

CICLO DIARIO DE LIBERACION LARVAL EN DOS ESPECIES DE BRIOZOOS

Trabajo presentado en las XII Jornadas de Ciencias del Mar, Santiago, mayo 1992.

JUAN M. CANCINO^{1,2}, MARIA CRISTINA ORELLANA^{1,2}, MAURICIO R. MUÑOZ² Y ROGER N. HUGHES³

Juan M. Cancino^{1,2}, María Cristina Orellana^{1,2}, Mauricio R. Muñoz² y Roger N. Hughes³: Daily cycle of larval release in two bryozoan species.

Light has usually been used in the laboratory to induce the release of larvae brooded by bryozoans. Field studies are needed to understand the ecological meaning of such response to light. In the present study we compare the circadian pattern of larval release of two bryozoan species subjected to natural photoperiod and tidal cycle.

Holdfasts of the Phaeophyta *Macrocystis integrifolia*, bearing reproductive colonies of *Celleporella hyalina* and *Chaperia acanthina* were collected in central Chile and placed in chambers located either in the sea at 1 m below chart datum, or in tanks in the laboratory. Seawater was continuously pumped through the chambers and delivered into sieves on a fractionator that partitioned the output into hourly samples.

Larval release in both species occurred only in daylight, starting shortly after sunrise. The circadian pattern of larval release was generally unimodal in *C. acanthina* but usually bimodal in *C. hyalina*, with a midday inhibition on larval release. Laboratory manipulations suggested that such inhibition is a response to high photon flux densities. Light was the principal factor regulating larval release, tidal cycle played only a secondary role. The between-species difference observed in the circadian pattern of larval release might be due to differences on larval size and on ability to delay settlement. The larval release pattern in *C. hyalina* from central Chile was similar to that recently reported for a British population of the species, suggesting that such pattern is conservative. However, bimodality on the daily larval release curve, was rare in the British population and when observed was due to lack of light at high tide in daytime.

Key words: Bryozoa, larvae, reproductive ecology, circadian rhythm.

1 Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 127 Talcahuano, Chile.

2 Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

3 School of Biological Sciences, University College of North Wales, Bangor, Gwynedd, LL57 2UW, Gran Bretaña.

INTRODUCCION

La mayoría de las especies de briozoos producen larvas lecitotróficas, las que son incubadas en estructuras especiales de la colonia parental (Ryland 1970). Tradicionalmente estas larvas han sido

recolectadas, en condiciones de laboratorio, manteniendo las colonias reproductivas en oscuridad por alrededor de un día, luego de lo cual son expuestas a la luz para inducir la liberación de larvas. Aparentemente este método fue utilizado por primera vez con briozoos por Grave

(1930) y desde entonces ha sido empleado en forma rutinaria por distintos autores (particularmente por Ryland 1959 y 1960; revisión en Cancino *et al.* 1991). No es sorprendente que las larvas de briozoos sean liberadas en respuesta a cambios en la iluminación ya que éstas, una vez liberadas suelen mostrar conductas definidas frente a la luz (Ryland 1960; Thorson 1964; Ryland 1974; Ramtrey & Cancino 1991). Sin embargo, para entender el significado ecológico de esta conducta de liberación larval es necesario conocer si en el ambiente natural sigue siendo la luz el factor inductor de la liberación. Recientemente fue publicado el primer trabajo sobre el patrón diario de liberación larval en colonias del briozo *Celleporella hyalina* (L.) sometidas a los ciclos naturales de iluminación y mareas, en la costa de Gales (Cancino *et al.* 1991). En esta especie, la liberación larval ocurrió principalmente en presencia de luz, siendo el cambio de oscuridad a luz el principal factor inductor. El ciclo de mareas tuvo un papel secundario en la liberación larval, al controlar los niveles de luz que reciben las colonias, en función de la altura de la columna de agua sobre ellas. Esto generó, en algunos días, un patrón bimodal de producción de larvas con inhibición de la liberación por falta de luz durante mareas altas diurnas (Cancino *et al.* 1991).

