

Régénération de la région antérieure chez *Phoronis psammophila* Cori (Phoronida)

Christian Charles Emig

Station Marine d'Endoume, Marseille, France

Reçu le 6 mai 1972

Regeneration of the Anterior Body Part in *Phoronis psammophila* Cori (Phoronida)

Summary. The regeneration of the anterior body part in *Phoronis psammophila*, sectioned transversally near the autotomy line, is divided into 8 periods: the first 3 on wound-healing and regenerating blastem, the others on organogenesis. The development of the regenerate is described in detail, especially the digestive tract, the lophophoral circulatory system, the nephridia, the mesenteries, the lophophore, the epistome.

Résumé. 1. La régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* se produit après autotomie ou amputation (après section transversale au niveau de la zone d'autotomie dans ce travail). Le lophophore rejeté ou sectionné est incapable de régénérer et dégénère.

2. La régénération se déroule selon 8 stades successifs (en 3 jours environ). Les trois premiers stades portent sur la cicatrisation, avec bouchon cicatriciel, et sur la formation du blastème de régénération. Les stades suivants correspondent aux diverses étapes de l'organogenèse.

3. L'organogenèse concerne principalement le tube digestif (avec formation d'un stomodeum, mais pas de proctodeum), l'appareil circulatoire lophophoral, les néphridies, les mésentères, le lophophore et les tentacules, l'épistome.

4. La régénération de la région antérieure des Phoronidiens est un phénomène physiologique, habituel et fréquent; son déroulement normal est très rapide.

A. Introduction

Bien que l'autotomie du lophophore et la reproduction asexuée aient été observées par de nombreux auteurs chez la plupart des espèces de Phoronidiens, fort peu de travaux leur ont été consacrés. Aussi l'étude de ces phénomènes a été entreprise, principalement dans le but d'approfondir quelques aspects de l'organogenèse, qui seront ultérieurement comparés avec ceux de l'embryologie et de la métamorphose larvaire. Dans ce travail nous nous limiterons à une étude descriptive des divers phénomènes de la régénération, en réservant pour la suite l'étude plus détaillée de l'histogenèse régénératrice. La grande faculté de régénération

des Phoronidiens fait que ces derniers représentent, dans certains biotopes, un maillon important de la chaîne alimentaire.

B. Historique

L'autotomie du lophophore a été constatée pour la première fois par Van Beneden (1858), puis par Giard (1887) et Cori (1890). Schultz (1903) a le premier abordé l'étude de la régénération du lophophore, chez *Phoronis muelleri*; mais ses résultats succincts furent critiqués par Selys-Longchamps (1907) qui étudia, chez *Phoronis psammophila*, la morphologie externe de la régénération du lophophore et le système circulatoire lophophoral. Des observations sur l'autotomie et la régénération du lophophore ont aussi été effectuées chez *Phoronopsis albomaculata* par Gilchrist (1919), chez *Phoronis ovalis* par Harmer (1917) et Marcus (1949). Chez cette dernière espèce, Silen (1955) a montré que le lophophore autotomisé régénère un nouvel individu. Marsden (1957) a entrepris une étude expérimentale de la régénération de *Phoronis vancouverensis*.

C. Causes de la régénération

La *Phoronis* régénère généralement un nouveau lophophore à la suite de l'autotomie ou d'une amputation.

L'autotomie du lophophore est fréquemment observée chez des individus maintenus en aquarium; j'ai ainsi pu constater que cette autotomie présentait une périodicité de 15 à 20 jours. Ce phénomène a également été remarqué par Marsden (1957). Les expériences ayant été effectuées en aquarium, il faut rester prudent pour l'interprétation des résultats. Néanmoins, nous avons remarqué que le lophophore régénéré présente peu ou pas de pigmentation blanche; les grains pigmentaires apparaissent ensuite, de plus en plus nombreux, dans les tentacules et à leur base. Ces grains sont caractéristiques chez *Phoronis psammophila* dont le lophophore en cours d'autotomie en contient une grande quantité. Aussi pour expliquer la périodicité de l'autotomie, pouvons-nous émettre l'hypothèse que le lophophore, par son rejet, sert à éliminer certains déchets, dont il était le lieu de stockage. Cette hypothèse a déjà été formulée par Marcus (1949) qui a également fait l'analogie avec les corps bruns des Ectoproctes.

