodi digestiboak gorputz arrea inguratu ondoren.

Autore batzuren eritziz, endakapena inguruneko baldintza desegoki eta zahartzaroarekiko erantzuna liteke; beste batzuren arauera, ostera, hondakin-metapena litzateke polipido-berrizta-

penaren kausa. Dena den, gorputz arrearen eraketa ez da exkrezio-motarik egokiena, hondakinak egotzi edo barnean mantenduko den gorputz-aldera eransten bait dira.

Kolonia handiek garapen-urrats desberdinetan dauden izakiak eduki ditzakete. Esate baterako, kolonia xartatzaileen perimetroan edo *Bugula* keilostomatuaren kolonien adar-muturretan, gemazioa eta izaki berrien garapena izango dira gertakizun bakarrak. Elikatzen eta ugaltzen ari diren guztiz garaturiko zooideak barrurago kokatzen dira, eta are barnerago, gorputz arreak dituzten, eta beraz, endakatzen ari diren izakiak.

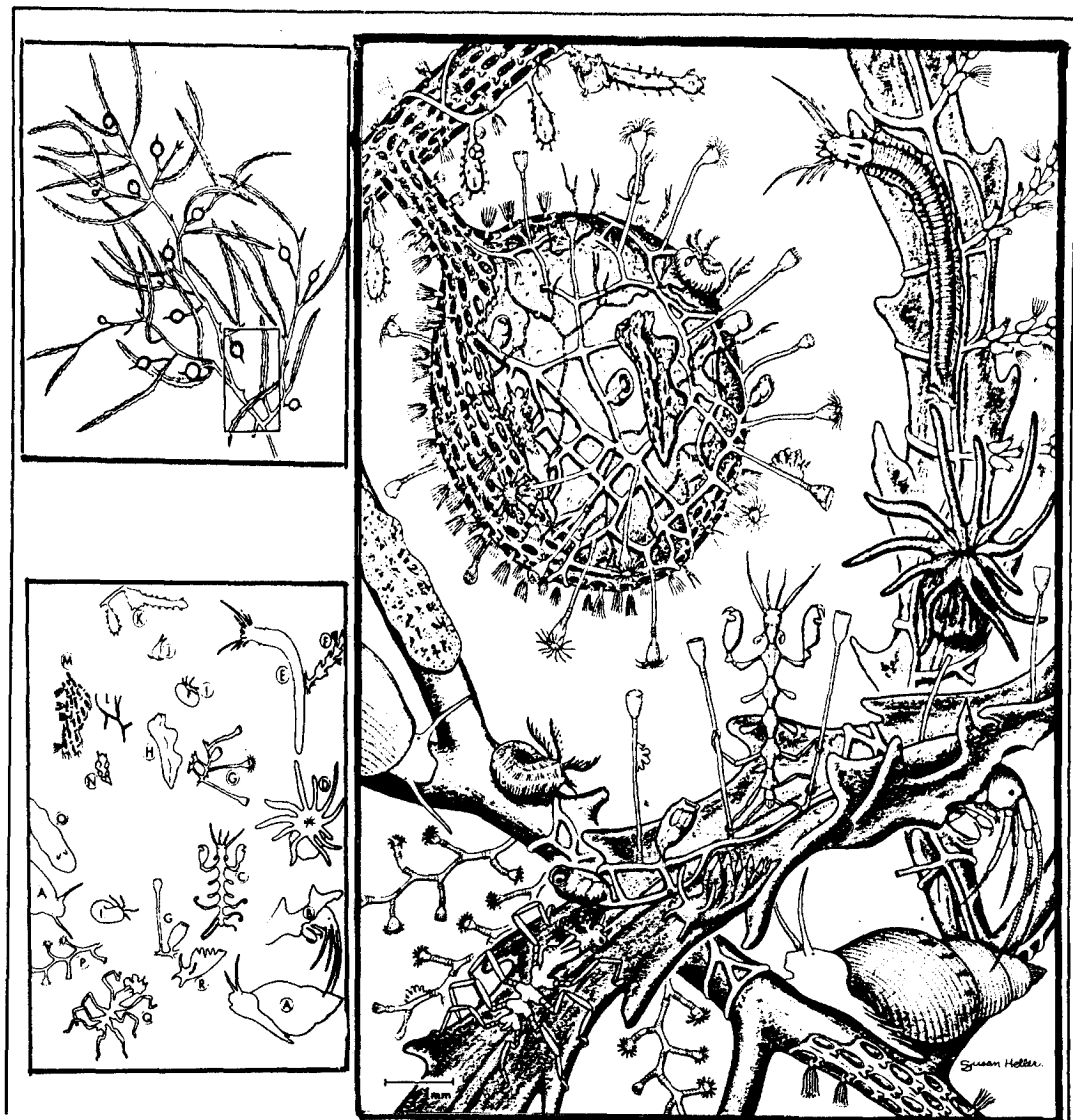
3.4.6.- HIGIDURA.-

Nahiz eta briozooek muskulatura ahula eduki, animalia aktibo samarrak izaten dira. Mugimendua gehien bat, lofoforoa sartu eta kanporatzera, eta garroak mugitzera zedatzen da. Halaber, operkuluaz edo epistomaz horniturik daudeneko kasuan, muskulu bereziak edukiitzen dituzte, zeintzuei esker, operkulua herts eta epistoma higi bait ditzakete. Dena den, muskulu nagusiak, aurreragoko ataletan aipaturiko parietalak eta muskulu atzerarazleak dira.

Anitz filaktolematuk lokomozio-mota harrigarria dute: gorputz-ormako muskulu zirkular eta longitudinalak zeharo garatuta daude, zola narraztailea eraturik (3.7A ird.). Antza, alde bate tik, muskulu hauek lasaituz eta kizkurtuz, eta bestetik, lofoforoek sortarazitako korronteez lagunduz, herrestan ibil daitezke koloniak.

3.5. EKOLOGIA

Estenolematu guztiak ezezik, gimnolematu gehienak ere, itsastarrak dira; azken klaseko espezie batzuk ur gazigeza kolonizatu dute, eta bizpahiru ktenostomatu, *Paludicella* kasu batetarako (3.12. ird.), ur gezetan aurkitzen dira. Espezie batzu, itsasertzeko alga gainetan edota harri azpitan garatzen dira; beste batzu, ordea, sakonera handietan bizi dira, 8000 me trotara ere behatu direlarik. Dena dela, harriak, maskorrak,



3.37. IRD/ Sargaso itsasoko *Sargassum* alga flotatzaile arrearen gain bizi diren zenbait ornogabe. Goiko irudian alga-zatia beha daiteke, eskumako irudian alde bat emendatuta dagoelarik.

- A: *Litiopa* (molusku gasteropodoa)
- B: *Amphitoë* (krustazee anfipodoa)
- C: *Luconacia* (anfipodo kaprelidoa)
- D: *Anemona sargassensis* (itsasoko anemona)
- E: *Platynereis* (poliketo nereidoa)
- F: *Sertularia* (knidario hidroideoa)
- G: *Clytia* (knidario hidroideoa)
- H: *Scyllaea* (gasteropodo nudibrankioa)
- I: *Spirorbis* (poliketo serpulidoa)
- J: Krustazee kopepodoa
- K: *Zanclaea* (knidario hidroideoa)
- L: *Ceramium* (alga gorri epifitikoa)
- M: *Membranipora* (briozooa)
- N: *Doto* (gasteropodo nudibrankioa)
- O: *Gnescioceros* (zizare lau polikladidoa)
- P: *Obelia* (knidario hidroideoa)
- Q: *Anoplodactylus* (nudibrankioa irensten ari den piknogonidoa)
- R: *Fiona* (gasteropodo nudibrankioa)

hidrozooak eta plataforma kontinentaleko algak ugari direneko sakonera txikitako uretako bentosean aurkituda briozoo-aberasta sun eta aniztasunik handiena. Halaber, *Sargassum* flotatzaileak *Membranipora* (3.13. eta 3.37. ird.) generoko espezieekin asozia tuta bizi dira.

Kolonia-parakuntza, larbaren jokabidearen arauera^{ko}a izaten da. Aurrerago aipatu denez, larbak substratuari eranstera^{ko}an gangar dardarakoia zentzumen-organo gisa erabiliz, toki egokiena aukeratzen du. Alga gainetan xartatzen diren briozooek alga espezieak bereizteko gai dira; esate baterako *Alcyonidium hirsutum* eta *Flustrellidra hispida* ktenostomatuen larbek, *Fucus serratus* alga hautatzen dute (3.6A ird.).

Filaktematuak, aldiz, ur gezetan aurki daitezke soilik; normalean, sakonera txikitako uretan edota ur geldien superfi zietatik hurbil geratzen dira, nahiz eta *Fredericella* generoko izakiak laku hondoko uretan, eta beste espezie batzu ur loti^{ko}etan bizi.

Briozoo-kolonien bizitzaren iraupena aldakorra izaten da. Anitz espeziek soilik urtebeteko bizitza dute, alde epeletan ur-tenperatura igotean, garatu eta, udan larbak askatu ondoren, hil egiten direlarik. Ziklo hau algen gain bizi diren briozooek betetzen dute, batez ere. Espezie epifitikoek, ordea, urtaro be rean belaunaldi asko iragan dezakete. Azkenik, bestelako espe zie batzu bi urte edo gehiago bizi daitezke.

3.6. FOSILEN HISTORIA

Briozooak fosil nahiko ugariak dira, eta aurkitutako Pre kanbrikoko fosil bat benetako briozootzat joko balitz, berau litzateke ezagutzen den ektoproktorik zaharrena. Hala eta guz tiz, Ordobizikoan animalia naharoak ziren, Trepodomata ordene koak batez ere, milaka espezie deskribatuak izan direlarik. Trepodomatuak aldi honetan joriak izan arren, desagertuz joan ziren, eta antza, Mesozoiko hasierarako suntsituta zeuden. Ha laber, Cryptostomata ordena, Paleozoikora dago mugatuta, ugari tasun maximoa Deboniko eta Karbonifero aldietan lortu zuelarik.

Bestalde, Stenolaemata klaseko hirugarren ordena, hots, ziklostomatuak, zeharo sakabanatuta zeuden Ordobizikoan, eta Paleozoikoak bukatu ondoren, beraz kriptostomatuen eta trepostomatuen suntsipena gertatutakoan, briozoo-talde nagusi bihurtu zen Behe- eta Erdi-Mesozoikoan. Mesozoiko amaieratik Tertziariorarte ziklostomatuen kopurua txikiagotuz joan da, egun espezie oso gutxi azaltzen delarik, nahiz eta bizirik dirauten *Berenicea* eta *Stomatopora* generotako hainbat espezie Ordobizikoko jalkinetan agertu.

Gimnolomatu diren ktenostomatuen gorputz biguna gutxitan fosilizatu arren, Stolonifera subordeneko briozoek eratzen duten herrestadarra kaltzifikatua deneko kasuetan, berau fosil eran mantentzen da; hau honela, animalia hauek Silurikoan agertu zirela frogatu da. Duela gutxi, Kretazeoko serpulido xartatzailearen hodi azpian *Arachnidium* karnosoaren fosila aurkitua izan da, zeinak, Kretaziko baino pizkat beranduagoko keilostomatu zaharrenen antza handia bait du, nahiz eta *Arachnidium* delakoaren zooideak ez-kaltzifikatuak izan. Jurasikotik aurrera ziklostomatuak suntsituz zihoazen neurrian, keilostomatuak ugarituz eta aniztuz zihoazen, hau honela, Mesozoiko amaieratik gaur egunerarte talde nagusia Cheilostomata ordena izan delarik. Bestalde, bai askofoa eta bai anaskoak ere, Kretazeo osoan jori ziren.

Azkenik, filaktolematuek gelatinazko zoezioak dituzte, eta normalean ez da fosilik aurkitzen, soilik *Plumallites* generoko fosilak ezagutzen direlarik. Besteak beste, antza, klase zaharrena berau da.

3.7. FILOGENIA

Hyman-en eritziz, eta hainbat ezaugarri direla kausa, filaktolematuak dira briozoo bizi primitiboenak. Alde batetik, zooideak zilindro itxurakoak izateaz gain, protosoma (epistoma), mesosoma (lofoforo-aldea) eta metasoma (enborra) deritzen zatietz osoturik dago gorputza; bestetik, ferra itxurako lofoforoz eta gorputz-orma muskularrez horniturik daude, zeina lofoforoa kanporatzeko mekanismo sinpleena bait da. Hauetatik aparte, ez

dute polimorfismorik azaltzen, eta ez lofoforoa higitzeko edota irekigunea hersteke sistema landurik. Ferra itxurako lofoforoa, oinarritzko eredutzat hartu behar da, foronidoekiko konparaketaz ezezik, lofoforoaren bilateralitatea nabari bait da ere briozooen ontogenian. Bestalde, filaktolematuen enbriologia laburtu ta eta aldaraztuta agertzen da; dena den, nagusiki itsastarrak direneko taldeen ur gezetako espezieek berezitasun hau edukitzen dute hainbat kasutan. Filaktolematuen tartean, *Fredericella* eta *Plumatella* (3.21. ird.) generoak jo dira primitiboentzat, beraien koloniak zooide bakarrez edo gutxiz osotuta bait daude. Klase honen barnean, antza, zoezioak gelatinazko bihurtzea eta kolonien bizidunen kopurua handitzea izan zen jarraitu zeneko lerro ebolutiboa; eta zalantzarik gabe, *Cristatella* da filaktolematurik eboluzionatuena.

Filaktolematuen aintzindaria itsastarra zela suposatu arren, egun, argitu gabe dirau zein taldetatik eratorri direneko arazoak. Dirudienez, briozoo guztiak kontutan harturik, ziklostomatuak dira, hain zuzen, filaktolematuetatik hurbilen daudenak, ziklostomatu sinpleen egitura zilindrikoa, polimorfismo txikia eta filaktolematuekiko garapen enbriologikoaren antzekotasunak frogatzat erabili direlarik. Bai Harmer-ek (1893) eta bai Robertson-ek (1903) ere, ziklostomatu eta filaktolematuen garapenetan parekotasunak behatu zituzten, zeintzuak 1926. urtean Borg zoologoak azpimarratu bait zituen. Besteak beste, talde bien garapena bibiparoa izateak lekarzke aipaturiko antzekotasunak, sortarazitako larbak oso desberdinak bait dira. Hala eta guztiz, kontutan eduki behar da, filaktolematuetan ezezik, ziklostomatuetan ere, polipido-gema zistidoarena baino lehenago sortzen dena. Izanak izan, ziklostomatuek, beste briozooetatik aldatzen dituzten zenbait ezaugarri azaltzen dute, kasu, lofoforoa kanporatzeko mekanismoa, batez ere (zeina metazelea zatitzen duen zaku zelomikoan bait datza), gonozoide motatako inkubazio-gelauneak eta polienbrionia. Dirudienez, beharrezkoa litzateke Buge-k (1952) plazaratutako hipotesia onartzea, hau da, filaktolematuak eta ziklostomatuak Prekanbriko briozoo-arbaso batetatik dibergentziaz eratorriak direla. Bestalde, hainbat paleontologoek ustez, ziklostomatuak eta Mesozoiko hasieran suntsitu ziren trepostomatuak enbor bakarretik datoz; eritzi hau, alde batetik trepostomatu eta ziklostomatu fosil batzu

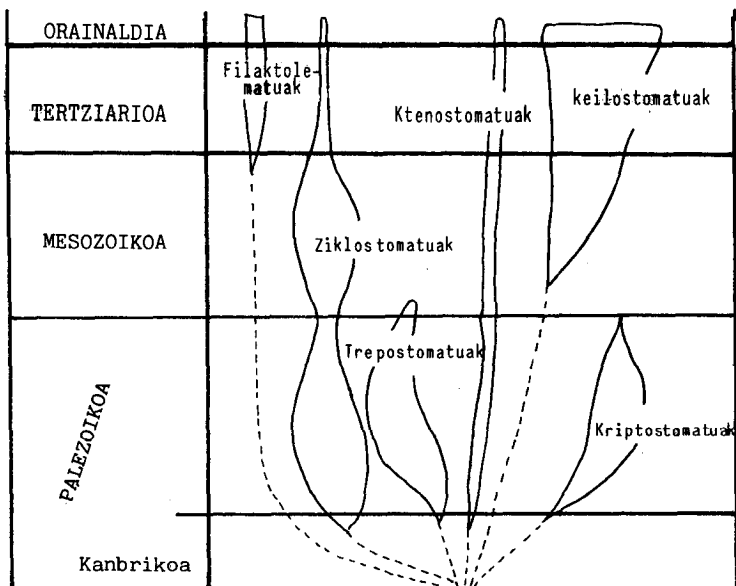
ren antzekotasunean, eta bestetik, montikuliporidoen garape-
nean (non antzestrulatik sortuko den lehen zooidea ziklostoma-
tuen bezalakoa bait da) oinarritzen da.

Ktenostomatuak eta keilostomatuak ahaideak direna argi
egon arren, ezin erlazioa daitezke filogenetikoki ziklostoma-
tuekin. *Farrela* bezalako zenbait ktenostomatutan behe-ezpain hi-
gikorra agertzen da, zeina operkulu-hasikintzat jo bait daiteke.
Talde bietan, keilostomatuak erabat kaltzifikatuak direneko ka-
suan ezik, lofoforoa mugitzeko muskulu parietalak erabiltzen
dira. Talde bien gemazioan, zistido-orma guztiz garatuta egoten
da polipido-gema agertu aurretik, eta polipido gazteak 90°-tako
bira jasaten du, garroak irekigune parean kokatzeko. Halaber,
zifonaute larba, berdina da bi ordenotan. Inolako zalantzarik
gabe, larba-mota hau briozooen larbarik primitiboena da, traktu
digestibo guztiz eratuak, muskulatura garatuak eta nerbio-horni-
ketak erakusten dutenez. Edonola, zifonaute larbaren esangura
filogenetikoak, eta batez ere, kuskubitako maskorraren adierak,
argitu gabe dira. Kuskuok lateralak direnez, ezin erlazioa
daitezke brakiopodoenekin, hauenak, dortsalak edo bentralak
bait dira. Ktenostomatuen eta keilostomatuen garapen enbriona-
rioan, ziklostomatuen eta filaktolema-tuen baino primitiboagoa
da; beste ezaugarri batzutan, osteran, kontrakoa gertatzen da.

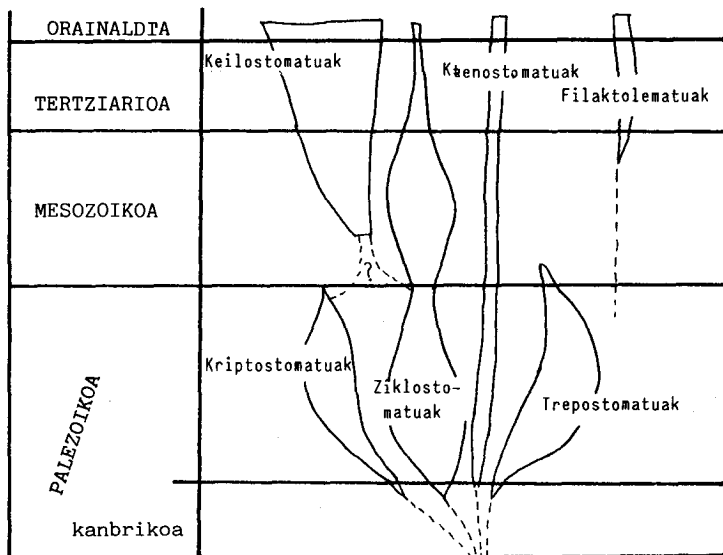
Cumings-en (1904) ikerketak kontutan harturik, non suntsi-
tuak direneko kriptostomatuen hasierako kolonien gemazio-ere-
duak keilostomatuen antzekoak direla ondoriozta bait daiteke,
nahiko onartuta dago. kriptostomatuak keilostomatuen lerro ebo-
lutiboaren tokiren batetan kokatu behar direla.

Laburbilduz, zera esan daiteke: filaktolema-tuek, ziklostoma-
tuek eta kteno-keilostomatuek, Prekanbrikoan seguraski briozoo-
arbaso batetik dibergentzia sorturiko hiru lerro ebulutibo
desberdin adierazten dute (3.38. ird.).

Gainontzeko phylumekiko ahaidetasuna argitzeko, beharrez-
koa da animalia helduen anatomian oinarritzea, hasierako sarre-
ran aipatu den bezala, enbriologi arazoek ez bait dute balio
briozooen harreman filogenetikoak ezartzeko. Hau dela eta, fi-



3.38. IRD/ Briozooen filogenia, Hyman-en eritziz.



3.39. IRD/ Briozooen filogenia, Melendez-en eritziz.

laktolematuen eta foronidoen anatomi antzekotasuna aipagarria da. Biok gorputz eta alde zelomiko berdinak azaltzen dituzte, eta bai mesozele eta metazele artean trenkadura, mesozelez barne duen ferra itxurako lofoforoa eta gorputz-orma muskularra. Briozooen nefridio eta zirkulazio-sistema eza, tamainu txikia-
ren eragina litzateke. Halaber, talde bietan, gune nerbiosoa mesozelean, aho eta uzki artean kokatzen den trenkadura aurrean hain zuzen, aurkitzen da, eraztun esofagikoa zeharo garatuta dutelarik. Nerbio-plexu intraepidermikoa edota subepidermikoa, era berean, briozoetan eta foronidoetan beha daiteke. Dena den, beste ezaugarri batzu direla kausa, ezin sar daitezke phylum bakarrean.

Aurreko arrazoiak direla eta, Hyman-en aburuan, briozooen ahaide hurbilenak foronidoak bide dira, zeintzuen urruneko eratorkinak bait dira.

Melendez-en (1982) eritziak guztiz desberdinak dira; autore honen ustetan, Paleozoikoko lau ordenen artean, hots, ziklostomatuak, ktenostomatuak, trepostomatuak eta kriptostomatuak, ez dago harreman esturik. Bestalde, keilostomatuen aintzindaritzat bi talde proposatu ditu: ziklostomatuak eta kriptostomatuak. Azkenik paleontologo honek, ez du aipatu filaktolematuen arbasorik (3.39. ird.).

IV. BRACHIOPODA PHYLUMA

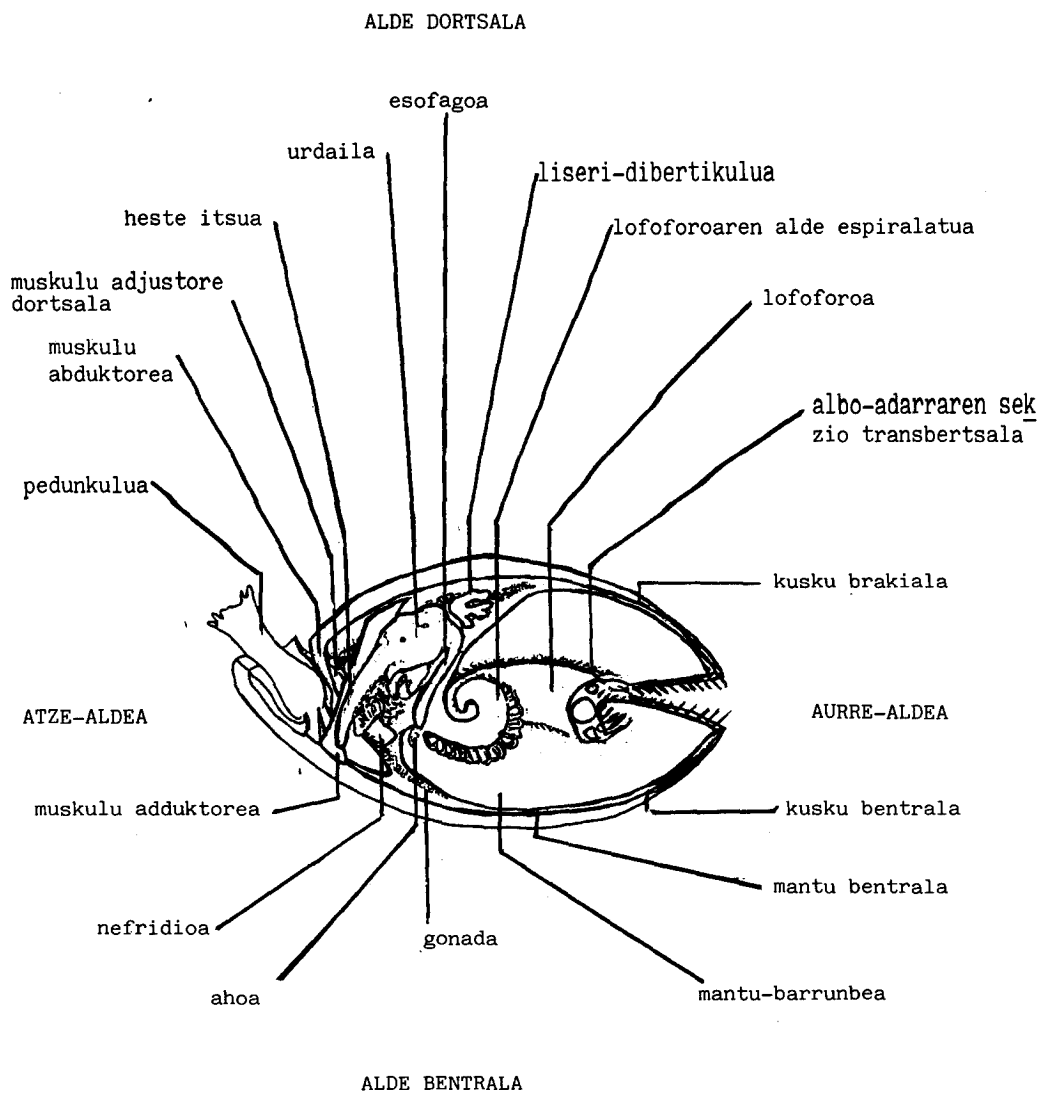
Brakiopodoak simetria bilateraleko animalia zelomatu sesilak dira, zeintzuak, modu berean simetria bilaterala azaltzen dueneko kuskubitako maskorraz babestuta bait daude; substratuari zuzenean edo pedunkulu bidez atxeki dakiokkeen maskorraren kuskua, gorputz-orma inguratzen duteneko mantu-lobulez (zeintzuak orma somatikoaren luzapenak bait dira) forratuta egoten dira. Brakiopodoak, lofoforoz, bixikula dorsa^l kizkurgarri^{dun} zirkulazio-sistema irekiaz eta gonoduktu gisan joka dezakeen metanefridio bikote batez edo biz horniturik egoten dira. Soilik itsastarrak eta mikrofagoak, eta espezie hermafroditiko batzu ezik, dioikoak izaten dira. Zenbait espeziek arrautzeak inkuba ditzake; larbak askeak eta pelagikoak izaten dira.

Nahiz eta egun berrehun eta hirurogeitasei espeziek bizirik iraun, gutxi gorabehera beste hogeitamarmila espezie fosil biltzen ditu phylum honek, fosilen sailkapena finkatu barik egonik; dena den, taxona bi klasetan banatu da, Inarticulata edo Ecardines, eta Articulata edo Testicardines, hain zuzen.

4.1. MORFOLOGIA OROKORRA.-

Duela ehun urte arte brakiopodoak molusku bibalbioak zirela uste izan arren, bibalbioen eta brakiopodoen simetria zeharo desberdina da: bibalbioen lerro mediosagitala kusu bien erditik doan artean, brakiopodoenak, aldiz, bitan zatitzen du kusu bakoitza (4.2. ird.); hau honela, lofoforatuon kuskua dorsaltzat eta bentraltzat jotzen dira, eta bibalbioenak, oster^a, lateraltzat. Bestalde, brakiopodoen sailkapena, kuskua elkarrekiko tinkatze-mekanismoan datza: batzuek, artikulatuek hain zuzen, txarnela azaltzen dute, eta besteek, hots, inartikulatuek, muskulu bidez mantentzen dituzte kuskua elkartuta Phylum honetako animalia gehienak substratuari atxekitzeko luzera alda korreko pedunkuluaz baliatzen dira, zeina, Lingulidae familian (4.3. eta 4.52C ird.) kasu, hondo bigunak industeko erabiltzen bait da, hortaz, lingulidoak lekuz alda daitezkeelarik.

Maskor-atal txikia (gutxi gorabehera heren bat) betetzen duen gorputzak, mantu izeneko lobulu bi azaltzen ditu, bakoitzak kusu bana barne-aldetik estaltzen duelarik; lobulu bi hauek



4.1. IRD/ Brakiopodo artikulatuaren sekzioa

mugatzen duten espazioari mantu-barrunbea edo barrunbe paliala deritzo, zeinean lofoforoa kokatzen bait da. Bestalde, garro-ko-roaren erdian aurkitzen den esofagoa jarraitzen zaio. Urdaileko atze-aldean hestea paratzen da, brakiopodo artikulatuetan itsua, beraz uzki gabekoa dena; inartikulatuetan, ordea, mantu-barrunbeko bai erdiko lerroko atze-aldean zein biratutakoan barrunbearen eskuin-aldean uzkiaren bidez irekitzen da. Hau honela izanik, gainontzeko lofoforatuekiko bereziak dira, zeren eta, ez bait dute U itxurako liseri-hodirik kasu guztietan azaltzen (4.1. ird.).

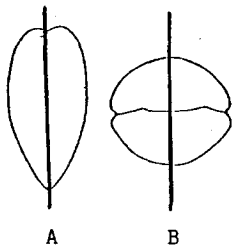
Gongoil supraenteriko txikiaz eta subenteriko handiagoaz osoturiko nerbio-sistema, traktu digestiboko hasieran zentralizatuta aurkezten dute.

Lofoforatu guztietan bezalaxe, brakiopodoen zeloma hiru zatitan agertzen da, mesenterioz zeharkaturiko mesozelea eta metazelea, eta azkenik protozeletzat jolitekeena.

Gorputz-ormako muskuluetatik kanpo, kuskuak eta pedunkulua mugitzeko beste zenbaitzu azaltzen dira (4.1., 4.9. ird.).

