

What is a phoronid?

by Christian C. EMIG and Christian de MITTELWIHR ©

The Phoronida, also named "horseshoe worms", is an exclusively marine group of lophophorate animals: sedentary infaunal, benthic suspension-feeders, with a vermiform body enclosed in a slender, chitinous tube in which it moves freely and it is anchored by the ampulla, the end-bulb of the body.

The other specific diagnostic features are:

- **three body parts** in larval and adult forms, each containing its own coelom:
 - the **prosoma** (with the **protocoelom**) forms the epistome, a fold extending along the inner row of tentacles and overhanging the mouth dorsally;
 - the **mesosome** (with the **mesocoelom**) bears mainly the lophophore. The diaphragm, a horizontal septum located behind the lophophore base, separates the protocoelom and mesocoelom from the metacoelom;
 - the **metasoma** (or trunk, with the **metacoelom**) is slender and cylindrical, with a posterior ampulla, which is used to anchor the body at the tube end.

- a **lophophore**, which is defined as "a tentacular extension of the mesosome (and of its cavity, the mesocoelom) that embraces the mouth, but not the anus, and its main functions are feeding, respiration and protection" (Hyman, 1959; Emig, 1976). The increasing complexity from an oval towards a helicoidal, through a horseshoe and spiral-shaped lophophore, is related to an increase of the number of tentacles, which is proportional to body size.

- a **U-shaped digestive tract** bringing the anus closes to the mouth. The descending branch is divided into a short oesophagus, a long prestomach, a stomach surrounded by a blood-plexus. A muscular pylorus separates the stomach and intestine, which is a long, slender ascending tube, ending in the anus on the anal papilla.

- the nervous system is mainly composed by the **nervous ganglion** between mouth and anus, a **ring nerve** at the basis of the lophophore, one or two **giant nerves fibres** which issue from the ganglion and extend along the body wall at the site of attachment of the lateral mesenteries.

- two excretory organs, **metanephridia** open into the metacoelom by one or two funnels, and discharge to the exterior via a nephridiopore, located on the anal papilla.

The morphological characteristics of the nephridia are

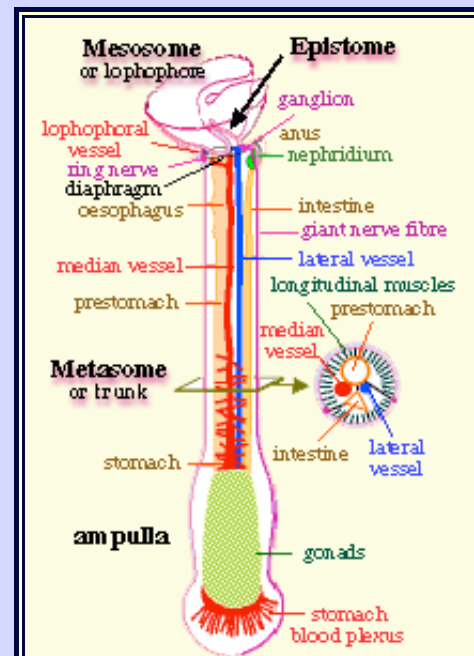


Diagram of an adult phoronid

Have a look on pictures of the phoronid species in [Systematics](#)

of prime taxonomic importance to identify a species.

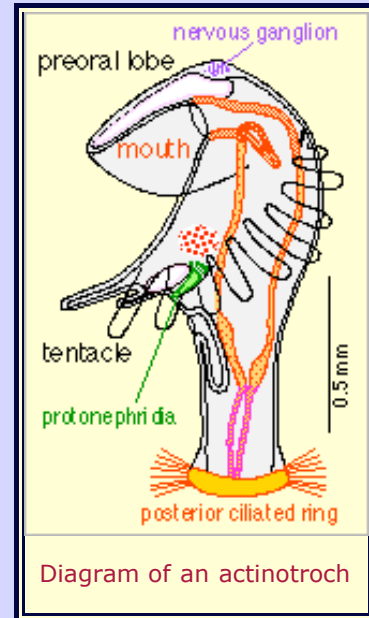
- a closed **circulatory system** with erythrocytes composed by two longitudinal vessels which communicate through the stomacal blood-plexus and the lophophoral vessel which extends a capillary in each tentacle.

