

## **Classification**

# **LES LOPHOPHORATES CONSTITUENT-ILS UN EMBRANCHEMENT ?**

par

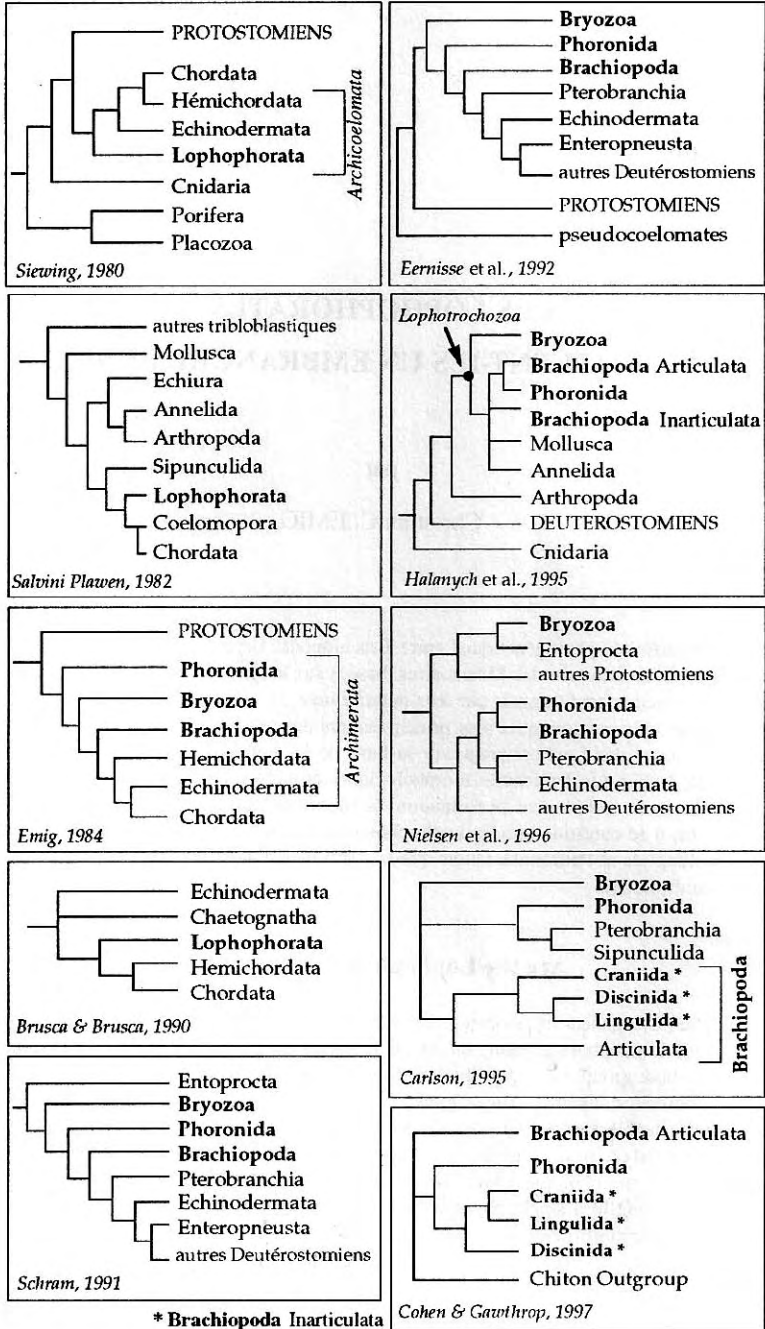
Christian C. EMIG

Les affinités phylogénétiques entre Brachiopoda, Bryozoa et Phoronida, et celles des Lophophorata au sein des Métazoaires, basées sur la systématique moléculaire, bousculent les schémas traditionnels par leur rattachement aux Protostomiens, alors que leurs caractères morpho-anatomiques sont principalement deutérostomiens. Aussi, les caractères morphologiques des Lophophorata, sur la base de la monophylie entre Brachiopoda et Phoronida, établie sur des critères morphologiques et moléculaires, devront être réévalués et leur état testé, notamment la formation du blastopore, du mésoderme et du coelome. Néanmoins, il se confirme que les Lophophorata forment bien un embranchement réunissant Brachiopoda et Phoronida, tandis que le statut moléculaire des Bryozoaires demande encore confirmation.

