

ÉTUDE ANATOMIQUE DES NÉPHRIDIES CHEZ DIVERS PHORONIDIENS

par Christian-Charles EMIG

Station Marine d'Endoume. Marseille - 7

SUMMARY

The nephridia of *Ph. mülleri*, *Ph. australis* and *Php. californica* are described and compared with the nephridia of *Ph. psammophila*, *Ph. hippocrepia* and *Php. harmeri*. We can divide these species in three groups : the first (*Ph. psammophila*, *Ph. mülleri*) is characterized by nephridia with one funnel ; the second (*Ph. hippocrepia*, *Ph. australis*), with two funnels, has no descending branch ; the third group (*Php. harmeri*, *Php. californica*), with also two funnels, is provided with a long descending branch.

RESUME

Les néphridies de *Phoronis mülleri* Selys-Longchamps, *Phoronopsis californica* Hilton et *Phoronis australis* Haswell sont décrites et comparées à celles de *Phoronis psammophila* Cori, *Phoronopsis harmeri* Pixell et *Phoronis hippocrepia* Wright. On peut répartir les Phoronidiens en trois groupes d'après leurs néphridies. Le groupe 1 (*Ph. mülleri*, *Ph. psammophila*) est caractérisé par un seul entonnoir. Le groupe 2 (*Ph. hippocrepia*, *Ph. australis*), à 2 entonnoirs, n'a pas de branche descendante. Le groupe 3 (*Php. harmeri*, *Php. californica*), également à 2 entonnoirs, est pourvu d'une longue branche descendante.

Mots Descripteurs : Phoronidiens ; Morphologie ; Classification : *Phoronis* ; *Phoronopsis*.

INTRODUCTION

Dans un précédent travail (EMIG 1968), nous avons étudié les néphridies de *Ph. psammophila* Cori, *Ph. hippocrepia* Wright et de *Phoronopsis harmeri* Pixell. Nous avons conclu que la structure des néphridies pouvait être un important critère de détermination. L'étude anatomique de trois autres espèces de Phoronidiens n'est en réalité qu'un travail complémentaire du précédent.

Les descriptions des néphridies ont toujours été très sommaires et parfois erronées, à l'exception de celle plus approfondie des néphridies de *Ph. psammophila* et de *Ph. hippocrepia* par SELYS-LONGCHAMPS (1907). Chez *Ph. mülleri*, seul SELYS-LONGCHAMPS (1903) fournit une bonne description, complétée ultérieurement par SILEN (1952). Nos exemplaires de *Ph. mülleri* proviennent du Gullmar Fiord (Côte Ouest de la Suède) et ont fait l'objet d'une étude (EMIG 1969).

Les *Phoronopsis*, récoltées près de Nosy-Bé (Nord-Ouest de Madagascar) par M. PLANTE, ont été rapportées à l'espèce *Phoronopsis californica*, décrite en 1930 par HILTON. Des néphridies de cette espèce, HILTON donne une description très insuffisante, d'autant qu'aucune figure ne les représente dans son travail. Les caractères taxonomiques de *Php. californica* seront publiés ultérieurement.

La description des néphridies de *Ph. australis* par BENHAM (1889) provoqua des erreurs d'interprétation, qui sont dénoncées par SELYS-LONGCHAMPS (1907), chez certains auteurs qui concluaient à l'existence de deux paires de néphridies chez cette espèce. HAECKEL (1896) alla jusqu'à créer le genre *Phoronella*, caractérisé par la présence de deux paires de néphridies. Mes observations sur *Ph. australis*, récoltée près de Dakar (Sénégal) par M. MARCHE-MARCHAD, ne concordent pas avec la description de BENHAM (notamment avec sa figure 27). Il s'agit probablement d'une mauvaise compréhension par BENHAM de la structure des néphridies de cette espèce. Celle-ci sont en effet si complexes qu'il m'a fallu recourir à des représentations dans l'espace avant de pouvoir en réaliser un schéma. La comparaison des néphridies de *Ph. australis* avec celles de *Ph. hippocrepi*, comme le décrivait IKEDA (1901), montre une grande similitude.

En considérant les schémas des néphridies des six espèces étudiées, nous nous sommes rendus compte qu'il était possible de les comparer deux par deux : *Ph. mülleri* avec *Ph. psammophila*, *Ph. californica* avec *Ph. harmeri*, *Ph. australis* avec *Ph. hippocrepi*. Chacun de ces groupes se différencie des autres par ses caractères. Mais les néphridies des espèces d'un même groupe, bien que semblables sur quelques points, sont suffisamment différentes pour qu'il ne soit pas possible de les confondre.

I - NEPHRIDIES DE *PHORONIS MULLERI* SELYS-LONGCHAMPS 1903

Les néphridies de *Ph. mülleri* sont du type à un seul entonnoir. Leur schéma (fig. 1) est proche de celui des néphridies de *Ph. psammophila* (EMIG 1968), néanmoins elles diffèrent sur quelques points.