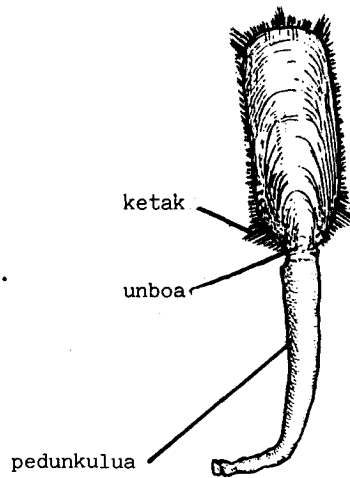
Zirkulazio-sistemari dagokionez, traktu digestiboaren gain kokaturiko bixikula kizkurgarri-dun hodi mediodortsal bakarra du osagaitzat, zeinaren mutur biak abarkaturik bait daude; sistema hau irekitzat hartu behar da, odola espazio tisularretik bueltatzen da eta (4.36. ird.).

Bestalde, batetik nefrostoma bidez zelomara, eta bestetik nefridioporoek barrunbe palialera irekitzen diren metanefridioek, gonoduktu gisan jokatzen dute, berauetatik, peritoneoan edota mesenterioetan kokatzen direneko gonadetan garaturiko obulu eta espermatozoideak egotz bait daitezke, ernalkuntza zenbait kasutan ingurunean gertatzen delarik. Dena den, hainbat espeziek arrautzeak mantu-barrunbean, nefridioetan edo lofoforo-adarretan inkubatzen dituzte.

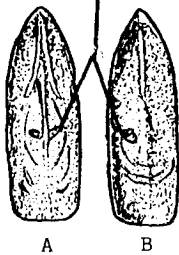


4.2. IRD/ Bibalbion (A) eta brakiopodoen (B) mas
korrraren simetriaren konparazioa.

4.3. IRD/ *Lingula* inartikulatuaren irudia.



aurre-muskulu adduktoreen seinaleak



4.4. IRD/ *Glottidia pyramidata* atrematuaren kuskua
biak barne-aldeetik behatuta.

A: kuskua bentrala

B: kuskua dorsala

4.2. BRACHIOPODA PHYLUMAREN SAILKAPENA.-

Egun, brakiopodoen sailkapenak, batez ere fosilena, neurri handian ezarri gabe dirau; hau dela eta, Hyman, Marshall&Williams, Barnes, Meglitsch eta Grassé zoologoak jarraitu zaizkioneko soilik espezie bizien sailkapena azalduko da.

4.2.1.- Inarticulata klasea (= Ecardines).

Klase honek biltzen dituen brakiopodoek ez dute txarnelarik azaltzen, hortaz, kskuak elkarri lotuta mantentzeko muskuluak erabiltzen direla. Halaber, lofoforoa ez dago brakiidioaz horniturik, zeinak barne-eskeleto eusle gisan jokatzen bait du. Traktu digestiboa uzkiean bukatzen da, eta enbriologi urratsetan mantua zuzenean garatzen da. Klasea ondoko bi ordenetan zatitzen da:

4.2.1.1.- Atremata ordena.

Kusku pedunkularra bentrala izan arren, kusku biak eraldatuta daude pedunkulua substratuari erants dakion. Maskorreko mineralik ugariena kaltzio fosfatoa izaten da.

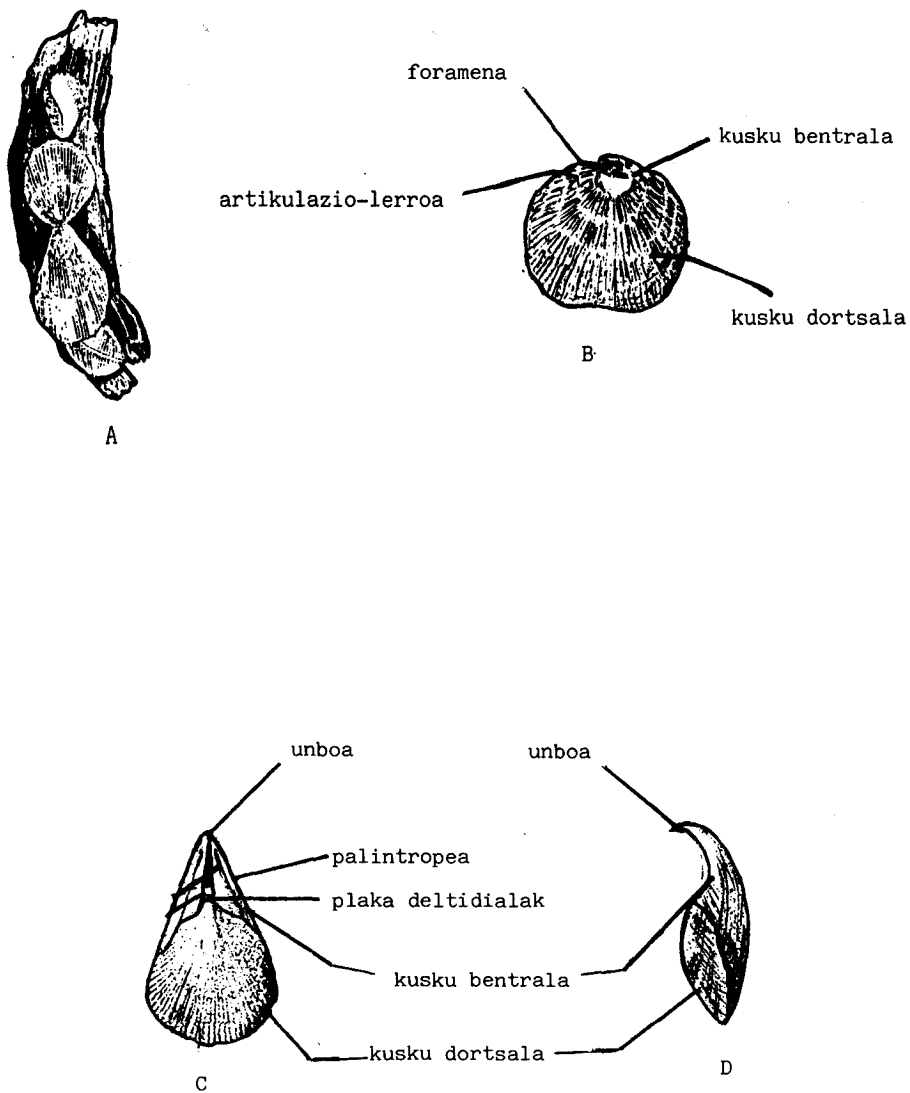
4.2.1.1.1.- Lingulacea superfamilia.

4.2.1.1.1.1.- Lingulidae familia.

Kitinazko maskor luze eta mehea, eta lumen zelomikodun pedunkulu tubular zalua dute. Gaur egun soilik bi generok diraute bizirik, *Lingula* (4.3. eta 4.52C ird.) eta *Glo-ttidia* (4.4. ird.) hain zuzen, azken generoko espezieen kuskuek barne-superfiziean septu bifurkatua agertzen dutelarik.

4.2.1.2.- Neotremata ordena.

Pedunkulua azaltzen duteneko kasuan, berau kusku bentraleko irekigunetik irteten da. Maskorraren mineralak kaltzio karbonatoa edota kaltzio fosfatoa izan daitezke.



4.5. IRD/ A: *Terebratulina retusa* (=caputserpentis) artikulata, zur-zatiaren gain.

B: *Mühlfeldtia truncata* krausinidoa; C,D: *Agulhasia davidsoni* terebratulazeoa dortsalki (C) eta lateralki (D) behatuta.

4.2.1.2.1.- Discinacea superfamilia.

Kusku kitinofosfatikoen unboak erdi-aldean kokatzen direnez, kskuak zeharo zirkularrak, eta, albotik behatuta, konikoak izaten dira. Pedunkulua azaltzen dute. Diszina-zeo bizi guztiak familia bakarrean biltzen dira.

4.2.1.2.1.1.- Discinidae familia.

Pedunkulua ksku bentraleko atze-aldeko zirrikitutik ateratzen da. Bizirik dirautenak ondoko generoak dira: *Discinisca* (4.6C ird.), *Pelagodiscus* (4.6D ird.) eta *Discina*.

4.2.1.2.2.- Craniacea superfamilia.

Taxon honetako brakiopodoen maskorren osagai minerala kaltzio karbonatoa izaten da. Ez dute pedunkulurik azaltzen, eta ksku bentrala substratuari zuzenean itsasten zaio.

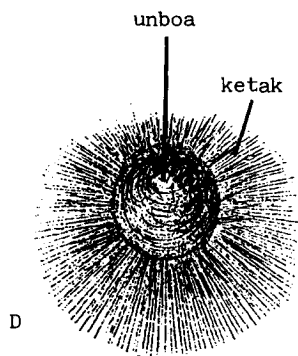
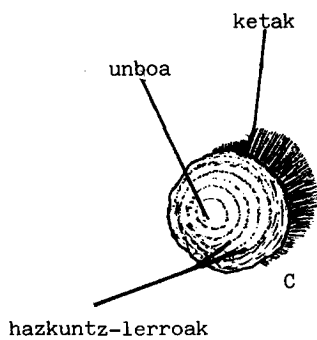
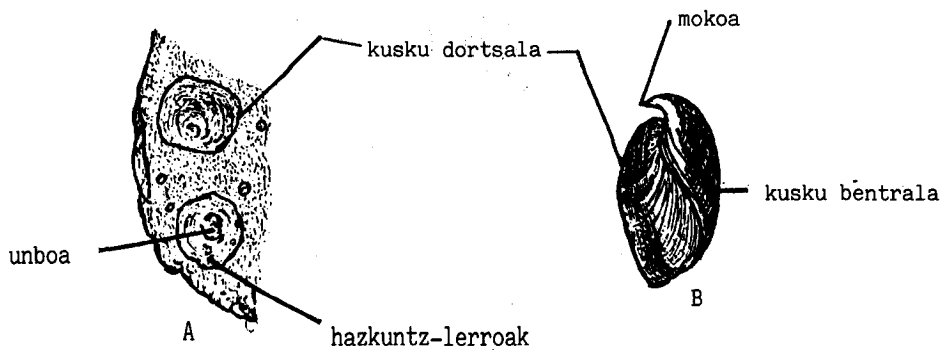
4.2.1.2.2.1.- Craniidae familia.

Espezie biziei dagokienez, *Crania* (4.6A ird.) eta *Craniscus* generoak biltzen ditu familia honek.

4.2.2.- Articulata klasea (= Testicardines).

Kskuak txarnela bidez artikulatzen dituzten brakiopodo hauek, bizirik irauten duten ia guztiak dira. Beste berezitasun batzu honako hauexek dira: maskorreko mineralik ugariena kaltzio karbonatoa izatea, brakidioaren agerpena, heste itsua, ksku bentraleko foramena eta enbriologian gertatzen den mantu-inbertsioa.

Mende honen erdirarte, klase hau Protremata eta Telotremata ordenetan banatzen zen arren, ikertzaile gehienek hogeitalau edo hogeitabost superfamiliatan zatitu dute, zeintzuetatik, lau ezik gainontzeko guztiak soilik brakiopodo fosilez osoturik bait daude.



4.6. IRD/ A: *Crania anomala* neotrematua

B: *Hemithyris psittacea* errinkonelazeoa albotik behatuta

C: *Discinisca* neotrematua

D: *Pelagodiscus atlanticus* neotrematua

4.2.2.1.- Thecideaceae superfamilia.

Lofoforo eskizolofikoa, lobuluak kuskua dortsaleko hutsuneetan artekatzen direlarik.

4.2.2.1.1.- Thecideidae familia.

Pendukulurik agertzen ez dutenez, kuskua bentrala zuzenean itsasten zaio substratuari. Kuskua dortsalaren barne-aldea lofoforoari eusten dion gailur altuez horniturik dago. *Lacazella* (4.9. ird.) eta *Thecidellina* generoak biltzen ditu familia honek.

4.2.2.2.- Rhynchonellacea superfamilia.

Lofoforo espirologikoa barne-eskeleto eusle gabekoa da, edo soilik crus direlakoak azaltzen ditu. Nefridio bikote biz horniturik.

4.2.2.2.1.- Dimerellidae familia.

Kuskua dortsaleko septu mediodorsal luzeko artikulatuak, crus deritzenak ere luzeak izanik. *Cryptopora* generoa da soilik, espezie biziak dituen.

4.2.2.2.2.- Rhynchonellidae familia.

Crus laburdunak, septu mediodorsal gabekoak. Familia honetako zenbait genero: *Basiliola*, *Compsothyris*, *Frieleia*, *Hemithyris* (4.6B eta 4.52B ird.), *Neohemithyris*, *Neorhynchia*, *Teglorhynchia*, *Thomsonica*.

4.2.2.3.- Terebratulacea superfamilia.

Lofoforoa normalean plektolofikoa izaten da, bigizta motzak garro-koroari eusten diolarik.

4.2.2.3.1.- Terabratulidae familia.

Generoak: *Abyssothyris*, *Agulhasia* (4.5C eta D ird.), *Chlinodophora*, *Cnismatocentrum*, *Cancellothyris*, *Dyscolia*, *Eucalathis*, *Gryphus*, *Liothyrella*, *Murravia*, *Surugathyris*, *Terebratulina* (4.5.A).

4.2.2.4.- Terebratellacea superfamilia.

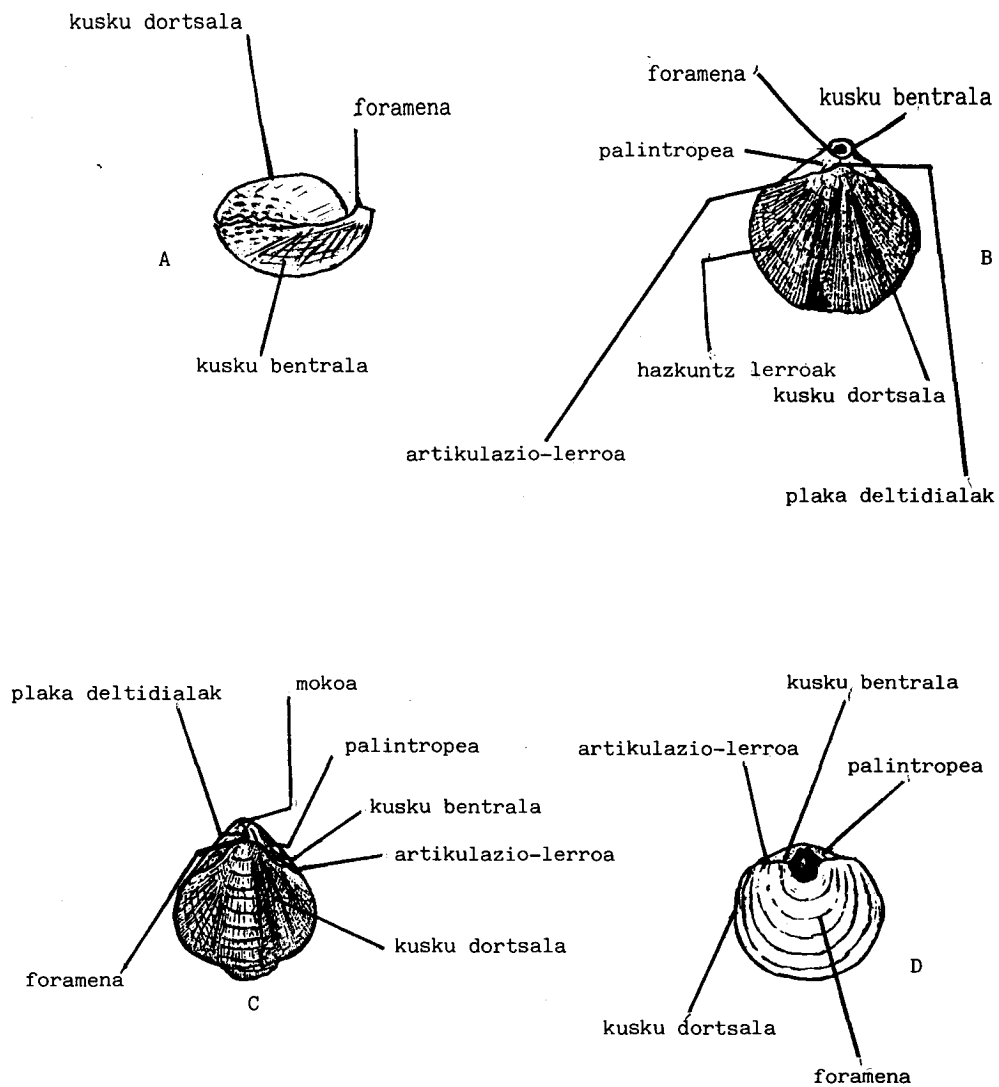
Aurre-aldean bira azaltzen duen bigizta luzeak lofoforo plektolofikoari eusten dio. Genero biziak zenbait familiatan biltzen dira; Dallinidae, Kraussinidae (4.5B ird.), Megathyridae, Platiidae (4.7D ird.), Terebratellidae (4.7A,B, 4.8 A,B eta 4.9A ird.), Zeilleriidae, Laqueinidae (4.8C eta 4.52C ird.) kasu batzutarako.

4.3. ANTOLAKUNTZA OROKORRA.-

4.3.1.- MASKORRA.-

Kusku biak simetrikoak izan arren, tamainu desberdina edukitzen dute, normalean kusku bentrala, edo pedunkularra, dortsala edo brakiala baino handiagoa izaten da. Bestalde, kuskua obalo antzekoak izaten dira, aurre-alde borobiletik hasita, atze-alderantz hurbiltzean estutuz doazela (4.5A ird.). Halaber, transbertsalki zabalagoak (4.5B ird.), triangeluarrak (4.5C ird.), zirkularrak (4.6A ird.) edo oblongoak (4.3. ird.) izan daitezke. Normalean, lateralki behatuta konbexuak izaten dira (4.6B ird.), batez ere bentrala; hau honela, hainbat kasutan kusku dortsala laua ezezik, konkaboa ere izan daiteke. Nahiz eta maskor-superfizioa kasu batzutan leuna izan daitekeen, gehienetan hazkuntz lerroak azaltzen ditu (4.6C ird.).

Izanak izan, brakiopodo bizien maskor-ardatzik luzeena bostetik laurogei milimetrotarakoa izaten da, baina, fosilei dagokienez, hogeitamar zentrimetrotako maskorrak aurkitu dira. Gaur egungo maskorrak gris-horiskak izaten dira, batzu gardenatsuak, eta beste zeinbatzu, ostera, izpi gorriak, laranjatuak edo zurigorriak azaltzen dituztelarik.



4.7. IRD/ A: *Magellania* terebratelidoaren soslaia

B: *Terebratella* artikulatua dortsalki behatua

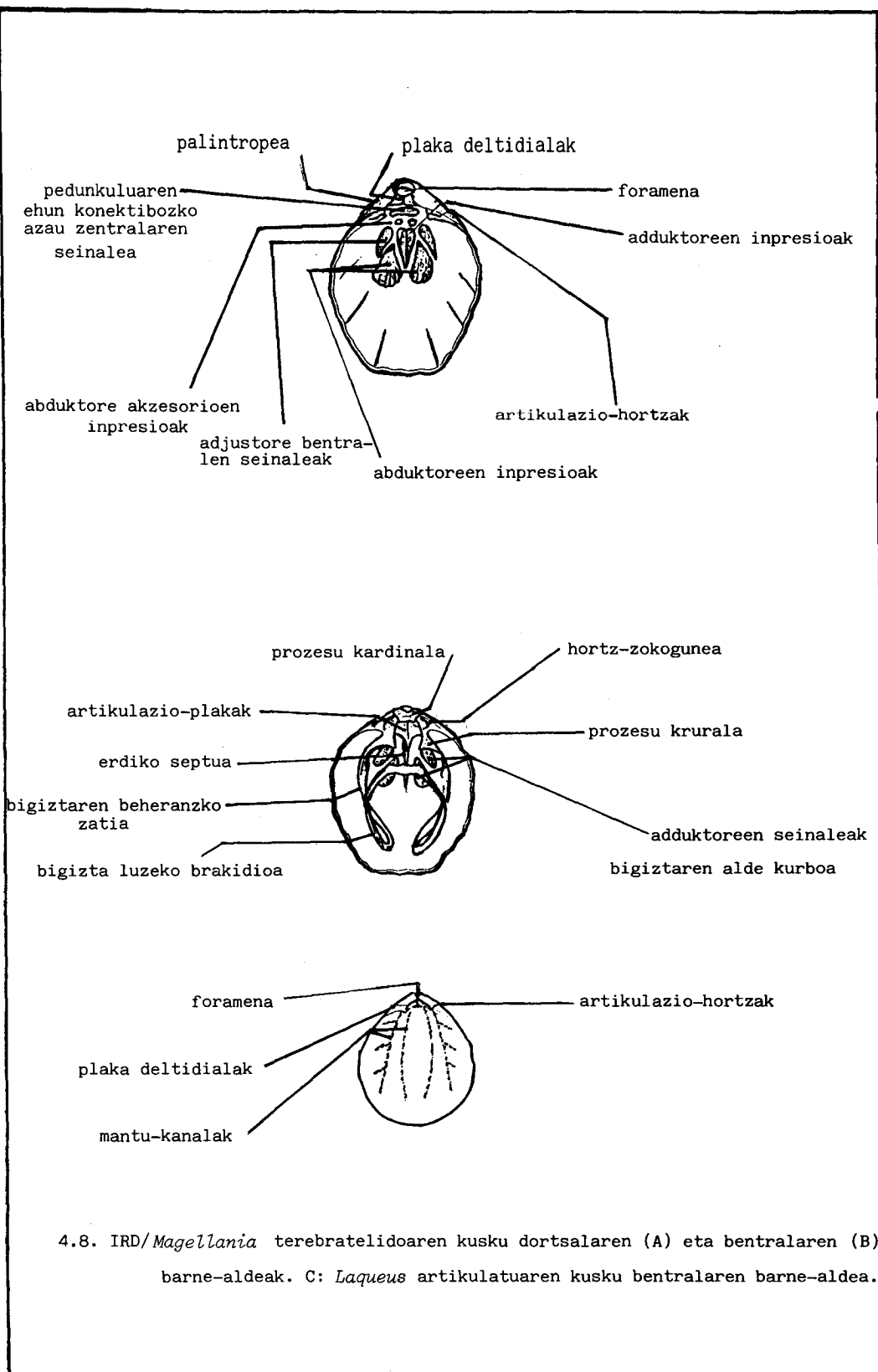
C: *Hemithyris psittacea* artikulatua dortsalki behatua

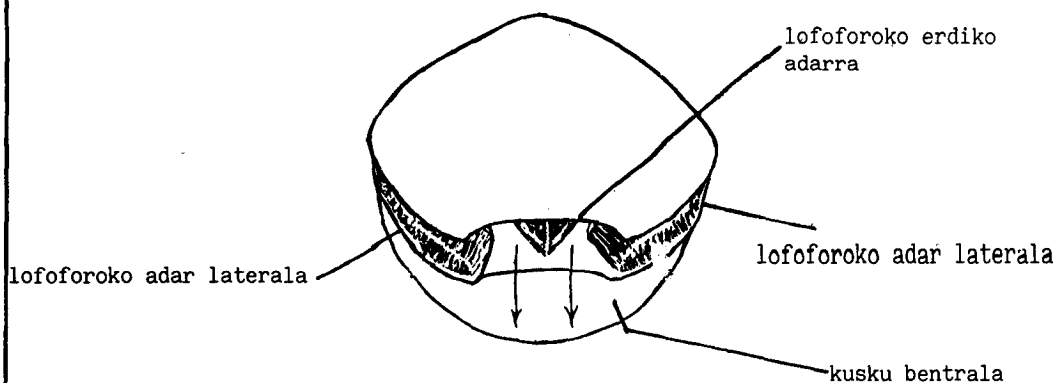
D: *Platidia* terebratelazeoaren alde dorsala

Normalean, kuskuen atze-aldean kokaturiko maskorraren hazkuntz zentruari, zeinetik hazkuntz lerroak eta seinale erradialak abiatzen bait dira, unbo deritzo (4.3., 4.5. eta 4.6 ird.). Zenbait inartikulatutan (diszinidoetan eta kranidoetan kasu) unboa erdi-aldean dagoenez, kskuak zirkularrak eta soslai konikodunak izaten dira (4.6C eta D ird.). Artikulatuetan, aldiz, ksku bentraleko unboak moko itxura hartzea dela kausa, ksku pedunkularra, dortsalarekiko gailendu egiten da (4.7A ird.), mokoia eta ksku dortsaleko artikulatze-lerroaren artean gelditzen den hutsunea, palintrope izeneko ksku bentralaren tolesturaz estali egiten delarik (4.7B, C eta D ird.). Palintropeak jatorriz deltirio deritzon irekigune triangeluarra azaldu arren (4.5C ird.), gehienetan deltidio plakaren (edo bat baino gehiago direneko kasuan plaka deltidialen) bidez, partzialki hertsigiten da, foramen izeneko zilo borobila soilik aurkezten duela rik, pedunkulua irten dadin (4.7. ird.). Foramena, eskuarki, ksku bentralean agertzen bada ere, hainbat terebratellazeotan, esate baterako *Amphithyris*, *Platidia* eta *Pantellaria* generoetan, pedunkulua ksku dortsaleko irekigune zirkularretik ateratzen da (4.7D ird.), kasu honetan deltirioa nototirio eta deltidioa kilidio izendatzen direlarik, hurrunez hurren.

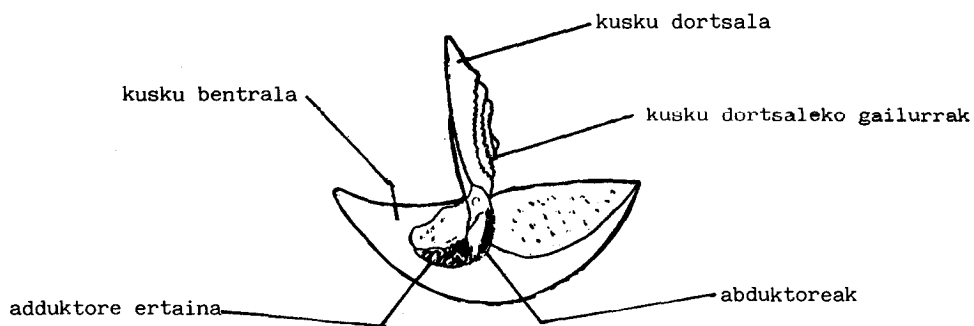
Bai artikulatueta eta bai inartikulatueta ere, batetik muskuluak kskuei atxeki zaizkieneko tokietatik (4.8A eta B ird.), eta bestetik mantu-lobuluen kanal zelomikoen kariaz (4.8C ird.), kskuen barne-superfizietan zenbait seinale beha daitezke; hauez gain, artikulatuen kskueta lofoforo-euslea eta artikulazio-eraketa azaltzen dira. Testicardines-en ksku arteko giltzadura txarnelako hortz eta hutsunetan oinarritzen da, hortaz, kskuak irekitakoan, hamar gradutako angelua baino handiagoa ezin era dezakete, berau delarik mugimendu soila (4.9A ird.); inartikulatuen kskuak, aldiz, gehiago ireki daitezke (4.9B ird.). Bestalde, kskuok bata bestearekiko artikulatzen direneko lerroari artikulazio-lerroa deritzo (4.7B, C eta D ird.).

Artikulazio-egituraren hortzak ksku bentraleko projekzio txiki bi izaten dira, zeintzuei artikulazio-hortzak bait deritze (4.8C ird.), eta hainbat kasutan, plaka dentalen gainean





4.9A IRD/ *Neothyris lenticularis* artikulatua

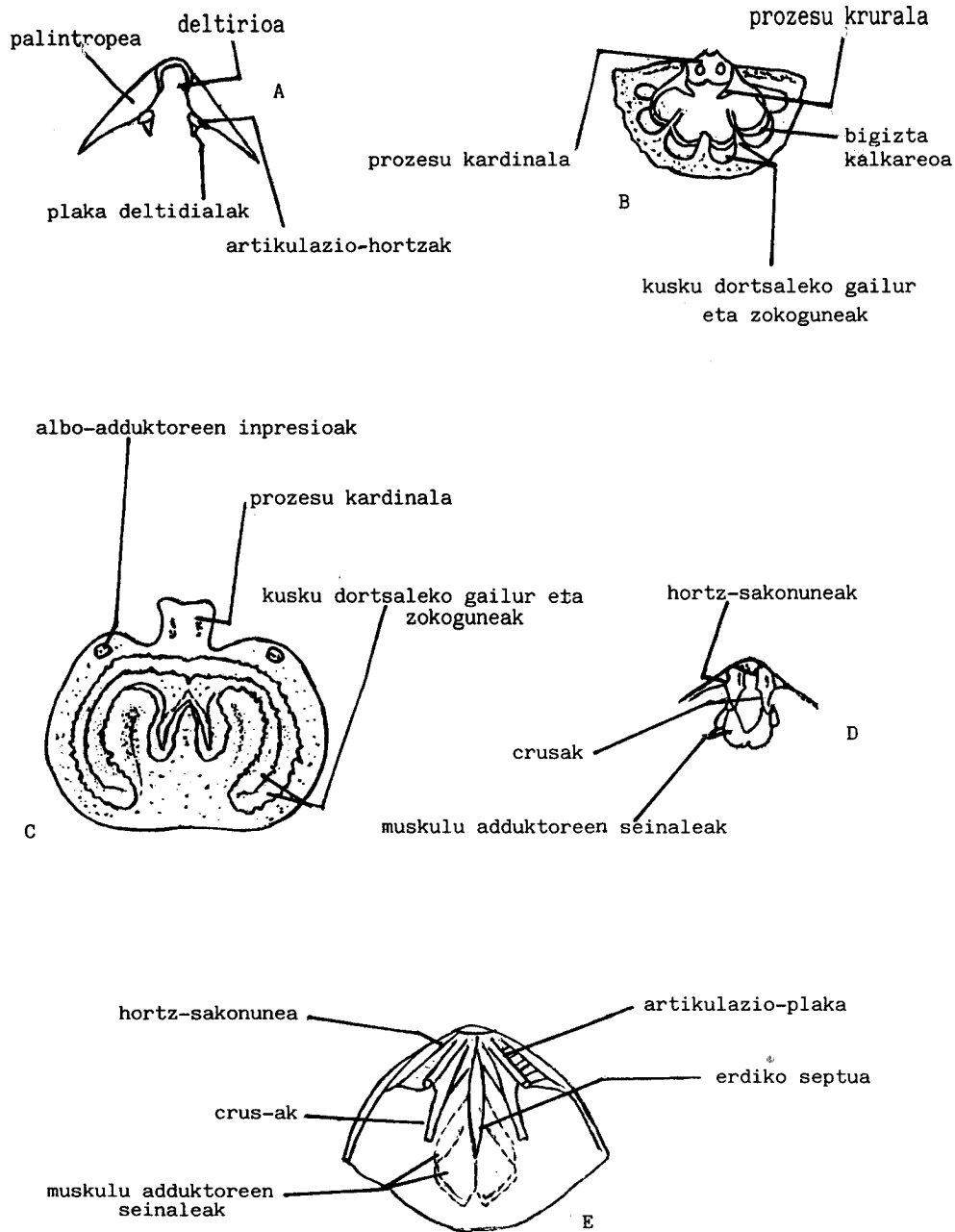


4.9B IRD/ *Lacazella* artikulatua.

azaltzen bait dira (4.10A ird.); zokogune dentalak, ordea, kusk^u dortsalaren atze-aldean kokatzen dira, prozesu kardinal izen^eko goragunearen alboetan hain zuzen, zeina, kusk^uak hersten direneko kasuetan, hotz bien erdian artekatzen bait da (4.8B ird.). Hauez gain, kusk^uek zokogune inguruan prozesu kardinalarekiko jarraiak diren zokogune-gailurrak azal ditzakete, edota zokogune-plaka eta artikulazio-plaka izeneko anitz gailur.