Celleporella hyalina también está presente en las costas de Chile (Moyano 1986; Cancino *et al.* 1991), lo cual proporciona una buena oportunidad para estudiar si poblaciones de la especie, separadas por una gran distancia geográfica, siguen patrones similares de liberación larval. Adicionalmente, son necesarios estudios comparativos de los patrones

circadianos de liberación larval en distintas especies con el fin de establecer, por una parte, qué tan generales son estos patrones y comprender, por otra, el significado evolutivo de la conducta de liberar larvas en respuesta a los cambios de iluminación.

Los objetivos del presente trabajo fueron, por lo tanto, estudiar el patrón circadiano de liberación larval en dos especies de briozoos incrustantes de la costa de Chile, *Celleporella hyalina* y *Chaperia acanthina* (Lamouroux), determinando para *C. hyalina* cuan generalizado es el patrón de liberación descrito recientemente para una población de esta especie en el hemisferio norte.

MATERIALES Y METODOS

Colonias reproductivas de *Celleporella hyalina* (L.) y *Chaperia acanthina* (Lamouroux), adheridas a discos basales del alga feófita *Macrocystis integrifolia* (Bory), fueron recolectadas en las cercanías de Las Cruces, Chile central (31° 31'S, 71° 38'W) durante los meses de enero y febrero de 1990 y febrero de 1992. Los discos de esta macroalga provienen de una profundidad no mayor a 1 m durante marea baja. Las colonias fueron llevadas a la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) de la Pontificia Universidad Católica de Chile, ubicada en Las Cruces, y colocadas en cámaras especialmente diseñadas para el estudio del ciclo diario de liberación larval antes de 2 h desde la recolecta. Cada cámara consistió en un desecador plástico con tapa transparente, provisto de mangueras de 1 pulgada de diámetro para el ingreso de agua de mar en su

base, y para la salida de ésta por su parte superior (Fig. 1). El agua de mar prefiltrada a 8 μm se hizo circular por la cámara mediante una bomba sumergible. El flujo de agua salida de la cámara fue recibido en envases de 250 ml provistos de filtros de 60 μm de apertura, para retener las larvas (Fig. 1). Los envases recolectores de larvas se colocaron dentro de envases de 700 ml, para recibir y mantener las larvas siempre en agua, evitando dañarlas. Los envases estaban ubicados en una rueda cuya rotación era controlada por un mecanismo de relojería, provisto de sensores foto-eléctricos, que posibilitaba la recolección de larvas a intervalos de una hora.

En algunos experimentos se usó sólo una cámara de liberación (ver más adelante), mientras que en otros se usó dos simultáneamente. En cada ocasión, las cámaras fueron mantenidas funcionando en forma continua durante varios días, y fueron ubicadas ya sea en el submareal somero (a 1 m bajo el cero de mareas) o en estanques de 800 l ubicados en tierra. En ambos casos las cámaras recibieron luz natural durante los períodos de iluminación; las ubicadas en el submareal (Fig. 1) estuvieron sometidas al ciclo natural de mareas y fotoperíodo. Las larvas recolectadas cada hora fueron contadas y clasificadas por especie bajo el microscopio binocular, a más tardar 2 h después de finalizada la recolección en cada envase. No se detectó asentamiento larval en los envases recolectores durante el período previo al conteo de larvas.

Se realizaron 2 tipos de observaciones experimentales en los períodos de primavera y verano de 1990 a 1992, época del año en que la mayoría de las colonias

de ambas especies se encuentran reproductivas.

(a) DETERMINACION DEL PATRON DE LIBERACION LARVAL EN EL SUBMAREAL: Las colonias fueron recolectadas al atardecer del 23 de enero de 1990, estudiándose la liberación larval, durante los 4 días siguientes en una cámara anclada a una estructura submareal ubicada a 1 m por debajo del cero de mareas en un canalón en Las Cruces. En esta ocasión se registró, cada hora, sólo el número de larvas de *C. hyalina*. Un segundo grupo de datos fue obtenido en el submareal con colonias recolectadas al atardecer del día 1 de febrero, las que fueron estudiadas entre el 2 y el 7 de febrero. En esta ocasión se registró el número de larvas de ambas especies y la luz incidente en la superficie del agua. La altura de mareas, a intervalos de una hora, fue calculada usando la tabla publicada por el Instituto Hidrográfico de la Armada.