L'entonnoir communique avec les coelomes anal et oral grâce à une ouverture dans le mésentère latéral (SELYS-LONGCHAMPS 1903, EMIG 1969), tandis que chez *Ph. psammophila* ce mésentère n'apparaît qu'au niveau de l'entonnoir ou légèrement en-dessous. Les bords de l'entonnoir remontent le long de la branche ascendante de la néphridie et de l'ouverture du mésentère (fig. 4). Chez certains exemplaires, l'entonnoir peut être formé par deux lèvres, l'une orale, l'autre anale (SILEN 1952) ; nous avons également

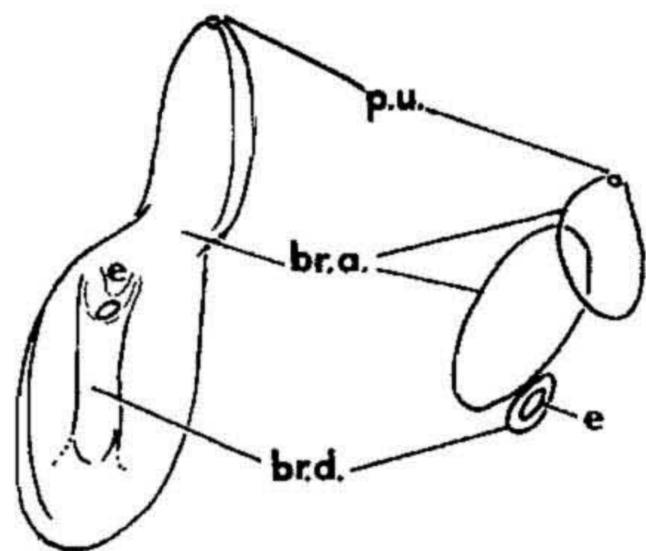


Figure 1 — *Phoronis mülleri*. Représentation schématique d'une néphridie avec sa projection.

fait cette observation (EMIG 1969) et il semble qu'on soit en présence, en réalité, d'un simple élargissement du tissu de l'entonnoir. D'ailleurs, SILEN indique à ce sujet qu'il s'agit d'une variation d'un seul et même type. La figure 4 représente une coupe transversale légèrement oblique, passant légèrement au-dessus de l'entonnoir de la néphridie droite et au niveau de la branche descendante de la néphridie gauche ; les flèches signalent la présence du tissu de l'entonnoir le long du mésentère et de la branche ascendante ; l'intestin est oblique au niveau des néphridies, tandis que chez *Ph. psammophila*, il est déjà vertical.

La branche descendante, faisant suite à l'entonnoir, est courte et se jette dans la branche ascendante (fig. 1). Cette dernière se poursuit sur plus de la moitié de sa longueur dans la cavité du corps avant de s'orienter dans un plan ventro-dorsal dans la paroi du corps ; les deux branches ascendantes forment saillie de chaque côté de l'intestin (MAMKAEV 1962), auquel elles sont juxtaposées ; chez *Ph. psammophila*, ces deux branches sont situées latéralement et bien espacées.

La néphridie s'ouvre à l'extérieur par le pore urinaire (fig. 5), parfois difficile à distinguer comme le mentionne SELYS-LONGCHAMPS (1903), de chaque côté de l'anus sur la papille anale (SELYS-LONGCHAMPS 1903, MAMKAEV 1962). Chez certains exemplaires, la position de ce pore par rapport à l'anus est soit légèrement au-dessus, soit en-dessous (EMIG 1969). Chez *Ph. psammophila*, le pore s'ouvre toujours sous l'anus.

L'épithélium est comparable à celui des néphridies de *Ph. psammophila* mince et cilié.

II – NEPHRIDIES DE *PHORONIS AUSTRALIS* HASWELL 1883

Les néphridies de *Ph. australis* sont du type à deux entonnoirs (fig. 2) : l'un anal a une large ouverture dans le coelome anal (fig. 6), l'autre oral et petit s'ouvre dans le coelome oral (fig. 7). Contrairement à ce qu'a décrit BENHAM (1889) et en accord avec IKEDA (1901), les deux entonnoirs ne sont pas situés sur le même niveau (fig. 2, 6, 7), mais l'entonnoir oral s'ouvre sous l'entonnoir anal comme chez *Ph. hippocrepi* (IKEDA 1901, EMIG 1968). La similitude entre les néphridies de ces deux espèces a déjà été signalée par IKEDA (1901). Les deux entonnoirs sont d'ailleurs séparés par le mésentère latéral (fig. 7) ; comme chez *Ph. hippocrepi*, l'entonnoir oral se jette dans l'anal. Comme le décrit BENHAM, les entonnoirs anaux se prolongent longuement vers le bas du corps dans le même coelome anal droit, l'intestin n'étant relié au mésentère latéral gauche qu'au niveau de l'entonnoir oral (fig. 7). Ces prolongements sont caractéristiques des néphridies de cette espèce.