Reproduction

Phoronids are **hermaphroditic** or **dioecious**, and also reproduce **asexually**. Gametes are released through the nephridia, which serve as gonoducts. Fertilisation is internal. Egg cleavage is total, equal, and typically radial.

Three types of developmental patterns occur and lead to a characteristic ciliated and free-swimming larva, the **Actinotrocha** or **actinotroch**, which has a distinctive appearance larva (see Emig, 1982). The actinotroch, bearing an anterior preoral lobe on which is located the nervous ganglion (on the apical area), a tentacular ridge, a pair of protonephridia, and posteriorly a ciliated ring around the anus (see Emig, 1982). The larvae undergo a planktotrophic development during 2-3 weeks and settle after about 20 days.

Metamorphosis is "catastrophic", occurring in less than 30 minutes and leading to a slender young phoronid.



Ecology

Phoronids are found in all oceans and seas (except the polar seas) and all species have wide geographical ranges and most are cosmopolitan. They occur at depths ranging from the intertidal zone to about 400 m depth, but mainly between 0 to 70 m.

The life span is thought to be about one year.

Phoronids are suspension-feeders. They orient their lophophores into the prevailing water current. Direct uptake of amino-acids through the epidermis displays seasonal variations.

There is poor fossil record of soft-bodied phoronids: burrows and borings attributed to phoronids are known since the Devonian (see Emig 1982, for a review).

Systematics and Phylogeny

The position of the Phoronida is of prime phylogenetic importance among the Lophophorata, as well as in the relationships of the Lophophorata (Phoronida, Brachiopoda, Bryozoa) within the "Deuterostoma" - "Protostomata", an odd concept which has been deleted in the 70's but recently re-established by the geneticists.

This page must be cited as follows :

Emig C. C. & C. de Mittelwahr, 1999. What is a phoronid?
<http://paleopolis.rediris.es/Phoronida/>.

Some general references on phoronids...

Emig C. C., 1976. Le lophophore - structure significative des Lophophorates (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida). Zool. Scripta, 5, 133-137.

Emig C. C., 1979. British and other Phoronids. *In* : Synopses of the British fauna, Eds Kermack D. M. & R. S. K. Barnes, Acad. Press, London, 13, 57 pp.

Emig C. C., 1982. The biology of Phoronida. *Adv. mar. Biol.*, 19, 1-89.

Emig C. C., 1982. Phoronida. *In* : Synopsis and classification of Living organisms, Ed. Parker S. P., McGraw-Hill, New-York, vol. 2, p. 741, Pl. 126-127.

Emig C. C., 1982. Bref résumé de quelques connaissances récentes sur les Phoronidiens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107 (2), 225-232.

Emig C. C., 1983. Phoronida. *In* : Reproductive Biology of Invertebrates, Eds Adiyodi R. K. & R. G. Adiyodi, Wiley Intersci., New-York, Vol. 1, Oogenesis, oviposition, and oosorption, pp. 535-542.

Emig C. C., 1984. On the origin of the Lophophorates. *Z. zool. System. Evolut.-forsch.*, 22 (2), 91-94.

Emig C. C., 1986. Phylum Phoronida (Horseshoe worms). *In* : Marine Fauna and Flora of Bermuda, Ed. Sterrer W., Wiley & sons, New-York, pp. 516-518.

Emig C. C. & J. Bailey-Brock, 1987. Phylum Phoronida. *In* : Reef and Shore fauna of Hawaii, Eds Devaney D. M. and L. G. Eldredge, Sect. 2 & 3: Plathelminthes through Phoronida, and Sipuncula through Annelida, pp. 171-181.

Emig C. C. 1990. Phoronida. *In* : Reproductive Biology of Invertebrates, Eds Adiyodi R. K. & R. G. Adiyodi, Oxford & IBH, New Dehli, Fertilization, development, and parental care, Vol. 4 (Part B), 165-184.

Corbera J., Emig C. C. & M. Zabala, 1991. *Els lofoforats i afins* (en catalan), pp. 335-374. *Història Natural dels Països Catalans*, vol. 8: Invertebrats no artròpodes, 598 pp. Enciclopèdia Catalana, Barcelone.