L'autotomie du lophophore est également provoquée par un changement des conditions de milieu (conditions défavorables, prélèvements, par exemple). Ce phénomène a été remarqué par divers auteurs (Giard, 1887; Cori, 1890; Selys-Longchamps, 1907; Marsden, 1957); Johnson (1967) rapporte que lors de ses prélèvements 58% des individus sont dépourvus du lophophore.

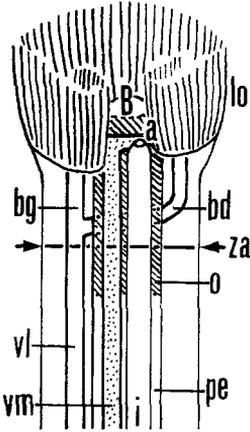


Fig. 1

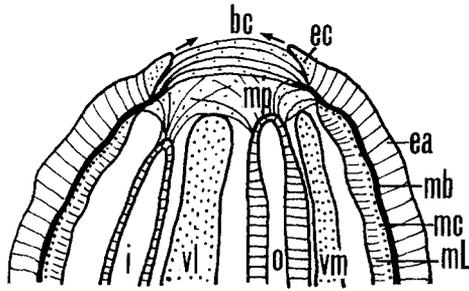


Fig. 2

Fig. 1. Schéma simplifié de la région antérieure avec représentation de la zone d'autotomie (za)

Fig. 2. Schéma du stade 1 (fin), en coupe longitudinale

L'autotomie se produit dans une zone située sous le lophophore, environ aux deux tiers de l'œsophage, immédiatement sous le confluent des deux branches du vaisseau latéral (Fig. 1). Elle est provoquée par de fortes contractions des musculatures circulaire et longitudinale, répétées à intervalles plus ou moins rapprochés.

L'autotomie de la région antérieure entraîne non seulement la perte du lophophore (organe respiratoire et alimentaire), mais également celle de la bouche, de l'anus et les extrémités du tube digestif (œsophage et intestin), des néphridies, du ganglion nerveux central, du nerf circulaire et de la partie antérieure de la fibre nerveuse géante, de l'appareil circulatoire antérieur.

La disparition du lophophore peut également être due à l'action de certains prédateurs (poissons principalement) qui viennent « brouter » les lophophores (Cori, 1890).

Pour pouvoir étudier la régénération de l'extrémité antérieure, nous avons pratiqué une section dans la partie de l'animal correspondant à la zone d'autotomie (Fig. 1).

Après de nombreuses expériences, nous pouvons confirmer que le lophophore autotomisé ou sectionné est vraiment incapable de régénération postérieure chez *Phoronis psammophila* et qu'il dégénère après quelques jours (Selys-Longchamps, 1907).

D. Nomenclature utilisée

Les adjectifs *antérieur* et *distal* seront utilisés pour indiquer l'extrémité lophophorale en opposition avec *postérieur* et *proximal* pour l'ampoule; *dorsal* et *anal* pour la région située près de l'anus ou de l'intestin, *ventral* et *oral* pour celle située près de la bouche ou de l'œsophage; *gauche* et *droite* par rapport à l'axe médian anus-bouche. Le terme de *cavité lophophorale* désignera l'espace formé par les tentacules (arc interne et arc externe), la bouche étant située au fond de cette cavité, tandis que la *concavité lophophorale* est délimitée par l'arc interne des tentacules, entourant la papille anale.

E. Cicatrisation et formation du blastème de régénération

Stade 1 (0—6 h)

Après la section, la musculature (circulaire et longitudinale) de la paroi du corps se contracte, réduisant au maximum l'ouverture de la plaie. La musculature des extrémités du tube digestif se contracte également, provoquant d'une part un retrait de l'œsophage et de l'intestin en arrière du plan de section, d'autre part la fermeture de la plaie au niveau de chaque extrémité. Les vaisseaux sanguins médian et latéral sont également fermés au niveau de la plaie par des contractions musculaires de leur parois, en même temps que se constitue un bouchon de cellules endothéliales.

La musculature du corps, au cours de sa contraction, se retire en arrière de la plaie, permettant ainsi l'ancrage de cellules mésodermiques sur la face interne de la membrane basale de l'épiderme. Ces cellules relient les bords de la plaie, par-dessus cette dernière, et forment ainsi un bouchon cicatriciel (Fig. 2, 12a). Celui-ci est généralement formé de 3 à 5 couches de cellules à noyaux allongés et orientés tous dans le même sens, transversal par rapport à l'axe longitudinal de l'animal. Ces cellules mésodermiques dont les limites sont bien visibles prennent appui au niveau de la plaie sur les extrémités de la membrane basale de l'épiderme, ainsi que sur la face interne et externe de cette dernière; l'épiderme ancien est repoussé pour permettre l'ancrage de ces cellules (Fig. 2).