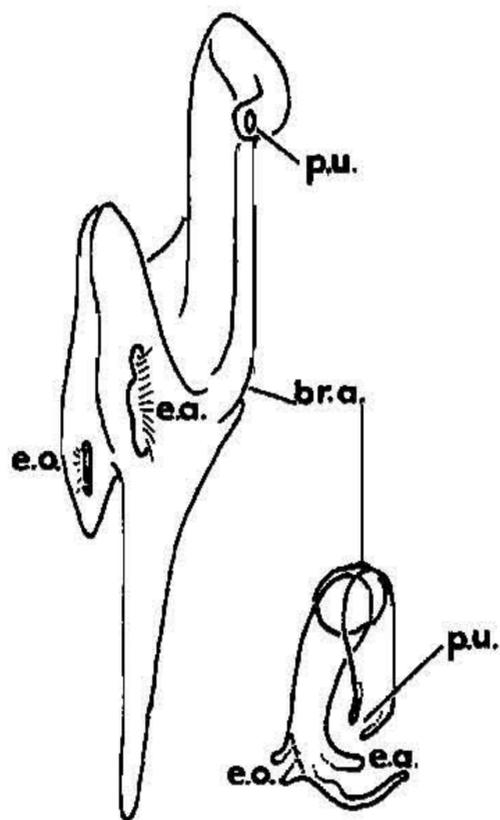


Figure 2 – *Phoronis australis*. Représentation schématique d'une néphridie avec sa projection.

présence d'une musculature longitudinale et oblique, située à la base de l'épithélium de la branche ascendante (fig. 8).

Quelques remarques s'imposent au sujet des néphridies de *Phoronis buskii* Mc Intosh 1888. L'unique description de ces néphridies a été faite par Mc INTOSH (1888) et bien que sommaire semble indiquer les mêmes caractéristiques que pour *Ph. australis* : présence d'une papille néphridiale, ouverture du pore urinaire de chaque côté de l'anus, néphridies du type à 2 entonnoirs. Selon BENHAM (1889), *Ph. buskii* serait synonyme de *Ph. australis*.

III – NEPHRIDIES DE *PHORONOPSIS CALIFORNICA* HILTON 1930

Les néphridies de *Php. californica* (fig. 3), comme celles de *Php. harmeri*, sont du type à deux entonnoirs. Ces derniers se distinguent très nettement de ceux des deux espèces précédentes par leur taille et leur grande ouverture dans les deux coelomes.

L'entonnoir anal, le plus grand, s'appuie dans sa partie supérieure sur le diaphragme (fig. 11, néphridie gauche) et s'ouvre par un long entonnoir dans le coelome anal (fig. 10, 11). L'entonnoir oral, plus petit, débute sous le diaphragme : sur la figure 11, le coupe passe légèrement au-dessus de l'ouverture de l'entonnoir oral de la néphridie droite, mais on pressent déjà cette ouverture (voir flèches). La disparition de l'entonnoir anal, comme chez *Php. harmeri*, coïncide avec la jonction du mésentère latéral avec l'oesophage (fig. 10).

BENHAM (1889) décrit des néphridies avec une branche descendante et une ascendante, représentées sur sa figure 27 (planche XII). Or, cette espèce ne possède qu'une branche ascendante, unique, en forme d'arc de cercle dans le plan ventro-dorsal (fig. 2), tandis que chez *Ph. hippocrepi* la branche ascendante, unique également, est formée de deux branches horizontales ayant un angle de 30° entre elles (EMIG 1968). A partir des entonnoirs, la branche ascendante est d'abord située dans la cavité du corps, près du diaphragme, et sa section est ovale (fig. 6) ; elle passe ensuite dans la paroi du corps et sa section est alors arrondie (fig. 8). Elle forme, à la base de la cavité lophophorale (fig. 9), une papille néphridiale qui n'est libre de la paroi que dans sa partie supérieure. Chez *Ph. hippocrepi*, la papille néphridiale est libre jusqu'au passage de la néphridie dans la paroi du corps (EMIG 1968). Dans cette papille, la branche s'infléchit dorsalement et vers le bas.

La néphridie s'ouvre à l'extérieur par le pore urinaire au niveau de l'anus (fig. 9). Le pore urinaire se prolonge vers le bas par une sorte de petit entonnoir fermé, qui est représenté sur la figure 9, néphridie de droite.

L'épithélium est épais, fortement cilié, à noyaux ovales ; la lumière du tube est faible et en forme d'étoile (fig. 6 à 9). Dans les entonnoirs, l'épithélium est très cilié avec une forte densité de noyaux (fig. 6, 7). Les néphridies de *Ph. australis* sont caractérisées par la

Figure 4 – *Phoronis mülleri*. Coupe transversale légèrement oblique au niveau des entonnoirs. Les flèches signalent la remontée du tissu de l'entonnoir de la néphridie droite (1 mm = 2,7 μ).

Figure 5 – *Phoronis mülleri*. Les pores urinaires s'ouvrent sur la papille anale, légèrement sous l'anus (1 mm = 3 μ).

Figure 6 – *Phoronis australis*. On remarque la proximité du diaphragme près de l'entonnoir anal. Le mésentère latéral droit sépare le coelome anal de l'oral (1 mm = 8,7 μ).

Figure 7 – *Phoronis australis*. L'entonnoir oral s'ouvre sous l'anal (1 mm = 8,7 μ).

Figure 8 – *Phoronis australis*. Coupe des branches ascendantes, on remarque la présence d'une musculature (1 mm = 8,4 μ).

Figure 9 – *Phoronis australis*. Les papilles néphridiales ne sont pas libres, les pores urinaires s'ouvrent au niveau de l'anus (1 mm = 8,4 μ).

Figure 10 – *Phoronopsis californica*. Coupe transversale au niveau des entonnoirs. La paroi séparant les deux entonnoirs est accolée aux deux branches du vaisseau sanguin latéral (1 mm = 21 μ).