Emig C. C., 1992. Phoroniden: Bau, Verhalten und Regeneration. *In* : Meeresbiologische Exkursion. Beobachtung und Experiment. Emschermann, Hoffrichter, Körner & Zissler Eds, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 156-158.

Balduzzi A. & C. C. Emig, 1995. Lophophorata. *In* : Check list delle specie della fauna italiana, Minelli A., Ruffo S. & La Posta S. (Eds). Edizioni Calderini, Bologna, 108, 10-23.

Emig C. C. & J.G. Harmelin, 1996. Lophophorates - Bryozoaires, Phoronidiens, Brachiopodes. *Encyclopédie Clartés*, Editions Clartés, Paris, suppl. 12 (4250), 1-10.

Emig C. C., 1999. Phoronida. *In*: Embryonic Encyclopedia of Life Sciences. Nature Publishing Group, London, www.els.net.

C'est quoi un phoronidien ?

par Christian C. EMIG ©

Les Phoronidiens sont exclusivement marins, suspensivores, vivant dans un tube cylindrique chitineux (sécrété par l'épiderme) dans lequel ils se déplacent librement.

Les principales autres caractéristiques des Phoronidiens sont :

- Le corps vermiforme des Phoronidiens comprend **trois régions distinctes**, chacune avec une cavité coelomique:

- le **protosome** (avec le **procoelome**), représenté par l'**épistome**, est réduit à une languette surplombant dorsalement la bouche (entre celle-ci et l'anus) ;
- le **mésosome** (avec le **mésocoelome**) comprend le **lophophore** ; le diaphragme, un septum horizontal, à la base du lophophore, sépare le procoelome et mésocoelome du métacoelome ;
- le **métasome** (avec le **métacoelome**) correspond au tronc cylindrique, dont la partie postérieure élargie (ou ampoule) sert d'organe d'ancrage à l'animal dans le fond du tube.

- Le **lophophore** est défini comme " une extension tentaculée du mésosome - et de sa cavité coelomique, le mésocoelome - qui entoure la bouche mais pas l'anus et dont les principales fonctions sont nutrition, respiration, protection " (Hyman, 1959; Emig, 1976). Ses tentacules sont disposés en forme de fer à cheval, parfois enroulées en spirale ; le nombre de tentacules et la complexité de la forme du lophophore varie selon la taille des espèces.

- Le **tube digestif** en U amène l'anus à proximité de la bouche et comprend une branche descendante avec, successivement, un oesophage, préestomac, estomac, puis un pylore et une branche ascendante, uniquement formé par l'intestin qui s'ouvre par l'anus sur la papille anale.

- Le **système nerveux**, basi-épithélial, comprend, entre la bouche et l'anus, un **ganglion** nerveux, d'où sortent un large **nerf circulaire** longeant la base du lophophore et une ou deux **fibres géantes** se prolongeant dans la paroi du métasome jusque dans l'ampoule.

- Le système excréteur est formé d'une paire de **métanéphridies** qui s'ouvrent dans le métacoelome par un ou deux entonnoirs et à l'extérieur sur la papille anale par un néphridiopore.

Les caractéristiques des néphridies sont les principaux critères taxonomiques pour l'identification des espèces.