### **Are the Lophophorata a phylum?**

The phylogenetic relationships between Brachiopoda, Bryozoa and Phoronida and those of the Lophophorata among the Metazoa remain under debate: when based on molecular data these groups belong to the Protostomes, and when based on the traditional morpho-anatomical characters they appear as deuterostomes. These latter characters, particularly the blastopore, mesoderm, and coelom formation, have to be re-analysed and their state tested on the basis of the Brachiopoda and Phoronida monophyly which has been established on morphological and molecular characters. Nevertheless, Brachiopoda and Phoronida belong to a single phylum, the Lophophorata, while the state of the Bryozoa needs molecular confirmation.

Bulletin de la Société zoologique de France 122 (3)



\* Brachiopoda Inarticulata

Figure 1

Affinités phylogénétiques des Lophophorata (Brachiopoda, Phoronida, Bryozoa) selon les divers auteurs cités dans le texte.

## Lophophorates : embranchement ?

### Introduction

Depuis plus d'un siècle, les affinités phylogénétiques des Phoronida, Brachiopoda et Bryozoa (= Ectoprocta) continuent de représenter un des principaux points en litige dans la phylogénie des Métazoaires comme en témoignent les nombreuses hypothèses phylogénétiques proposées. Cependant, ces Lophophorates, qui possèdent à la fois des caractères "protostomiens" et "deutérostomiens", sont restés une clé pour comprendre l'évolution des deux lignées principales du règne animal.

HATSCHEK (1888) fut le premier à regrouper en un phylum unique Brachiopodes, Phoronidiens, Bryozoaires et Entoproctes sous le terme de "Tentaculata", qui est encore utilisé par des auteurs germaniques (l'emploi du terme Lophophorata étant préférable à celui trop ambiguë de Tentaculata ; EMIG, 1976b). C'est, en 1959, que HYMAN réunissait Brachiopodes, Phoronidiens et Bryozoaires sous le terme de "Lophophorata", une unité phylogénétique dans laquelle chacun des trois groupes, bien qu'étroitement apparentés, restait un phylum distinct. KAESTNER (1963) considérait que ces trois groupes constituent un embranchement ("Stamm Tentaculata"), dont, comme HYMAN, il exclut les Entoproctes, mais sans faire référence ni à HYMAN, ni à HATSCHEK. Il revint ensuite à EMIG (1977) de préciser la diagnose du phylum Lophophorata et de contribuer à sa reconnaissance en tant qu'embranchement par les milieux zoologiques ; les Entoproctes (ou Kamptozoaires) sont exclus des Lophophorates après confirmation de la possession de divers caractères incompatibles avec la phylogénie des Lophophorates.

Seul NIELSEN (1985), NIELSEN *et al.* (1996) continue à soutenir sans succès une classification regroupant Bryozoaires et Entoproctes, mais avec une parenté éloignée des Brachiopodes et des Phoronidiens (Fig. 1). La théorie des Archiccelomates (voir SIEWING, 1980 ; Fig. 1), faisant des Lophophorates des Deutérostomiens issus par évolution régressive de Chordés métamérisés dérivant de Ccelomates nés de l'évolution des Acelomates, ne connut qu'un succès relatif au sein des auteurs germaniques avant d'être abandonné (EMIG, 1976b ; WILLMER, 1990).

Depuis les années 70, les auteurs, à quelques exceptions près (voir EMIG, 1982), ont considéré les Lophophorata comme un "superphylum", réunissant les phylums Phoronida, Brachiopoda et Bryozoa, ou comme un embranchement, dont la position phylogénétique, à cause d'un plus grand nombre de caractères deutérostomiens, se situait à la base de lignée des Chordés, proches des Hémichordés et des Échinodermes (Fig. 1).