Au niveau des extrémités du tube digestif, les cellules péritonéales forment également un petit bouchon cicatriciel; mais ces cellules continuent à s'isoler et émigrent en direction céphalique pour former un manchon. Ce dernier s'étend des extrémités de l'œsophage et de l'intestin jusque dans le bouchon cicatriciel (Fig. 2). Il sert de soutien et de guide aux cellules du tube digestif (Fig. 4b), qui assurent sa régénération.

L'épiderme qui commence à recouvrir le bouchon cicatriciel n'est qu'un étalement de l'épiderme ancien des bords de la plaie par glissement des cellules sur le bouchon cicatriciel (Fig. 4a).

Stade 2 (6—12 h)

L'épiderme recouvre entièrement le bouchon cicatriciel (Fig. 4i, 12b). Les cellules épidermiques s'épaississent depuis l'épiderme ancien jusque vers le centre du bouchon qui regresse en même temps; elles sont ancrées perpendiculairement sur les cellules du bouchon. La nouvelle membrane basale de l'épiderme apparaît, en continuité avec l'ancienne, en même temps que le bouchon regresse (Fig. 4a).

Des cellules mésodermiques disposées contre la face interne de la membrane basale de l'épiderme se multiplient latéralement dans les coelomes oraux et anaux, en repoussant la musculature longitudinale, puis la musculature circulaire (Fig. 7h, i). Au niveau de ces deux zones, l'épiderme ancien s'épaissit et on observe une diminution du nombre de cellules glandulaires et l'apparition de cellules épidermiques en mitoses. Ces deux zones correspondent à la formation des ébauches lophophorales.

Les cellules œsophagiennes anciennes se prolongent dans le manchon de cellules mésodermiques; elles progressent en direction céphalique pour atteindre le bouchon cicatriciel, en même qu'apparaît une nouvelle membrane basale (Fig. 4b, c).

Les extrémités des vaisseaux latéral et médian entrent en contact et le sang circule à nouveau du vaisseau médian vers le vaisseau latéral (Fig. 4i, 5A), rétablissant une circulation sanguine normale.

Stade 3 (12—20 h)

L'épiderme régénéré ne montre plus de différence avec l'épiderme ancien. Le bouchon cicatriciel ne subsiste plus que dans sa région centrale (Fig. 4j). L'œsophage entre en contact avec l'épiderme à la limite du bouchon (Fig. 4b, c) et le stomodeum s'ébauche, s'ouvrant à la fin de ce stade (Fig. 4d, 9a, 12c). L'intestin, nettement en retrait par rapport à l'œsophage, commence sa régénération par migration des cellules anciennes dans le manchon péritonéal (Fig. 4f). Latéralement apparaissent les premières ébauches du lophophore (Fig. 4j, 7h, 9a, 12c). C'est également au cours de ce stade que le vaisseau latéral envoie un capillaire autour de l'œsophage (Fig. 4g, 5B).

F. Régénération des organes des différents systèmes*I. Chronologie des stades de régénération*

Nous avons pu caractériser 8 stades successifs dont les trois premiers viennent d'être décrits ci-dessus; les six stades suivants correspondent aux étapes successives de l'organogenèse. Les stades numérotés de 1 à 8 sont représentés sur la Fig. 3 avec mention pour chacun de la période approximative durant laquelle ils se déroulent.

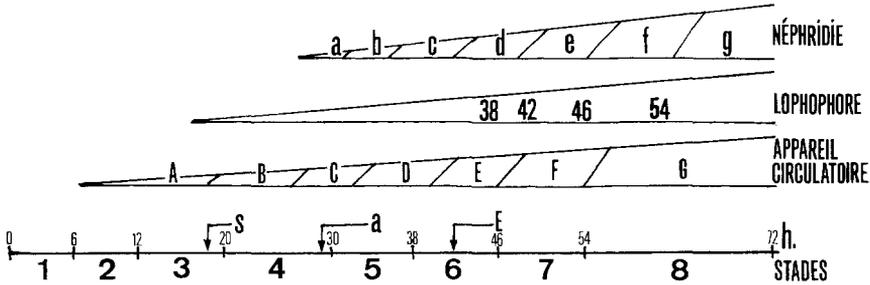


Fig. 3. Chronologie des principaux stades de la régénération de la région antérieure. Comparaison entre ces stades et ceux de la régénération de l'appareil circulatoire, des néphridies, du lophophore (nombre de tentacules). Les flèches indiquent l'ouverture du stomodeum (*s*), de l'anus (*a*) et le début de la régénération de l'épistome (*E*)