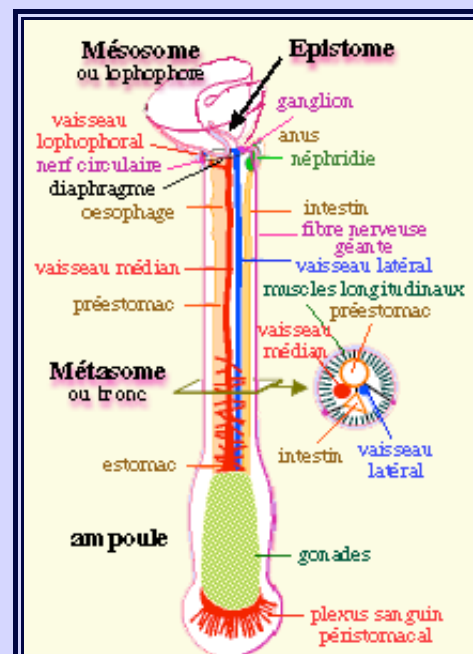


Schéma d'une phoronide adulte

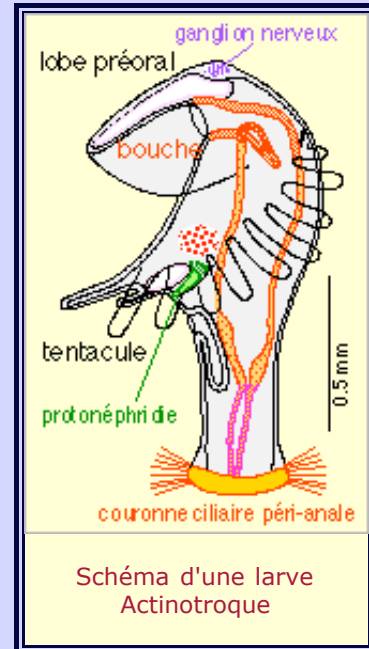
Des photographies de plusieurs espèces de Phoronidien peuvent être admirées sur les pages de **Systématique & Taxinomie**

- Le **système circulatoire**, clos avec des globules rouges (avec de l'hémoglobine), est formé de deux vaisseaux longitudinaux qui communiquent postérieurement par le sinus péristomacal et antérieurement par le vaisseau lophophoral qui envoie un capillaire dans chaque tentacule du lophophore.

Reproduction

Les Phoronidiens sont **dioïques** ou **hermaphrodites** et présentent aussi une **reproduction asexuée**. Les gonades se développent dans l'ampoule autour du vaisseau latéral. La fécondation est interne ; spermatozoïdes et oeufs sont rejetés par les néphridies qui ainsi servent de gonoductes. La segmentation de l'oeuf est totale, égale et se déroule selon le type radiaire.

Le développement embryonnaire, selon trois modalités différentes, conduit à une larve ciliée pélagique, nommé **Actinotrocha** ou **actinotroque**, caractérisée par un lobe préoral, une plaque apicale, des tentacules larvaires, une couronne ciliée périanale et des protonéphridies (voir Emig, 1982) Par métamorphose "catastrophique", se produisant en quelques minutes, survenant après deux à trois semaines de vie planctonique, l'actinotroque se transforme en un jeune phoronidien qui prend une vie sédentaire en s'enfonçant dans le substrat et en y sécrétant son tube .



Ecologie

Les Phoronidiens sont présents dans toutes les mers et océans du monde (sauf polaires), depuis la zone intertidale jusque vers 70 m, exceptionnellement jusqu'à 400 m de profondeur. Beaucoup d'espèces sont cosmopolites.

La durée de vie est de l'ordre d'un an.

Les Phoronidiens sont des suspensivores, capturant des algues, diatomées, petits invertébrés, larves, débris avec leur lophophore en forme d'entonnoir orienté vers le courant. Ils absorbent aussi, à travers l'épiderme, des substances dissoutes (aminoacides) de l'eau de mer.

Sous forme fossile, les Phoronidiens sont connus depuis le Dévonien (voir synthèse dans Emig, 1982).

Systématique et Phylogénie

Les Phoronidiens occupent une place primordiale dans l'arbre phylétique des Métazoaires : ils appartiennent à l'embranchement des Lophophorates avec les Brachiopodes et les Bryozoaires. L'origine de ces différents taxons fait l'objet de bien des controverses, notamment par les généticiens qui ont repris l'ancienne dualité "Deuterostomiens-Protostomiens", un concept pourtant largement dénoncé et abandonné depuis la fin des années 70.

Cette page doit être citée sous la forme :

Emig C. C., 1999. C'est quoi un phoronidien?
<http://paleopolis.rediris.es/Phoronida/>.

Quelques références générales sur les phoronidiens...

Emig C. C., 1976. Le lophophore - structure significative des Lophophorates (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida). Zool. Scripta, 5, 133-137.

Emig C. C., 1979. British and other Phoronids. *In* : Synopses of the British fauna, Eds Kermack D. M. & R. S. K. Barnes, Acad. Press, London, 13, 57 pp.

Emig C. C., 1982. The biology of Phoronida. Adv. mar. Biol., 19, 1-89.

Emig C. C., 1982. Phoronida. *In* : Synopsis and classification of Living organisms, Ed. Parker S. P., McGraw-Hill, New-York, vol. 2, p. 741, Pl. 126-127.