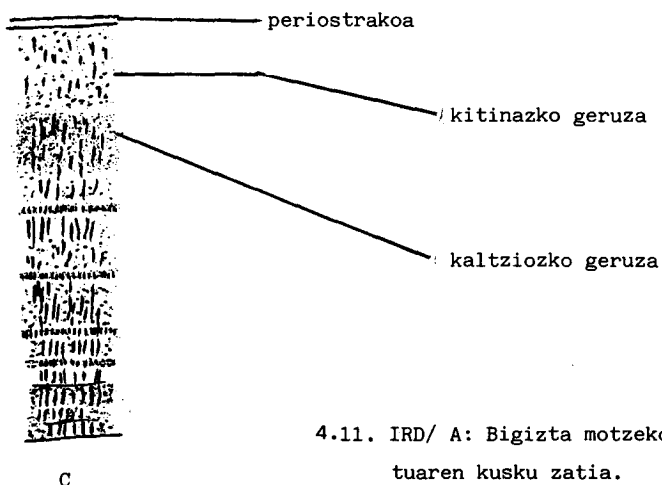
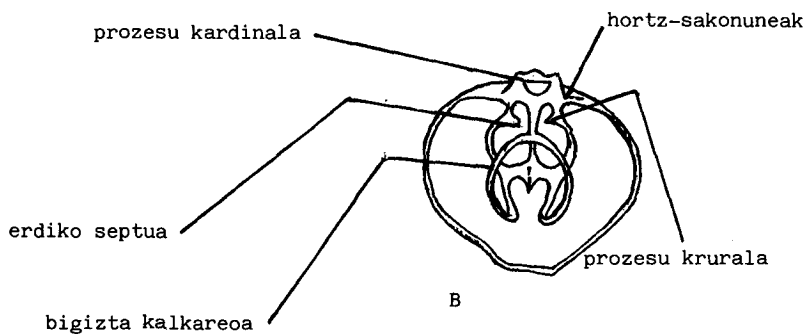
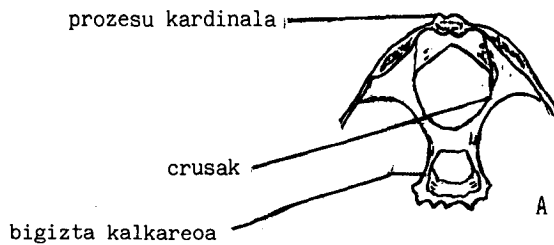
Edozelan ere, kusk^u dortsaleko barne-aldean lofoforo-lobu^{lu}ak artekatzen dire^{ko} gailurrak eta zokoguneak beha daitezke (4.10B eta C ird.). Bestalde, inartikulatuen lofoforoek ezik, brakiopodo gehienek brakidio deritzon barne-eskeletoa aurkezten dute; bakunena lofoforo oinarrian paratzen den crus (crura pluralean) izeneko artikulazio-plaken luzapenetan datza (4.10C eta D ird.). Normalean, crusei jarraituz lofoforoan barneratzen den kaltziozko bigiztak kusk^uil itxura izaten du (4.8B eta 4.11 A eta B ird.), zeina askea izan bait daiteke (*Magellania* generoan kasu) (4.8B ird.), edo erdiko septuari atxeki bait dakioke (adibidez, *Terebratella* generoan (4.11B)).

Brakiopodoen maskorra kanpo-aldetik estalirik periostrako izeneko geruza organikoa agertzen da; halaber, maskorrean zehar material organikoa, agian kitina, paratzen da. Dena dela, azter^{keta} kimikoetan oinarrituz, maskorra bi motatakoa izan daitekeela ondorioztatu da: bata fosfatikoa, zeina inartikulatuen (Craniidae familia salbuespena delarik) ezaugarria bait da, osa^{gai} inorganiko ugariena kaltzio fosfatoa duelarik, eta bestea, artikulatuen eta kranidoen maskor kalkareoa, hots, kaltzita eran dagoen kaltzio karbonatoz osaturikoa. Inartikulatuen maskorren osagai nagusi biak, hots, organikoa eta inorganikoa, bi eratan antola daitezke: lehenengoz, diszinidoetan hain zuzen, materia organikoa kaltzio fosfato tartean uniformeki banatuta, eta bigarrenez, kitinazko eta fosfatozko geruzak txandaka ezarrita, lingulidoetan gertatzen den bezalaxe (4.11C ird.). Artikulatuen maskorreko periostrako mehe azpian, ordea, kanpo-geruza kalkareo zuntzekoa azaltzen da, beronen azpitik kaltzitzako zuntz prismatiko luzeko bigarren geruza kalkareoa erakusten delarik. Horrezaz aparte, brakiopodo guztien maskorrek, barnean mantu-pa^{il}ak kokatzen direneko hodiskak eraman ditzakete.



4.10. IRD/ A: *Macandrevia cranium* dalinidoaren kusu bentralaren atze-aldea.

B: *Megathyris terebratellazeoaren* kusu dortsala; C: *Lacazella* tezi-deazeoaren kusu dortsala; D: *Hemithyris psittacea* errinkonelazeoaren kusu dortsalaren atze-aldea; E: Crusak eta artikulazio-plakak azaltzen dituen errinkonelazeoaren kusu dortsala.



4.11. IRD/ A: Bigizta motzeko *Terebratulina* artikulatuaren kuskuzatia.

B: *Terebratella* artikulatuaren kuskuzatia, zeinak erdiko septuari datzekion bigizta luzea aurkezten bait du.

C: *Lingula* inartikulatuaren kuskuzaren sekzioa.

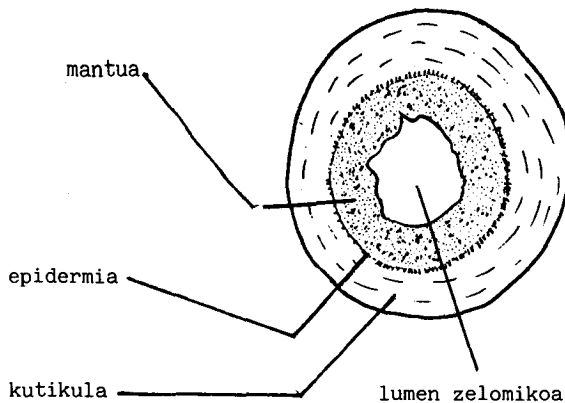
Kuskuen eraketa ondokoa izaten da: antza, periostrakoz osoturiko *protegulum* deritzon plakaren aurre- eta albo-ertzetan materiala ezartzen den neurrian, kuskua aurre-atzekiro luzatuz eta lateralki zabalduz doa; honela izanik, brakiopodo helduetan maskorraren periferiarekiko paralelo diren hazkuntz lerroak beha daitezke, *protegulum*a unbo bezala mantentzen delarik. Bestalde, diszinidoen eta kranidoen ksku zirkularra *protegulum* inguru osoan, eta soilik aurre- eta albo-ertzeetan, materialak gehituz eratzen da; beraz, unboa erdi-aldean azaltzen da, hazkuntz lerroak beronekiko zentrukideak direlarik.

4.3.2.- PEDUNKULUA.-

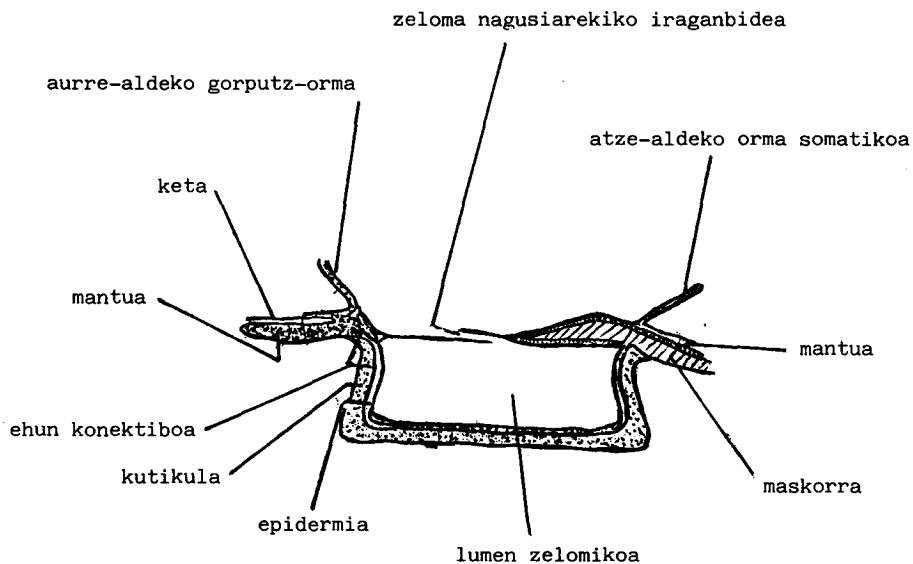
Ksku bentrala substratuari zuzenean eransten zaio neko kasuan brakiopodoek pedunkulurik azaldu ez arren, bai inartikulatu gehienak bai artikulatuak ere, gorputz-orma bentraleko aipaturiko luzapen zilindrikoaz itsatsita agertzen dira. Dena dela, pedunkuluaren garapena, egitura eta kskuekiko kokapena desberdina izaten da klase bietan; halaber, atrematu eta neotrematuen pedunkuluak konparatuz, zenbait berezitasun beha daiteke. Hortaz, ksku bentralari datzekion lingulidoen pedunkulu luze eta zalua, maskorraren atze-aldetik ateratzen da, ksku bien artetik hain zuzen (4.3. ird.), eta, mantu-lobulu bentralaren atze-aldeko luzapena denez, gorputz-ormak azaltzen dituen geruzez kanpo, pedunkulu barnean metazelearekiko jarraia den barrunbe zelomikoa hedatuko da. Hau dela eta, pedunkulu-orma, geruza kontzentrikozko kutikula lodiaz, epitelio kolumnarraz, ehun konektiboazko geruza meheaz, muskuluz eta peritoneoaz osoturik dago (4.13 ird.). Neotrematu diren diszinidoen txortena, aldiz, ksku bentraleko zirrikitutik kanporatzen da (4.12. ird.), eta ormaren osagaiak lingulidoen pedunkuluaren bezalakoak (hots, kutikula, epidermia, ehun konektiboa, muskulu-geruza eta peritoneoa) badira ere, atrematuen txortenarekiko ondoko berezitasunak azaltzen ditu: batetik, diszinidoen pedunkulu-zeloma metazelearekiko konektaturik iraganbide estua agertzen da (4.14. ird.), eta bestetik, neotrematu hauen pedunkuluaren barne-zeloma muskuluz bete egiten da (4.15A ird.), horren kariaz barrunbe zelomikoa desagertzen delarik. Aipaturiko muskuluak hiru motatakoak izaten dira; pedunkulu-barnea ia guztiz betetzen duten



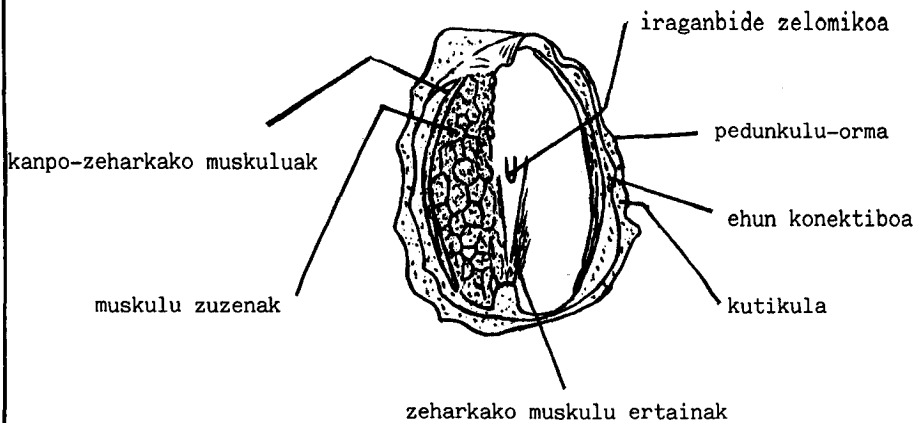
4.12. IRD/ *Discinisca* inartikulatuaren kuskubentrala.



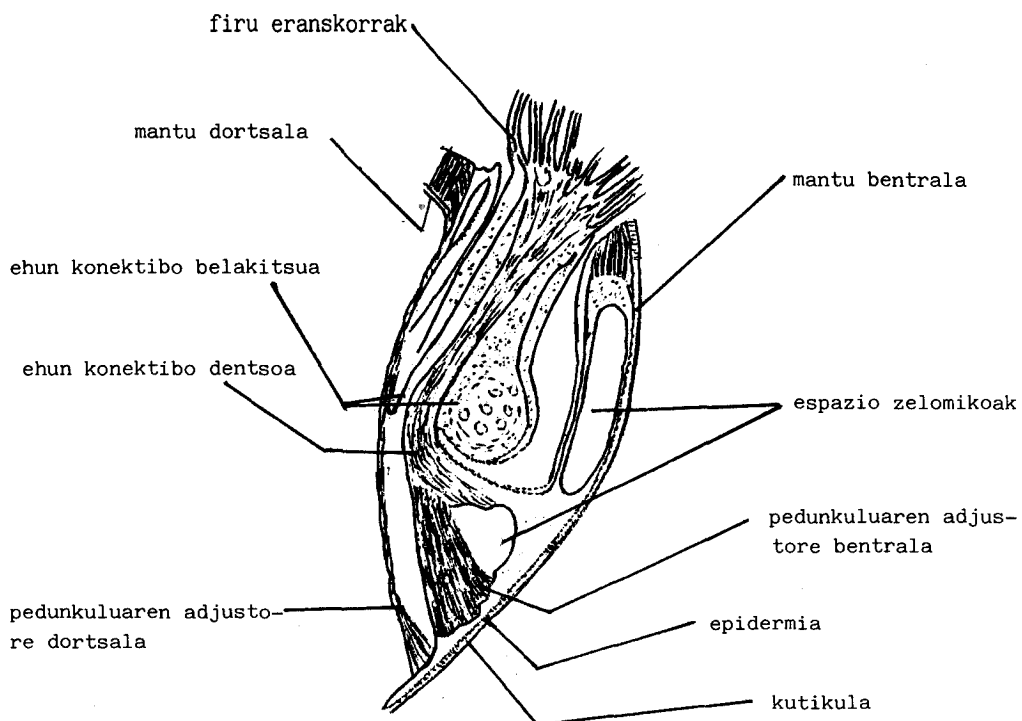
4.13. IRD/ *Lingula* delakoaren pedunkuluaren sekzio transbertsala.



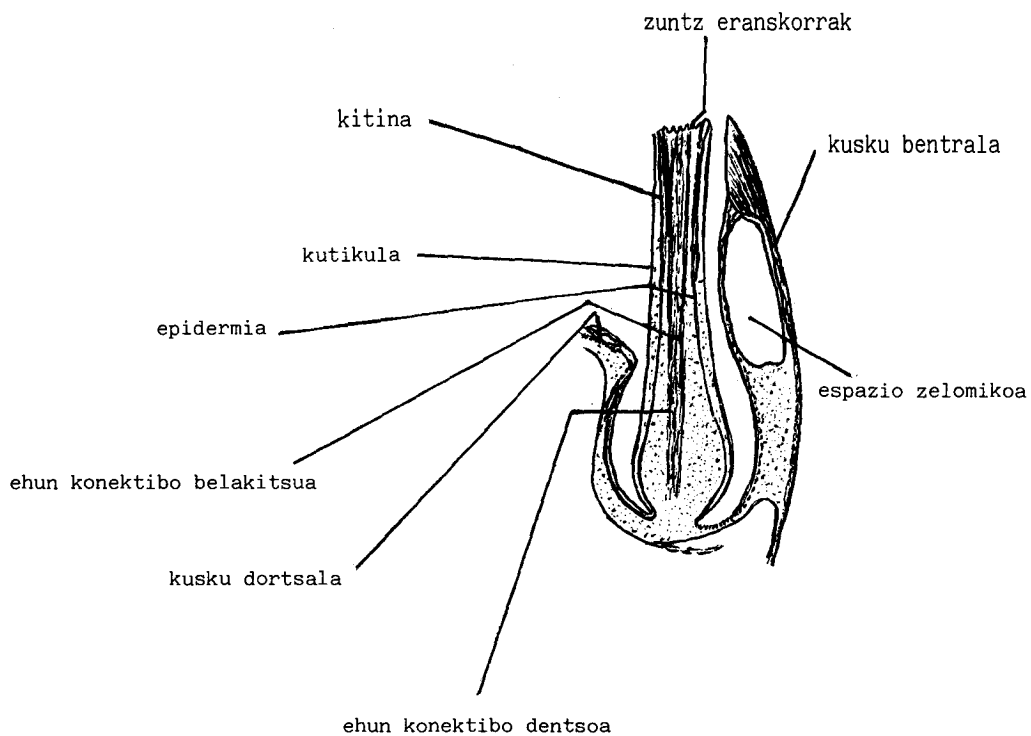
4.14. IRD/ *Discinisca* inartikulatuaren pedunkuluari dagokion sekzio longitudinala.



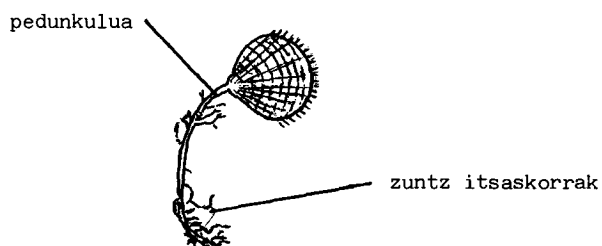
4.15A IRD/ *Discinisca* neotrematuaren pedunkuluaren barne-aldea.



4.15B IRD/ *Terebratulina* artikulatuaren pedunkuluaren sekzio longitudinala.



4.15C IRD/ *Hemithyris psittacea* errinkonelazeoaren pedunkuluaren sekzio longitudinalala.



4.15D IRD/ *Chlidonophora chuni* artikulatua, non pedunkulu luzea beha bait daiteke.

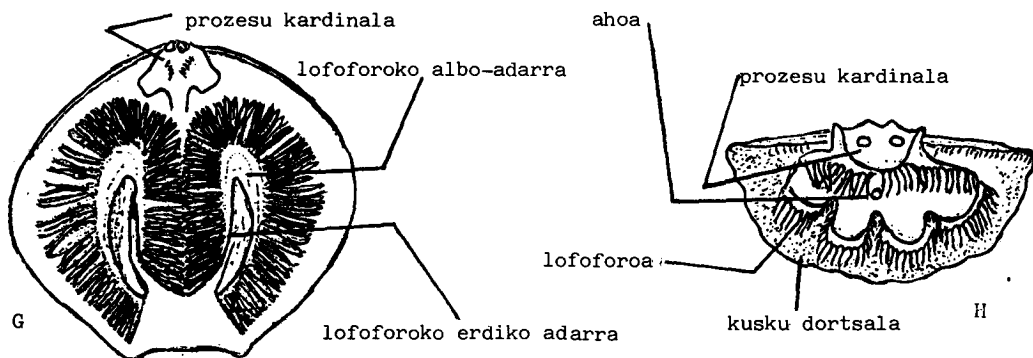
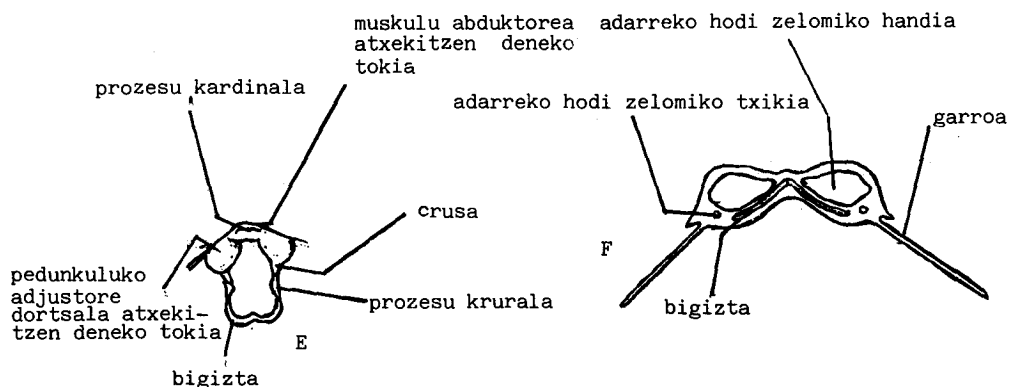
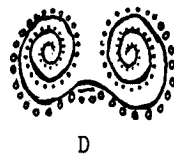
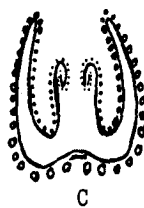
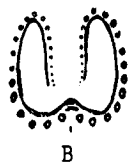
muskulu zuzenen (rectus direlakoak) bikotea, zeintzuen eraginez pedunkulua uzkur bait daiteke, kanpo-zeharkako meheen bikotea (external oblique direlakoak), eta zeharkako ertainen beste pare bat (4.15A ird.).

Bestalde, artikulatuek azaltzen duten pedunkuluak garapen desberdina pairatzen du. Kasu honetan, larbaren atze-lobulutik bilakatutakoan enbrioiaaren aurre-aldeak partzialki estaltzen duenez, pedunkuluaren alde proximala mantu-lobuluen tartean barneratuta gelditzen da, foramenetik soilik atal txikia (zeinaren higikortasuna mugatua den) atera daitekeela (4.15B eta C ird.). Dena dela, artikulatuek kanpora dezaketen pedunkulu-zati laburra kutikula marroi lodiaz inguraturik dago, beronen azpitik soilik epidermia eta ehun konektiboa hedatzen direlarik, ez bait dute zelomarik ez eta zuntz muskularrik azaltzen. Pedunkulua higitzeko erabiltzen dituzten muskuluak gorputzekoak dira, zeintzuak kanpo-aldetik bait datxezkio.

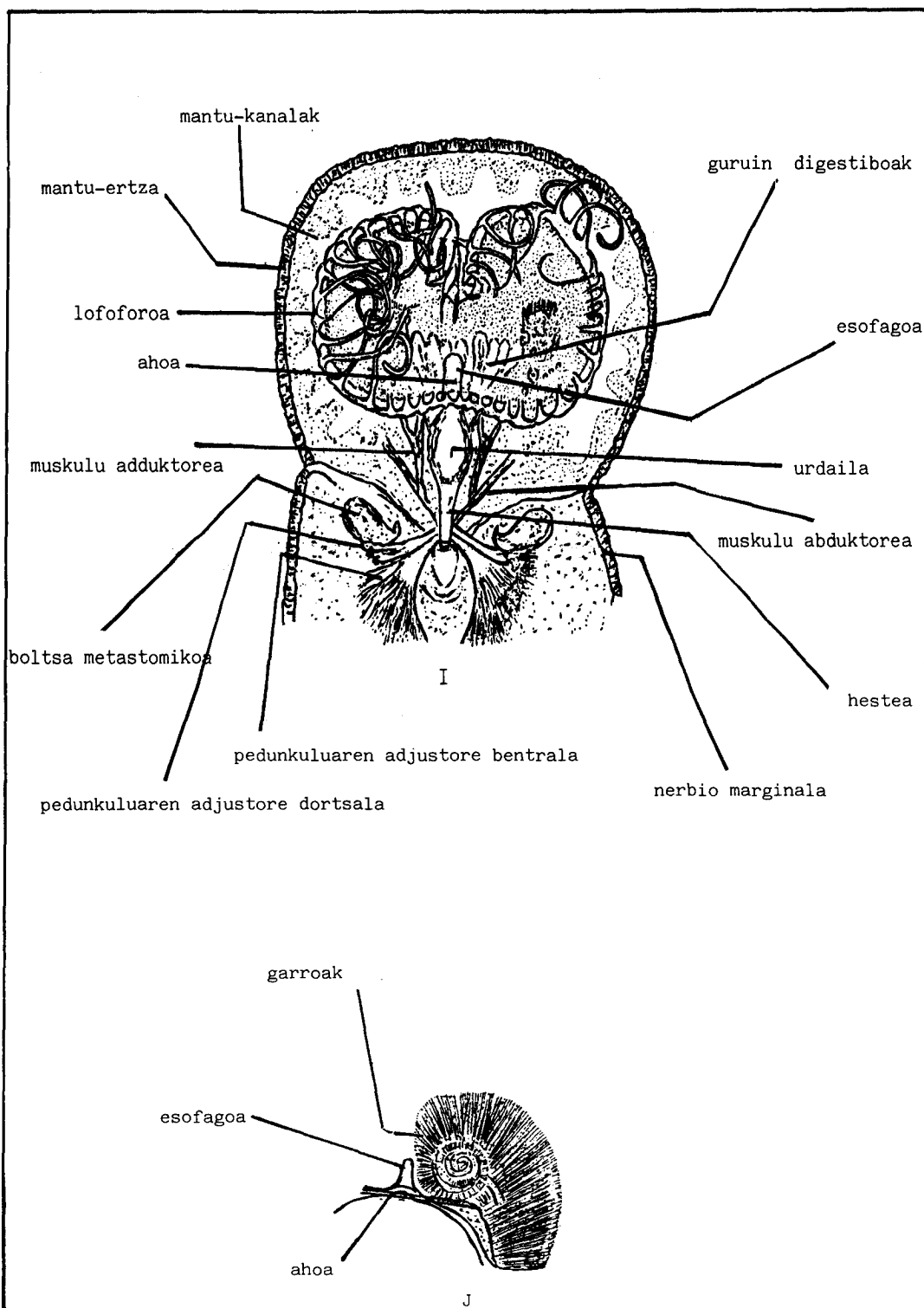
Azkenik, artikulatuetan ezezik, inartikulatuetan ere (*Lingula* eta *Glottidia* generoak salbu), atze-erraboil gisan heda daitekeen pedunkuluko alde distala sustrai antzeko zuntzen bidez eransten zaio substratuari gogorki (4.15B, C eta D ird.). *Lingula* inartikulatuan, ordea, pedunkulu alde distal glandularrak ez du zuntzik azaltzen eta harearen garautxoak estalirik egoten da.

4.3.3.- LOFOFOROA.-

Barrunbe palialean kokatzen den lofoforoa aurre-aldeko orma somatikoaren luzapena da, zenbait kasutan, garro-kopurua handitzeko lobuluak eta tolesturak azaltzen dituelarik (4.16 ird.). Hau honela, lofofororik bakunena *Dyscolia* terebratulazeoak aurkeztzen duen trokolofus izeneko aho inguruko alde diskoidala da. Brakiopodoek lofoforo-superfiziea hedatzeko, bi bide segitu dute: lehenengoa, lobulazioa dela kausa, lofoforo eskizolofikoak (bi lobuludunak) (4.16I ird.) eta ptikolofikoak (lau lobuludunak) (4.16H ird.) sortarazi dira, eta bigarrena, adar bi eratuz garro-korua lateralki luzatu da, kasu honetan lofoforoa zigolofikoa delarik. Hauez gain, mota bitako



4.16. IRD/ Loforo diskoidala (A), eskizolofikoa (B), plektolofikoa (C) eta espirolofikoa (D). *Discolia* artikulatuaren brakidioa (E) eta lofoforo diskoidalaren sekzioa (F). *Magellania* terebratelidoaren lofoforo plektolofikoa (G). *Megathyris* terebratellazeoaren lofoforo ptikolofikoa (H).