(b) OBSERVACIONES Y EXPERIMENTOS EN ESTANQUES EN TIERRA: En setiembre de 1991 se realizaron observaciones en estanques de 800 l ubicados al aire libre en ECIM, experimentándose con dos cámaras. A fin de verificar la necesidad de luz para la liberación, una de las cámaras fue cubierta con plástico negro durante el día. Adicionalmente, en febrero de 1992 se realizaron experimentos en los mismos estanques. En esta ocasión también se usó fotoperíodo y luz natural, pero se controló la cantidad de luz incidente sobre las cámaras de liberación. La densidad de flujo fotónico fue controlada cubriendo el estanque con una malla sombreadora de alta densidad (80% de reducción de la luz), la que por cada capa utilizada disminuía el flujo fotónico en

aproximadamente un orden de magnitud. Se realizaron experimentos sin malla (densidad de flujo fotónico natural), con una y con dos capas de malla. En este grupo de experimentos la luz fue medida

dentro del agua, adyacente a las cámaras de liberación de larvas. Para medir la densidad de flujo fotónico se usó un fotómetro LI-COR 185A con sensor esférico para luz fotosintéticamente activa.

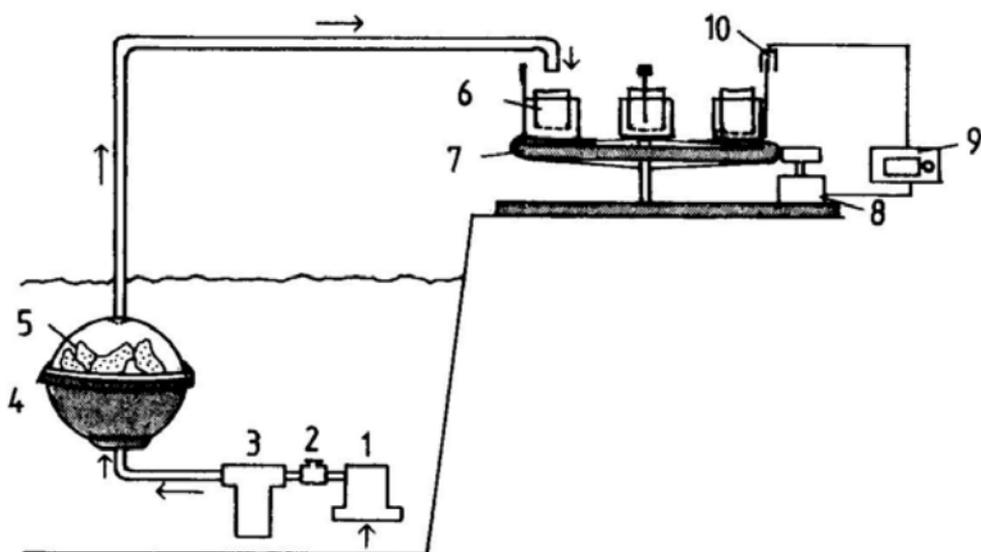


Fig.1. Diagrama esquemático del sistema recolector de larvas. 1, bomba; 2, llave para ajustar el flujo; 3, filtro; 4, cámara de liberación larval; 5, discos basales de *Macrocystis integrifolia* con colonias reproductivas de *Celleporella hyalina* y *Chaperia acanthina*; 6, filtros en que se retienen las larvas; 7, rueda de bicicleta; 8, motor; 9, reloj control electrónico; 10 celda foto-eléctrica. Las flechas indican la dirección del flujo de agua. Nótese que cada envase receptor de larvas esta provisto de una banderola que al cortar el haz infrarrojo en la celda foto-eléctrica (10) permite regular la rotación de la rueda y el tiempo de recolección larval.