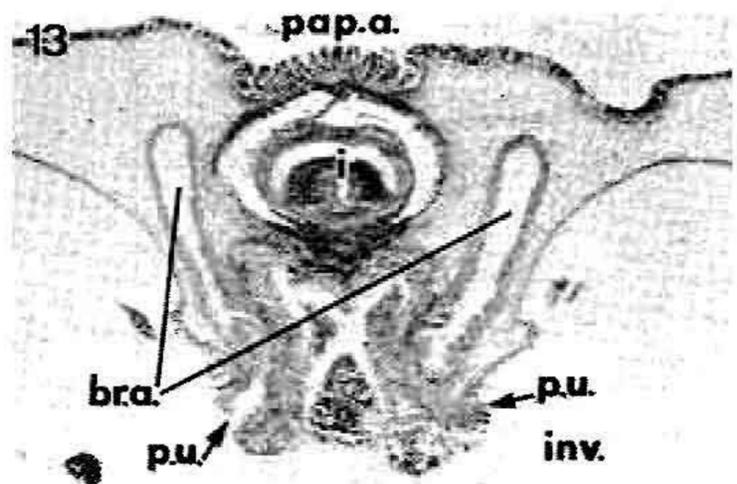
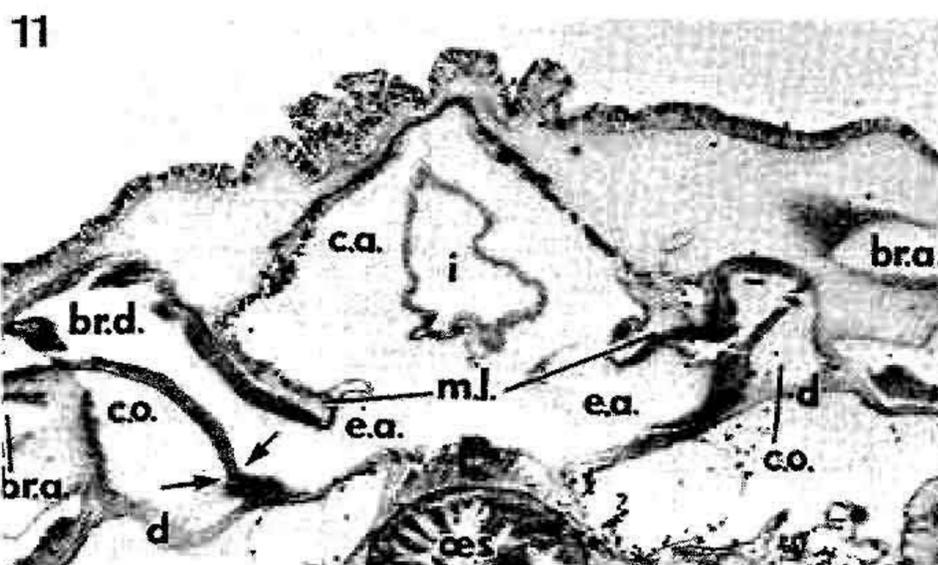
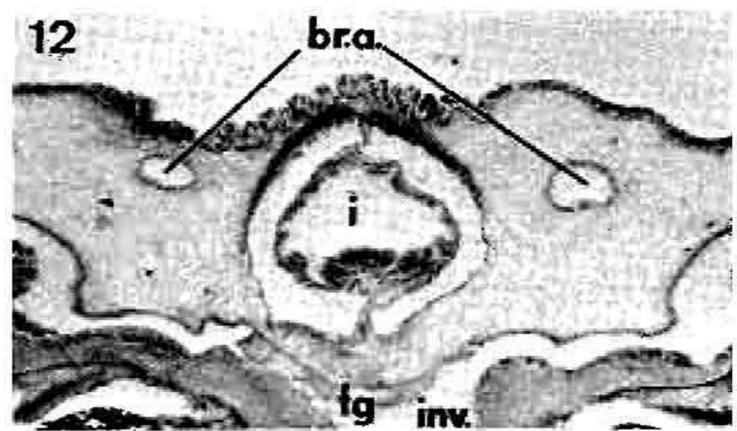
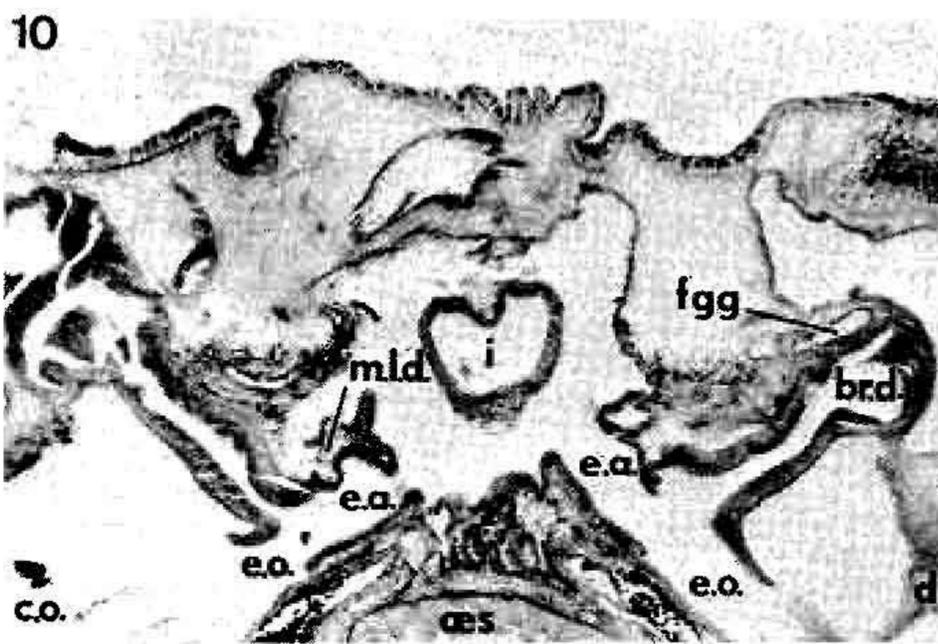
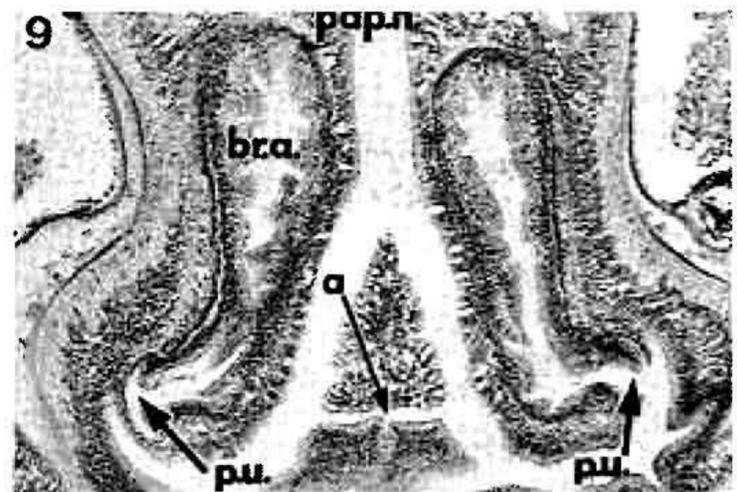