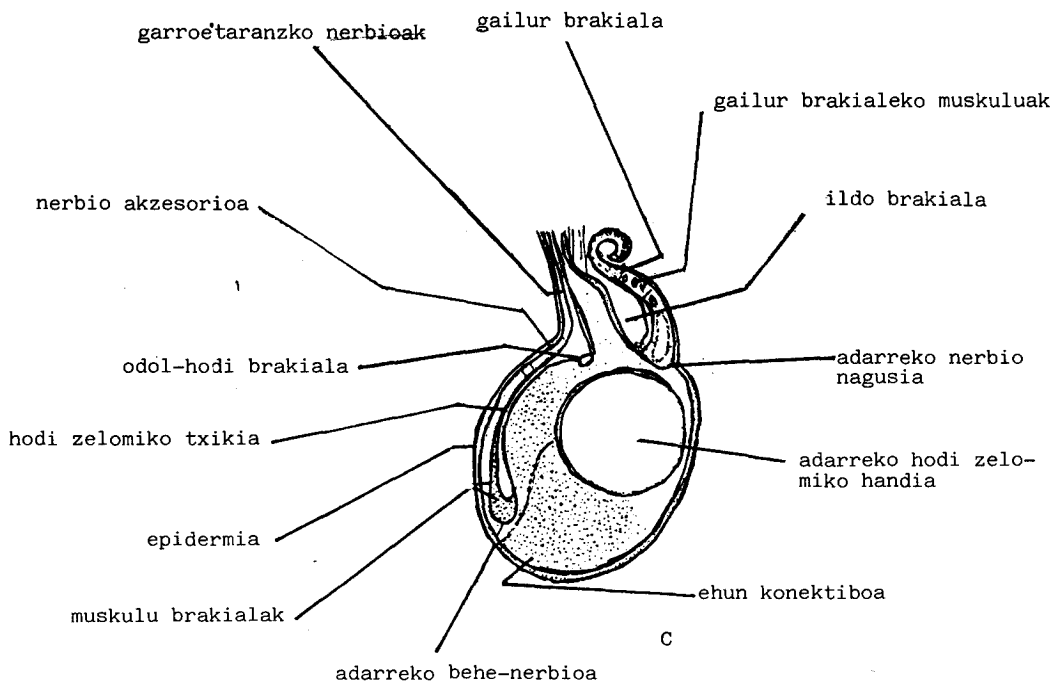
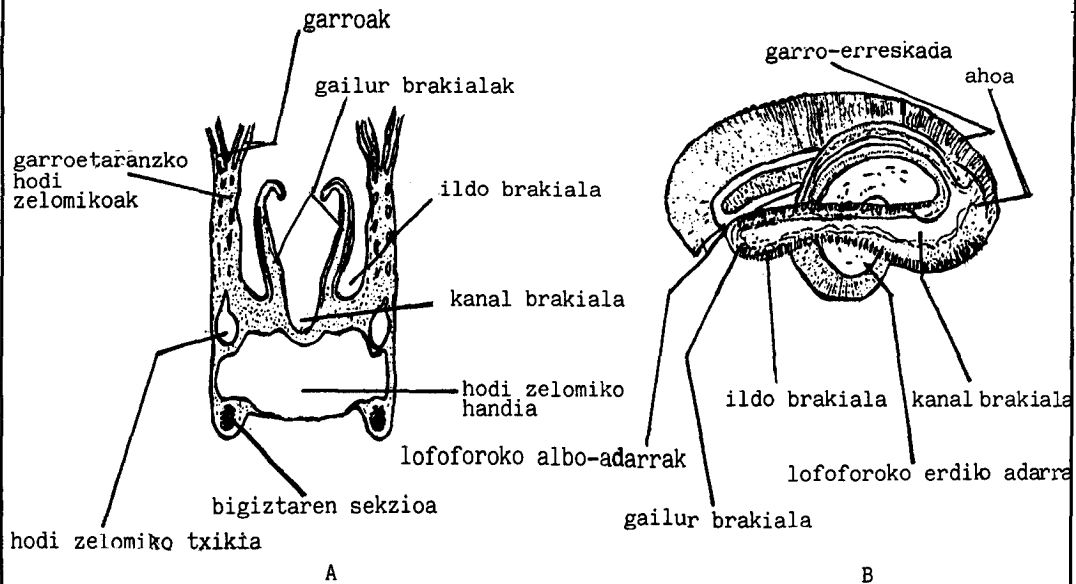
4.16. IRD/ I: *Argyrothea* artikulatuaren lofoforo eskizolofikoa

J: *Discinisca* inartikulatuaren lofoforoaren adar espiralatua

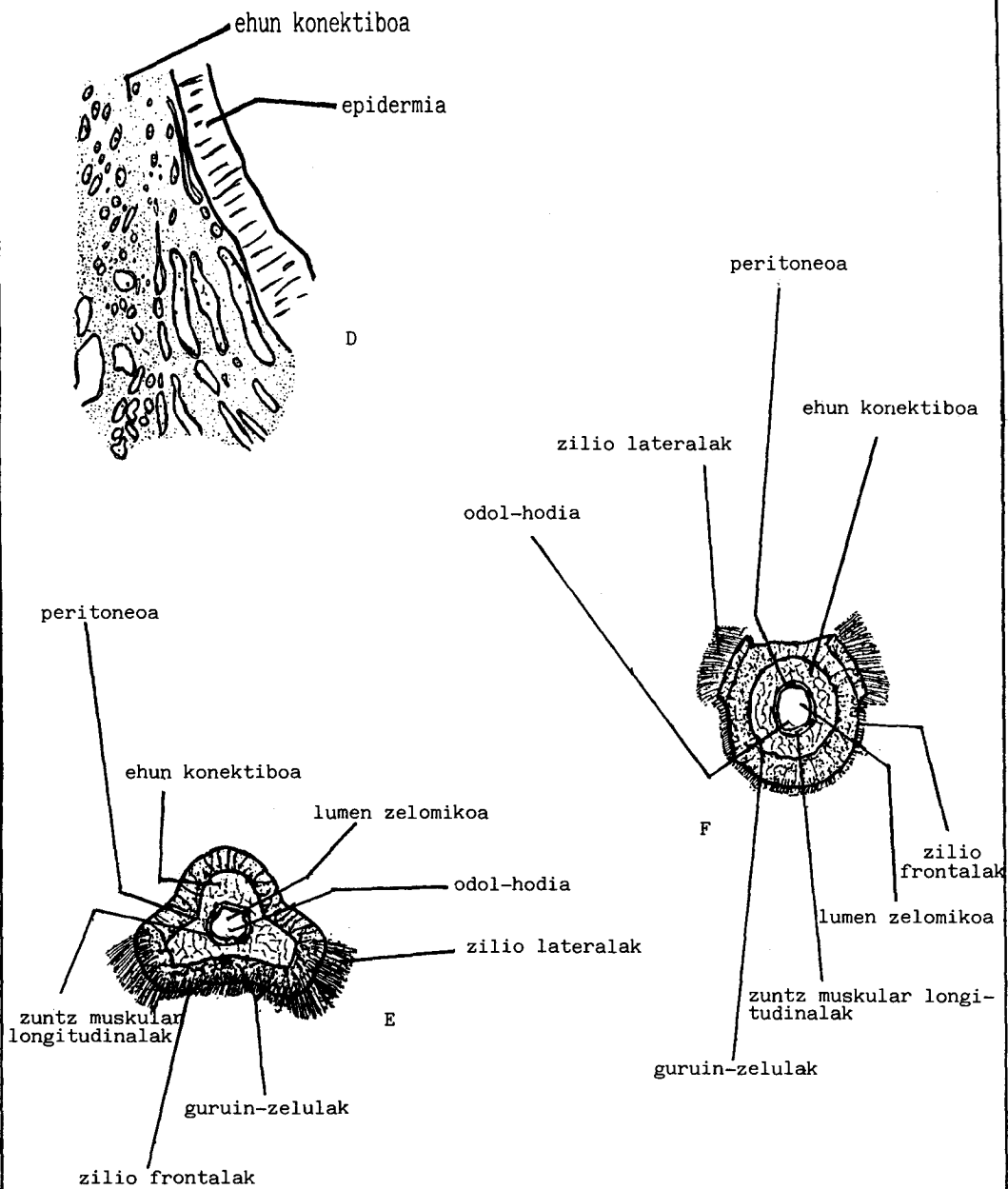
lofoforo zigolofikoak bereiz daitezke: bata, plektolofiko dela-koa, zeinaren adar lateral bien artean beste adar espiralatu bat azaltzen bait da (4.16G ird.), eta bestea, espirolofikoa hain zuzen, non erdiko adarra agertzen ez denez, beso lateral biak luzatuz eta espiralizatuz bait doaz inartikuluetan gertatzen den bezalaxe (4.16J ird.). Brakiopodo bizi gehienek, zeintzuak Terebratulaceae eta Terabratellaceae superfamilietan biltzen bait dira, lofoforo plektolofikoa azaltzen dute.

Brakiopodoen lofoforo-histologia sakonki aztertu gabe egon arren, lofoforo plektolofikoaren egitura ezaguna da; hortaz, bis takoa da, bai adar lateralak eta bai erdikoa sekzio transbertsa lean bikoitzak direna, hots, adar-albo bakoitza garro-erreskada banaz horniturik dagoena (4.17A ird.). Erreskadaren barne-aldean ildo brakiala agertzen da, zeina, beste albotik gailur bra kialak mugatzen bait du; gailur brakial bien artean, hau da, ada rreko ezkerreko eta eskuineko erreskadei dagokien artean, kanal brakiala kokatzen da. Lofoforoaren kanpo-aldeko ildo brakiala ahoarekiko jarraia da; alde bereko gailur brakiala, ordea, aho gainetik luzatzen denez, epistomatzat hartzen da (4.17B ird.). Bestalde, lofoforoaren barne-aldean hodi zelomiko bi beha daitezke; bata, adarreko hodi handia deritzona, eta bestea, adarreko hodi txikia, hain zuzen (zeina, hodi handiaren gainetik lateral ki kokatzen bait da, eta garroetarantz abiatzen diren kanal zelomikoak sortarazten bait ditu) (4.16. eta 4.17A eta B ird.), hodi handiena, antza, jatorriz banatuta zeudeneko tutu biz osotua delarik. Hodiok zeloma-hedapenak izan arren, animalia helduaren hodi handia gorputz-zelomarekiko isolatuta azaltzen da, eta beraz, hodi txikiekiko loturarik aurkezten ez duela. Izanak izan, zeloma-hodi handiaren albo bietan eta ehun konektiboan barnerraturik kaltziozko bigiztaren sekzioak beha daitezke (4.17A ird.).

Lofoforo espirolofikoen adarrek, osterak, garro-erreskada bana dute, beraz, bakunak dira, eta berauen sekzio transbertsalak, lofoforo plektolofikoen adar baten erdiarena bezalakoak izaten dira, nahiz eta espirolofikoek, adarren hodi txikiko ormetako eta gailur brakialetako muskulu subperitonealak nabariago izateaz gain, eskeleto euslerik azaltzen ez duten (4.17C ird.).



4.17. IRD/ A: *Terebratalia* delakoaren lofoforo plektolofikoaren adarraren sekzio transbertsoa; B: *Terebratulina* artikulatuaren lofoforo plektolofikoaren atala; C: *Lingula* inartikulatuaren lofoforo espirolofikoaren adarra, transbertsalki ebakita.



4.17. IRD/ D: Lofoforoko ehun konektibo kartilaginosoa

E: Transbertsalki ebakitako iladako barne-garroa

F: *Neothyris* artikulatuaren kanpo-garroaren sekzio transbertsala

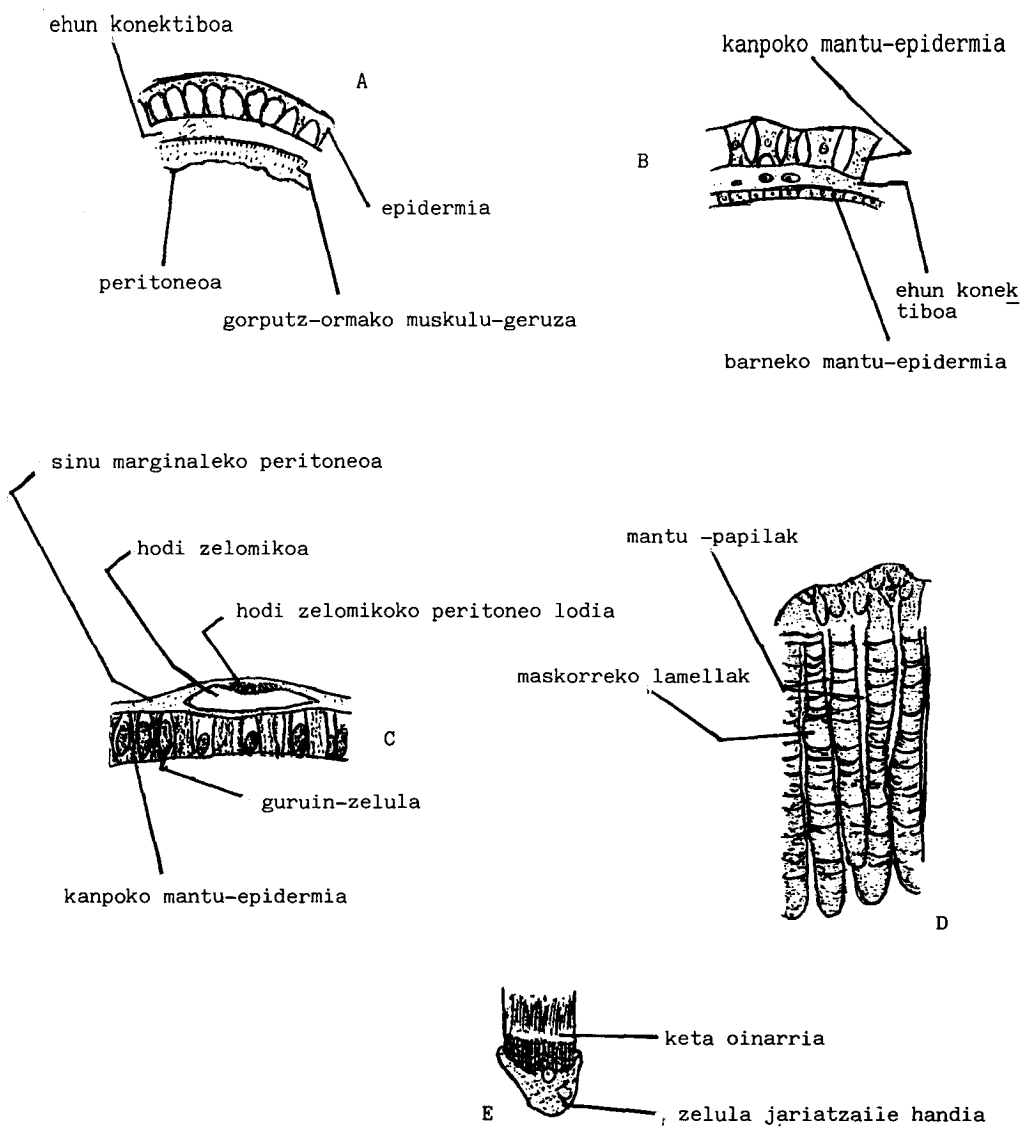
Dena dela, zelula glandularrak aurkezten dituen epitelio kolumnarrak, lofoforoa kanpo-aldetik inguratzen du, beronen azpitik nerbio-sistemaren egiturak kokatzen direlarik. Adar-hodiak, garro-lumenak eta gailur brakialean azal daitezkeen barrunbe zelomikoak, peritoneoz estalirik daude, peritoneoa eta epitelioaren artean soilik ehun konektiboa agertzen delarik (4.17D ird.). Hortaz, lofoforoa zurrun samarra da, higikortasun mugatua azaltzen duelarik, nahiz eta zuntz muskularrez horniturik egon.

Garro-ilada, normalean bikoitza izaten da, eta lofoforo-gailurraren barne-aldekoak edo kanpo-aldekoak izatearen arauera, sekzio transbertsal eta zilio-kopuru desberdina aurkezten dute. Hori dela eta, kanpo-garroen sekzioa triangeluarra eta barne-garroena obalatua izateaz gain, kanpokoek zilio lateralezko garrak eta zilio motzak superfizie frontalean azaltzen dituzte, barnekoek, aldiz, superfizie handiagoa dute zilio laburrez estalirik (4.17E eta F ird.). Bestalde, zelula glandular urriko epidermi altua, zelula luze ziliatuz osoturik dago ildo brakialera hurbiltzen zaioneko tentakulu aldean, kontrako aldean, ostera, epidermi-zelulak motzagoak eta zilio gabekoak direlarik. Epidermiaren alde ziliatuaren oinarrian nerbio tentakularra agertzen da, epidermi osoaren azpian barne-aldetik peritoneoz inguraturiko ehun konektibo kartilaginosoa hedatzen delarik.

Azkenik, peritoneoa eta ehun konektiboaren artean, muskulu longitudinalen zuntzak beha daitezke, sekzio obalatuko lumeneko (non odol-hodia kokatzen bait da) ertz batetan edo bietan prezeski.

4.3.4.- ORMA SOMATIKOA.-

Esan bezala, brakiopodoen gorputzek kusu arteko barrunbearen herena betetzen dute soilik, gorputz-orma bentral eta dortsala kuskuen barne-superfizietara atxekita egonik. Aurre- eta atze-ormak, osterak, lateralak bezain aske egoten dira. Hauez gain, eta gorputz-tamainu txikerra dela kausa, aurre-aldeko gorputz-ormak dortsalki eta bentralki mantu-lobulu izeneko luzapenak sortarazten ditu, gorputza azaltzen ez deneko

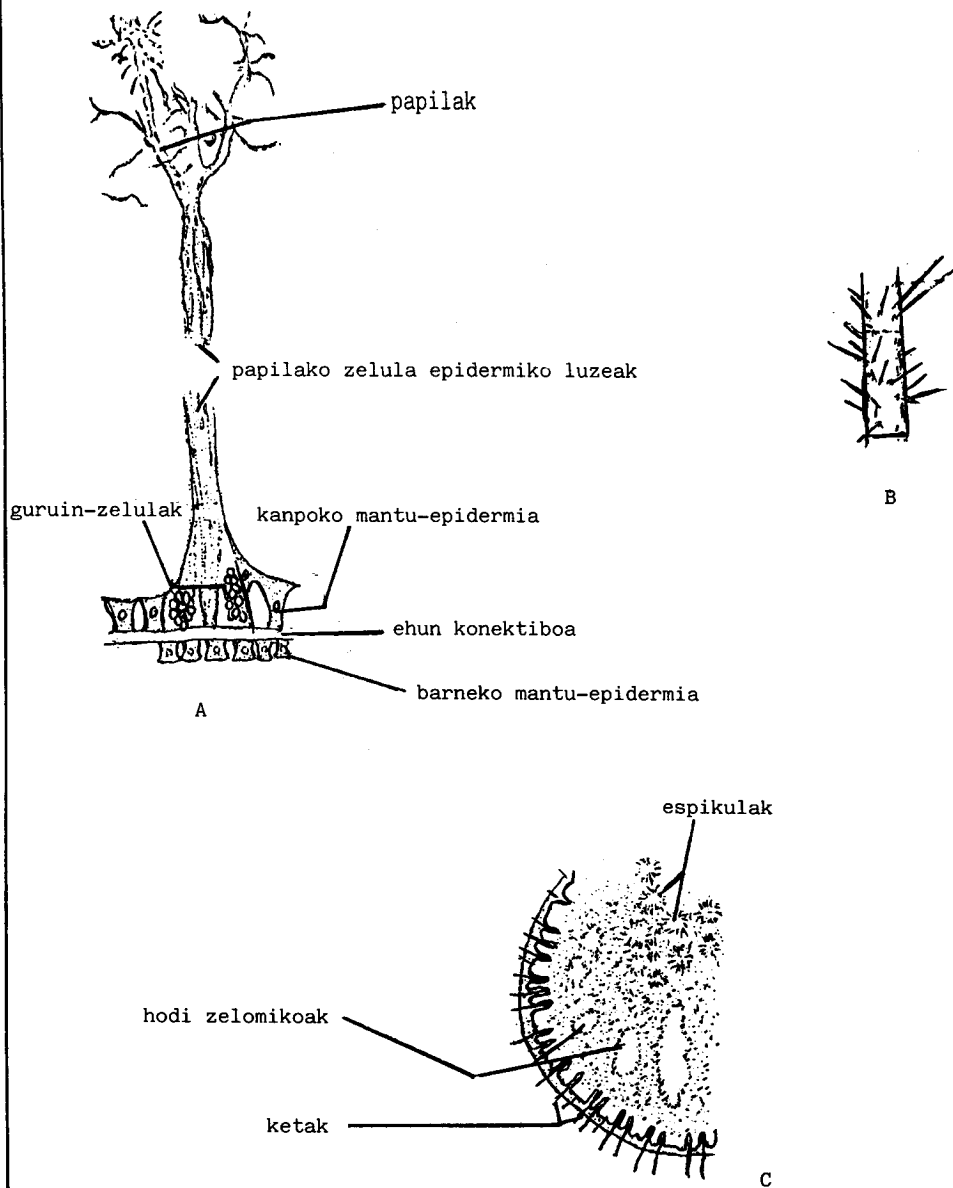


4.18. IRD/ *Crania* neotrematuaren aurreko gorputz-ormaren (A) maskorraren (D) mantu-lobuluaren (B) sekzioak; C: *Lingula* atrematuaren mantu-lobu-lua; E: keta-oinarria, non zelula jariatzaileabeha bait daiteke.

maskor-atala estal dezaten, hain zuzen ere; beraiek mugatzen duten gelauneari mantu-barrunbea edo barrunbe paliala deritzo.

Nolanahi ere, gorputz osoa geruza bakarreko epidermiaz (zeinaren altuera gorputz-atalaren arauerakoa bait da) inguratuturik dago, zenbait kasutan, zelula epidermikoaren oinarrian bazuolak agertzen direlarik (4.18A eta B ird.); beste zenbaitzutan, aitzitik, zelulok guztiz ukitzen dira. Bestalde, epidermi-zelulen artean jariakinez beteriko zelula glandularrak azaltzen dira (4.18C ird.). Epidermi azpian lodiera aldakorreko ehun konektibozko geruza homogenoa aurkitzen da, Blochmann-ek (1900) zuntz muskulartzat jo zituen zuntzeskak hainbatzutan aurkeztzen dituela. Maskorrari itsatsitako gorputz-orma muskulu-geruza gabekoa bada ere, alde askeetakoek, hau da, aurre-, atze- eta albo-ormek, normalean geruza muskular bat baino gehiago izaten dute, zeintzuak ehun konektiboko zelulekin longitudinalki tartekaturik kokatzen bait dira (4.18A ird.).

Mantu-lobuluak gorputz-ormaren tolesturak direnez, eraketa-mota bera izango dute. Hori dela eta, peritoneoak barrunbe zelomikoa inguratu behar zukeen; alabaina, ehun konektiboa gorputz-zelomatik abiatutako hodiekin batzea dela kausa, aipaturiko barrunbea oso murriztuta dago. Izanak izan, batetik kiskuari erantsitako mantu-lobuluaren orma, eta bestetik, barrunbe palialari urreratzen zaiona, ez dira guztiz berdinak. Esate baterako, kisku aldeko ormaren epidermi kuboidalek edo kolumnarrek, maskor-atal handia jariatuz gain, espezieen arauera aldatzen diren mantu-papilak sortarazten dituzte (4.18D eta 4.19A ird.). Halaber, *Terebratulina* artikulatuaren lobuluen kanpo-aldeko zelula epidermikoek, zuntzeskak azaltzen dituzte, batez ere muskuluak datzekien tokietan. Barne-aldeko epidermi kuboidala, aldiz, gehienetan zilio bakarreko zelulez osaturik egoten da, aurre-alderantz (beraz, periostrakoa sortarazten deneko eta keta azaltzen duen mantu-ildorantz) abiatzen den neurrian, kolumnarago bihurtzen delarik. Ia brakiopodo bizi guztien mantu-ertzak, batez ere diszinidoetan, oso luzeak izan daitezkeen ketez horniturik egoten dira (4.6D eta 4.19C ird.), zeintzuak mantu-ildoko inbaginazio epidermikoetan sortarazten bait dira, eta, antza denez, folikulu hauetan kokaturiko zelula handiak ja



4.19. IRD/ A: *Discinisca* neotrematuaren mantu-papila.

B: *Discinisca* inartikulatuaren keta.

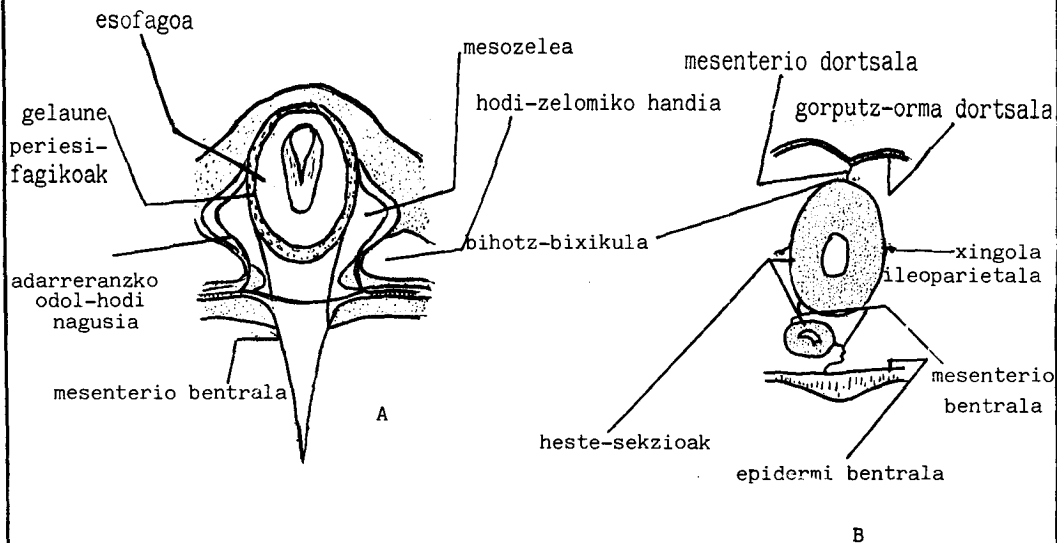
C: Espikulak eta ketak azaltzen dituen *Terebratulina* artikulatuaren mantua.

riatzen dituzte (4.18E ird.). Muskuluz hornituriko kitinazko keta horiska hauek (4.30 ird.) eraztun itxurako markak eta arantza lateralak erakus ditzakete (4.19B ird.), eta dirudienez, babes-funtzioa edukitzeaz gain, erabat sentikorrak lirateke.

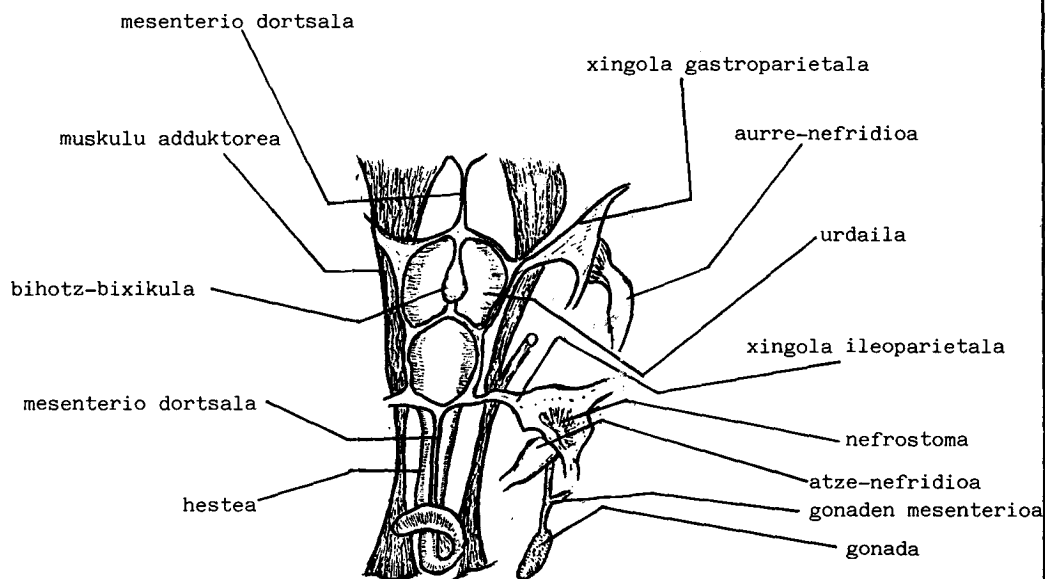
4.3.5.- ZELOMA.-

Brakiopodoen zeloman teorikoki hiru atal bereiz daitezke, epistomatzat har zitekeen gailur brakialaren erdi-aldearen barrunbea edo protozeloma, eta bai mesozeloma eta metazeloma, hain zuzen. Inartikulatuen protozelomak mesozelearekiko jarraiak diren gelauneak azaldu arren, artikulatu gehienetan ehun konektiboz beterik egoten da. Esofagoa inguratzen duen mesozelomak bai lofoforo-adarreko hodi zelomiko handia (zeina animalia helduetan mesozelearekiko isolatua bait da) eta bai txikia ere sortarazten ditu, azkenetik garroetarantz lumen zelomikoak abiatzen direlarik; hortaz ba, lofoforoa eta esofago inguruko gorputza mesosomatzat hartzen dira (4.20A ird.). Hauez gain, esofago-ormako ehun konektiboan zehar barrunbe mesozelomiko nagusiarekiko jarraiak diren gelaune periesofagikoak beha daitezke, berauetako peritoneoaren esofagoa muskulu zirkularren jatorria delarik. Bestalde, dortsalki esofagoko eta gorputz-ormako ehun konektiboak fusionaturik daudenez, ez da mesenterio dortsalik agertzen, alde bentralean, oster, mesozelea bitan zatitzen duen mesenterio bentrala azaltzen delarik (4.20A ird.).

Barne-organoak inguratzen dituen metazeloma brakiopodoen gorputz-barrunbe handiena izateaz kanpo, batzutan, adibidez *Crania* inartikulatuan, septuaren bidez mesozelomarekiko banatuta agertzen da. Halaber, *Crania* generoan traktu digestiboko mesenterio dortsala eta bentraren kariaz metazeloma ezker- eta eskuin-barrunbeaz osotuta egoten da (4.20B ird.), beste zenbait brakiopodotan, aldiz, mesenterioak, agertzen direneko kasuetan, ezosoak izaten direlarik. Hauez gain, traktu digestiboa mesenterio lateral bikote biez horniturik dago, gastroparietalak eta ileoparietalak prezeski (4.21 ird.), zeintzuek, era berean, nefrostomei eusten bait diete; hau honela, brakiopodoek soilik nefridio bikote bat azaltzen duteneko kasuan, berauen nefrostomak mesenterio ileoparietaletan kokatzen dira, eta, oster, ne-



4.20. IRD/ A: *Crania* inartikulatuaren mesozeloma; B: *Crania* inartikulatuaren gorputzaren sekzioa.



4.21. IRD/ *Hemithyris* artikulatuaren sekzioa

frio-bikoteak bi baldin badira, atze-aldekoak mesenterio ileo-parietalaz inguraturik dauden artean, mesenterio gastroparietalek aurre-aldeko nefrostomei eusten die (4.21. ird.). Mesenteriook, likido zelomikoa higitzen duten zilioz hornituriko peritoneo lauaz inguraturiko ehun konektibozko egiturak dira.

Izanak izan, txortena azaltzen duten inartikulatuen metazeloma, pedunkulu-zelomarekiko jarraia da. Horrezaz aparte, bra kiopodo guztien metazelomak mantu-lobuluetan barneratzen den zenbait hodi zelomiko sortarazten du, zeintzuak, gainontzeko gelaune zelomikoen gisan, peritoneo ziliatuaz inguraturik bait daude.