Avec le développement des études moléculaires en taxonomie, il y a moins d'une décennie, les spéculations sur les affinités phylogénétiques entre Brachiopoda, Bryozoa et Phoronida, et celles des Lophophorata au sein du règne animal ont conduit à une nouvelle controverse au sein du mythe de la dichotomie Protostomien/Deutérostomien (ces deux termes ne sont utilisés ici que par commodité, sans aucune relation avec la formation de la bouche : voir LØVTRUP, 1975). Deux questions fondamentales de phylogénie continuent à se poser, à savoir la validité de l'embranchement des Lophophorates et ses relations avec les autres embranchements : les réponses apportées au cours des vingt dernières années selon le thème choisi pour le 100ème Congrès annuel de la Société zoologique de France (Paris, 1996) font l'objet du présent travail.

### Relations phylogénétiques entre Brachiopoda, Phoronida et Bryozoa

Le lophophore est considéré comme n'ayant apparu qu'une seule fois au sein des Métazoaires et cette structure, définie par HYMAN (1959), puis par EMIG (1976a), est une synapomorphie unissant les trois taxons porteurs d'un lophophore. Néanmoins, la monophylie des Lophophorates a souvent été assumée (EMIG, 1976b, 1982, 1984 1985 ; CARLE et RUPPERT, 1983 ; WILLMER, 1990 ; BRUSCA et BRUSCA, 1990), mais rarement testée (SCHRAM, 1991 ; MEGLITSCH et SCHRAM, 1991 ; EERNISSE *et al.*, 1992 ; CARLSON, 1995), bien que la plupart des auteurs considèrent maintenant les Lophophorates comme un clade (Fig. 1).

Au contraire, NIELSEN (1985) et NIELSEN *et al.* (1996) a soutenu que les Lophophorates sont diphylétiqes, car, selon sa théorie de la Trochoaea, Brachiopodes et Phoronidiens possèdent des caractères deutérostomiens, partagés avec les Echinodermes et les Hémichordés, tandis que les Bryozoaires ont la plupart des caractères dérivés des Protostomiens (Fig. 1). Afin d'asseoir cette théorie, le lophophore des Bryozoaires ne peut être homologue de celui des Phoronidiens et des Brachiopodes, ce que discutent NIELSEN *et al.* (1996), mais sans démontrer l'état et l'importance phylogénétique du lophophore. D'autres études récentes suggèrent que les Lophophorates puissent aussi être un groupe paraphylétique primitif, ancestral par rapport aux Deutérostomiens (SCHRAM, 1991 ; MEGLITSCH et SCHRAM, 1991 ; EERNISSE *et al.*, 1992). Selon cette hypothèse, le lophophore aurait évolué à la base du groupe et aurait ensuite disparu chez les Deutérostomiens plus évolués, de même pour le squelette calcaire qui aurait disparu à trois reprises (chez les Phoronidiens, les Ptérobranchés et les Deutérostomiens plus évolués).

En définissant les Lophophorates comme des Protostomiens, la systématique moléculaire a, de façon surprenante, bousculé les schémas traditionnels établis sur les caractères morpho-anatomiques. Parce que les Lophophorates ont un rRNA de type protostomien, ISHIKAWA (1976) suggéra, le premier, que les Lophophorates appartiennent aux Protostomiens, mais souligna aussi que leur similitude ne justifiait pas de séparer les trois classes (Phoronida, Brachiopoda, Bryozoa) en phylums indépendants. De même, les résultats de HAMMEN et BULLOCK (1991) supportent aussi le "concept" de Lophophorates et corroborent la cohérence des Brachiopodes inarticulés et articulés au sein d'un seul phylum.

Au contraire, selon HALANYCH *et al.* (1995), les Lophophorates auraient une origine paraphylétique à cause des Bryozoaires considérés comme un groupe-frère de Brachiopodes+Mollusques+Annélides : le lophophore aurait donc apparu plusieurs fois ou bien aurait été présent au sein du stock ancestral "Lophotrochozoan" pour disparaître chez les Mollusques et Annélides ; la position des Phoronidiens comme groupe-frère des Brachiopodes articulés suggèrent que articulés et inarticulés, donc les Brachiopodes, ne constitueraient pas un groupe monophylétique (Fig. 1).