RESULTADOS

a) PATRON DE LIBERACION LARVAL EN EL SUBMAREAL: Las especies en estudio liberaron larvas sólo durante el día (Figs. 2a, 2b, 2c). La liberación de larvas durante los 10 días de estudio en terreno se inició al amanecer, cuando la densidad de flujo fotónico era apenas detectable ($<0,1 \mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y finalizó alrededor de una hora después de la puesta de sol (Figs. 2a, 2b, 2c). La liberación diaria de larvas en *C. hyalina*, siguió por lo general un patrón bimodal, con ausencia de liberación alrededor del medio día (Figs. 2a, 2b); mientras que en *C. acanthina* este patrón fué generalmente unimodal (Fig. 2c).

Observaciones realizadas en estanques, entre el 20 y el 23 de setiembre de 1991, mostraron que al cubrir de negro una cámara durante el día no se liberaban larvas. En cambio, en una cámara con fotoperíodo normal utilizada como control, se obtuvo en los 4 días un total de 287 larvas de ambas especies. Todas estas larvas fueron obtenidas entre las 7 y las 20 h.

b) PATRON DE LIBERACION LARVAL EN ESTANQUES CON LUZ NATURAL: En los experimentos realizados entre el 10 y el 14 de febrero de 1992 con fotoperíodo y luz natural, se obtuvo distribuciones de frecuencia de la liberación diaria de larvas similares a las obtenidas en terreno (Figs. 3a, 3b). Se confirmó además, para ambas especies, que no hubo liberación de larvas durante la noche. Los días 10, 13 y 14 de febrero, se usó luz natural directa sobre las cámaras de liberación, alcanzándose alrededor del mediodía den-

sidades de flujo fotónico superiores a $1000 \mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En estos días se observó un patrón de liberación larval bimodal para *C. hyalina* y unimodal para *C. acanthina* (Figs. 3a, 3b respectivamente). En *C. hyalina* la bimodalidad de la curva de liberación larval desapareció al sombrear con una o dos capas de malla (11 y 12 de febrero, Fig. 3a). Nótese que al mantener regulada la densidad de flujo fotónico por debajo de $10 \mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (12 febrero) se obtuvo una curva de frecuencia de liberación larval casi normal, con un máximo entre las 13 y 14 h (Fig. 3a). La curva de liberación de larvas volvió a ser bimodal al remover la malla sombreadora en los días siguientes. Nótese además que el 13 de febrero se obtuvo más del doble del número de larvas conseguidas en el día previo. Ambos hechos sugieren que el cambio de forma en la curva no se debe a envejecimiento de las muestras, sino que está asociada a la manipulación experimental.

En *C. acanthina* el patrón de liberación larval permaneció casi inalterado al disminuir experimentalmente los niveles de iluminación en un orden de magnitud. Sin embargo, al utilizar el día 12 de febrero una intensidad luminosa disminuida en 2 órdenes de magnitud respecto a la intensidad natural, se obtuvo un patrón de liberación de larvas que se ajusta a una distribución normal (Fig. 3b). Cabe hacer notar que en terreno se obtuvo en tres ocasiones (3, 4 y 7 de febrero, Fig. 2c) curvas de producción de larvas con tendencia a la bimodalidad, lo cual sugiere que en esta especie la interacción luz-altura de mareas podría jugar un papel regulador de la liberación larval.