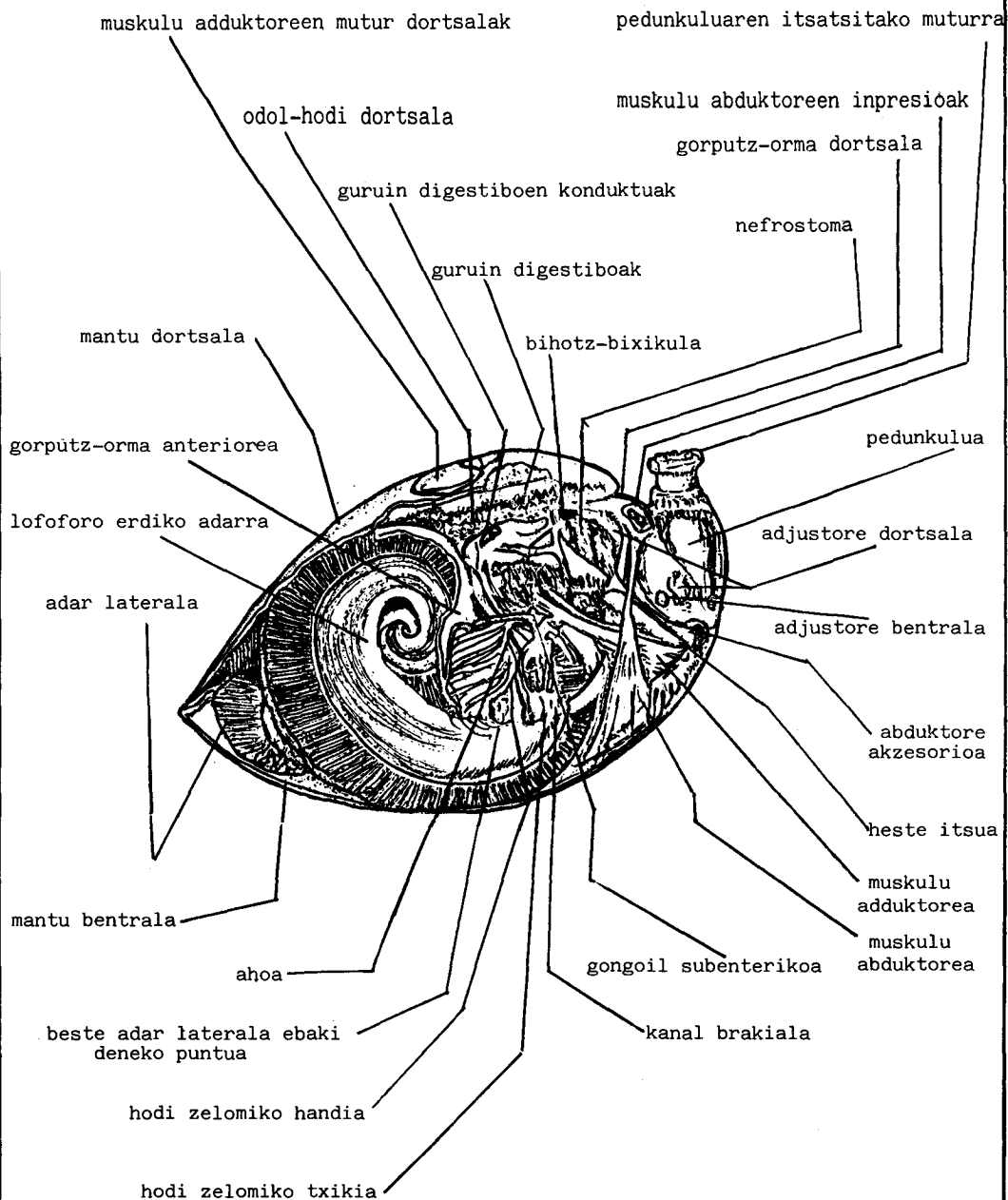
Likido zelomiko gatzagarriak hainbat motatako zelomozito azaltzen du: Blochmann-ek (1900) eta Morse-k (1902) *Discinisca* inartikulatuaren zeloma baitan, zelula esferiko samarrak eta irregularrak behatu zituzten; bestalde, Yatsu-k (1902) lingulidoen zeloma ikertuz, zelula esferikoak, fusiformeak eta ameboideo fagozitikoak aurkitu zituen, Ohuye-k (1937) familia berean beste zelomozito-mota bi, granulozito eosinofilikoak eta basofilikoak, hain zuzen, ediren zituelarik. Artikulatuei dagokienez, amebozito fagozitiko hialinoak, kolore gabeko eta koloredun granulozitoak, zelula esferikoak eta diskoidalak behatu dira.

4.4. FISIOLOGIA.-

4.4.1.- SISTEMA MUSKULARRA.-

Gorputz-ormako, lofoforoko eta mantuko muskuluak izan ezik, gainontzeko guztiak, hots, kuskuak, maskorra eta pedunkulua mugitzeko erabiltzen direnak, azau eran azaltzen dira, zeintzuen kopurua eta konplexutasuna handiagoa izaten bait da inartikulatuetan.

Artikulatuetan bereiz daitezkeen muskulu-multzoak honako hauexek dira: kuskuak hersten dituzten adduktoreak edo oklusoreak, kuskuak irekitzeko erabiltzen diren diduktoreak, dibarrikadoreak edo abduktoreak (hiru izenok erabiltzen bait dira),

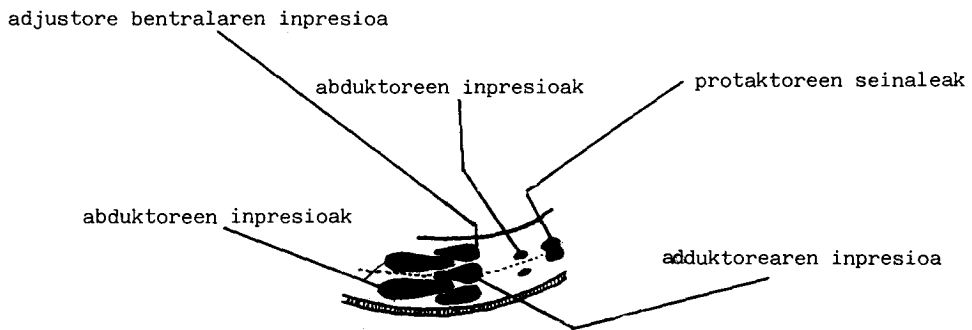
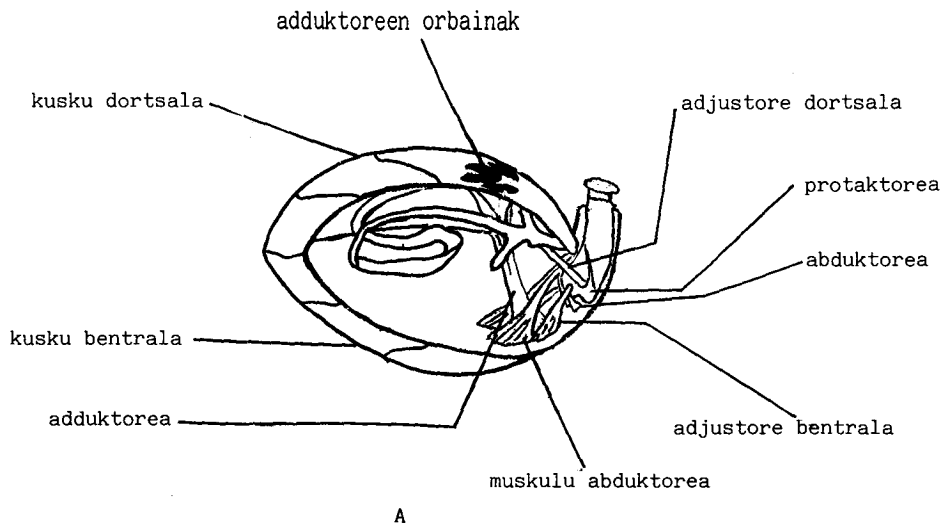


4.22. IRD/ *Magellania* artikulatua soslaitik behatua

eta azkenik, muskulu pedunkularrak edota adjustoreak. Kusku bentraleko atze-aldean sortzen diren bi adduktoreak bakoitza bitan abarkatutakoan, kusku dortsalari atxekitzen zaizkio (4.23 ird.) eta beraz, kusku brakialean muskulu hauen lau seinale agertzen dira. Kusku bentraleko adduktore-orbainekiko aurrekoak diren abduktoreak, ostera, kusku pedunkularretik prozesu kardinalera abiatzen dira, uzkuertzean kuskua ireki egiten direlarik (4.22 eta 4.24 ird.). Haez gain, zenbait kasutan abduktore nagusiekin fusioatuta egon daitezkeen besabduktore txiki bi aurkezten dira (4.22. ird.). Maskorra lateralki eta gora eta behera mugidadin, soilik muskulu pedunkularrek balio dute, hots, pedunkuluari eta kuskuei erantzen zaizkien muskuluak. Artikulatuetan mota honetako adjustore deritzen bi muskulu-bikote azaltzen dira, hau da, bentrala eta dortsala (4.25. ird.); dortsalak pedunkuluaren alde bentrolateraletatik kusku dortsalera edota beronen artikulazio-plaketara luzatzen dira, bikote bentrala, ostera, pedunkuluaren alde dortsolateralei eta kusku bentralari datzekie.

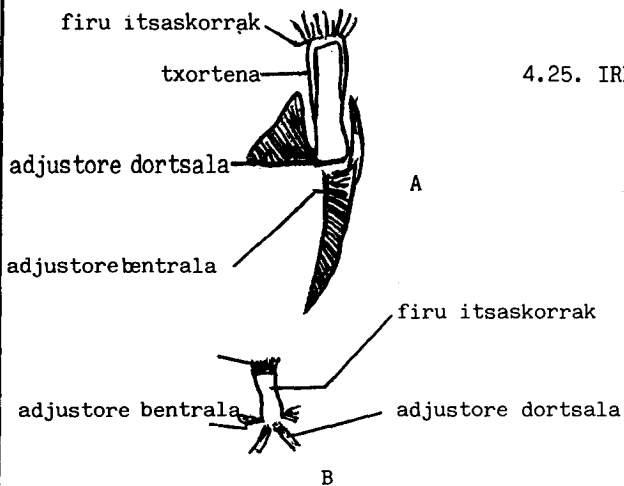
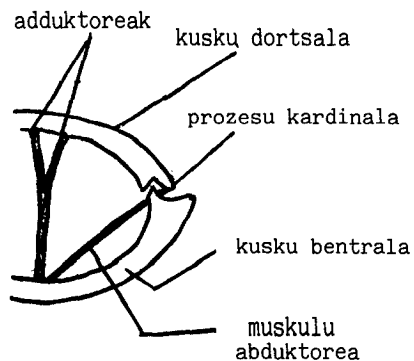
Bestalde pedunkulurik azaltzen ez duten artikulatuen muskulu-parakuntza zeharo desberdina izaten da, substratuari kusku bentrala itsasten bait zaio (4.9B ird.). Hau dela eta, kuskua mugitzeko, adduktore-bikote bi edo abduktore beste bikote bat dituzte (4.26 ird.). Pedunkuludun artikulatuetan adduktoreak partzialki zatituta badaude ere, *Lacazella* tezideazeoan guztiz banaturiko bi bikoteetan agertzen diren laterala eta ertaina hain zuzen. Adduktore ertainen eta pedunkuludun artikulatuetan beha daitezkeen oklusoreen kokapena antzerakoa izan arren, bikote lateraleko azauak laburragoak izateaz gain, ez dute parekorik beste artikulatuetan. Abduktoreei dagokienez, kusku bentraleko adduktore ertainen inguruan sortutakoan prozesu kardinalerantz abiatzen dira.

Zer esanik ez, inartikulatuen muskuluak kuskua irekitzeko eta hersteke ezezik, elkar mantentzeko ere erabiltzen direnez (txarnelarik ez bait dute azaltzen), parakuntza konplexuagoa izaten dute. *Crania* neotrematua kasu, kusku bentraletik dortsalera bertikalki doazen banaturiko adduktore bikote biz horniturik dago, bikote bakoitzeko muskuluak dibergente samarrak dire-

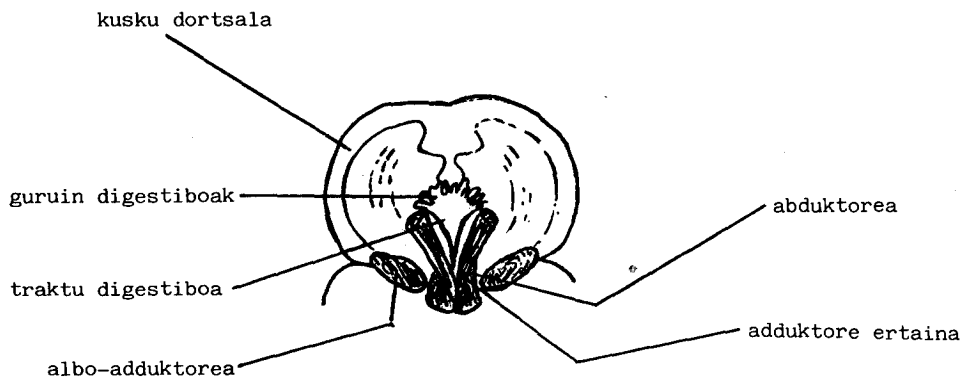


4.23. IRD/ *Magellania* artikulatuaren muskuluak (A) eta kusku bentrалеko orbainak

4.24. IRD/ Brakiopodo artikulatuen txarnelaren eskema.



4.25. IRD/ Artikulatuen muskulu pedunkularen eskema, soslaitik (A) eta behetik (B) behatuta.

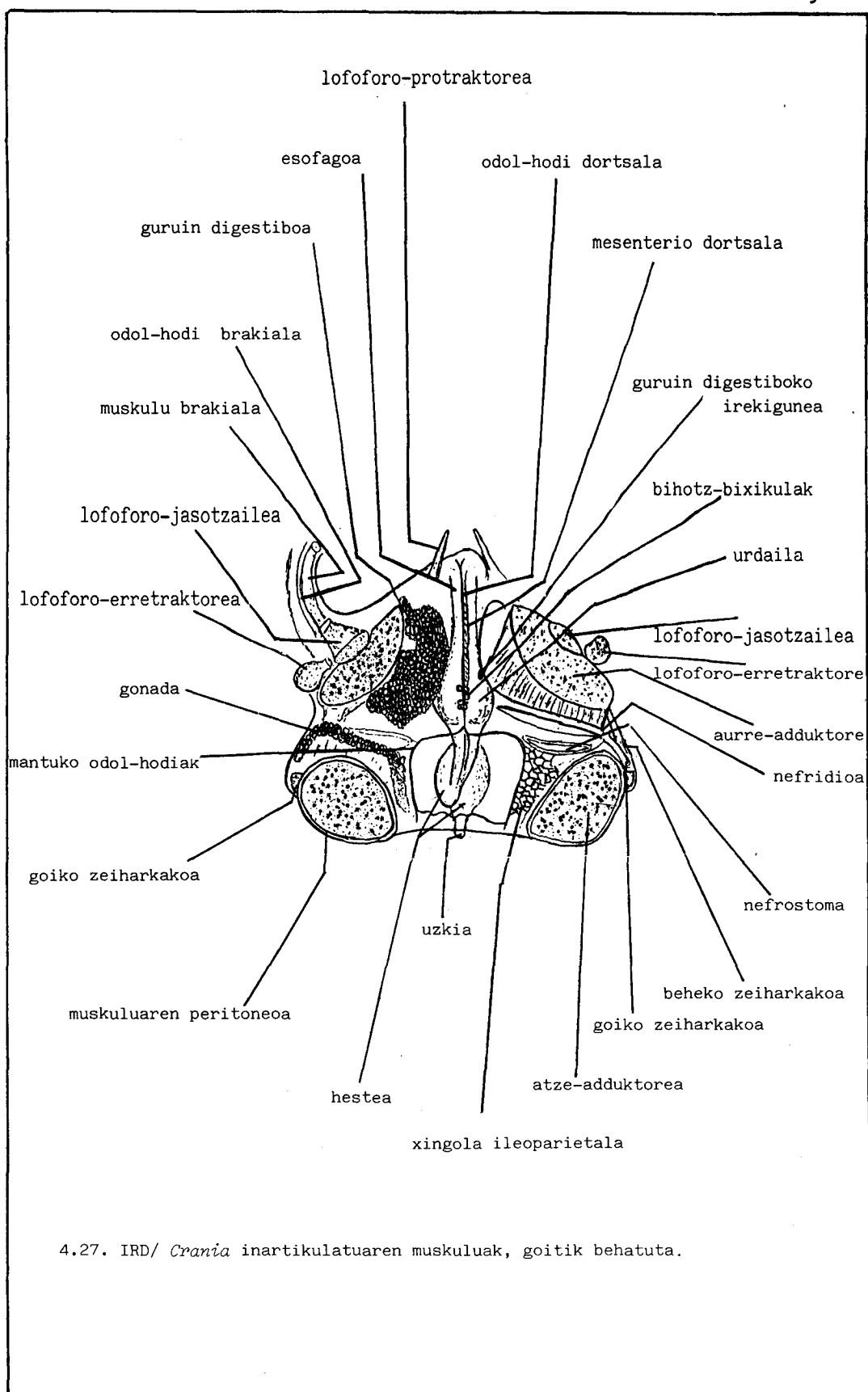


4.26. IRD/ *Lacazella* delakoaren muskuluak.

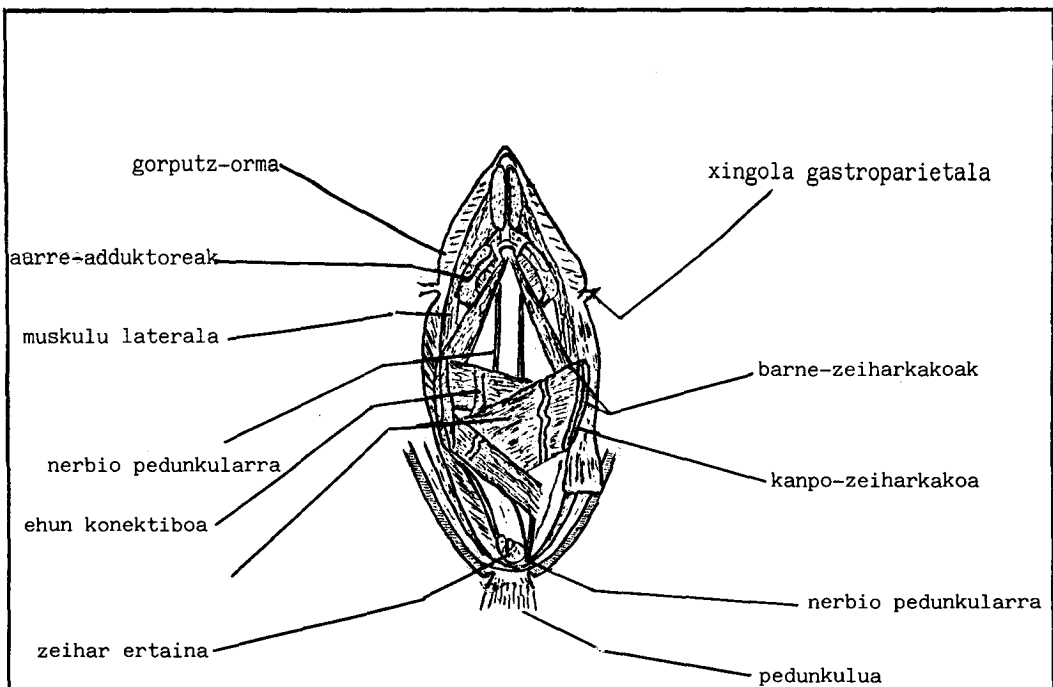
larik (4.27. ird.). Muskuluok kuskua hertsu egiten dituzte, are gehiago, aurreko bikotea lasaituz, atzekoak kustu dortsaleko atze-aldeetik tiraturakoan berau ireki egiten da. Halaber, brakiopodo honek zeiharkako muskulu luzezko beste bikote bi azaltzen ditu: bata goikoa, zeinaren eraginez kustu dortsala errota bait daiteke, eta zeina, kustu bentranean sortutakoan eta aurre-adduktoeen albotik iragandakoan kustu dortsaleko atze-adduktoeen orbainen ondoan ezartzen bait da (4.27. ird.), eta bestea, behekoa, kustu bentraketik gorputzaren aurre-aldeko ormaraino luzatzen dena. Horietaz kanpo, lofoforoko protraktoeren, erretraktoreen eta jasotzaileen bikoteak eta uzki-jasotzaileak azaltzen dituzte (4.27. ird.). Bestalde, *Discinisca* neotrematuak antzeko muskuluak ditu: aurre- eta atze-adduktoeren bikoteak, eta barne-, albo- eta atze-muskulu zeiharrek, hain zuzen ere.

Azkenik, inartikulatuen artean atrematuak dira muskulu-parakuntzarik konplexuena dutenak. *Lingula* generoan esate baterako, aurre-aldeko adduktoeren ohizko bikotea agertu arren, atze-aldeko aklusorea bakarra da (4.28 ird.). Zeiharkako muskuluei dagokienez hiru pare beha daitezke, hots erdikoak, barnekoak eta kanpokoak, indartsuenak erdikoak direlarik. Eskuin-aldeko ertaina, kustu bentrako erdi-aldeko ezkerretik kustu dortsaleko eskuin-alderaino abiatzen da. Ezkerreko muskulu zeihar ertainak, osterak, kustu pedunkularreko eskuin-aldean azau bitan azaldu arren, kustu brakialeko ezker-aldera heltzean batu egiten dira orbain bakarra eraturik (4.28 ird.). Kasu honetan, kustu biak higikorrek direnez, ezin jakin daiteke zein den jatorria eta zein ezarpena. Zeiharkako barnekoak kustu bentrako aurre-adduktoeren erditik kustu dortsaleko zeiharkako ertainen kanpo-alderaino heltzen dira; zeiharkako kanpokoak, ordea, barnekoekiko lateralak dira, eta aurre-adduktoeren kanpo-aldean atxekitzen zaizkio kustu dortsalari. Halaber, muskulu lateralez horniturik daude.

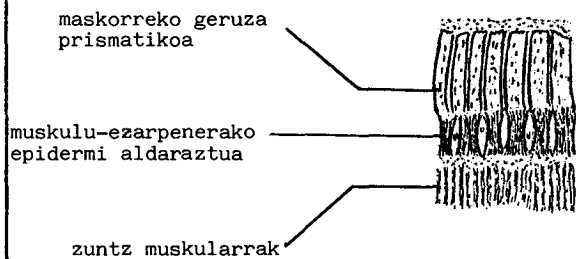
Aipaturiko muskulu guztiek gorputz-zeloma zeharkatzen dute, beronekiko peritoneoaz banaturik daudela (4.27. ird.). Artikulatuetan muskulu-ezarpenak zaintxuri antzekoak badira ere, inartikulatuen muskuluak haragikarak dira, eta zenbait tokitan ehun konektiboa azaltzen dute, zeinetik nerbioak barneratzen bait



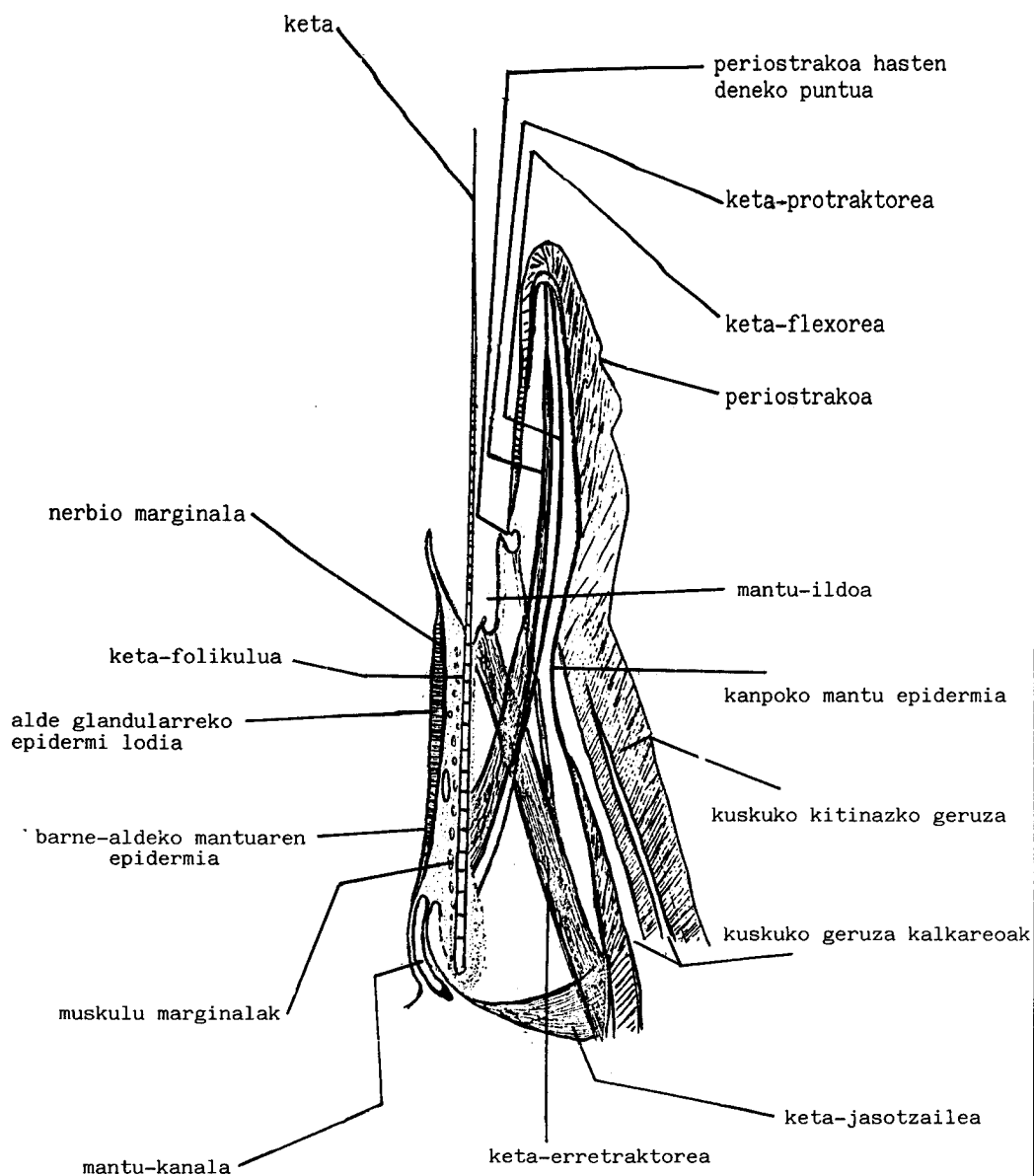
4.27. IRD/ *Crania* inartikulatuaren muskuluak, goitik behatuta.



4.28. IRD/ *Lingula* inartikulatuaren muskulu-sistema dortsalki behatua.



4.29. IRD/ Muskulu-ezarpenaren histologia.



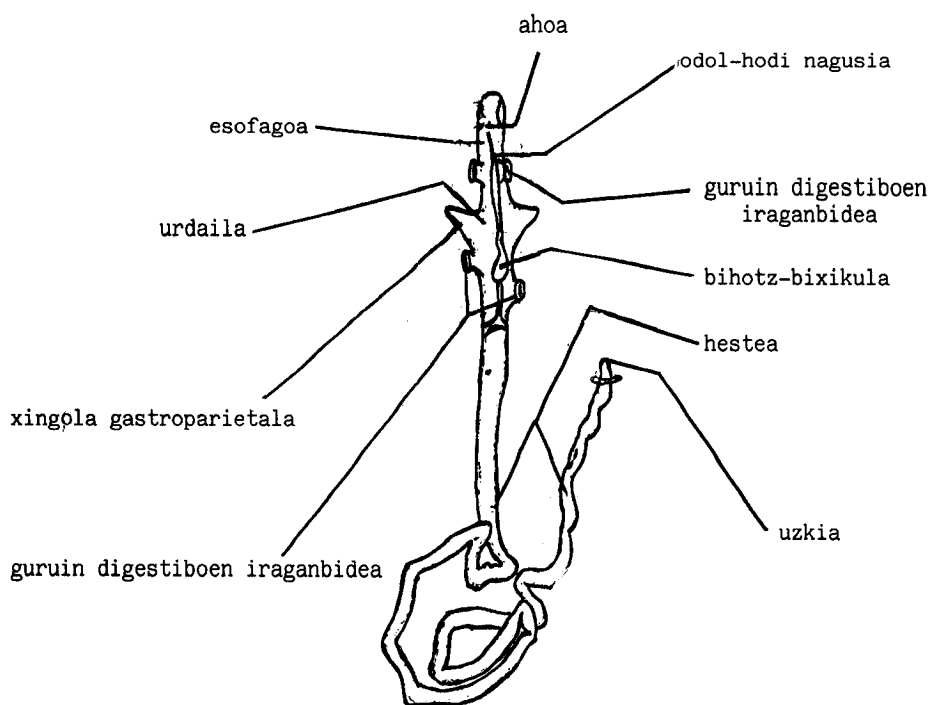
4.30. IRD/*Lingula* atrematuaren mantu-ertzaren sekzio transbertsala:

zaizkie (4.28. ird.). Edonola ere, muskuluak kuskuari eransten zaizkioneko muturretako epidermia, barruan tonofibrilak dituzten zelula ildaskatuez osotuta dago (4.29. ird.). Normalean muskulu-zuntzak lauak izan arren, hainbat autoreren ustetan artikulatuen adduktore-atala ildaskatua da; besteak beste, arazo honek argitu gabe dirau.