II. Régénération du tube digestif

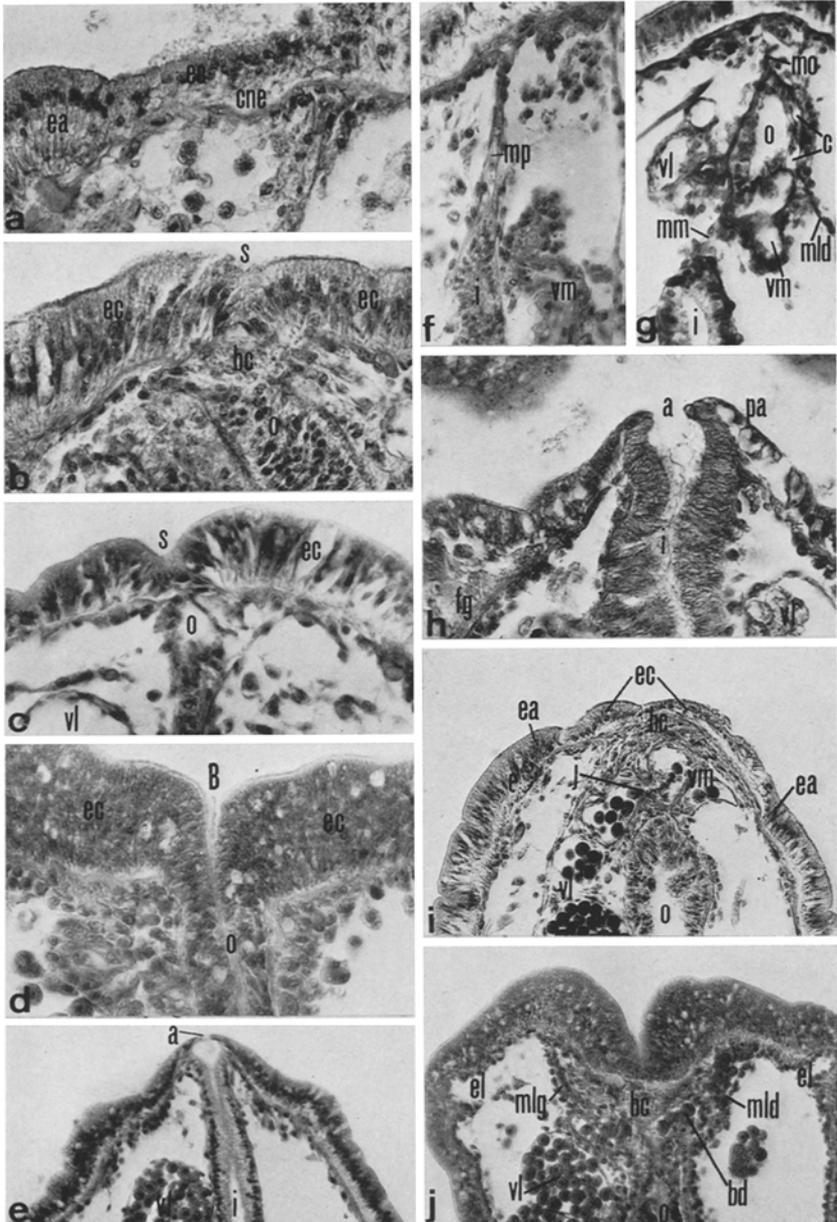
Œsophage

Au cours du stade 3, les cellules œsophagiennes anciennes se prolongent jusqu'au contact de l'épiderme à la limite du bouchon cicatriciel. L'ébauche du stomodeum apparaît dans l'épiderme sous forme d'une invagination intraépithéliale: les cellules de l'épiderme cicatriciel prennent à ce niveau, de façon graduelle, une position parallèle aux cellules de l'œsophage (Fig. 4 b, c). En l'absence de membrane basale, ces cellules se mettent directement en contact avec les cellules œsophagiennes (Fig. 4 c) et assurent l'ouverture du stomodeum; la limite de raccordement ne se distingue plus (Fig. 4 d, 9 a). Ultérieurement, la partie régénérée de l'œsophage est le siège de nombreuses mitoses; les cellules deviennent plus volumineuses, mais ce n'est que vers le stade 7 que l'œsophage présente un aspect définitif.