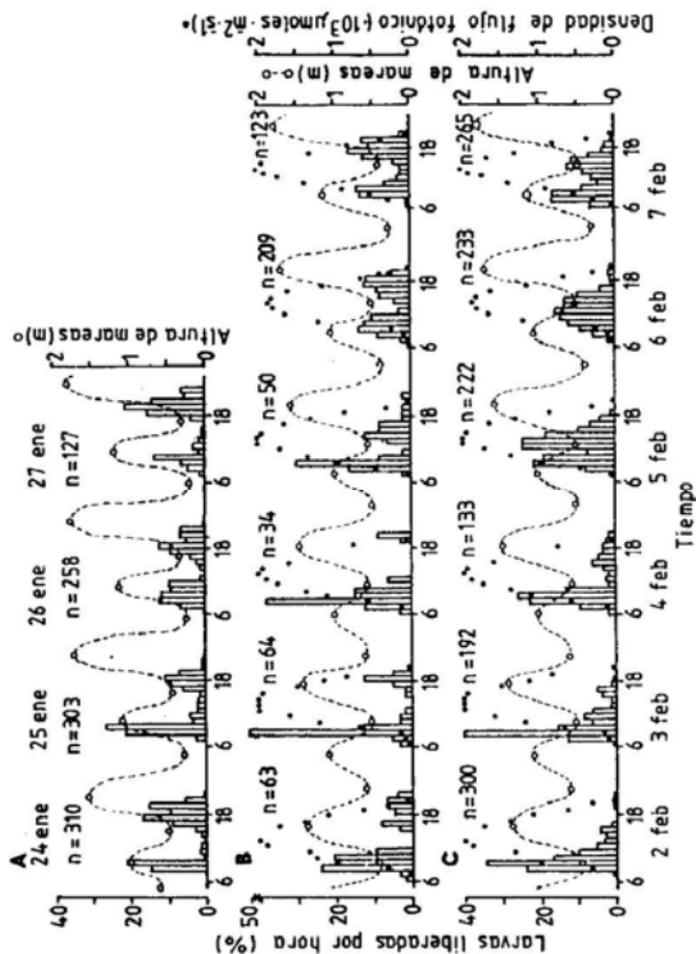


Fig. 2. Ciclos diarios de liberación de larvas de *Celleporella hyalina* (A,B) y *Chaperia acanthina* (C) en un sistema submareal. Los porcentajes de larvas obtenidas a intervalos de 1 h fueron calculados en relación al número total de larvas liberadas diariamente (n). Los círculos vacíos, unidos por líneas segmentadas, corresponden a las alturas de marea (m). Los puntos negros corresponden a la densidad de flujo fotónico ($\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

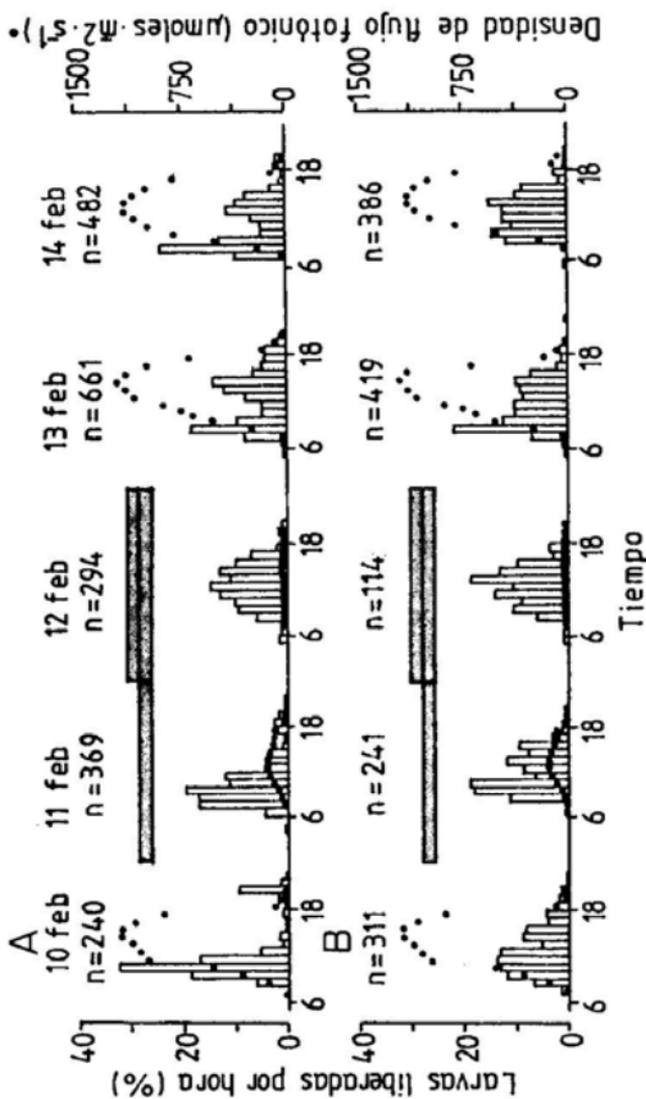


Fig. 3. Ciclos diarios de liberación larval de *Celleporella hyalina* (A) y de *Chaperia acanthina* (B) en estanques, con luz natural. Ejes y símbolos como en la figura 2. Cada barra horizontal achurada indica disminución, en un orden de magnitud, de la densidad de flujo fotónico sobre la cámara de liberación larval. La no presencia de barra indica densidad de flujo fotónico natural.