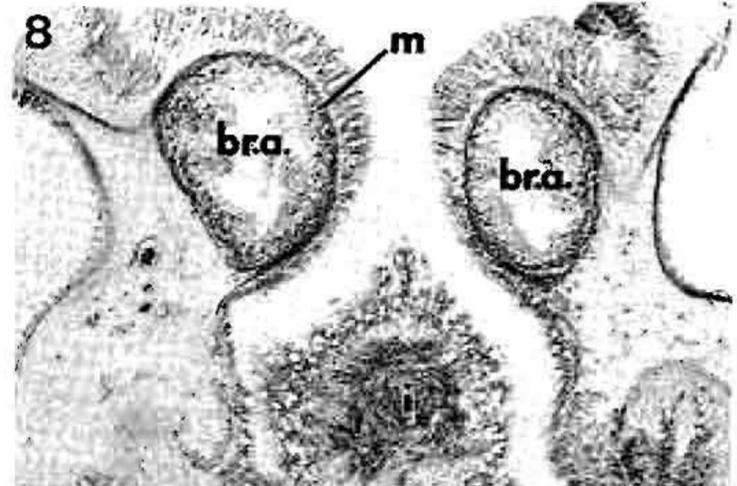
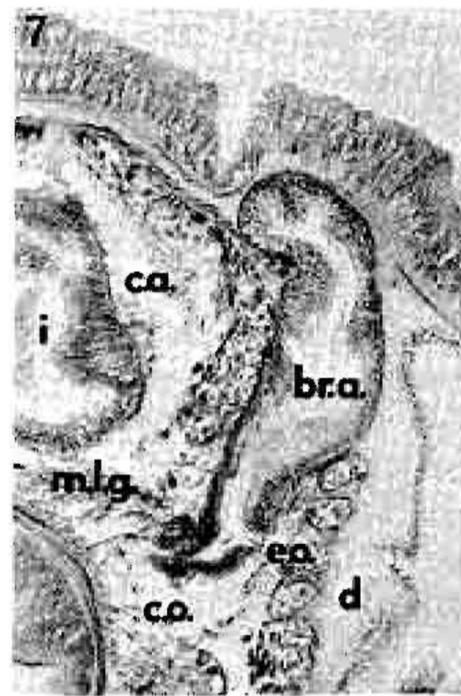
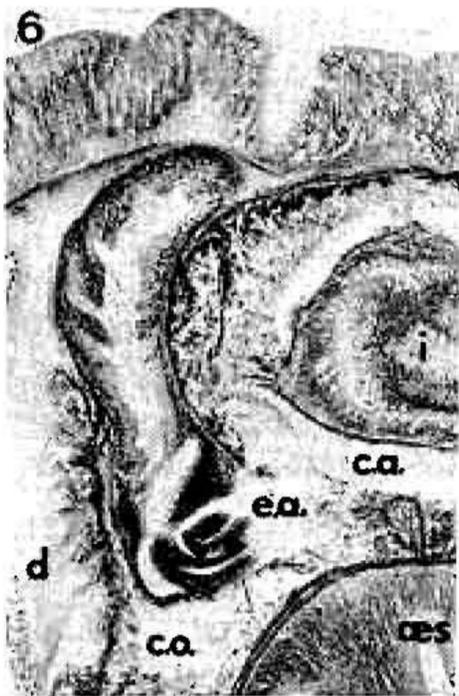
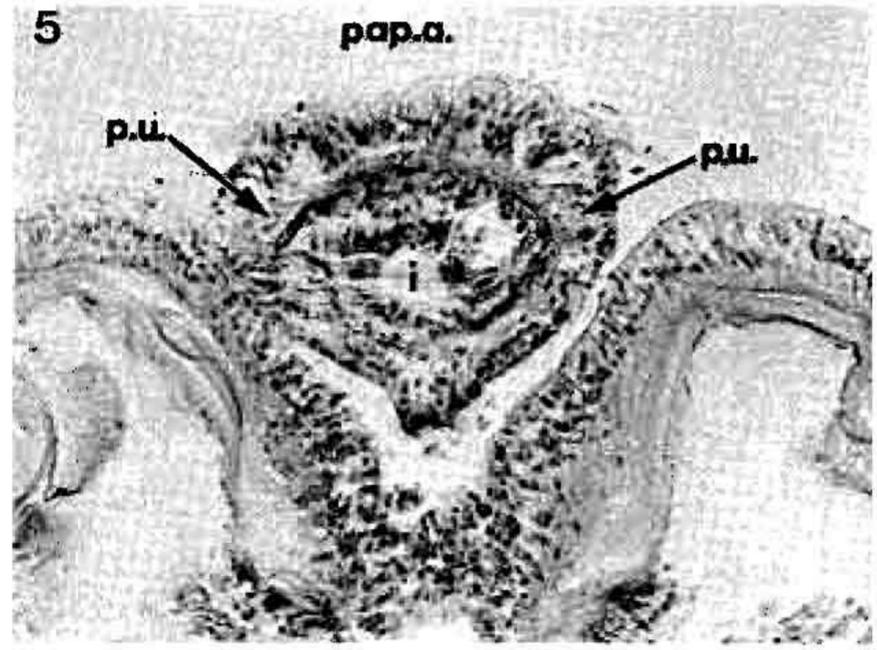
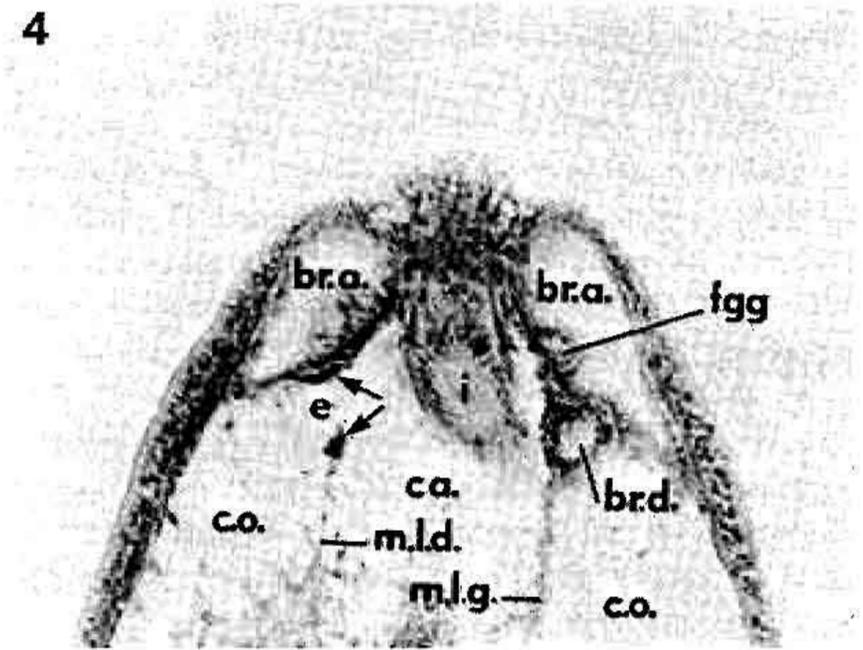
Figure 11 – *Php. californica*. Coupe transversale située au-dessus de la précédente, seul l'entonnoir anal est présent, mais les flèches indiquent l'ouverture future de l'entonnoir oral de la néphridie droite (1 mm = 19 μ).