Emig C. C., 1982. Bref résumé de quelques connaissances récentes sur les Phoronidiens. Bull. Soc. zool. Fr., 107 (2), 225-232.

Emig C. C., 1983. Phoronida. *In* : Reproductive Biology of Invertebrates, Eds Adiyodi R. K. & R. G. Adiyodi, Wiley Intersci., New-York, Vol. 1, Oogenesis, oviposition, and oosorption, pp. 535-542.

Emig C. C., 1984. On the origin of the Lophophorates. Z. zool. System. Evolut.-forsch., 22 (2), 91-94.

Emig C. C., 1986. Phylum Phoronida (Horseshoe worms). *In* : Marine Fauna and Flora of Bermuda, Ed. Sterrer W., Wiley & sons, New-York, pp. 516-518.

Emig C. C. & J. Bailey-Brock, 1987. Phylum Phoronida. *In* : Reef and Shore fauna of Hawaii, Eds Devaney D. M. and L. G. Eldredge, Sect. 2 & 3: Plathelminthes through Phoronida, and Sipuncula through Annelida, pp. 171-181.

Emig C. C. 1990. Phoronida. *In* : Reproductive Biology of Invertebrates, Eds Adiyodi R. K. & R. G. Adiyodi, Oxford & IBH, New Dehli, Fertilization, development, and parental care, Vol. 4 (Part B), 165-184.

Corbera J., Emig C. C. & M. Zabala, 1991. *Els lofoforats i afins* (en catalan), pp. 335-374. Història Natural dels Països Catalans, vol. 8: Invertebrats no artròpodes, 598 pp. Enciclopèdia Catalana, Barcelone.

Emig C. C., 1992. Phoroniden: Bau, Verhalten und Regeneration. *In* : Meeresbiologische Exkursion. Beobachtung und Experiment. Emschermann, Hoffrichter, Körner & Zissler Eds, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 156-158.

Balduzzi A. & C. C. Emig, 1995. Lophophorata. *In* : Check list delle specie della fauna italiana, Minelli A., Ruffo S. & La Posta S. (Eds). Edizioni Calderini, Bologna, 108, 10-23.

Emig C. C. & J.G. Harmelin, 1996. Lophophorates - Bryozoaires, Phoronidiens, Brachiopodes. Encyclopédie Clartés, Editions Clartés, Paris, suppl. 12 (4250), 1-10.

Emig C. C., 1999. Phoronida. *In*: Embryonic Encyclopedia of Life Sciences. Nature Publishing Group, London, www.els.net.

¿ Que es un foronídeo?

por Christian C. EMIG, Carmen ROLDÁN y José Manuel VIÉITEZ ©

Los Foronídeos (Phoronida) son un grupo de celomados bentónicos, suspensívoros, con un cuerpo en forma de gusano y viven como individuos solitarios en tubos quitinosos en los que están libres y pueden retraerse.

Otras características específicas son:

- el cuerpo está dividido en **tres partes**, cada una de las cuales posee su propia cavidad celomática:

- el **epistoma** o **prosoma** (con el **protoceloma**), anterior, es un amplio lóbulo que sobresale tras la boca, extendiéndose entre ella y el ano;
- el **lofóforo** o **mesosoma** (con el **mesoceloma**). El diafragma, un septo, divide el metaceloma del mesoceloma y protoceloma;
- el **tronco** o **metasoma** (con el **metaceloma**), vermiforme y delgado, que se ensancha en un bulbo terminal, la ampolla, que sirve de anclaje del animal en el fondo del tubo.

- El **lofóforo** consiste en "una extensión tentaculada del mesosoma (y de su cavidad celomática, el mesoceloma) que rodean la boca, pero no el ano y que se emplea para la alimentación, la respiración y la protección del animal" (Hyman, 1959; Emig, 1976). Posee forma de herradura, y puede presentar sus dos extremos espiralados o dispuestos helicoidalmente, en las especies de mayor tamaño.