Intestin

Le point d'adhérence entre l'épiderme cicatriciel et l'œsophage régénéré se situe au centre d'une zone apicale épidermique où la prolifération cellulaire est importante (Fig. 9 a). Celle-ci met en place dans les

Fig. 4. a Epiderme cicatriciel au stade 2 (2,3 μ). b et c Formation du stomodeum (2,2 μ). d Stomodeum ouvert, la limite épiderme-œsophage ne se distingue plus (2,2 μ). e Formation de l'anus (*a*) par perforation de l'épiderme (8,2 μ). f Intestin relié à la paroi du corps par un manchon péritonéal (*mp*), (5,5 μ). g Formation du capillaire sanguin (branche droite du vaisseau latéral) autour de l'œsophage (5,6 μ). h Ouverture de l'anus sur la papille anale (*pa*); on remarque la juxtaposition de l'épithélium intestinal et de l'épiderme (2,1 μ). i Mise en communication du vaisseau



latéral et du vaisseau médian au stade A ($4,5\mu$). j Ebauches lophophorales et disposition des mésentères latéraux au cours du stade 4; on remarque la présence de quelques cellules du bouchon cicatriciel ($4,5\mu$). Sauf la figure g (coupe transversale), toutes représentent des coupes longitudinales

régions latéro-dorsales deux massifs cellulaires qui s'accroissent en direction antérieure pour former l'ébauche du lophophore (Fig. 4j, 12c). Du côté dorsal, c'est-à-dire au niveau de la limite d'adhérence de l'intestin avec l'épiderme (Fig. 4f; par l'intermédiaire d'un manchon péritonéal), la zone de prolifération cellulaire, correspondant au sillon dorso-ventral, établit une région d'étalement de l'épiderme, non de soulèvement. Cet étalement du chapeau épidermique déplace en direction dorsale l'ouverture de l'anus (Fig. 12d).

Au cours du stade 3, les cellules intestinales anciennes émigrent dans le manchon péritonéal (Fig. 4f), puis présentent de nombreuses mitoses. Elles montrent rapidement la même structure que les cellules anciennes (Fig. 4e). La papille anale apparaît comme un renflement épidermique au niveau de laquelle s'ouvre l'anus (Fig. 4e). L'ouverture de l'anus se produit par perforation de la membrane basale et de l'épiderme, lors du contact des cellules intestinales avec ces derniers. Ces cellules se juxtaposent aux cellules épidermiques, mais, contrairement à ce qui se passe au niveau de l'œsophage, chaque épithélium reste distinct (Fig. 4h). La papille anale se développe, surtout en s'allongeant antérieurement (Fig. 4e, h; 9d). L'intestin est accolé à la paroi interne de cette papille et relié par le mésentère anal à la paroi externe (Fig. 10d).

La régénération des deux extrémités du tube digestif montre que l'œsophage et la bouche (situés au-dessus du diaphragme dans le mésosome) sont d'origine ectodermique. L'intestin régénéré, d'origine endodermique, s'ouvre par un anus situé sous le diaphragme; il n'y a pas de formation proctodéale.

III. Régénération de l'appareil circulatoire lophophoral

La régénération de l'appareil circulatoire lophophoral a été étudiée chez *Phoronis muelleri* par Schultz (1903) et chez *Phoronis psammophila* par Selys-Longchamps (1907). Ce dernier auteur décrit 5 stades successifs qui serviront de base à notre étude. En ce qui nous concerne, nous distinguerons 7 stades que nous désignerons par les lettres A à G.

L'autotomie détermine la rupture du vaisseau médian (afférent) et du vaisseau latéral (efférent) à un niveau situé sous la bifurcation de ce dernier (Fig. 1). L'hémorragie est réduite du fait de la contraction des muscles et du colmatage de la plaie par des cellules endothéliales. La circulation persiste dans chaque vaisseau qui fonctionne en «va-et-vient».