Cette appartenance des Lophophorates à la lignée des Protostomiens a été récemment confirmée par COHEN et GAWTHROP (1997) qui regroupent Phoronidiens et Brachiopodes inarticulés. Si les Bryozoaires phylactolaemates forment un groupe-frère du groupe Brachiopodes+Phoronidiens, la position des Bryozoaires, à cause d'analyses moléculaires contradictoires, reste actuellement incertaine : soit un groupe-frère de

## Lophophorates : embranchement ?

Brachiopodes+Phoronidiens, soit distant de ces derniers (COHEN et GAWTHROP, 1997). Morphologiquement, les Bryozoaires partagent de nombreuses apomorphies avec les Brachiopodes et Phoronidiens (voir CARLSON, 1995) (Fig. 1), contrairement à l'opinion de NIELSEN (1985), NIELSEN *et al.* (1996), D'HONDT (1986), CUFFEY et BLAKE (1991).

Au sein des Brachiopodes, les relations phylogénétiques connaissent depuis deux décennies une forte controverse. Plusieurs analyses ont été tentées pour démontrer que les Brachiopodes sont di- ou polyphylétiques et que la subdivision traditionnelle en Inarticulés et Articulés n'a pas de validité (VALENTINE, 1991 ; WRIGHT, 1979 ; NIELSEN, 1991) ; une nouvelle classification, controversée et globalement non adoptée, avait même été proposée par GORJANSKY et POPOV (1986). Puis, ces auteurs (POPOV *et al.*, 1993) sont revenus sur leur analyse en suggérant que les Brachiopodes soient monophylétiques, mais que les Inarticulés sont paraphylétiques, une hypothèse déjà proposée par HENNIG (1966) et FOREY (1982) et soutenue indirectement par NIELSEN (1991). En fait, les résultats de toutes ces analyses ont été basés sur un nombre restreint de caractères, dont la polarité et l'homologie n'ont pas été débattues (CARLSON, 1995). En outre, les principaux caractères proviennent généralement de la coquille de Brachiopodes, alors que nos connaissances sur l'anatomie et l'embryologie restent très parcellaires, une conséquence de l'étude presque exclusive de ce groupe par des paléontologues.

En fait, les études antérieures soutenant la monophylie des Brachiopodes (EMIG, 1977, 1984, 1985; WILLIAMS et HURST, 1977 ; ROWELL, 1982 ; CHUANG, 1990) ont été récemment corroborées par des analyses phylogénétiques basées sur des caractères "morphologiques" (CARLSON, 1995) et des caractères "moléculaires" (COHEN et GAWTHROP, 1997) (Fig. 1). Les craniidés, groupe-frère de lingulidés+discinidés, apparaissent comme les inarticulés les plus primitifs, ce qui confirme que les craniidés ne peuvent être réuni avec les articulés comme le proposaient notamment NIELSEN (1991) et POPOV *et al.* (1993). Chez les articulés, ce sont les thécidés qui sont les plus primitifs (CARLSON, 1995) ; les rhynchonellidés sont un groupe-frère de tous les autres Brachiopodes articulés, tandis que les articulés à brachidium court et ceux à brachidium long sont des groupes-frères (COHEN et GAWTHROP, 1997). Ainsi, si la classification traditionnelle des Brachiopodes apparaît globalement valide, la contradiction porte sur la position des Phoronidiens qui constitueraient, selon COHEN et GAWTHROP (1997), un groupe-frère des inarticulés, voire des seuls craniidés ; en opposition avec le statut traditionnel, ces auteurs proposent de les inclure dans un nouveau taxon avec les lingulidés, discinidés et craniidés. La monophylie des Phoronidiens, démontrée par EMIG (1985), a été confirmée par les analyses moléculaires de COHEN et GAWTHROP (1997).

### Relations phylogénétiques des Lophophorates avec les autres Métazoaires

La phrase de HYMAN (1959), "the lophophorates constitute a connecting link between the Protostomia and the Deuterostomia, but the details of the connection cannot be stated", reste encore valable aujourd'hui, car les analyses phylogénétiques récentes basées sur la morphologie et l'embryologie conduisent à les placer à la base de

la lignée des Deutérostomiens (EMIG, 1976b, 1982, 1984 ; BRUSCA et BRUSCA, 1990 ; WILLMER, 1990 ; SCHRAM, 1991 ; MEGLITSCH et SCHRAM, 1991 ; EERNISSE *et al.* 1992 ; GEE, 1995 ; pour les Brachiopodes et Phoronidiens uniquement: NIELSEN, 1991; NIELSEN *et al.*, 1996). SALVINI-PLAWEN (1982) a proposé une nouvelle et séduisante théorie selon laquelle les organismes oligomères (incluant les Lophophorates) auraient pris naissance à partir de Spiralia par paedomorphose et conduiraient aux Chordata (Fig. 1). La plupart des caractères relevés par cet auteur permettent aussi d'accorder une position intermédiaire entre Spiralia et Deutérostomiens aux Lophophorates.