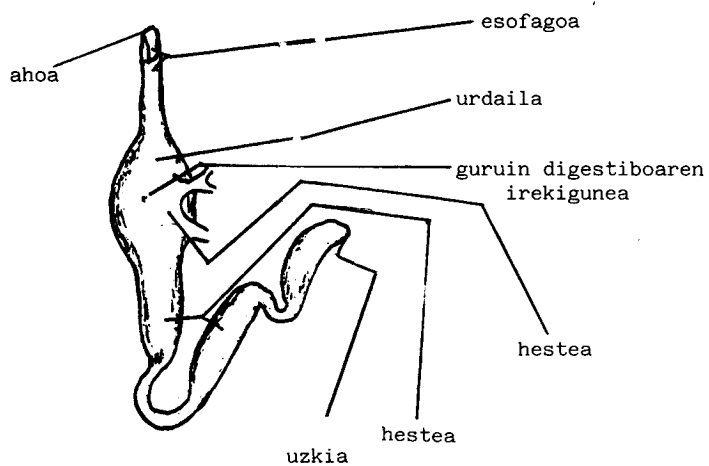
Bestalde, mantu-ertzeko eta ketetako zuntz muskularrak, segun antza, orma somatikoko geruza muskularrari dagozkio. *Lingula* inartikulatuan kasu, mantu-ertzetikiko paralelo diren zuntz zirkularrezko kanpo- eta barne-geruza beha daitezke, bien artean zuntz diagonalak kokatzen direlarik, zeintzuen eraginez, itxuraz, mantu-ertzak uzkuritu egiten bait dira. Modu berean, ketak anitz muskuluz horniturik daude, hala nola, erretraktorez, protraktorez eta jasotzailez (4.30. ird.).

4.4.2.- LISERI-HODIA ETA ELIKADURA.-

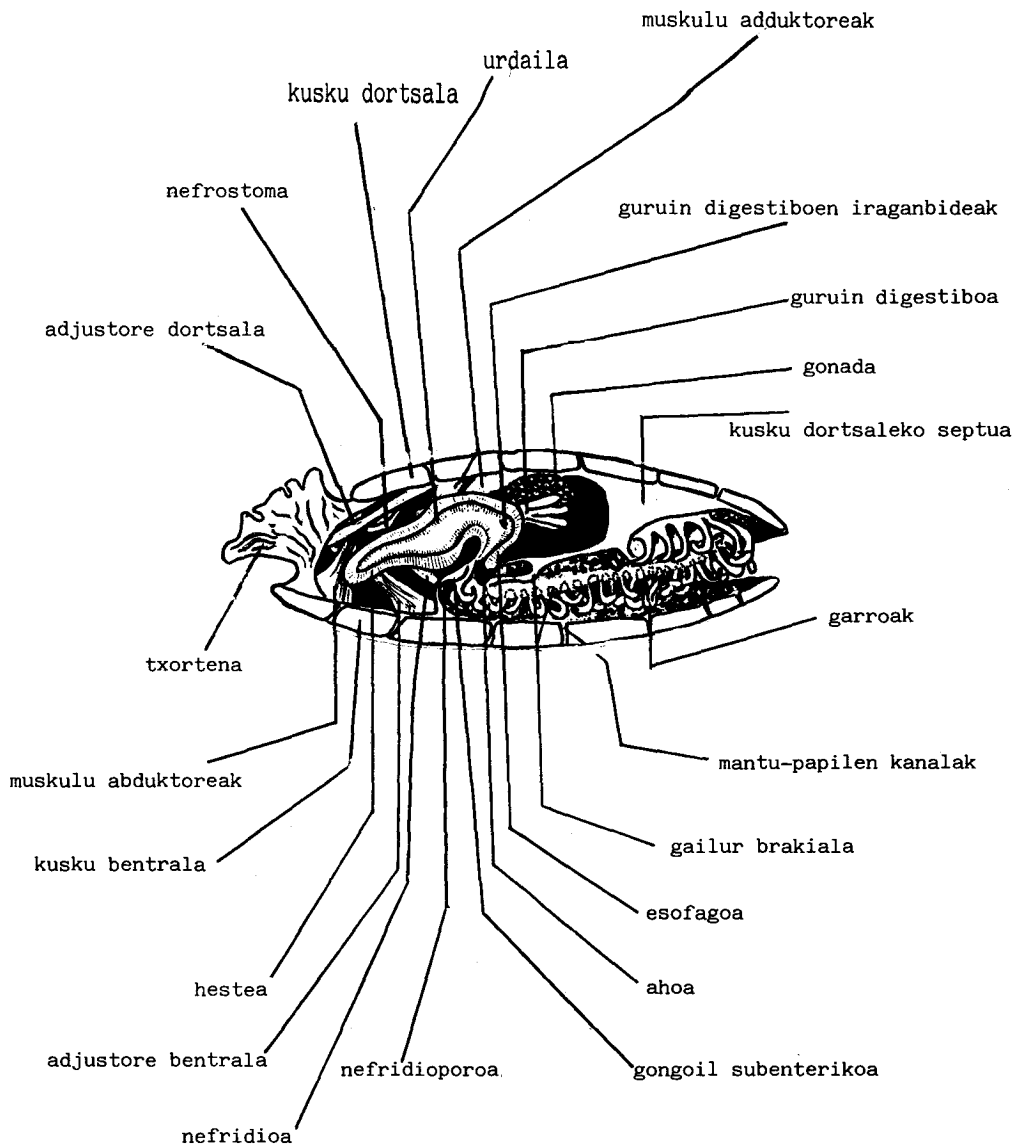
Brakiopodoek, gainontzeko lofoforatuek bezalaxe, garro-koroaz baliatuz elikagaiak (diatomeoak, dinoflagelatuak, foraminiferoak, erradiolararioak eta molusku-larbak kasu batzutarako) harrapatu eta iragazi egiten dituzte. Elikatzerakoan kuskua ireki egiten dira, garroetako zilio lateralek ur-korronte inhalante lateral bi ezezik, lofoforo-adar tartetik kanporanzko beste bat ere sorterazten dituztela (4.9A ird.). Elikagaiak handiegi baldin badira, mantu-barrunbera erortzen dira, ondoren, zilio palialen irabiatua dela eta, kanporatuak izaten direlarik. Garroetako zilio frontalek elikagaiak ildo brakialerantz abiatzen dituzte, nondik mukusarekin nahastutakoan ahorraino heltzen bait dira (4.17B ird.). Zenbait espeziek ur-korrontea zentzuz alda dezake; are gehiago, lofoforo barnean elikagai gehiegi biltzen direnean, zilio frontalek kontrako zentzuan irabiatzen dute, hortaz, partikulak kanporatu egiten dituztelarik. Ahoari jarraitzen zaion faringeak, aurrerantz dortsalki uztaitu ondoren, ostera ere biratzen du urdailera heltzeko, oraingoan atzerantz eta beheerantz. Urdaila inguraturik funtzio ezezaguneko guruin digestiboak edota gibela deritzen dibertikuluak beha daitezke (4.27. eta 4.31. ird.), zeintzuak iraganbide luzeaz urdailera irekitzen bait dira. Urdailetik ateratzen den hestea



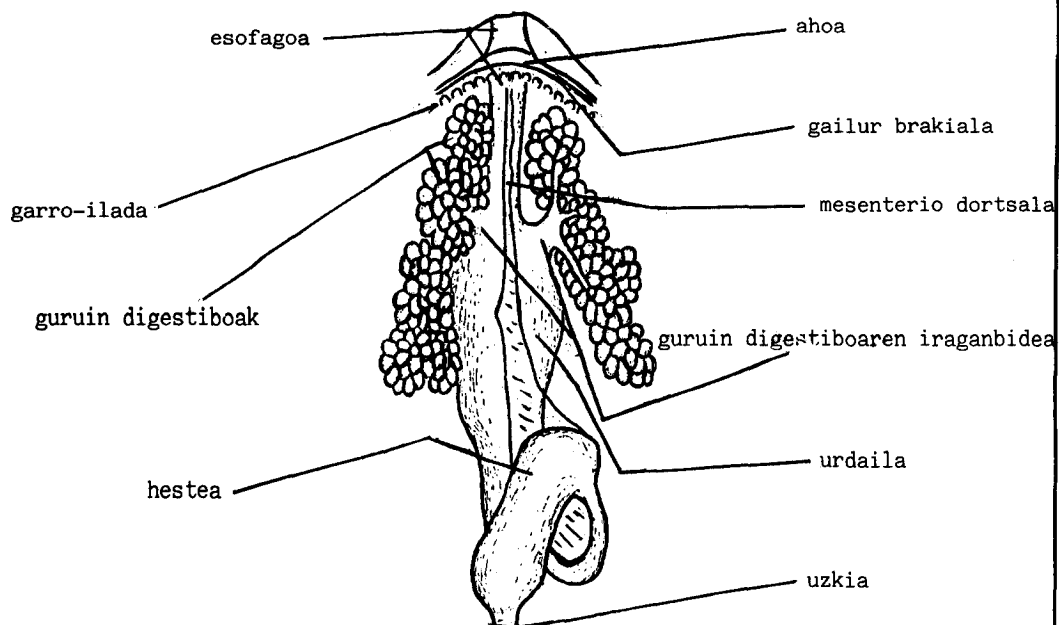
4.31. IRD/ *Lingula* atrematuaren traktu digestiboa.



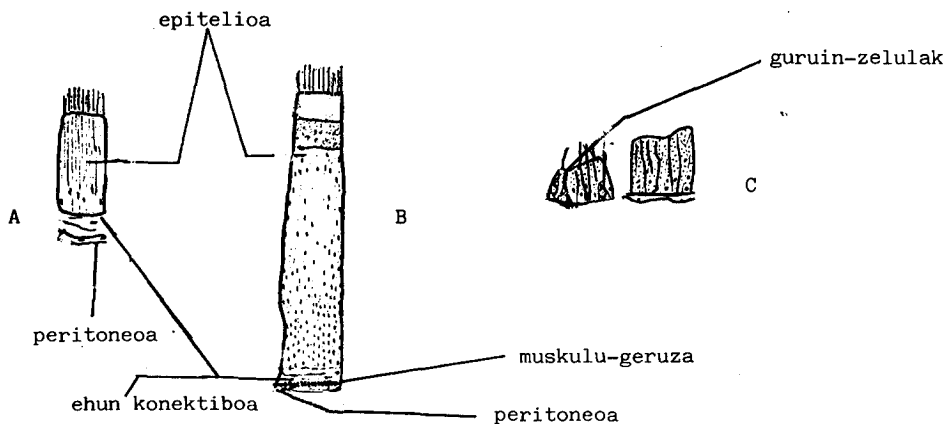
4.32. IRD/ *Discinisca* neotrematuaren traktu digestiboa.



4.33. IRD/ Artikulatuen traktu digestiboaren eskema.



4.34. IRD/ *Crania* neotrematuaren liseri-hodia



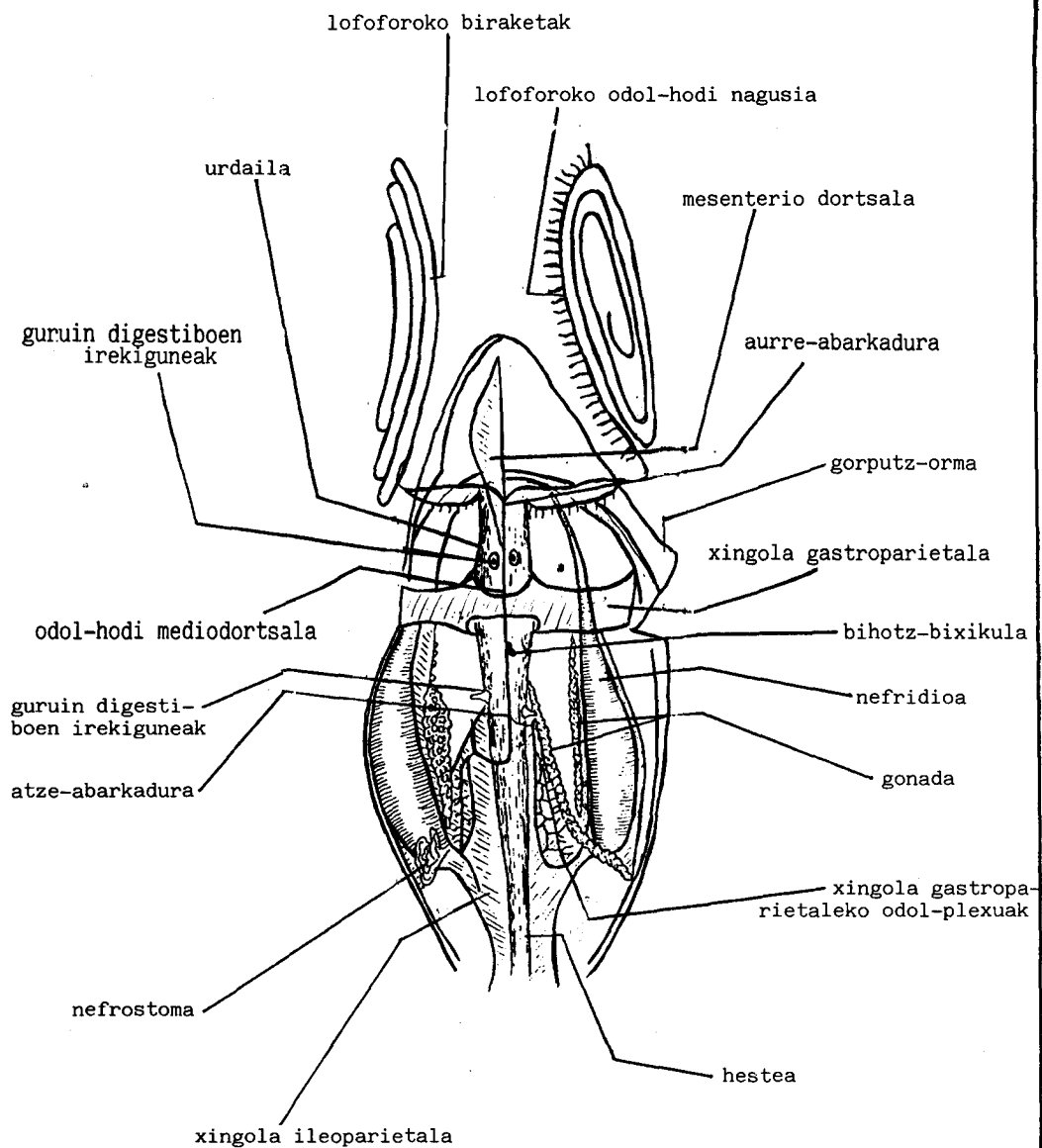
4.35. IRD/ Urdail-ormaren (A), hesteko aurre-aldearen (B) eta guruin-digestiboaren (C) histologia.

brakiopodo artikulatuetan itsua izaten da (4.33. ird.); *Crania* inartikulatuan, aldiz, hesteak birakuntza jasandakoan ondeste bihurtzen da, uzki ertainean bukaturik (4.34. ird.). Halaber, *Discinisca* neotrematuaren hesteak uzkia azaltzen du; alabaina, kasu honetan uzkia eskuin-aldeko nefridioporoaren alboan kokatzen da (4.32. ird.). Izanak izan, heste luzeena *Lingula* atrematuak erakusten du (4.31. ird.), zeinaren uzkia barrunbe palialeko eskuin-aldean ere agertzen bait da. Esofagoaren eta urdailaren peristaltismoaren kariaz, elikagaiak traktu digestiboan zehar aurrerantz bultzatuak izaten dira, eta dirudienez, guruin digestiboetan liseriketa intrazelularra jasaten dute.

Soilik inartikulatuen traktu digestiboaren histologia eza-gutzen da; berauen traktu osoa zelula luzezko epitelioaz inguraturik egon arren, zelulen altuera liseri-hodiko atalarekikoa da, eta gehienak zilioz horniturik daude (4.35A eta B ird.). Antza, jariatzaile diren guruin-zelulak aurki daitezke traktu digestiboan zehar; dena dela, urdaileko orman dira ugariagoak, batez ere guruin digestiboen irekiguneen inguruan. Epitelio azpian ehun konektibozko geruza edota mintz basala kokatzen da, ondoren zuntz muskularrezko geruza agertzen delarik; esofagoan eta urdaileko aurre-aldean izan ezik, zuntzok longitudinallak izaten dira. Azkenik, aipaturiko osagai guztiak inguraturik peritoneoa azaltzen da. Bestalde, guruin digestiboaren epitelio kolumnarrak ez du zilio askorik edukitzen (4.35C ird.), beraren inguruan ehun konektiboa eta peritoneoa agertzen direlarik, muskuluak soilik iraganbideetan kokatzen bait dira.

4.4.3.- ZIRKULAZIO-SISTEMA ETA ARNASKETA.-

Egun, lofoforatu hauen zirkulazio-sistema irekiari buruzko zenbait arazok argitu gabe dirau. Brakiopodo guztiak (Blochmann-en (1900) ustetan *Discinisca* neotrematua salbuespen delarik) urdail gaineko mesenterio dortsalari datxekion bixikula kizkurberaz (zeinari bihotz bait deritzo) horniturik daude (4.21. eta 4.31. ird.); *Crania* inartikulatuak, ostera, anitz bixikula azaltzen du (4.27. ird.). Bihotza, mesenterio dortsala aurkezten deneko kasuetan, beronek eusten dion hodi mediodorsalaren hedapena da. Aurre-alderanzko zentzuan odol-hodia eso-



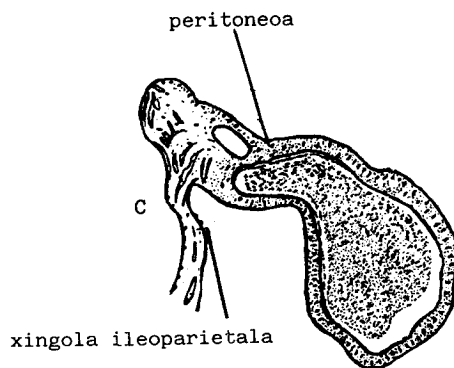
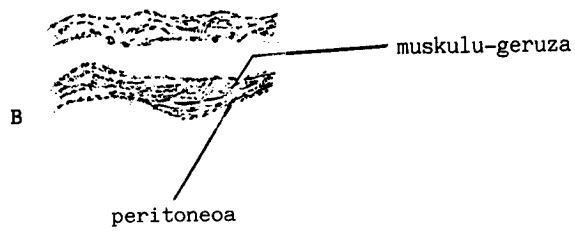
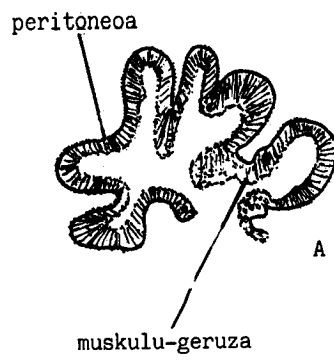
4.36. IRD/ *Lingula* inartikulatuaren erraiak, non zirkulazio-sistema beha bait daiteke.

fago gainean abarkatu egiten da, adar bakoitza, traktu digestiboko ormetako sinuekiko konektatutakoan, mesozelearen peritoneoa zeharkatuz, lofoforo-adarrean berneratzen delarik, eta ondoren, lofoforoko hodi zelomiko txikiaren (hodi handia isolatua bait da) peritoneoan zehar garroetako lumenetan beha daitzekeen adarrak sortarazten dituela (4.36. ird.). Kontrako zentzuan, hots, bihotzetik atzeranzkoan, hodi dortsala mantu-hodi biz osoturik dago, mantuko hodi bakoitza, modu berean, gorputz-albo horretako mantu-lobulu dortsaletik eta bentraletik hedatzen diren bi hodiskatan abarkatuta azaltzen delarik. Odol-hodiok mantuaren hodi zelomikoetako barne-aldeko gailurrean, beraz, barunbe palialaren alboan, kokatzen dira. Mantuko odol-hodi dortsala, xingola gastroparietaletatik abiatuz mantu-lobulu dorsalera zuzenean joaten da; mantuko odol-hodi bentralak, ostea, xingola ileoparietalak zeharkatuz, eta lobulu bentralera heldu baino lehenago zenbait aldiz biratuz, nefridioak eta inartikulatuen gonadak odoleztatzen ditu. Dena dela, xingola ileoparietalek, nefridioek eta gonadek sinu anastomosatuak azaltzen dituzte.

Bihotz-orma peritoneoaz eta zuntz zirkularrezko geruza muskular lodiaz osotua da (4.37A ird.), bihotzetik hurbil dagoen hodi mediodorsalaren ormaren eraketa antzekoa delarik (4.37B ird.); alabaina, orma honen zuntz muskularrak ez dira zirkularrak izaten, helikoidalak baizik. Gainontzeko hodi osoak ez du muskulurik azaltzen, eta peritoneoa ehun konektibozko geruza finaren gainean kokatzen da (4.37C ird.).

Bestalde, odol-hodiko kolore gabeko likido gatzagarriak zelula oso gutxi izaten ditu; nolana ere, zelulok zelomoziotoak litezke.

Zirkulazio-aparatuaren fisiologiari buruzko ezaguerak urri dira. Nahiz eta Morse-k (1902) brakiopodo-gorputz franko ireki, ez zuen behatu inoiz ere bihotz-taupadarik, Blochmann (1892) izanik, bihotzarenak ezezik, hodi mediodorsalarenak ere ikusi dituen ikertzaile soila; izan ere, autore honen datuen arauera, taupaden frekuentzia hogeitamarretik berrogeirako kizkurtzapen segundokoa da.



4.37. IRD/ *Lingula* inartikulatuaren bihotzaren (A), odol-hodiaren (B) eta sinu genitalaren (C) ebakidurak.

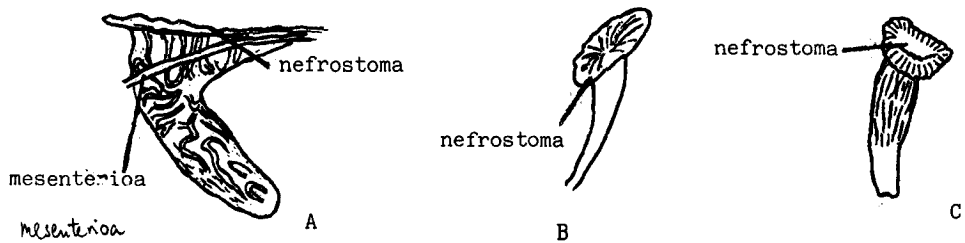
Arnas elkartrukerako aparatu berezirik erakutsi ez arren, antza, lofoforoak eta mantu-lobuluek betetzen dute zeregin hori, superfizie handia bait dute; hortaz, korrante ziliarrek, elikagaiak barneratzeaz gain, arnas gasak garraiatzen dituzte. Nahiz eta garroak eta lobuluak odol-hodiez horniturik egon, dirudienez, oxigenoaren barne-garraioa likido zelomikoan zehar gertatzen da, zelomozitoak hemeritrina izeneko arnas pigmentuaz beterik daude eta.

4.4.4.- EXKREZIOA.-

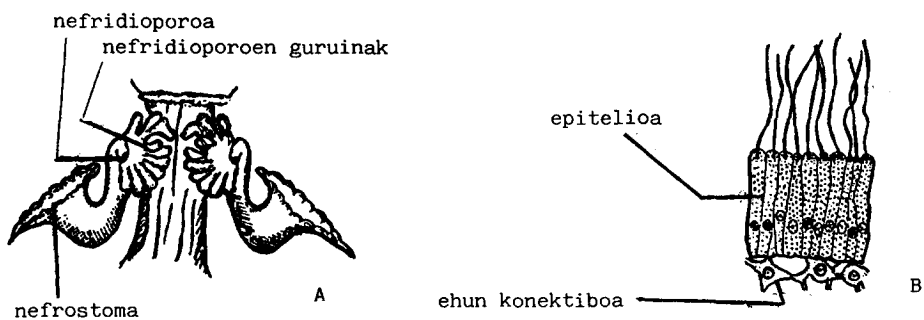
Brakiopodoek orok gutxienez metanefridio-bikote baina azaltzen dute metazelean, errinkonelazeoak bina bikote dituztelarik. Inbutu itxurako nefrostoma flagelatuari traktu digestiboko mesenterioek eusten diote (4.21. ird.), zelomari buruzko atalean aipatu den bezalaxe, eta nefridioek, generoz genero aldatu egiten diren formak har ditzakete, esate baterako, *Lingula* generoan luze eta zabalak izaten dira (4.36. ird.), beste genero batzutan; ordea, laburrak eta adar itxurakoak beha daitezke (4.38A, B, C eta 4.39A ird.). Bestalde, hodi nefridiala gorputzaren aurre-alderantz abiatzen den neurrian estutuz doa, barrunbe palialean irekitzen den nefridioporora heldu arte (4.21. ird.).

Nefridioen histologi ezaugarri nagusiak honako hauexek dira: epitelioa zelula altu flagelatuez (edota Schaeffer-en eritziz ziliatuez) osotuta dago, beraren azpitik ehun konektiboa eta peritoneoa (4.39B ird.) kokatzen direlarik.

Fagozito zelomikoek eta zelula peritonealek hondakinak bereganatutakoan, nefrostomarantz abiatzen dira, ostean hodi nefridialeko flageloek nefridiopororantz bultzatzen dituztela. Halaber, nefridioetako epitelioak jaraiatzen duen mukusak fagozitoak eta zelula peritonealak inguratzen ditu. Hondakin nitrogenatuzko partikulak aipaturiko eran egotz badaitezke ere, egun arte ez da ezer ere ezagutzen hondakin solugarrien exkrezioari buruz.



4.38. IRD/ Zenbait brakiopodoren nefridioak: *Terebratulina septentrionalis* artikulatuarena (A), *Discinisca* artikulatuarena (B) eta *Coptothyris grayi* testikardinearena (C).



4.39. IRD/ A: *Terebratulina retusa* artikulatuaren nefridio-parea.

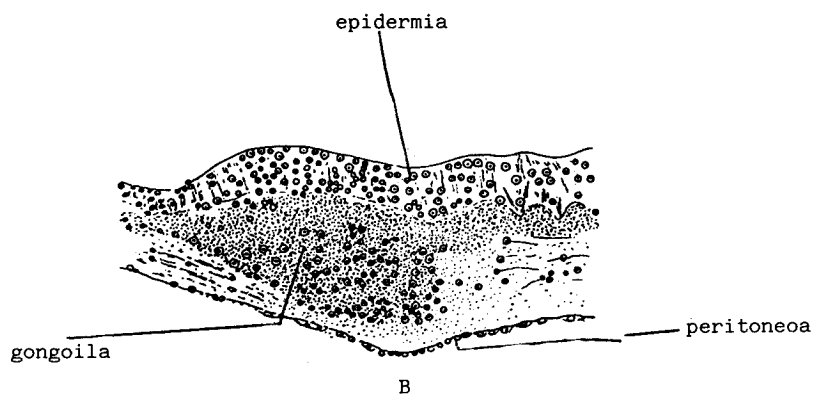
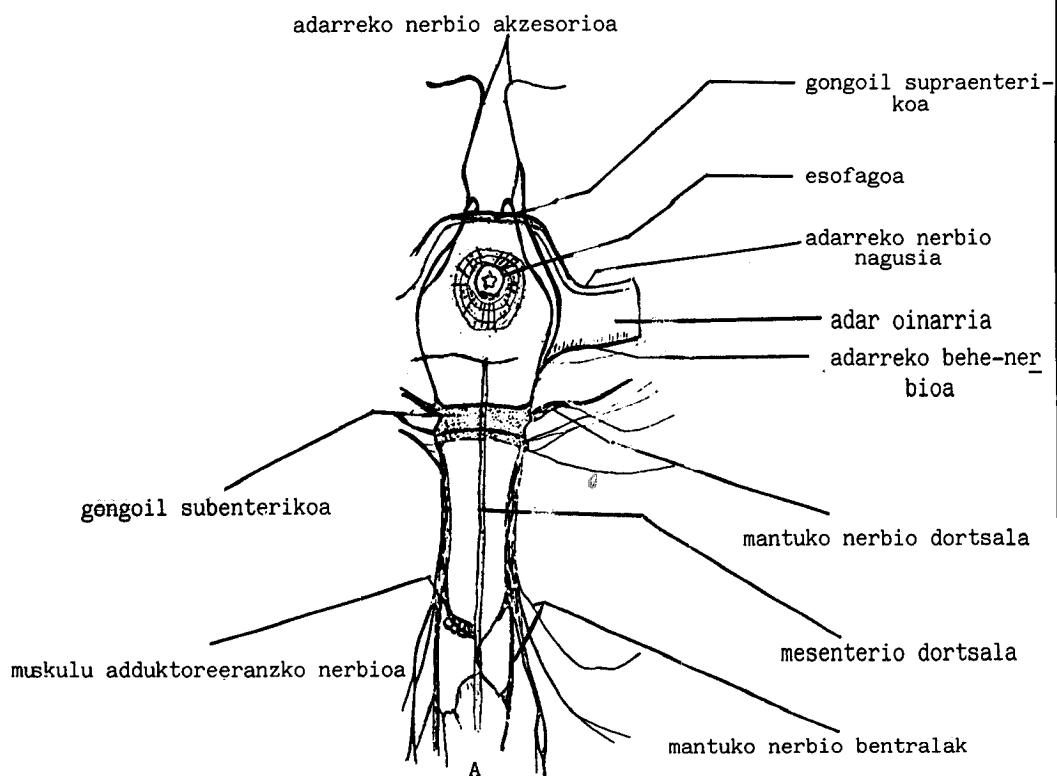
B: *Hemithyris psittacea* artikulatuaren nefridioaren orma-zatia.

4.4.5.- NERBIO-SISTEMA

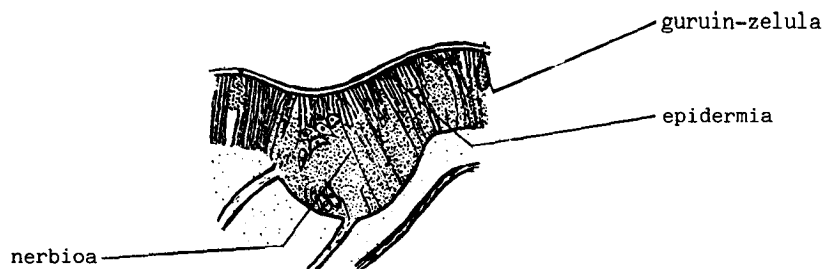
Artikulatuen nerbio-sistemaren adibide berebizikoena *Gryphus vitreus* espeziea da, zeinari buruz, van Bemmelen-ek (1883) zenbait ezaugarri ikertu bait zituen. Terebratulazeo honen nerbio-sistema zentralak esofago-hasiera inguratzen du (4.40A ird.) , alde dortsalean gongoil supraenterikoa eta bentralean gongoil subenterikoa erakusten dituelarik. Gongoil supraenterikotik lofoforo-adarretako nerbio nagusiak ateratzen dira, zeintzuak gailur brakialen oinarrian beha bait daitezke (4.17C ird.). Bestalde, eraztun periesofagikoaren bidez, gongoil biak konektaturik daude, eraztunak lofoforo-adarreranzko beste nerbio batzu sortarazten dituelarik, nerbio akzesorioak eta adarretako beheko nerbioak hain zuzen ere (4.40A ird.); halaber, azken hauek abarkatuz, garro bakoitzera nerbio bana abiatzen da. Horiez gainera, gongoil subenterikoan alde bakoitzeko mantu dortsaleranzko nerbio lateralak ezezik, zuntz-multzo lodia ere sortarazten da, zeinak, abarkatutakoan, alde batetik pedunkulua eta muskulu adduktoreak, eta bestetik, mantu-lobulu bentrala inerbatzen bait ditu. Era berean, mesenterio dortsalean nerbio finak aurkezten dira. Antza, gongoilak epidermi oinarrian kokatzen dira (4.40B ird.).