Stade A

Rapidement la paroi de chacun des deux vaisseaux entre en contact avec le bouchon cicatriciel (Fig. 2). Ces parois se rejoignent par dessus le mésentère médian, se soudent entre elles; puis il se produit à ce niveau

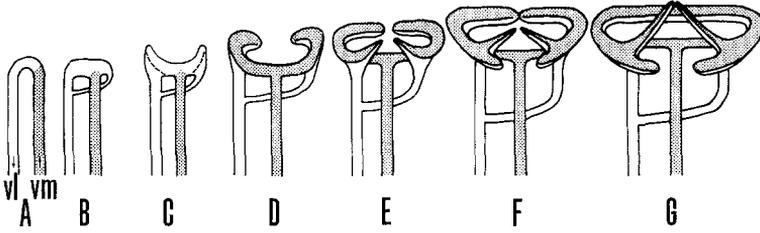


Fig. 5. Principaux stades de régénération de l'appareil circulatoire lophophoral (en grisé vaisseau et arc afférents; en blanc vaisseau et arc efférents). Les stades A, D et G sont d'après Selys-Longchamps (1907)

une communication entre les deux vaisseaux (Fig. 4i, 5A), permettant le rétablissement d'une circulation normale, du vaisseau médian vers le vaisseau latéral. En accord avec Schultz (1903) et Selys-Longchamps (1907), nous estimons que ce raccordement correspond, non à une régénération, mais à une simple réparation. Comme le remarque Selys-Longchamps (1907), la circulation sanguine, une fois rétablie, ne cessera plus. L'appareil circulatoire lophophoral régénère à partir de la paroi endothéliale parallèlement à la régénération de l'extrémité antérieure. En revanche, une fois la réparation faite, Schultz (1903) décrit dans son stade C que le vaisseau médian a son extrémité antérieure libre, ainsi la circulation serait momentanément interrompue.

Stade B

Le mésentère médian se forme autour de la jonction des deux vaisseaux et en direction céphalique. Le mésentère latéral gauche vient prendre appui sur le vaisseau latéral au niveau de cette jonction (Fig. 7k). Celle-ci s'élargit en se juxtaposant à l'œsophage (Fig. 5B). Au moment de l'ouverture du stomodeum, un capillaire prend naissance sur le vaisseau latéral au niveau du contact du mésentère latéral droit avec l'œsophage, et il s'étend autour de ce dernier (Fig. 4g, 5B). Ce capillaire se forme dans l'espace entre la splanchnopleure et l'épithélium œsophagien, il traverse le mésentère oral et s'anastomose avec le vaisseau latéral. Les deux branches du vaisseau latéral sont ainsi reconstituées: la branche droite est formé par le capillaire (Fig. 4f, 5B) et la branche gauche par le vaisseau latéral ancien. L'apparition de cet anneau vasculaire ne correspond pas à l'hypothèse émise par Selys-Longchamps (1907), selon laquelle la transformation de l'anse vasculaire (stade A) en un anneau s'effectuerait lors de la formation du stomodeum, cette anse étant engagée entre l'œsophage et l'épiderme.

Au cours de ce stade apparaissent les premières ébauches du lophophore, dans lesquelles sont engagés les deux mésentères latéraux (Fig. 4j, 7j). L'anneau vasculaire prend rapidement la forme d'un T (Fig. 5B), dont la branche verticale est le vaisseau médian, tandis que la barre du T accolée à l'œsophage est formée par l'élargissement de la jonction des deux vaisseaux et les deux extrémités de cette barre sont les branches du vaisseau latéral. D'après Selys-Longchamps (1907), la barre du T est afférente, c'est-à-dire issue du vaisseau médian. Nos observations nous montrent qu'en fait cette partie est efférente et appartient au vaisseau latéral. Il semble, d'après la structure des parois endothéliale et mésodermique, que le vaisseau latéral est à l'origine de l'appareil circulatoire régénéré.

Stade C

Les mésentères latéraux prennent appui sur les extrémités de la barre du T, puis se continuent dans les cornes du lophophore. Les premières ébauches du vaisseau lophophoral sont issues de ces extrémités et elles se prolongent le long des mésentères latéraux vers les cornes lophophorales, dans les coelomes anaux (Fig. 4j, 5B, 7a). Ces ébauches paraissent donc provenir de la paroi du vaisseau latéral dont elles prolongent les deux branches (Fig. 5C, 7a). C'est généralement au cours de ce stade que le diaphragme se met en place à partir des parois du corps pour se refermer en direction centripète sous la barre du T; il sépare le métasome du mésosome. Le diamètre de la branche droite du vaisseau latéral s'accroît.