DISCUSION

Los resultados del presente estudio muestran que en condiciones de terreno y laboratorio, las larvas de ambas especies de briozoos son liberadas sólo en presencia de luz. Esto es consistente con lo conocido para otras especies de briozoos en condiciones de laboratorio (Mawatari 1951; Thorson 1964; Ryland 1974) y para *Celleporella hyalina*, en condiciones de terreno (Cancino *et al.* 1991). Se confirma además, que el ciclo de mareas juega un papel secundario en los patrones circadianos de liberación larval, siendo siempre la luz el principal factor inductor como lo indica la ausencia de liberación larval durante la noche. Sin embargo, la frecuencia de liberación de larvas no es constante durante el día, ni el patrón diario de liberación se repite inalterado día tras día, ni la liberación parece ser de igual magnitud con mareas vivas que con mareas muertas (Figs. 2, 3). Esto podría deberse a tres factores: (a) el posible efecto directo de la densidad de flujo fotónico en la liberación larval (b) existencia de controles endógenos de la liberación y (c) el posible efecto del ciclo de mareas (cuadratura o sicigia). A continuación, estos tres factores son analizados separadamente.

(a) EFECTO DIRECTO DE LA DENSIDAD DE FLUJO FOTONICO EN LA LIBERACION LARVAL: en este estudio se ha demostrado que tanto la ausencia de luz (ambas especies durante la noche o en cámaras cubiertas durante el día) como su exceso (*C. hyalina* al mediodía), inhiben la liberación larval (Fig. 3a). Dado que la iluminación en ambientes submareales depende, entre otros factores, de la altura de mareas, de la turbidez del agua y del

flujo fotónico que incide en la superficie, variaciones en alguno o en todos estos factores podrían explicar los desplazamientos y cambios en la forma de la curva de frecuencia de liberación de larvas observado (Figs. 2, 3) de un día a otro y de hora en hora en un día determinado. Es importante destacar que hasta ahora desconocemos las razones por las cuales se produce la inhibición en la liberación larval al mediodía en respuesta a la alta intensidad luminosa. En la población de *C. hyalina* de Gales se encontró un tipo de inhibición de la liberación larval mucho más fácil de explicar (Cancino *et al.* 1991), ya que tal inhibición estuvo asociada a la falta de luz como resultado de la alta marea. Este tipo de inhibición no descarta que la inhibición por alta densidad de flujo fotónico podría también estar presente en la población británica de esta especie.

(b) CONTROL ENDOGENO: En los experimentos realizados en Gales, tanto en terreno como en laboratorio, la liberación larval en *C. hyalina* se concentró preferentemente en las primeras horas luego del cambio de oscuridad a luz, lo que llevó a Cancino *et al.* (1991) a sugerir la existencia de un mecanismo endógeno, que asegure que la liberación de las larvas tenga lugar tempranamente en el día. Se constató además, la aparición de pequeños picos de liberación larval al amanecer, bajo condiciones de iluminación continua, lo que apoya la hipótesis de la existencia de un control endógeno del ciclo de liberación larval. En el presente estudio se observó que especialmente con muestras frescas y en condiciones de terreno, la liberación larval se concentraba de preferencia antes del mediodía. Sin embargo, la importancia relativa del

pico de liberación larval de la tarde, parece depender inversamente de la hora a la cual se produce la inhibición por alta densidad de flujo fotónico (Fig. 2).