Au contraire, selon les données moléculaires, les Lophophorates appartiennent indubitablement à la lignée des Protostomiens (ISHIKAWA, 1976 ; HALANYCH *et al.*, 1995 ; JEFFERIES, 1991 ; ERWIN, 1991), proches des Mollusques (FIELD *et al.*, 1988 ; GHISELIN, 1988 ; PATTERSON, 1989 ; LAKE, 1990 ; COHEN et GAWTHROP, 1997), une conclusion hâtivement adoptée par nombre de paléontologistes, tels VALENTINE (1992), RUNNEGAR (1992), CONWAY MORRIS (1993, 1995).

FIELD *et al.* (1988) ont obtenu un cladogramme qui rapprochait le brachiopode inarticulé *Lingula reevei* de la polychète *Chaetopterus* et du chiton *Cryptochiton stelleri*, mais plus distant des Bivalves et des Nudibranches. Utilisant les mêmes données, LAKE (1990) a produit un cladogramme sur lequel *Lingula* et les Mollusques sont associés sur une branche distincte des autres Invertébrés. Selon ces auteurs, les Annélides auraient donc évolué en plusieurs plans anatomiques, dont celui des Lophophorates, des Mollusques et des Sipunculides. Pourtant, la phylogenèse basée sur le lactate et l'opine (LIVINGSTONE *et al.*, 1983) montre que les Brachiopodes sont plus proches des Deutérostomiens que des Mollusques.

De l'hypothèse que Lophophorates, Mollusques et Annélides ont un ancêtre commun, à l'exclusion des Arthropodes et des Deutérostomiens, HALANYCH *et al.* (1995) proposent de nommer cet ancêtre "Lophotrochozoa" (Fig. 1). Selon COHEN et GAWTHROP (1997), Arthropodes, Priapulins, Echiuriens, Sipunculides et Mollusques eulamellibranches sont tous distants du groupe Brachiopodes+Phoronidiens et, pour cela, ne constituent pas d'"outgroups" appropriés ; à part les Bryozoaires, les groupes-frères les plus plausibles sont à rechercher au sein des Mollusques ou un groupe plus large incluant aussi les Annélides, tandis que le groupe-frère de Brachiopodes+Phoronidiens le plus proche (à part la relation possible avec les Bryozoaires) pourraient être les chitons (Fig. 1).

### Discussion

La monophylie des Brachiopodes et celle des Phoronidiens sont bien établies sur des critères morphologiques et moléculaires ; les Bryozoaires, malgré le dilemme moléculaire, sont morphologiquement des Lophophorates avec lesquels ils partagent nombre d'apomorphies (notamment présence d'un lophophore, types de spermatozoïdes, types larvaires non trocophores, gonades développées dans le métasome). En attendant la résolution de ce problème, Brachiopoda et Phoronida sont à regrouper dans un même phylum qui ne peut être que celui des Lophophorata, chacun y formant une classe.

### Lophophorates : embranchement ?

Ainsi, la proposition faite, il y a presque vingt ans par EMIG (1977), de constituer un embranchement des Lophophorata, avec les classes Bryozoa, Brachiopoda et Phoronida, était fondée, et, la diagnose établie à l'époque pour l'embranchement reste valable. Quant à l'opinion de certains scientifiques préférant maintenir traditionnellement les trois phylums par manque de caractéristiques pour former un seul embranchement, les recherches de ces dernières années ne l'ont point corroborée. Il reste que la conclusion de réunir les Phoronida avec les Brachiopoda Inarticulata Craniida, comme le suggèrent COHEN et GAWTHROP (1997), demandera auparavant une étude approfondie de l'anatomie et de la biologie des espèces de Craniida avant de pouvoir envisager une analyse conjointe avec les Phoronida.