Crania, *Discinisca* eta *Lingula* inartikulatuen nerbio-sistemak, *Gryphus* artikulatuarenarekiko desberdintasunak erakustenditu. Meglitsch-en eritziz epidermi baitan, eta Hyman-en ustetan, aldiz, epidermi oinarrian (4.41. ird.) kokatzen den nerbio-sistemak ez du gongoil supraenterikorik aurkezten (4.42. eta 4.43. ird.), eta beraz, lofoforo-adarretako nerbio nagusiak sortarazten ditueneko eraztun periesofagikoan, soilik gongoil subenterikoa agertzen da, zeinetik mantu-lobuluetako, kskuaren muskuluetako, eta azkenik, pedunkuluko nerbioak ateratzen bait dira. Haez gain, gorputz-ormako epidermi azpian nerbio-plexuak azal daitezke.

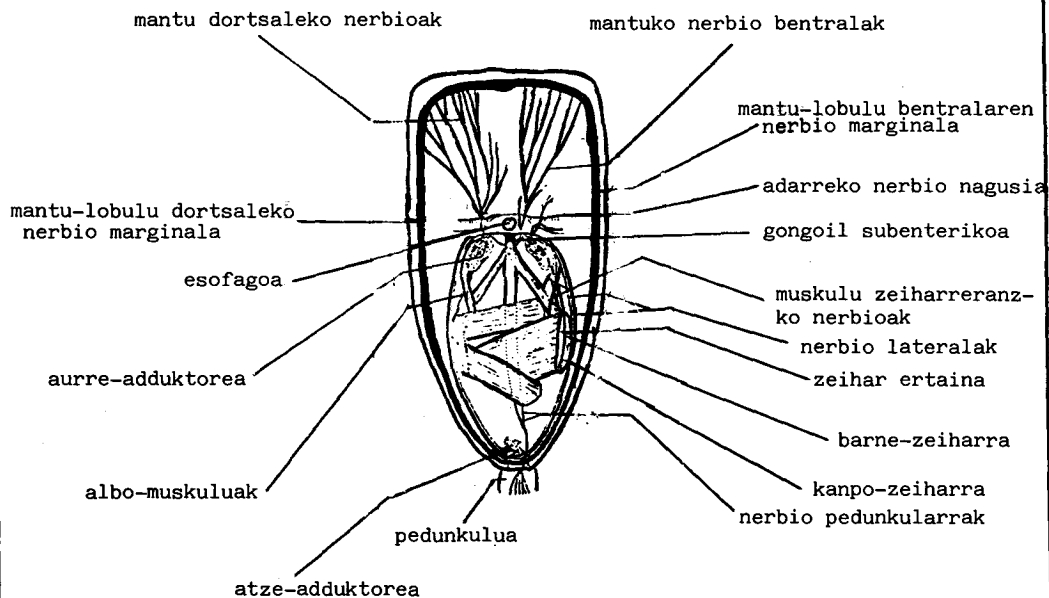
Izanak izan, brakiopodoetan ez da inoiz behatu zelula sentikorrik, eta egun ezagutzen den zentzumen-organo berezi batarra *Lingula* generoko espezie japoniarraren aurreko muskulu adduktoreen inguruko estatozistek dira (4.44A eta B ird.), zein-



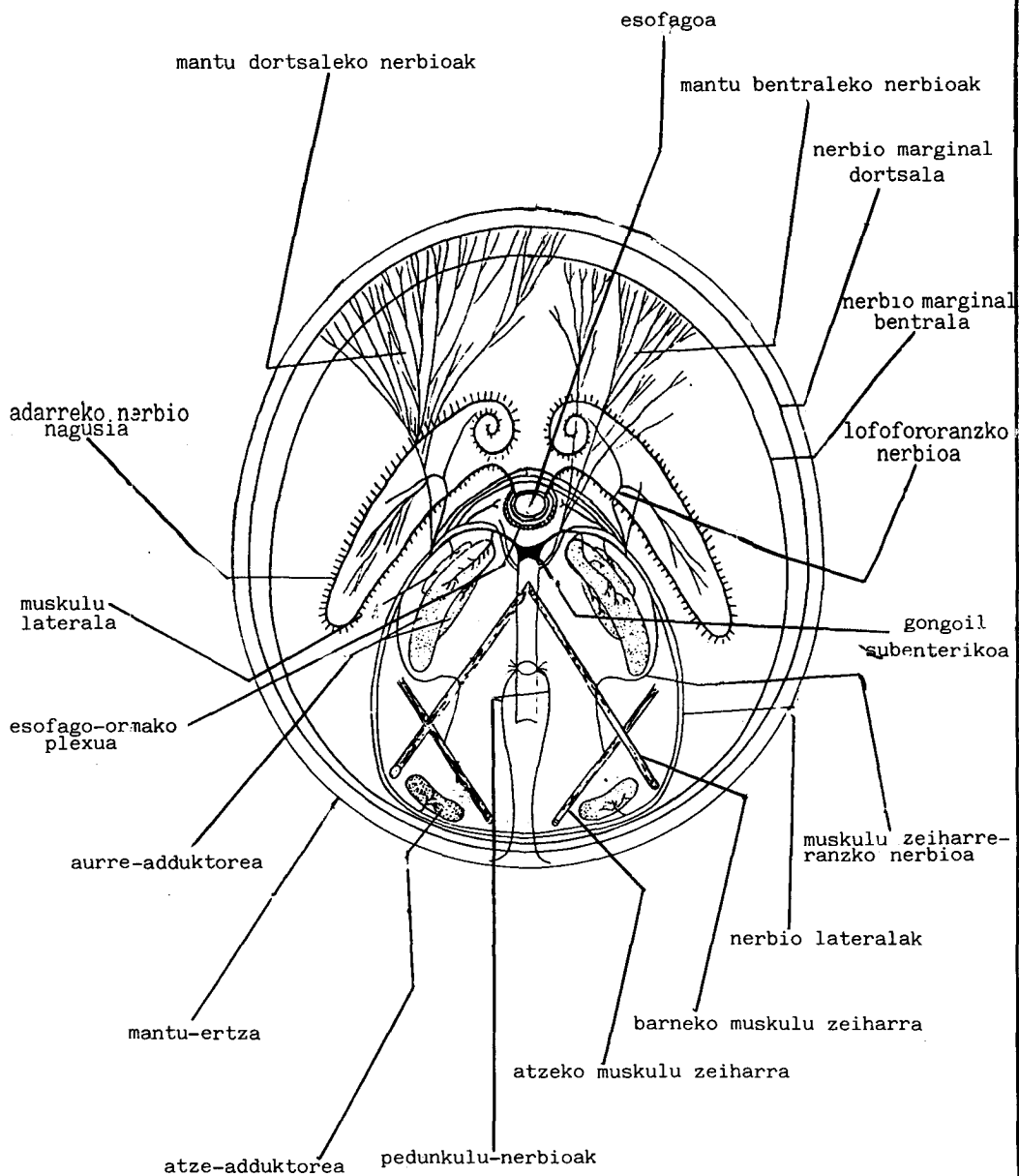
4.40. IRD/ *Gryphus* artikulatuaren nerbio-sistema (A) eta gorputz-ormaren eta gongoil subenterikoaren zehartebakia (B).



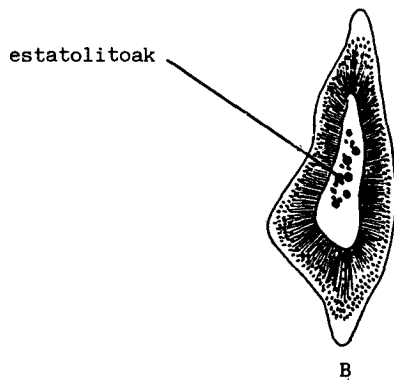
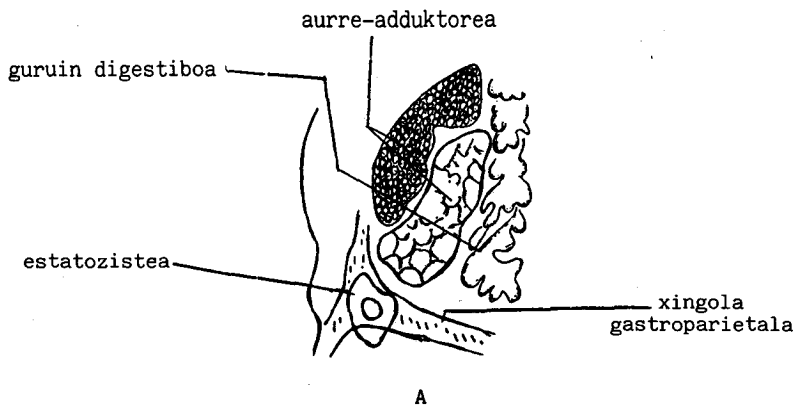
4.41. IRD/ *Lingula* inartikulatuaren gailur brakialaren sekzioa.



4.42. IRD/ *Lingula* inartikulatuaren nerbio-sistema.



4.43. IRD/ *Discinisca* inartikulatuaren nerbio-sistema eskema.



4.44. IRD/ A: *Lingula* inartikulatuaren aldea, non estatozistek beha bait daitezke. B: Estatozistearen eskema.

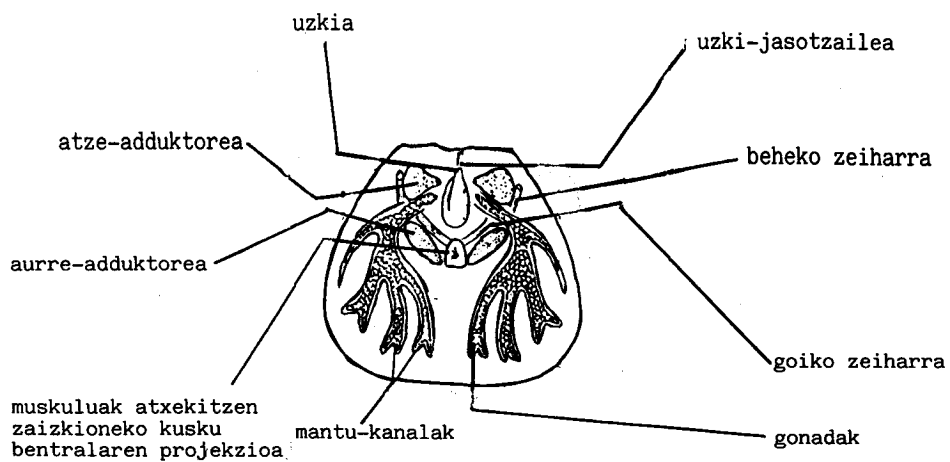
tzuak hogeitamar bat estatolito barnean dituen epitelio altuko boltsan bait dautza. Bestalde, brakiopodoen kinada-hartzailerik garrantzitsuena mantu-ertza liteke; hortaz, mantuko ketek neurona sentikorrik azaldu ez arren, ukipen-kinadak mantu-epidermiko hartzaileei bidal liezazkiekete.

4.4.6.- UGALKETA ETA GARAPEN ENBRIONARIOA.-

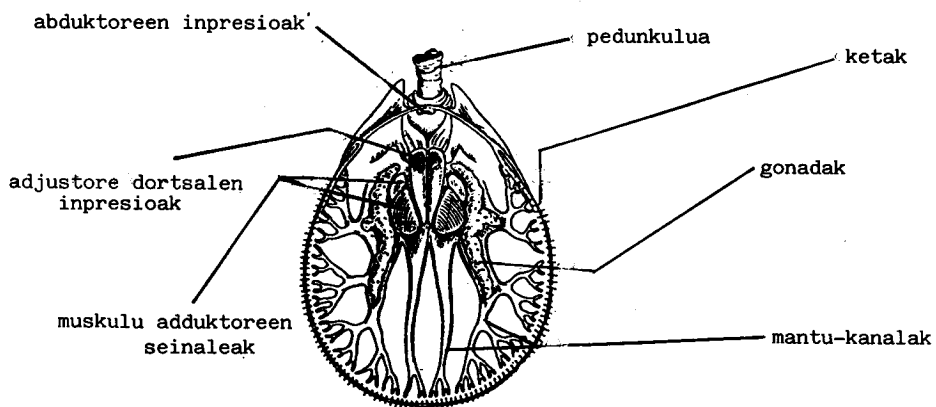
Argyrotheca megatirido hermafroditikoa ezik, brakiopodo guztiak dioikoak dira, gametoak zelula peritoneal aldaraztuak direlarik. Inartikulatuen gonadak, *Crania* generoa salbuespena delarik, traktu digestiboko mesenterio lateraletan garatzen dira: hala, *Lingula* atrematuan (4.36. ird.) lau gonadak xingola ileoparietalean kokatzen dira, eta *Discinisca* neotrematuan, ostera, bai mesenterio ileoparietaleko peritoneoan eta bai gastroparietalekoan ere beha daitezke. *Crania* neotrematuaren eta artikulatuen gonadak, aitzitik, mantuko hodi zelomikoetan garatzen dira (4.45. eta 4.46. ird.). Normalean mantu-lobulu bakoitzak gonada-bikote bana azaldu arren, *Argyrotheca* megatiridoan soilik bikote dortsala eta *Lacazella* tezideidoan soilik bentrala aurkezten da.

Gametoak heldutakoan zelomara erortzen dira, eta ernalkuntza itsas uretan gertatzen deneko kasuetan, nefridioen bidez kanporatuak izaten dira. Edozelan ere, brakiopodo gutxi batzuk arrautzeak nefridioetan (*Argyrotheca* artikulatua), barrunbe palialean (*Terebratella inconspicua* artikulatua) eta lofoforo-adar tartean (*Lyothyrella antarctica* terebratulazeoa) inkubatzten dituzte. Halaber, *Lacazella* generoko emeen kisku bentraleko zokogunean (4.47A ird.) inkubazio-boltsa kokatzen da, zeinean mailu itxurako lofoforoko garro mediobentral biren muturrak barneratu egiten bait dira (4.47C ird.); kasu honetan, arrautzeak garro-muturretik hurbil dagoen idunekoiari datxekio (4.47B ird.), larba-faseraino bertan garatzen direlarik.

Nahiz eta zenbait espezieren garapen enbriologikoaren fase batzu ezagunak izan, soilik *Lingula* inartikulatuaren eta bizpahiru artikulaturen enbriologi urrats guztiak eta ziklo biologiko osoa ezagutzen dira. Ikertutako animalien arrautzeek la-

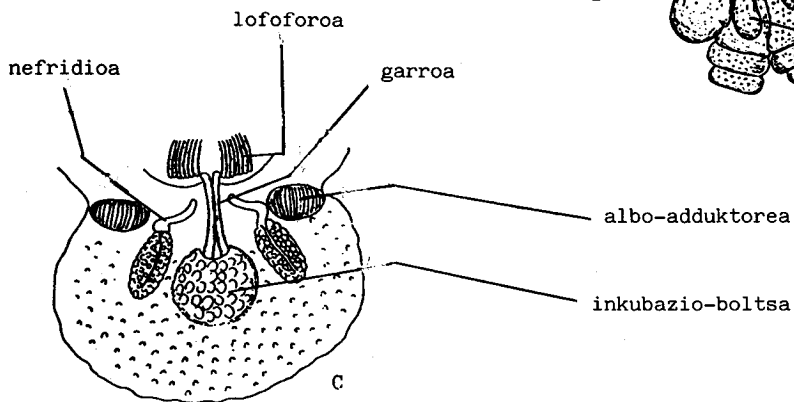
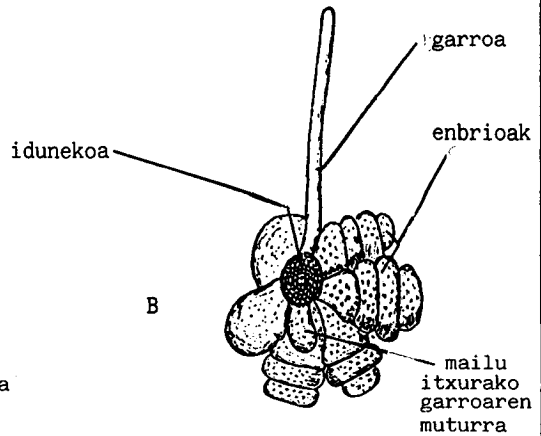
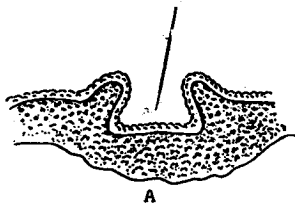


4.45. IRD/ *Crania* inartikulatuaren mantu bentrala, zeinaren hodi zelomikoetan gonadak beha bait daitezke.



4.46. IRD/ *Macandrevia* artikulatuaren kusu bentrala.

inkubazio-boltsa egoten deneko sakonunea

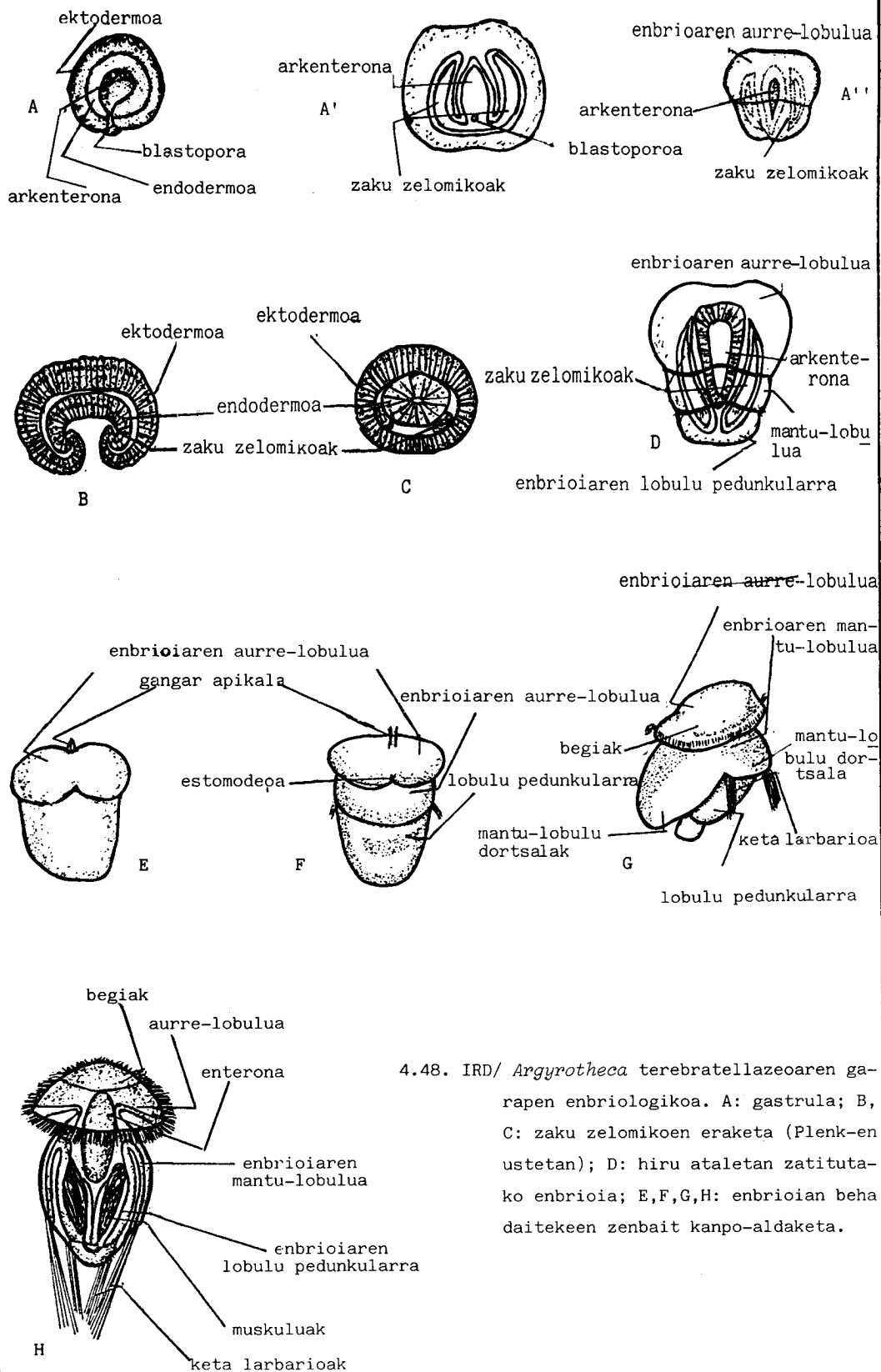


4.47. IRD/ *Lacazella* artikulatuaren kisku bentralaren ebakidura (A), zeinak inkubazio-boltsa artekatzen deneko sakonunea erakusten bait du. B: enbrioak datxezkioneko garroa; C: garro bi inkubazio-gelaunean barneratuta beha daitezke.

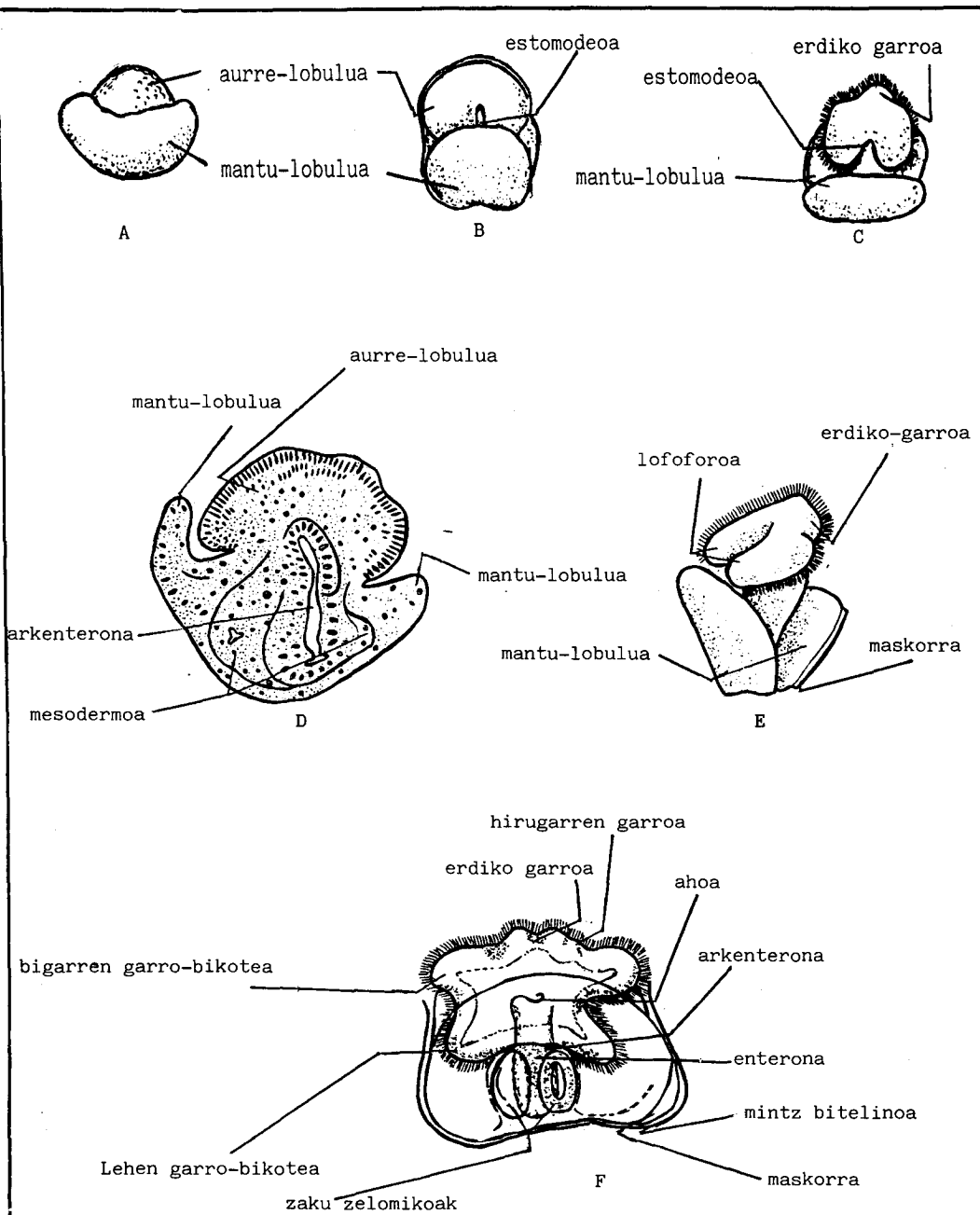
kainketa ia zeharo berdina eta holoblastikoa jasaten dute, area go, kasu gehienetan lakainketa hau erradial motakoa izaten da. Honela sorturiko zeloblastulak inbaginazio enboliko erako gastrulazioa erakusten du, *Lacazella* artikulatuaren blastulakizan ezik, zeinean endodermoa delaminazio zelularrez edo inbaginazioz eratzen bait da (4.48A ird.). Bestalde, brakiopodoen bi klaseetan mesodermoa eta zeloma era desberdinetan agertzen dira; hortaz, *Lingula* inartikulatuaren mesodermoa, arkenteronaren alboetan azaltzen diren zelula-multzo bitik sortarazten da, zeintzuetan zeloma eskizozelikoa inbaginazioz garatzen bait da (4.49D, E, F ird.). Artikulatuetan, oster, mesodermoa eta zeloma enterozelikoki eratzen dira (4.48. ird.).

Arkenterona eratutakoan, blastoporoa hertsia egiten da, eta antza, estomodea beraren ingurutik sortarazten da. Edonola ere, estomodeoak esofago aurre-aldea, eta enteronak traktu digestiboko gainontzeko atalak eratzen dituzte.

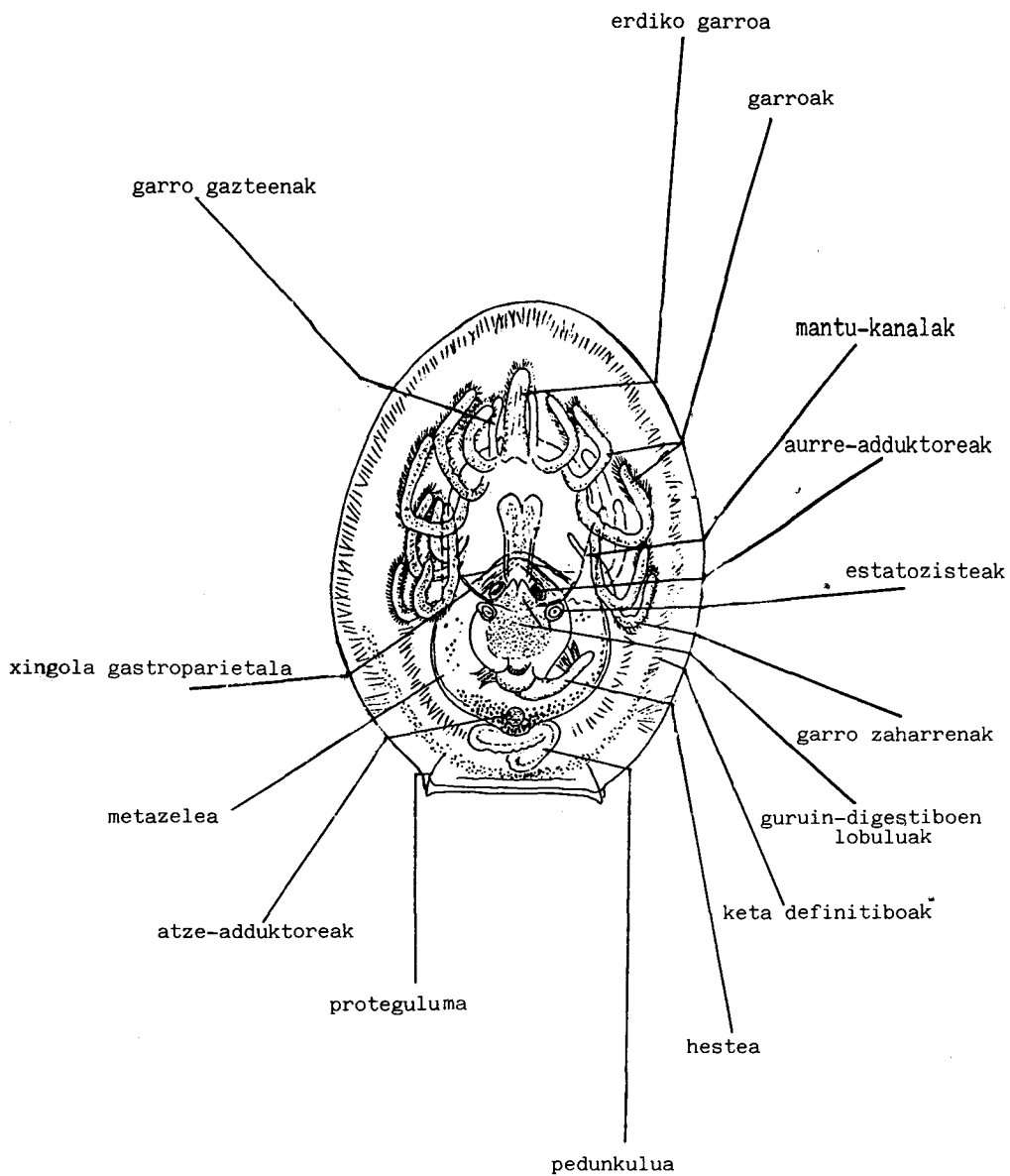
Zeloma garatutakoan, *Lingula* inartikulatuaren larba ondoko atal bietan zatitu egiten da: aurre-lobulua eta mantu-lobulua (4.49A ird.), zeina, modu berean, mantu-lobulu dortsala eta bentrala sortaraziz zatitzen bait da (4.49B ird.), azken lobulu biok, aurre-alderantz luzatzean, aurre-lobulua inguratzen dute larrik. Haez kanpo, gorputza eratuko duen aurre-aldeko lobuluak, mediobentralki inbaginazio estomodeikoa azalduz gain, lobulazio distalak ere agertzen ditu, zeintzuak lofoforo-hasi-kinak bait dira, hain zuzen ere (4.49C, D eta E ird.). Garro-kopurua handituz doan heinean, lofoforo sortu berriak ahoa inguratu egiten du, eta halaber, aho gainean epistoma bilakatuko den gailurra agertzen da (4.50. ird.); izanak izan, garrook ez dute inoiz ahoa guztiz inguratzen. Bestalde, mantu-lobulu biek maskorra jariatzeko dute. Enbrioiak hiru garro-bikote azaltzen duenean, animalia helduen ezaugarri anatomiko gehienak agertzen dituen larba aske bihurtzen da. Hortaz, larba-maskorrek, hots protegulum-ek, lofoforoz hornituriko gorputz txikia inguratzen duten mantu-lobuluak estaltzen dituzte kanpo-aldetik, eta larbak garro-zilioak erabiliz higi daitezke. Halaber, mantu-lobuluak hedatuz segitzen dutenez, kukuak handiagotuz doaz. Garro-kopurua sei paretakoa denean, mantu-lobuluaren atze-aldetik



4.48. IRD/ *Argyrotheca* terebratellazeoaren garapen enbriologikoa. A: gastrula; B, C: zaku zelomikoen eraketa (Plenk-en ustetan); D: hiru ataletan zatitutako enbrioia; E,F,G,H: enbrioian beha daitekeen zenbait kanpo-aldaketa.