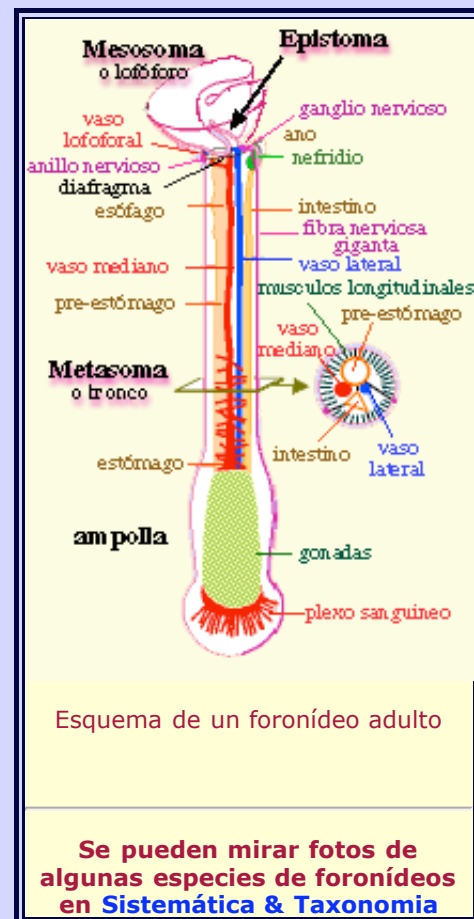
- El **tubo digestivo** en forma de U, con la boca y el ano muy poco distantes entre sí. La porción descendente comprende: boca, esófago, pre-estómago y estómago; tras el píloro, la rama ascendente está constituida únicamente por el intestino, que se termina por el ano.

- El **sistema nervioso**, de tipo basiepitelial, consiste principalmente en un **anillo nervioso** anterior, con un **ganglio** entre la boca y el ano. De este ganglio salen una o dos **fibras nerviosas gigantes** que se desarrolla en la pared del metasoma cerca de los mesenterios laterales.

- Un par de **órganos excretores** (**metanefridios**), que se abren en el metaceloma por uno o dos nefrostomas, o "embudos", y al exterior, en cada lado del ano, por un nefridioporo.

Las características de los nefridios tienen importancia taxonómica para identificar las especies.

- El **aparato circulatorio**, cerrado, está formado por dos vasos longitudinales en el metasoma y conectados



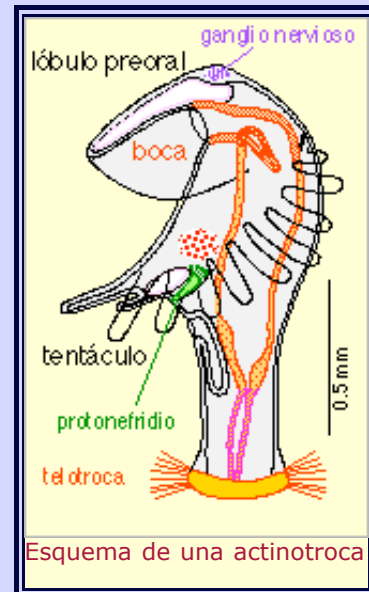
en su parte anterior con los dos vasos contiguos del lofóforo (cada tentáculo tiene un capilar único) y en el extremo posterior del tronco con el amplio plexo sanguíneo que rodea al estómago. La sangre contiene hemoglobina encerrada en glóbulos rojos.

Reproducción

Existen cuatro especies **hermafroditas** y las demás son **dioicas**; todas pueden también reproducirse **asexualmente**. La fecundación es interna. Los gametos se liberan al exterior por medio de los metanefridios. La segmentación es total, igual y radial.

Existen entre los Foronídeos tres modalidades de desarrollo. El embrión se convierte en una larva **Actinotrocha** (o **actinotroca**), que tiene un gran lóbulo preoral (o protosoma), que sobresale a la boca, con un penacho apical ciliado sobre el ganglio nervioso, tentáculos larvarios, dos protonefridios de solenocitos, una banda ciliada anular posterior, la telotroca (véase Emig, 1982). Las actinotrocas desarrollan una vida enteramente pelágica durante dos a tres semanas.

Pues, la actinotroca sufre una metamorfosis compleja y rápida, en algunos minutos, para transformarse en el juvenil que pasa a la vida sedentaria y secreta un tubo dentro del sustrato.



Esquema de una actinotroca

Ecología

Los Foronídeos viven en fondos de aguas costeras, desde la zona intermareal hasta los 400 m de profundidad, pero más frecuentemente hasta cerca de 70 m, y se encuentran en todos los mares y océanos del mundo (excepto en el Ártico y Antártico). Muchas especies son cosmopolitas.