Enfin, la monophylie entre Brachiopodes et Phoronidiens nous oblige à revoir l'état de certains caractères deutérostomiens, car des caractères, considérés comme des synapomorphies, pourraient se révéler être des homoplasies (notamment la formation du blastopore, du mésoderme et du cœlome). Par exemple, le mode de formation du cœlome apparaît convergent, car il est schizocœlique chez des larves de Brachiopodes inarticulés et articulés et de certaines espèces de Phoronidiens et entérocoœlique chez des larves d'articulés et d'autres espèces de Phoronidiens (EMIG, 1982 ; CHUANG, 1990 ; B. COHEN, comm. pers.). De même, rien ne vient actuellement contredire l'hypothèse d'EMSCHERMANN (1982) selon laquelle la trimérie cœlomique pourrait être apparue plusieurs fois au cours de l'évolution. Cette possibilité a aussi été évoquée récemment par HALANYCH *et al.* (1995), suggérant la formation du cœlome et la segmentation pourraient être des caractères plus "plastiques" que reconnus traditionnellement.

Il n'en reste pas moins que les Lophophorates continuent à présenter des caractères protostomiens (tels que squelettes "chitineux", mixonéphridies) et deutérostomiens (tels que segmentation radiaire, trimérie du corps, système nerveux basiépithélial avec absence de céphalisation, structure des vaisseaux sanguins, capture des particules alimentaires), ce qui pourrait expliquer aussi les difficultés, voire les contradictions, qui surgissent à vouloir que les Lophophorates soient ou protostomiens ou deutérostomiens. En effet, bien qu'un transfert horizontal de gènes ne puisse être exclu, il semble peu probable que les Lophophorates aient reçu leurs gènes SSU par un processus rare et inconnu (B. COHEN, comm. pers.), c'est sur cette hypothèse que les Lophophorates apparaissent comme étant des Protostomiens, alors qu'ils pourraient fort bien être des Deutérostomiens, ceci devra être testé ultérieurement. Cependant, si les résultats moléculaires actuels sont exacts, alors les Lophophorates ont développé ces caractères indépendamment de la lignée des Deutérostomiens. En conséquence, morphologistes et molécularistes vont devoir réévaluer ensemble des notions centenaires sur l'évolution des caractères des Métazoaires en utilisant une même méthodologie, basée sur l'ensemble des caractères phylogénétiques disponibles chez toutes les espèces (voir ARNAUD et EMIG, 1988), non pour construire des "arbres", mais de générer des modèles évolutifs.

Il est possible de conclure sur cette phrase prémonitoire de CODREANU (1970) : « Les Lophophoriens représentent un aboutissement de l'évolution des Protostomiens », mais peut-être faudrait-il la terminer par un point d'interrogation.

## Bulletin de la Société zoologique de France 122 (3)

### Remerciements

Je remercie les deux lecteurs S. Conway MORRIS  
et Claus NIELSEN pour leurs commentaires.

CNRS UMR 6540, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume  
Rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille

### RÉFÉRENCES

- ARNAUD, P. M. et EMIG, C. C. (1987).- La population, unité fonctionnelle de la biocénose. *Acte Coll. Nat. CNRS Biologie des populations, Lyon 1986*, pp. 69-72.
- BRUSCA, R. C. et BRUSCA, J. (1990).- *Invertebrates*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts USA.
- CARLE, K. J. et RUPPERT, E. E. (1983).- Comparative ultrastructure of the bryozoan funiculus: A blood vessel homologue. *Z. zool. System. Evolut.-forsch.*, **21**, 181-193.
- CARLSON, S. J. (1995).- Phylogenetic relationships among extant brachiopods. *Cladistics*, **11**, 131-192.
- CHUANG, S. H. (1990).- Common and evolutionary features of recent brachiopods and their bearing on the relationship between, and the monophyletic origin of the inarticulates and the articulate. *In: Brachiopods through time*, MacKinnon D. I., Lee D. E. et J. D. Campbell (eds). Balkema, Rotterdam, pp. 11-13.
- CODREANU, R. (1970).- Grands problèmes controversés de l'évolution phylogénétiques des Métazoaires. *Année biol.*, **9**, 671-709.
- COHEN, B. L. et GAWTHROP, A. B. (1997, in press). The brachiopod genome. *In: Treatise on Invertebrate Paleontology*, Kaesler R. L. (ed). Part H. Brachiopoda. Vol. 1. Geological Society of America et University of Kansas. Boulder, Colorado, et Lawrence, Kansas.
- CONWAY MORRIS, S. (1993).- The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, London, **361**, 219-225.
- CONWAY MORRIS, S. (1995).- Nailing the lophophorates. *Nature*, London, **375**, 365-366.
- CUFFEY, R. J. et BLAKE, D. B. (1991).- Cladistic analysis of the phylum Bryozoa. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr., Mém. HS*, **1**, 97-108.
- D'HONDT, J. L. (1986).- Etat de connaissances sur la position phylogénétique et l'évolution des bryozoaires. *Boll. Zool.*, **53**, 247-269.
- EERNISSE, D. J., ALBERT, J. S. et ANDERSON, F. E. (1992).- Annelida and Arthropoda are not sister taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *System. Biol.*, **41**, 305-330.
- EMIG, C. C. (1976a).- Le lophophore - structure significative des Lophophorates (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida). *Zool. Scripta*, **5**, 133-137.
- EMIG, C. C. (1976b).- Phylogenèse des Phoronida. Les Lophophorates et le concept des Archimerata. *Z. zool. System. Evolut.-forsch.*, **14**, 10-24.
- EMIG, C. C. (1977).- Un nouvel embranchement : les Lophophorates. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **102**, 341-344.
- EMIG, C. C. (1982).- The biology of Phoronida. *Adv. mar. Biol.*, **19**, 1-89.
- EMIG, C. C. (1984).- On the origin of the Lophophorates. *Z. zool. System. Evolut.-forsch.*, **22**, 91-94.
- EMIG, C. C. (1985).- Phylogenetic systematics in Phoronida (Lophophorata). *Z. zool. System. Evolut.-forsch.*, **23**, 184-193.
- EMSCHERMANN, P. (1982).- Les Kamptozoaires. Etat actuel de nos connaissances sur leur anatomie, leur développement, leur biologie et leur position phylogénétique. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **107**, 317-344.