Figure 12 – *Php. californica*. Les branches ascendantes sont situées de chaque côté de l'intestin dans le repli sous le lophophore (1 mm = 20 μ).

Figure 13 – *Php. californica*. Ouverture des pores urinaires sous l'anus, dans l'invagination (1 mm = 20 μ).

Abréviations – br.a. = branche ascendante ; br.d. = branche descendante ; c.a. = coelome anal ; c.o. = coelome oral ; d = diaphragme ; e = entonnoir ; e.a. = entonnoir anal ; e.o. = entonnoir oral ; fgg = fibre nerveuse géante gauche ; i = intestin ; inv. = invagination ; m = muscles ; m.l. = mésentère latéral : m.l.d. = mésentère latéral droit ; m.l.g. = mésentère latéral gauche ; oes = oesophage ; pap.a. = papille anale ; pap. n. = papille néphridiale ; p.u. = pore urinaire.

Ces photographies ont été réalisées avec la collaboration technique de F. BECHERINI et M. MARIGLIANO.



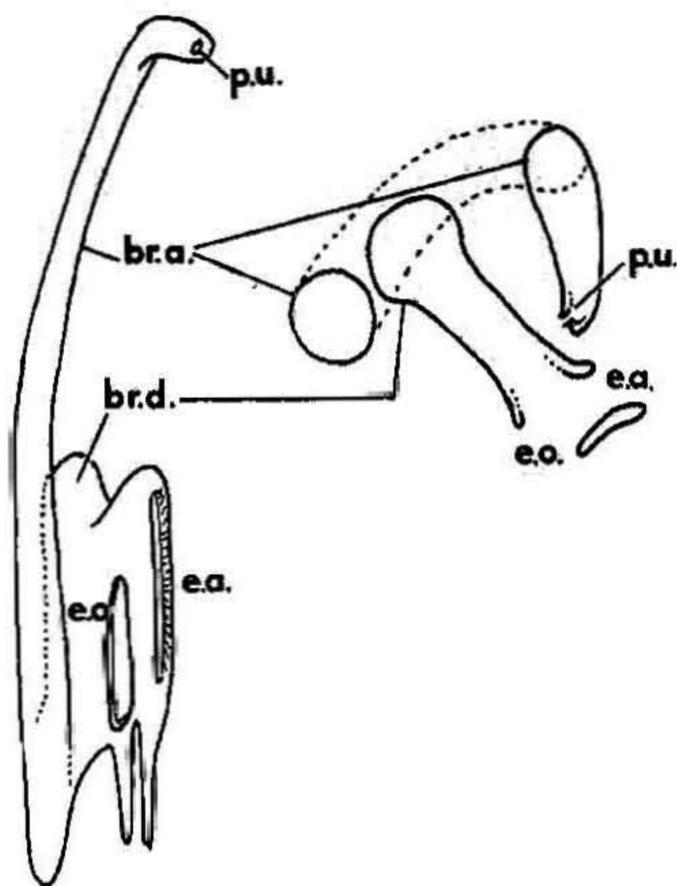


Figure 3 — *Phoronopsis californica*. Représentation schématique d'une néphridie avec sa projection.

L'entonnoir oral se prolonge plus bas que l'anal, son ouverture est égale à environ la moitié de celle de l'entonnoir anal. Chez *Php. harmeri*, l'entonnoir oral est plus grand et son ouverture plus longue, mais l'entonnoir anal débute également au-dessus de l'oral (EMIG 1968). Chez ces deux espèces, la paroi séparant les deux entonnoirs est accolée aux deux branches du vaisseau latéral (fig. 11) ou parfois à l'oesophage. D'après la description de HILTON (1930), les néphridies de *Php. californica* n'ont qu'un entonnoir ouvrant dans les coelomes ventraux ; ceci peut s'expliquer par un manque d'observation : en regardant la figure 10, l'impression première est de conclure à la présence d'un seul entonnoir, d'autant plus que chez certains exemplaires la paroi séparant les deux entonnoirs peut être pratiquement inexistante. Les deux entonnoirs ont des prolongements le long du mésentère latéral jusqu'à la base de néphridies (fig. 3).

La branche descendante des néphridies de *Php. californica*, comme chez *Php. harmeri*, débute légèrement au-dessus des entonnoirs ; elle se jette dans la branche ascendante sous ces derniers.

La branche ascendante est entourée par du tissu conjonctif sur tout son parcours (fig. 11, 12, 13) ; sa section ronde ou ovale a un diamètre très variable selon les individus et même selon des néphridies. Son épithélium, comme celui de la branche descendante, est mince (HILTON 1930) laissant une lumière importante (fig. 10 à 13), tandis que les néphridies de *Php. harmeri* possèdent un épithélium épais avec une lumière faible et étoilée. Dans sa partie supérieure, la branche ascendante passe sous l'invagination et se place dans le repli caractéristique du genre *Phoronopsis* de chaque côté de l'intestin (fig. 12). Elle s'oriente ensuite dans le plan ventro-dorsal (fig. 13) pour s'ouvrir sous l'anus par le pore urinaire.

IV — TABLEAU RECAPITULATIF

Sur ce tableau, nous résumons les caractères principaux des néphridies des trois espèces que nous venons d'étudier, ainsi que les résultats de mon travail précédent (EMIG 1968).

	Groupe 1		Groupe 2		Groupe 3	
	genre <i>Phoronis</i> <i>psammophila</i> <i>mülleri</i>		genre <i>Phoronis</i> <i>hippocrepia</i> <i>australis</i>		genre <i>Phoronopsis</i> <i>harmeri</i> <i>californica</i>	
type	1 entonnoir		2 entonnoirs		2 entonnoirs	
coelome	anal-oral		anal : grand oral : petit		anal : petit oral : grand	anal : grand oral : petit
br. desc.	courte		—		longue (moitié br. asc.)	longue (environ 1/3 br. asc.)
br. asc.	unique		en 2 chambres horizontales	unique	unique	
pore urinaire	papille anale		papille néphridiale libre	papille néphridiale non libre	papille anale	
ouverture du p.u.	sous anus	niveau anus	sur anus	niveau anus	sous anus	
épithélium	mince — lumière importante		mince — lumière importante	épais — lumière faible et étoilée	épais — lumière faible et étoilée	mince — lumière importante

Les espèces de Phoronidiens ont été réparties en fonction de la similitude de leurs néphridies, ce qui permet de définir trois groupes.