(c) POSIBLE ROL DEL CICLO DE MAREAS: Sin desmedro de lo dicho anteriormente con respecto a la influencia de la marea en el ciclo circadiano de liberación larval, es posible que la marea tenga un papel más importante para la liberación que lo detectado hasta el momento. Es sugerente que durante mareas vivas (Fig. 2a) se haya obtenido un mayor número de larvas por día que durante mareas muertas (2 al 5 de febrero, Fig. 2b), pero dado que se trata de muestras diferentes, esto no constituye necesariamente una prueba. Sin embargo, en la muestra estudiada en febrero 1990 (Figs. 2b, 2c) se observa un aumento significativo en el número de larvas obtenidas por día al acercarnos a las mareas vivas (6 y 7 febrero). Un fenómeno parecido se observó del 9 al 13 de setiembre, en la población de *C. hyalina* estudiada en Gales por Cancino *et al.* (1991). Sin embargo, estos autores no discutieron el posible efecto directo de las mareas de cuadratura o sicigia en la liberación larval y se refirieron sólo al efecto secundario en el patrón circadiano, vía regulación del flujo fotónico. Poner a prueba el efecto regulador del tipo de marea (viva o muerta) en la liberación larval, requiere trabajar con la misma muestra bajo regímenes simulados de mareas, ya que sólo así se podría minimizar el efecto del envejecimiento de la muestra en los resultados.

Los tres puntos discutidos anteriormente nos llevan a preguntarnos ¿por qué es necesario que la liberación larval ocurra durante el día, en un momento

determinado de éste y aparentemente de preferencia durante mareas vivas?. Para contestar tal pregunta debemos considerar que las larvas de ambas especies estudiadas son fotopositivas al ser liberadas y fotonegativas al momento del asentamiento (Ryland 1960, Ramírez & Cancino 1991, para *C. hyalina*; datos no publicados para *C. acanthina*). En la naturaleza, ambas especies abundan en lugares poco iluminados, tales como en grietas o al interior de los discos de macroalgas (presente estudio, Muñoz 1992). Las larvas de ambas especies están provistas de ocelos y dado que son fotonegativas al momento del asentamiento, podrían ubicar lugares oscuros si el asentamiento ocurre mientras haya luz (Cancino *et al.* 1991). Por otra parte, se ha demostrado que si las larvas de *C. hyalina* son forzadas a retardar el asentamiento por más de 4 h, disminuyen su probabilidad de asentamiento y generan colonias que crecen a una menor tasa inicial (Orellana & Cancino 1991). Las larvas de esta especie se vuelven fotonegativas 1 h después de ser liberadas, y en presencia de sustrato adecuado el asentamiento ocurre antes de 4 h desde la liberación (Ramírez & Cancino 1991). Normalmente se piensa que en el ciclo de vida de especies sésiles, las larvas producidas corresponden a la fase de dispersión (Thorson 1964; Crisp 1976; Cancino *et al.* 1991). Por lo tanto, para las especies con larvas lecitotróficas y con capacidad limitada para retardar el asentamiento, es esperable un compromiso entre la dispersión, que debiera tender a maximizarse por razones evolutivas, y el tiempo de vida planctónica, que debiera tender a minimizarse por razones del costo asociado al retardo del asentamiento. La liberación larval preferente durante mareas vivas, podría

maximizar la dispersión dado que las corrientes de mareas tendrían en ese momento su máximo valor. La liberación larval preferente temprano por la mañana, aseguraría que el asentamiento tenga lugar en presencia de luz, permitiendo así la ubicación de lugares oscuros durante el mismo día, minimizando el costo asociado al retardo del asentamiento. Si bien este último argumento parece válido para *C. hyalina*, este no parece ser aplicable para *C. acanthina*. En esta última especie hemos encontrado una capacidad para retardar el asentamiento por hasta 36 h, sin costo aparente, lo cual está asociado al hecho de que esta es una larva de mayor tamaño que la de *C. hyalina* (datos no publicados). El patrón circadiano de liberación larval en *C. acanthina* no estaría condicionado, por lo tanto, por una reducida capacidad de la larva para retardar el asentamiento. Larvas como éstas podrían ser liberadas en cualquier momento del día. Sin em-