## Lophophorates : embranchement ?

- ERWIN, D. H. (1991).- Metazoan phylogeny and the Cambrian radiation. *Trends in ecology and evolution*, **6**, 131-134.
- FIELD, K. G., OLSEN, G. J., LANE, D. J., GIOVANNONI, S. J., GHISELIN, M. T., RAFF, E. C., PACE, N. R. et RAFF, R. A. (1988).- Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*, **239**, 748-753.
- FOREY, P. L. (1982).- Neontological analysis versus paleontological stories. In: Problems of Phylogenetic Reconstruction, Joysey K. A. et Friday A. E. (eds). Academic Press, London, pp. 119-157.
- GEE, H. (1995).- Lophophorates prove likewise variable. *Nature*, London, **374**, p. 493.
- GHISELIN, M. (1988).- The origin of molluscs in the light of molecular evidence. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, **5**, 66-95.
- GORJANSKY, B. et POPOV, L. Ye. (1986).- On the origin and systematic position of the calcareous-shelled inarticulate brachiopods. *Lethaia*, **19**, 233-240.
- HALANYCH, K. M., BACHELLER, J. D., AGUINALDO, A. M. A., LIVA, S. M., HILLIS, D. M. et LAKE, J. A. (1995).- Evidence from 18S ribosomal DNA that lophophorates are protostome animals. *Science*, **267**, 1641-1643.
- HAMMEN, C. S. et BULLOCK, R. C. (1991).- Opine oxidoreductases in brachiopods, bryozoans, phoronids and molluscs. *Biochem. System. Ecol.*, **19**, 263-269.
- HATSCHKE, B. (1888).- *Lehrbuch der Zoologie*. 1, 114 pp. Jena
- HENNIG, W. (1966).- *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HYMAN, H. (1959).- *The Invertebrates*, vol. 5: *Smaller coelomate groups*. MacGraw-Hill, New-York.
- ISHIKAWA, H. (1976).- Comparative studies on the thermal stability of animal ribosomal RNA's. V. Tentaculata (Phoronids, moss-animals and lamp-shells). *Comp. Biochem. Physiol.*, **57 B**, 9-14.
- JEFFERIES, R. P. S. (1991).- Two types of bilateral symmetry in the Metazoa: chordate and bilaterian. *Ciba Foundation Symposium*, **162**, 44-127.
- KAESTNER, A.** (1963).- *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, vol. 1.
- LAKE, J. A.** (1990).- Origin of the Metazoa. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **87**, 763-766.
- LIVINGSTONE, D. R. A., DE ZWANN, A., LEOPOLD, M. et MARTELIN, E.** (1983).- Studies of the phylogenetic distribution of pyruvate oxidoreductases. *Biochem. System. Ecol.*, **11**, 415-425.
- LØVTRUP, S.** (1975).- Validity of the Protostomia-Deuterostomia theory. *System. Zool.*, **24**, 96-108.
- MEGLITSCH, P. A. et SCHRAM, F. R.** (1991).- *Invertebrate Zoology*, 3rd ed. Oxford Univ. Press, New York.
- NIELSEN, C.** (1985). Animal phylogeny in the light of the Trochozoa theory. *Biol. J. Linn. Soc.*, **25**, 243-299.
- NIELSEN, C.** (1991).- The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O. F. Müller) and its phylogenetic significance. *Acta zool. (Stockholm)*, **72**, 7-28.
- NIELSEN, C., SCHARF, N., et EIBYE-JACOBSEN, D.** (1996).- Cladistic analyses of the animal kingdom. *Biol. J. Linn. Soc.*, **57**, 385-410.
- PATTERSON, C.** (1989).- Phylogenetic relations of major groups: conclusions and prospects. In : The Hierarchy of Life, Fernholm B., Bremer K. et H. Jörnvall (eds). Elsevier, Amsterdam, pp. 471-488.
- POPOV, L. E., BASSETT, M. G., HOLMER, L. E. et LAURIE, J.** (1993).- Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda. *Lethaia*, **36**, 1-5.
- ROWELL, A. J.** (1982).- The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia*, **15**, 299-307.
- RUNNEGAR, B.** (1992).- Evolution of the earliest animals. In: Major Events in the History of Life, Schopf J. W. (ed.). Jones and Bartlett, Boston, pp. 65-93.
- SALVINI-PLAWEN, L. von** (1982).- A paedomorphic origin of the oligotenerous animals? *Zool. Scripta*, **11**, 77-81.

**Bulletin de la Société zoologique de France 122 (3)**

- SCHRAM, F. R. (1991).- Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil Problematica. *In: The Early Evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*, Simonetta A. M. et Conway Morris S. (eds.). Cambridge Univ. Press, Cambridge, England, pp. 35-46.
- SIEWING, R. (1980).- The Archicoelomate-conception. *Zool. Jb. Anat.*, **103**, 439-482.
- VALENTINE, J. W. (1991).- The sequence of body plans and locomotory systems during the Precambrian-Cambrian transition. *In: Constructional morphology and evolution*, Schmidt-Kittler N. et K. Vogel (eds). Springer Verlag, Berlin. p. 389-397.
- VALENTINE, J. W. (1992).- The macroevolution of phyla. *In: Origin and Early Evolution of the Metazoa*, Lipps J. H. et P. W. Signor (eds). Plenum Press, New York, pp. 525-553.
- WILLIAMS, A. et HURST, J. M. (1977).- Brachiopod evolution. *In: Patterns of evolution as illustrated by fossil records*, Ed. A. Hallam. *Dev. Palaeont. Stratigr.*, **5**, 79-121.
- WILLMER, P. (1990).- *Invertebrate Relationships. Patterns in animal evolution*. Cambridge Univ. Press. Cambridge, 400 pp.
- WRIGHT, A. D. (1979).- Brachiopod radiation. *In: The origin of major invertebrate groups*, Ed. M. R. House, *System. Ass., sp. Vol.*, Acad. Press, New-York, **12**, 235-252.

(reçu le 24/09/96 ; accepté le 03/06/97)