La duración de la fase de vida del adulto es de poco más de un año.

Los Foronídeos son suspensívoros y orientan el lofóforo hacia la corriente. La absorción de sustancias disueltas, como aminoácidos, a través de la pared del cuerpo es también un tipo de alimentación presente, más frecuente en verano.

Como fósiles no se conocen nada más que a partir del Devónico (véase Emig, 1982).

Sistemática y Filogenia

El debate sobre la posición filogenética de los Phoronida dentro del Reino animal surgió desde la primera descripción del grupo para intensificarse posteriormente. Actualmente, los tres filos Phoronida, Bryozoa (o Briozoos) y Brachiopoda (o Braquiópodos) pertenecen a un mismo conjunto llamado Lophophorata. El origen de los Lophoforados, como de los Foronídeos, queda como uno de los mayores interrogantes biológicos.

La referencia de esta página es:

Emig C. C., Roldán C. y J. M. Viéitez, 1999. ¿ Que es un foronídeo?
<http://paleopolis.rediris.es/Phoronida/>.

Algunas referencias generales sobre los foronídeos...

Emig C. C., 1976. Le lophophore - structure significative des Lophophorates (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida). Zool. Scripta, 5, 133-137.

Emig C. C., 1979. British and other Phoronids. *In* : Synopses of the British fauna, Eds Kermack D. M. & R. S. K. Barnes, Acad. Press, London, 13, 57 pp.

Emig C. C., 1982. The biology of Phoronida. *Adv. mar. Biol.*, 19, 1-89.

Emig C. C., 1982. Phoronida. *In* : Synopsis and classification of Living organisms, Ed. Parker S. P., McGraw-Hill, New-York, vol. 2, p. 741, Pl. 126-127.

Emig C. C., 1982. Bref résumé de quelques connaissances récentes sur les Phoronidiens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107 (2), 225-232.

Emig C. C., 1983. Phoronida. *In* : Reproductive Biology of Invertebrates, Eds Adiyodi R. K. & R. G. Adiyodi, Wiley Intersci., New-York, Vol. 1, Oogenesis, oviposition, and oosorption, pp. 535-542.

Emig C. C., 1984. On the origin of the Lophophorates. *Z. zool. System. Evolut.-forsch.*, 22 (2), 91-94.

Emig C. C., 1986. Phylum Phoronida (Horseshoe worms). *In* : Marine Fauna and Flora of Bermuda, Ed. Sterrer W., Wiley & sons, New-York, pp. 516-518.

Emig C. C. & J. Bailey-Brock, 1987. Phylum Phoronida. *In* : Reef and Shore fauna of Hawaii, Eds Devaney D. M. and L. G. Eldredge, Sect. 2 & 3: Plathelminthes through Phoronida, and Sipuncula through Annelida, pp. 171-181.

Emig C. C. 1990. Phoronida. *In* : Reproductive Biology of Invertebrates, Eds Adiyodi R. K. & R. G. Adiyodi, Oxford & IBH, New Dehli, Fertilization, development, and parental care, Vol. 4 (Part B), 165-184.

Corbera J., Emig C. C. & M. Zabala, 1991. *Els lofoforats i afins* (en catalan), pp. 335-374. *Història Natural dels Països Catalans*, vol. 8: Invertebrats no artròpodes, 598 pp. Enciclopèdia Catalana, Barcelone.

Emig C. C., 1992. Phoroniden: Bau, Verhalten und Regeneration. *In* : Meeresbiologische Exkursion. Beobachtung und Experiment. Emschermann, Hoffrichter, Körner & Zissler Eds, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 156-158.

Balduzzi A. & C. C. Emig, 1995. Lophophorata. *In* : Check list delle specie della fauna italiana, Minelli A., Ruffo S. & La Posta S. (Eds). Edizioni Calderini, Bologna, 108, 10-23.

Emig C. C. & J.G. Harmelin, 1996. Lophophorates - Bryozoaires, Phoronidiens, Brachiopodes. *Encyclopédie Clartés*, Editions Clartés, Paris, suppl. 12 (4250), 1-10.

Emig C. C., 1999. Phoronida. *In*: Embryonic Encyclopedia of Life Sciences. Nature Publishing Group, London, www.els.net.