bargo, el hecho de que no sean liberadas durante la noche sugiere que la orientación dada por la luz al momento de la liberación puede ser importante para la dispersión larval. Alternativamente se podría pensar que el mecanismo primario de liberación larval existente en briozoos depende de la presencia de luz. Sin embargo, un estudio reciente en *Alcyonidium gelatinosum* (L.) mostró que la liberación larval tiene lugar preferentemente durante la noche (Cancino *et al.* 1993). Similarmente, en *Bowerbankia gracilis* var. *agregata* (O'Donoghue & O'Donoghue), el cambio de oscuridad a luz no induce la liberación larval (Reed 1988). Estos dos ejemplos descartan que la luz sea el factor inductor común de la liberación en todos los briozoos que incuban larvas. Sin duda, se requieren estudios comparativos, similares al presente trabajo, que involucren un número mayor de especies.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la valiosa colaboración de Cecilia Häsner, Patricio Manríquez y Claudio Ramírez en la obtención de datos. Bernabé Santelices y Alicia Hoffmann facilitaron el instrumental y sensores necesarios para medir la luz. Sergio A. Cancino confeccionó la rueda recolectora de larvas. Dos revisores anónimos hicieron sugerencias al manuscrito permitiendo mejorar la versión final de este trabajo. A todos ellos nuestros agradecimientos.

El Consejo Británico financió el viaje de R.N. Hughes a Chile al inicio de este estudio. Se contó con el financiamiento de los Proyectos Fondecyt 0616/89 y Fondecyt 0759/91. Mauricio R. Muñoz era becario de la Fundación Andes al momento de realizarse este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Cancino, J.M.; Hughes, R.N. & C. Ramírez. 1991. Environmental cues and the phasing of larval release in the bryozoan *Celeporella hyalina* (L.). Proceedings of the Royal Society of London, B. 246: 39-45.

- Cancino, J.M.; Hughes, R.N. & M.C. Orellana. 1993. A comparative study of larval release in bryozoans. In: Ryland, J.S.; Taylor, P.D. & P.J. Hayward (eds.), *Ecology and Paleobiology of Bryozoans*. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark (en prensa).
- Crisp, D.J. 1976. Settlement responses in marine organisms. In: Newell, R.C. (ed.), *Adaptation to environment*, p. 83-124. Butterworths, London.
- Grave, B.H. 1930. The natural history of *Bugula flabellata* at Woods Hole, Massachusetts, including the behavior and attachment of the larva. *Journal of Morphology* **49**: 355-383.
- Mawatari, S. 1951. The natural history of a common fouling bryozoan, *Bugula neritina* (Linnaeus). *Miscellaneous Reports of the Research Institute for Natural Resources* **20**: 47-54.
- Moyano, H.I. 1986. Bryozoa marinos chilenos IV. Cheilostomata Hippothoidae: South Eastern Pacific species. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*. Tomo **57**: 89-135.
- Muñoz, M.R. 1992. Factores que explican la diversidad alfa en comunidades de briozoos incrustantes de Chile central. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas Mención Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago. 111 p.
- Orellana, M.C. & J. M. Cancino. 1991. Effects of delaying larval settlement on metamorphosis and early colonial growth in *Celleporella hyalina* (Bryozoa: Cheilostomata) In: Bigey F.P. (ed.), *Bryozoa living and fossil*, p. 309-316. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France. Mémoires HS 1 Nantes*.
- Ramírez, C.C. & J.M. Cancino. 1991. Respuestas a la luz y conducta de asentamiento de larvas de *Celleporella hyalina* (L.) (Bryozoa). *Revista Chilena de Historia Natural* **64** (1): 29-35.
- Reed, C. 1988. The reproductive biology of the gymnolaemate bryozoan *Bowerbankia gracilis* (Ctenostomata: Vesiculariidae). *Ophelia* **29**: 1-23.
- Ryland, J.S. 1959. Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae. *Journal of Experimental Biology* **36**: 613-631.
- Ryland, J.S. 1960. Experiments on the influence of light on the behaviour of polyzoan larvae. *Journal of Experimental Biology* **37**: 783-800.
- Ryland, J.S. 1970. *Bryozoans*, 175 p. Hutchinson Library, London.
- Ryland, J.S. 1976. Behaviour, settlement and metamorphosis of bryozoan larvae: A review. *Thalassia Jugoslavica* **10**: 239-262.
- Thorson, G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of marine bottom invertebrates. *Ophelia* **1**: 167-208.