DISCUSSION

Après l'étude anatomique des néphridies de *Ph. mülleri*, *Ph. californica*, *Ph. australis* et en prenant en considération les résultats de mon travail précédent (EMIG 1968) sur les néphridies de *Ph. psammophila*, *harmeri*, *Ph. hippocrepi*, nous pouvons conclure que les néphridies apparaissent comme un important caractère taxonomique ; leur disposition et leur forme sont des critères suffisants pour reconnaître chaque espèce.

La répartition en trois groupes de ces espèces en raison d'une certaine similitude de leurs néphridies n'exclut pas que les néphridies des espèces d'un même groupe sont suffisamment distinctes pour ne pas les confondre.

Le groupe 1 est caractérisé par des néphridies du type à un seul entonnoir. Les néphridies de *Ph. psammophila* et de *Ph. mülleri* se distinguent par la présence ou l'absence des mésentères latéraux, par l'ouverture du pore urinaire par rapport à l'anوس, par la disposition des branches ascendantes par rapport à l'intestin. Par ailleurs, ces deux espèces ont des caractères taxonomiques très différents, mais elles sont présentes dans des sédiments sableux à vaseux.

Le groupe 2 comprend des espèces dont les néphridies sont du type à 2 entonnoirs et est caractérisé par l'absence de la branche descendante et par la présence d'une papille néphridiale. Il est formé par *Ph. hippocrepi* et *Ph. australis*, dont les néphridies diffèrent par leurs branches ascendantes, par leurs papilles néphridiales libre ou non, par l'épaisseur de l'épithélium, par l'ouverture du pore urinaire par rapport à l'anوس. Leurs caractères taxonomiques sont différents, mais du point de vue biotope, l'une est perforante, l'autre localisée dans des tubes de Cérianthes.

Le groupe 3, dont les néphridies sont également du type à 2 entonnoirs, possède une branche descendante longue et de grands entonnoirs. Les néphridies de *Ph. californica* et *Ph. harmeri* se distinguent par l'ouverture de leurs entonnoirs et par l'épaisseur de l'épithélium. Les deux espèces de ce groupe du genre *Phoronopsis* diffèrent par leurs caractères taxonomiques, bien qu'elles soient présentes dans des sédiments sableux ou sablo-vaseux.

Ce travail permet de reprendre les catégories de Phoronidiens dressées par SILEN (1952) d'une part et par MARSDEN (1959) d'autre part. Pour SILEN, il existe cinq catégories qui sont les suivantes : 1) *Ph. hippocrepi* ; 2) *Ph. ovalis* ; 3) *Ph. pallida* ; 4) *Ph. mülleri* ; 5) genre *Phoronopsis*. Les autres espèces de Phoronidiens se classent dans l'une ou l'autre de ces catégories. MARSDEN estime qu'il n'en existe en réalité que quatre et met dans une même catégorie *Ph. mülleri* et le genre *Phoronopsis*. En considérant uniquement les néphridies étudiées dans ce travail, nous pouvons nous rallier aux catégories proposées par SILEN : 1) *Ph. hippocrepi*, incluant *Ph. australis*, proposée également par MARSDEN ; 4) *Ph. mülleri* avec *Ph. psammophila* ; 5) genre *Phoronopsis*, comme l'indiquait SILEN. Pour les deux autres catégories, *Ph. ovalis* et *Ph. pallida*, n'ayant pas encore pu examiner d'exemplaires de ces espèces, leur étude sera faite ultérieurement.

BIBLIOGRAPHIE

- BENHAM (W.B.), 1889.— The anatomy of *Phoronis australis*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 30 : 125-158.
- EMIG (C.C.), 1968.— Etude comparative des néphridies de *Phoronis psammophila* Cori, *Phoronis hippocrepi* Wright et *Phoronopsis harmeri* Pixell. *Bull. Soc. Zool.*, France, 93, (1) : 109-114.
- EMIG (C.C.) 1969.— Considérations sur la systématique des Phoronidiens. IV. *Phoronis mülleri* SELYS-LONGCHAMPS 1903. (sous presse).
- HAECKEL (E.), 1896.— Systematische Phylogenie der Wirbellosen Thiere.
- HILTON (W.A.), 1930.— A new *Phoronopsis* from California. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 49 : 154-159.
- IKEDA (I.), 1901.— Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. *J. Coll. Sci. Tokyo*, 13 : 507-592.

- Mc INTOSH (W.C.), 1888.— Report on *Phoronis buskii* n. sp., dredged during the voyage of H.M.S. Challenger 1873-1876. in : *Voyage of H.M.S. Challenger, Zool.*, 27, (75) : 1-27.
- MAMKAEV (I.V.), 1962.— En russe. (Sur des Phoronidiens d'Extrême-Orient). *Issledov. dalnevostoch. Mor. SSSR*, 8 : 219-237.
- MARSDEN (J.R.), 1959.— *Phoronidea* from the coast of North America. *Canad. J. Zool.*, 37, (2) : 87-111.
- SELYS-LONGCHAMPS (M. de), 1903.— Uber *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland. *Wiss. Meeresunters. Helgoland*, 6, (1) : 1-56.
- SELYS-LONGCHAMPS (M. de), 1907.— *Phoronis*. *Fauna Flora Neapel*, 30.
- SILEN (L.), 1952.— Researches on *Phoronidea* of the Gullmar Fiord area. (West coast of Sweden). *Ark. Zool.*, 4, (4) : 95-140.

Manuscrit accepté le 14 novembre 1968