4.49. IRD/ *Lingula* inartikulatuaren garapena. A: enbrioi bi lobuluduna; B: hiru lobulu azaltzen duen enbrioi; C: aurre-lobuluak lofoforoa eratzen hasten deneko urratsa; D: B irudiko larbaren ebakidura transbertsoa; E: beste urrats bat, zeinean gorputza mantu-lobulu tartetik kanporatua beha bait daiteke; F: maskorra, lofoforoa eta zaku zelomikoak auzaltzen dituen enbrioi.



4.50. IRD/ Zortzi garro-bikotez hornituriko *Lingula inartikulatuaren* larba.

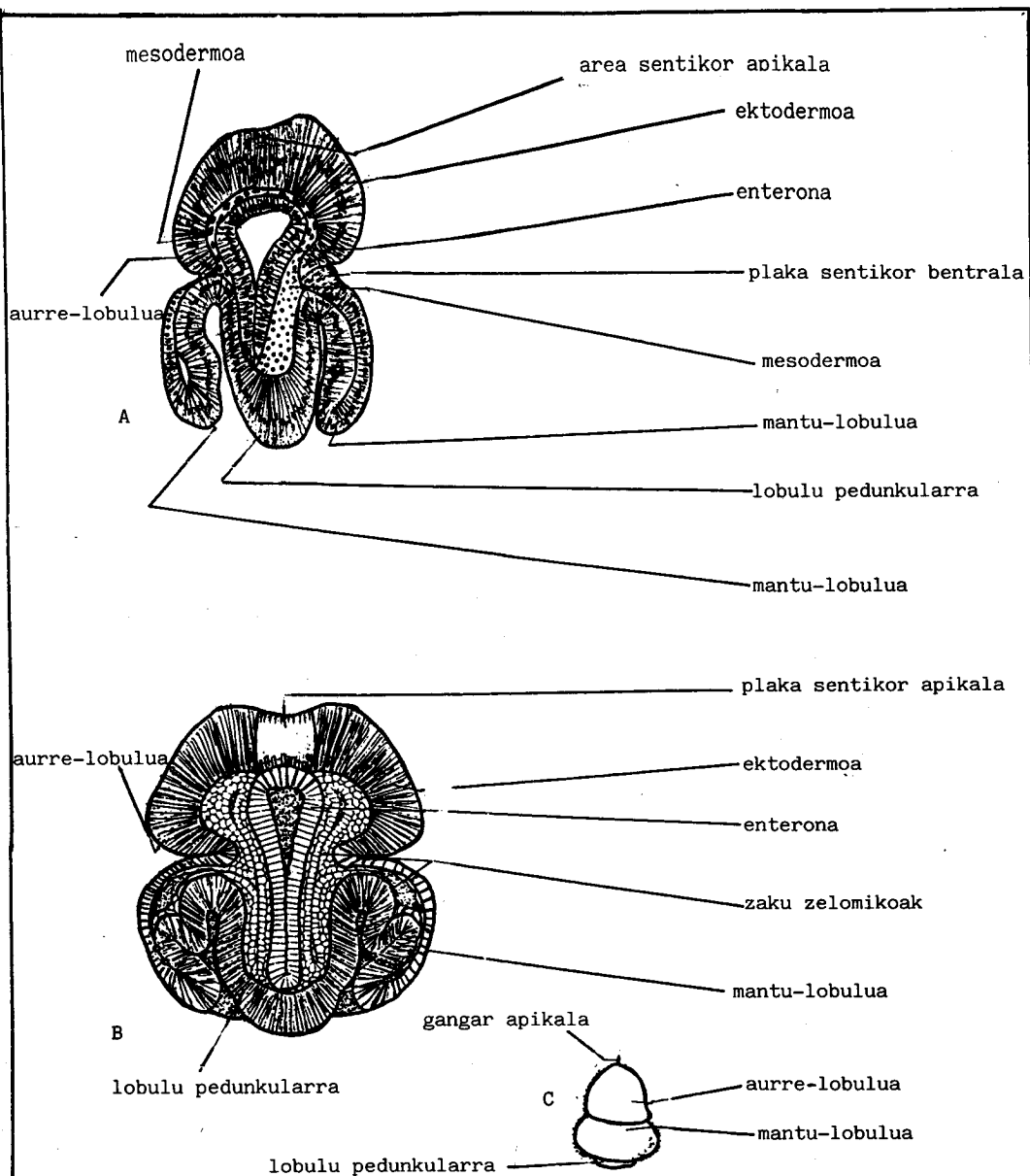
pedunkulua ateratzen da, beronen barnean zeloma hedatzen delarik. Ketak, ordea, beranduago sortarazten dira, larbak zazpi garro-pare azaltzen duenean, hain zuzen. Ondoren, metamorfosi berezirik jasan gabe, larba, *Lingula* heldua izatera iritsiko da. Azkenik, barne-aldaketeei buruzko ezagumendu guztiak Yatsu-ren ikerketetan dautza. Horien arauera, zaku zelomikoen zenbait mesodermo-zelula mesenkimatiko bihurtzea dela kausa, lofoforo-barrunbea bete egiten da, aipatu zelulek beranduago geruza peritoneala eratzen dutelarik. Lofoforo-adarretako barrunbea lehenengo urratsetan gorputz-zelomarekiko jarraia bada ere, hodi handia eta txikia eraturakoan mesozelearekiko isolatu egiten dira; dena dela, geroagoko urratsetan hodi txikia gorputz-zelomarekin batu egiten da berriro. Halaber, lofoforo-adarretako muskuluak mesenkimatik eratorriak dira. Ostera, orma somatikoko muskuluak ezezik, kskuak mugitzeko erabiltzen direnak ere, gorputz-ormako peritoneoaren eta ektodermoaren artean sortutako zeluletatik garatzen dira, eta beraz, kskuetako muskuluak peritoneoaz estalirik agertzen dira. Izanak izan, zeloma-zaku biak traktu digestiboa inguraturik hedatutakoan, zaku biek elkar ukitzen duteneko tokietan mesenterio dortsala eta bentrala azalduko dira; hauez gain, liseri-hodiak aurkezten dituen mesenterio lateralak, peritoneoaren luzapenak izaten dira. Bestalde, zelomatik mantu-lobuluetarantz eta pedunkulurantz hodi zelomikoak abiatzen dira, zelomozitoen jatorria peritoneoa delarik. Yatsu-ren eritziz, hodi nefridialak ektodermikoak izan arren, nefrostomaren sorburuak ezezagun dirau. Halaber, gongoil subenterikoa ektodermotik garatzen da, eta estatozistoak geruza bereko inbaginazioak dira. Bukatzeko, larba hamar edo hamabost garro-bikotez horniturik dagoenean, pedunkulua atera ondoren, substratuari itsasten zaio, pedunkuluko kutikula epitelioak jariatzan duelarik.

Artikulatuen larbak, aldiz, zeloma sortu ondoren, aurre-lobulua erdikoa eta atzekoa eratuz zatitzen dira (4.48F eta 4.51. ird.), aurre-lobuluak ia gorputz osoa, erdikoa mantu-lobulu biak eta atzekoak pedunkulua garatzen dituztelarik. Mantu-lobulua pedunkulua inguraturik atzerantz luzatzen da (4.48G ird.), eta normalean, ertzetan keta larbarioez horniturik egoten da (4.48G eta H ird.). Bestalde, aurre-aldeko lobuluak zilioak

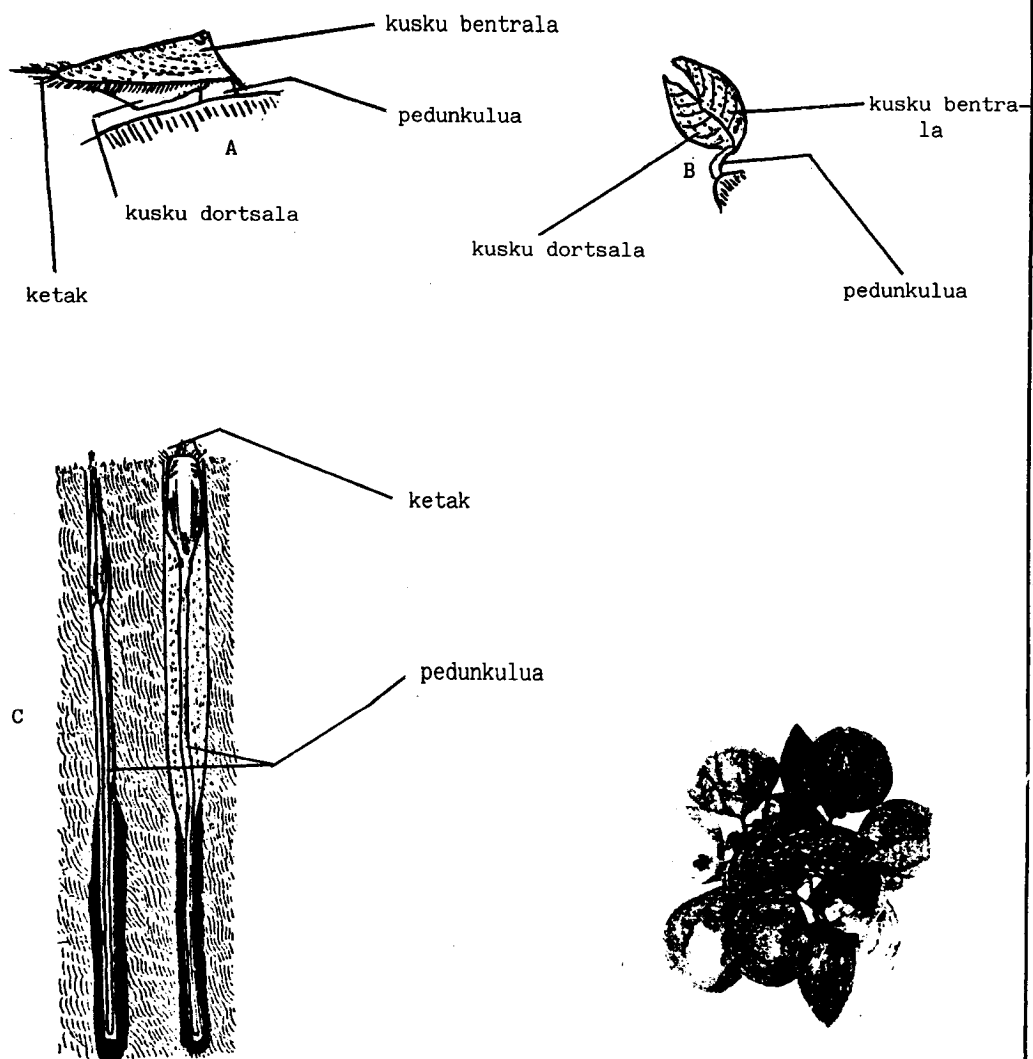
garatutakoan, enbrioia larba aske bihurtzen da; gutxi gorabehera hogeitalau ordutako fase aske motza bukatutakoan, larba pedunkuluaren bidez substratuari itsasten zaio, eta batez ere mantu-lobuluak pairatzen duen zentzu-aldaketan datzan metamorfosia jasaten du. Hortaz, larba finkatu ondoren, mantua aurrerantz luzatzean, pedunkulua barik gorputza inguratzen du, une honetan maskorra jariatuko duelarik. Brakiopodo hauen barne-aldaketei buruzko datuak oso urri dira; edozein kasutan, Conklin-en eritziz, *Terebratulina* artikulatuaren zeloma ez dazatitzen eta gongoil supraenterikoa plaka sentikor apikaletik eratorri arren, gongoil subenterikoa alde sentikor mediobentraletik garatzen da (4.51A eta B ird.). Plenk zoologoak, ordea, *Argyrotheca terebratellazea* ikertu ondoren, zaku zelomikoek soilik enteron azpitik elkar ukitzen dutenez, mesenterio bat eratzen dutela ondorioztatu zuen. Bestalde, brakiopodo honen gongoil biak, Plenk-en ustetan, plaka sentikor mediobentraletik eratorriak dira. Azkenik, Kowalevski-ren eritziz, garroak mantu-lobulu dortsaleko barne-aldean sortzen dira.

4.5. EKOLOGIA.-

Brakiopodoak lofoforatu iragazle itsastarrak dira, eta batez ere Japonia eta Australasiako alde litoraletan aurki daitezke; lingulidoak ezik, gainontzeko guztiak substratuari erans ten zaizkio dela pedunkulu bidez dela ksku bentralaz baliatuz. Normalean jarrera horizontala erakusten badute ere (4.52A ird.), pedunkuluko muskulu adjustoreen eraginez, maskorra bertikalki para dezakete (4.52B ird.). Izanik izan, oso mugimendu-gaitasun murritza azaltzen dute, batez ere kskuak herstera eta irekitzera zedatzen delarik; edozein kasutan, ksku-irekidura txikia izaten da (4.9A ird.), nahiz eta *Lacazella* artikulatuaren kskuek, gorago aipatu denez, laurogeitamar gradutako angelua era dezaketen (4.9B ird.). Bestalde, brakiopodo aktiboenak diren lingulidoak hondo hareatsuetan eta istiltsuetan murgildurik bizi dira (4.52C ird.), baldintza egokietan kskuak ireki ondoren maskorra zulo gainalderaino kanporatua izaten delarik. Lingulidoek industen dituzten zuloen barne-aldeak, antza, mantu-lobuluek jariatutako mukusaz estalirik egoten dira, eta pedunkuluko atze-aldea harea-garautxo inguraturik azaltzen da. Baldintzak



4.51. IRD/ *Terebratulina* artikulatuaren garapen enbriologikoaren zenbait urrats. Garapen-maila desberdineko larben ebakidura longitudinalak (A,B) eta larba heldua (C).



- 4.52. IRD/ A: *Discinisca lamellosa* inartikulatuaren ohizko jarrera.
 B: Maskorra bertikalki azaltzen duen *Hemithyris psittacea*.
 C: *Lingula* inartikulatua.
 D: *Laqueus californianus* artikulatuen multzoa.

desegoki bihurtzen direneko kasuetan, kuskua hertsitakoan mas-korra barneratua izaten da.

Brakiopodoak asexualki ugaltu ez arren, dirudienez, bir-sorkuntza-ahalmen handia aurkezten dute, alabaina, ikerketa sakonagoak beharko lirateke arazo hau argitzeko.

Lofoforatu hauen bizitzaren iraupena espezieekiko aldatzen da; hortaz, nahiz eta Yatsu-k (1902) ondorioztatu duenez, *Lingula* japoniarra zazpi bat urte bizi, *Terebratella inconspicua* artikulatuaren bizitza lau urte baino motzagoa izaten da. Izanak izan, larba-sakabanakuntza murriz samarra denez, brakiopodo gehienak multzoak eraturik azaltzen dira (4.52C ird.); halaber, bestelako animalia sedentarioekiko harremanak aurkeztu arren, egun asoziazio hauen espezifikotasunak frogatu gabe segitzen du.

4.6. FOSILEN HISTORIA.-

Brakiopodoen historia fosila oso luzea da, zeren eta, jandantik bostehun milioi bat urtetako aintzinasuna dagokien harri fosilifero zaharrenetan, hots, Kanbriko aldikoetan, ohizko brakiopodoen aztarnak aurkitu bait dira. Hortaz, Lingulacea eta egun desagerturiko Obolacea superfamilietakotako protrematuenak ezezik, sifonotretazeo, diszinazeo eta kraniazeko neotrematuen Kanbriokoko zenbait fosil ere eriden dira. Obolazeoek ugaritasun handiena Kanbrikoan lortu bazuten ere, soilik espezie gutxi batzuk Deboniko aldirarte iraun zuten; Siphonotretacea superfamiliakoak, osterak, Ordobizikoan suntsitu zirelarik. Bestalde, Trimerellacea atrematuen taxonak Ordobizikoko eta Silurikoko hainbat fosil biltzen ditu. Horrezaz aparte, *Lingula* generoko lehen aztarnak Ordobiziko aldiari dagozkio; *Glottidia* generoak, tamalez, ez du fosilik aurkeztu, eta *Crania* neotromatuen Ordobizikoko anitz maskor aurkituak izan dira.

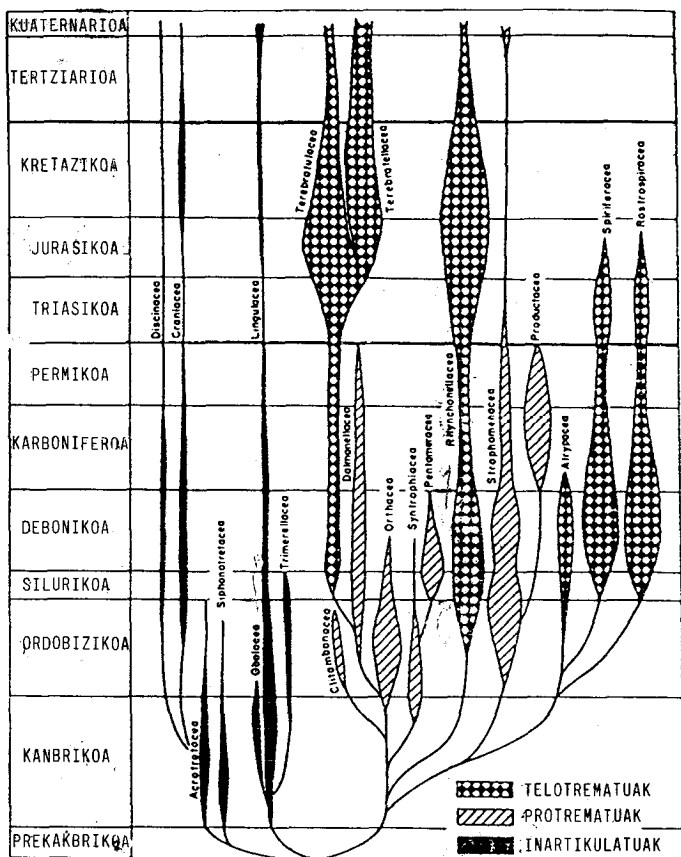
Kontutan harturik artikulatuen hogeitazortzi superfamilietatik hogeitalau bat genero suntsituez osaturik daudena, ez da harritzekoa klase honen fosilen naharotasuna; hau honela izanik, superfamilia guztien iraupenaz aritzea luzeegia litza-

tekeenez, espezie biziak barne biltzen dituzten taxonen historia azalduko da soilik. Dena den, 4.53. irudian, hau da Melendez-en eritzizko filogeniaren grafikoan, zenbait superfamiliaren fosilen historia beha daiteke. Errinkonelazeoen fosilik zaharrenak Ordobizikokoak dira, superfamiliaren garapenik eta aniztasunik handiena Mesozoikoan lortu zelarik; halaber *Rhynchonella* generoko espezie franko Jurasikoan sortu ziren. Bestalde, Melendez-en ustetan Terebratulacea superfamiliako lehenengo fosilak Debonikokoak izan arren, Hyman-en eritziz taxon hau Silurikoan agertu zen, autore biok bat datozela ugaritasun handiena Mesozoikoan lortu zutela onartzean. Azkenik, terebratulazeoen aztarnarik zaharrenak Jurasiko aldiari dagozkio, eta egun artikulatuon hainbat espeziek bizirik dirau.

4.7. BRAKIOPODOEN FILOGENIA.-

Antza, diszinidoak eta kranidoak eratorri direneko superfamilia Acrotretacea izanen liteke; Kanbrikoko brakiopodook unbo subzentraleko kuskuak zituzten, kusu bentranean pedunkulua kanporatzeko balio zuen irekigunea azaltzen zutelarik. Halaber, gorago aipatu denez, obolazeoak jotzen dira lingulidoen arbasotzat.

Artikulazio-egituraren eta lofoforoari eusten dioneko eskeletoaren agerpena eta eboluzioa, suntsituriko espezieen kuskuk aztertuz ezagutu da, honela, artikulatuak lerro desberdinei jarraituz inartikulatuetatik eratorriak direla froga daitekeelarik. Klase honen superfamilia bizien arteko fosilik zaharrenak, Ordobiziko aldiko errinkonelazeoak ditugu, zeintzuak inartikulatuek azaltzen duten lofoforo-mota bera, hots, espirolofikoa erakusten bait dute. Hau dela eta, Hyman-en ustetan, brakiopodoen jatorrizko lofoforoa espirolofikoa litzateke; alabaina, lehenengo enbriologi urratsetan garro-koraa beti diskoidala denez, Beecher-ek, ezaugarri hau frogatzat hartuz, jatorrizko lofoforoa diskoidala dela ondorioztatu du. Bestalde, bigizta laburra duten terebratulazeoak, brakidioan bigizta luzeak azaltzen dituzten terebratulazeoak baino zaharragoak dira, beraien fosilak Siluriko aldiko harrietan aurki daitezkeelarik. Azkenik, Melendez-en ustetan, terebratulazeoak eta terebratella



4.53. IRD/ Brakiopodoen filogenia, Melendez-en eritziz.

zeoak Permikoan desagerturiko Dalmanellaceae superfamiliatik eratorriak dira, errinkonelazeoak, ordeak, jatorri ezezaguna dutelarik.

V. LOFOFORATUEN FILOGENIA

Lophophorata taldeak biltzen dituen hiru phylumek erakusten duten garro-koroaren anatomi eta histologi antzekotasunak kontutan harturik, hiru taxonen arteko ahaidetasuna suposatzea bidezkoa izan arren (zeren eta phylum bakoitzeko animaliek lofoforoa independenteki garatu balute, oso zaila bait litzateke garro-koroaren barnean kasu guztietako mesozeloma-hedapena lortzea), foronidoen, briozooen eta brakiopodoen arteko ahaikoak zehazteke dirau. Halaber, lofoforatuen gorputzak normalki septuz banaturiko mesosoma eta metasoma ataletan bereiz daitezke, protosomaren agerpena eztabaigarria delarik; hortaz, Meglitsch-ek gimnolomatuek izan ezik lofoforatu guztiek azaltzen duten epistoma protosomatzat hartu duenez, ezaugarri anatomiko honetaz ere baliatu da hiru phylumen arteko kidetasuna ondorioztatzeko, Hyman-en eta H. B. Fell-en eritziz, aldiz, ezagutzen diren datuak parekotasun hori suposatzeko nahikoak ez direlarik, eta horrela, animalia dimetamerikotzat jotzen dituztelarik. Dena dela, azken hiru autoreok bat datoz Barnes-ekin, lofoforatuen arbaso hipotetikoa hiru gorputz-atalez horniturik egon litekeela onartzean, eta bai, beharbada burua murriztea dela kausa, protosoma galdu egin zuela ere.

Bizitza sedentarioak dakarren kanpo-babesaren beharra era desberdinetan lortu da hiru phylumotan, brakiopodoen maskor kuskubitakoak zerikusirik ez duela briozooen zifonante larbek azaltzen dituzten ksku lateralekin, brakiopodoenak bentralak eta dortsalak bait dira. Halaber, brakiopodoen ketek ez dute parekorik beste lofoforatuetan. Modu berean, bizimodu honen kariaz gertatu den zefalizazio-urripena dela kausa, nerbio-sistema oso sinplea da, eta hiru taldeetako animaliek epidermi-oinarrian nerbio-plexua azaldu arren (ezaugarri primitiboa dena), gune nagusia foronidoetan eta briozooetan supraenterikoa izaten da, brakiopodoetan ostera, subenterikoa izanik.

Uzki ertaina azaltzen duen brakiopodo soila *Crania* inartikulatua da, eta genero honek zenbait ezaugarri primitibo erakusten duenez (mesozele eta metazele arteko septu eta mesenterio bentral eta dorsal osoak kasu), baliteke jatorrizko liseri-hodiak horrelako parakuntza edukitzea, foronidoen eta briozooen U

itxurako traktua bizitza-motarekiko moldapena izango zelarik. Nolanahi ere, bai foronidoek bai brakio-podoek ere zirkulazio-sistema eta metanefridioak aurkezten dituzte.

Bestalde, lofoforatuen garapen enbriologikoak ez du argitzen protostomatu edo deuterostomatu direneko arazoa, ezaugarri ontogenikoak taldez talde aldatzen bait dira; are gehiago, phylum bakoitzaren barnean enbriologi urrats batzu protostomatuek jasaten dituztenak izan arren, beste zenbaitzuren arauera deuterostomatuetatik urrerago leudeke.

Lofoforatuen artean foronidoak dira arbaso hipotetikotik hurbilen daudenak, gorputz muskular bermiformea, lofoforo kreszentikoa, septu nabaria, zirkulazio-sistema hertsia, metanefridioak eta, zenbait autoreren ustetan, trokofora-motako larba azaltzen bait dute, aurreko ezaugarriak, antza, lofoforatuen arbasoak erakusten zituenak direlarik; halaber, filaktolematuek zirkulazio-sistemarik eta metanefridiorik eduki ez arren, antzeko egitura dute; alabaina briozoo eta foronido arteko ahaidetan esturik ezin ondoriozta daiteke. Bestalde, brakio-podoak aipaturiko plan egituraletik gehien urruntzen diren lofoforatuak dira, nahiz eta zirkulazio-sistemaz eta metanefridioz horniturik egon.

Azkenik, Hyman-en ustetan, lofoforatuak Protostomia eta Deuterostomia adarrak konektatzen dituen taldea lirarteke, mesozelea metazelearekiko banatzen duen septuz hornituriko hemikordatuekin zenbait antzekotasun azaltzen dutelarik. Orobat, garroak eramaten dituzten pterobranchioen adarrak mesosomari dagozkionez, lofoforoarekiko kidekoak lirarteke. Dena den, animalia guztiak kontutan harturik lofoforatuen kokapena ilun samarra da, eta ezin ezar daiteke harreman filogenetiko esturik.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ, J.A., SAIZ, J.I & RALLO, A. 1985. Ctenostomata (Ectoprocta) del Abra de Bilbao (España) CUAD. INVEST. BIOL. (BILBAO), 8: 77-90
- BARNES, R.D. 1983. Zoología de invertebrados. Ed. Interamericana. 3 edición. México. 1128 orr.
- BRUNTON, C.H.C. & G.B. CURRY. 1979. British Brachiopods. Synopsis of the British Fauna. No. 17. The Linnean Society, Estuarine and Brackish-Water Sciences Association and Academic Press, London 64 orr.
- EMIG, C.C. 1979. British and Other Phoronids Synopsis of the British Fauna. No. 13. Linnean Society, Estuarine and Brackish-Water Sciences Association and Academic Press. London.
- GRASSE, P.P.; R.A. POISSON & O. TUZET. 1970. Zoologie I. Invertébrés. Masson et Cie Editeurs. Paris. 935 orr.
- HAYWARD, P.J. & J.S. RYLAND. 1979. British Ascophoran Bryozoans. Synopses of the British Fauna. No. 14. The Linnean Society of London, the Estuarine and Brackish-Water Sciences Association and Academic Press. London. 312 orr.
- HYMAN, L.H. 1959. The invertebrates Volumen 5. Ed. Mc Graw-Hill Book Company. New York. 738 orr.
- KLUGE, G.A. 1975. Bryozoa of the northern seas of the USSR. Amerind Publishing Co. Pot. Ltd. New Delhi. 1975. 711 pp.
- LAVERACK, M.S. & J. DANDO. 1979. Lecture notes on invertebrate zoology. Blackwell Scientific Publications. 2. edition. Oxford. 194 orr.
- MEGLITSCH, P.A. 1967. Zoología de Invertebrados. H. Blume ediciones. Madrid. 906 orr.
- MELLENDEZ, B. 1982. Paleontología: Tomo 1, Parte general e invertebrados. Ed. Paraninfo. Madrid. 722 orr.
- PAWSON, D.L., RYLAND, J.S. & WILLIAMS, W.D. 1980. "Tipos Celomados menores" 823-866 in Zoología: Invertebrados. Marshall & Williams. Ed. Reverté. Barcelona.
- RYLAND, J.S. & P.J. HAYWARD. 1977. British Anascan Bryozoans. Synopses of the British Fauna. No. 10. The Linnean Society of London, the Estuarine and Brackish-Water Sciences Association and Academic Press, London. 189 orr.
- SCHWARTZ, V. 1977. Embriología animal comparada. Ed. Omega. Barcelona. 417 orr.
- WEISZ, P.B. 1982. La Ciencia de la Zoología. Ed. Omega. Barcelona. 933 orr.