Au fur et à mesure que les cornes vasculaires montent dans les ébauches du lophophore, il apparaît dans leur paroi proche de l'extrémité antérieure une invagination longitudinale (Fig. 7c) qui aboutit à la barre du T vasculaire (Fig. 5C, 7b) et qui finalement isole ses deux extrémités, soit les deux branches du vaisseau latéral. A ce stade seulement, cette barre devient afférente et le vaisseau médian ne communique avec les deux branches du vaisseau latéral que par les extrémités antérieures des cornes vasculaires (Fig. 7b). L'invagination dans ces cornes se produit dans le plan latéral (Fig. 7c), délimitant ainsi un arc externe ventral (efférent) attaché à la paroi du lophophore par le mésentère latéral, et un arc interne dorsal (afférent) accolé à la paroi interne du lophophore. C'est le premier stade de la régénération du vaisseau lophophoral.

Stade D

Les deux cornes vasculaires se prolongent latéralement et ventralement de chaque côté de l'œsophage en suivant le développement du lophophore. Chacune de ces cornes forme une branche ventrale du vais-

seau lophophoral. Elle est constituée de deux arcs étroitement accolés (Fig. 5D; 7e, f): l'un efférent, inférieur et externe, et l'autre afférent, supérieur et interne; ce dernier est accolé à la paroi interne du lophophore. Le vaisseau médian aboutit au diaphragme sans le traverser (Fig. 8c), tandis que les deux branches du vaisseau latéral, reliées à la paroi par les mésentères latéraux et accolées à l'arc afférent dans le mésosome (Fig. 7e), traversent le diaphragme obliquement et en direction postérieure en se séparant des mésentères et se plaçant de chaque côté de l'œsophage (Fig. 11). La branche droite suit le diaphragme sur sa face postérieure et se jette dans la branche gauche.

D'après Selys-Longchamps (1907), la régénération des vaisseaux tentaculaires précède celle des tentacules. En fait, il apparaît d'abord des ébauches mésodermiques qui constituent les bases des tentacules, soudées latéralement entre elles (Fig. 9b). Ces bases sont progressivement irriguées (Fig. 7d, e) et ultérieurement leur croissance entraîne la formation de tentacules qui deviennent libres dans leur partie distale (Schultz, 1903). Les premières ébauches des tentacules apparaissent dans les régions dorso-latérales qui sont également les premières à être irriguées (Fig. 6, 9b, 12f). Comme le décrit Selys-Longchamps (1907), le capillaire tentaculaire est formé par la juxtaposition de deux diverticules issus de chacun des arcs du vaisseau lophophoral, au niveau de la cloison qui les sépare (Fig. 7l). Ces deux diverticules se réunissent pour ne former qu'un seul capillaire qui s'engage dans l'ébauche du tentacule (Fig. 7e, l; 9b).

A la fin de ce stade et au cours des stades suivants, la formation des tentacules et leur irrigation se fait selon le schéma de la Fig. 6.

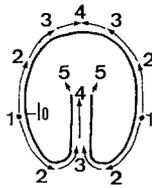


Fig. 6. Etapes successives (numérotées de 1 à 5) de la régénération des tentacules et de leur irrigation; les premiers tentacules apparaissent en 1, dans les régions dorso-ventrales; 5 correspond à la zone d'accroissement post-buccale

Stade E

Les branches ventrales du vaisseau lophophoral se développent autour de l'œsophage et irriguent les ébauches tentaculaires nouvellement formées (Fig. 7f, g). Dorsalement se forment deux cornes vasculaires, consti-

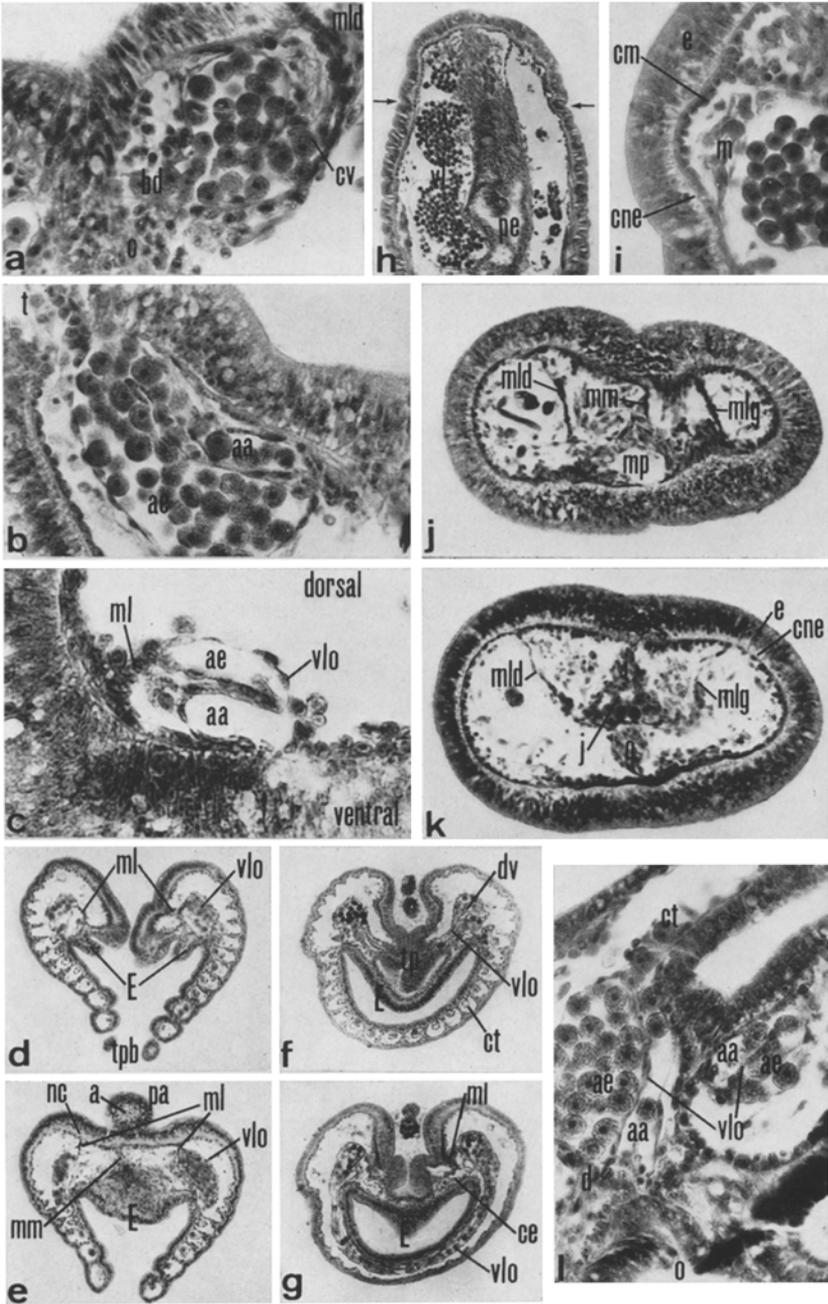


Fig. 7a-l

tuées de deux arcs superposés et dirigées obliquement dans le plan dorso-ventral (Fig. 5E, 10f): ce sont les branches dorsales du vaisseau lophophoral; elles irriguent les pointes dorsales du lophophore et les tentacules post-buccaux, au fur et à mesure qu'ils apparaissent.

Le diamètre de la branche droite du vaisseau latéral est égal à celui de la branche gauche (Fig. 10a, b). En traversant le diaphragme, la branche droite commence à s'enfoncer postérieurement et rejoint la branche gauche, nettement sous le diaphragme, ce qui s'accroît au cours des stades suivants (Fig. 5).

Stade F

A ce stade, les branches ventrales ne sont pas encore arrivées au contact l'une de l'autre (Fig. 5F). Au niveau des pointes dorsales du lophophore, les branches dorsales du vaisseau lophophoral présentent des diverticules vasculaires (Fig. 7f, g; 10h), qui deviendront les parties les plus volumineuses du vaisseau (Selys-Longchamps, 1907).

Stade G

Les branches ventrales s'anastomosent arc par arc, dès ce moment toute communication directe entre les arcs cesse (Fig. 5G, 7g). Avant la réunion des branches ventrales, les arcs efférent et afférent étaient en communication à l'extrémité antérieure de chaque branche (Fig. 5). La circulation du sang s'effectue du vaisseau médian vers les arcs afférents, puis vers les capillaires tentaculaires et de là dans les arcs efférents vers les branches du vaisseau latéral (Emig, 1966). Tous les tentacules pré-

Fig. 7. a Coupe longitudinale de la corne vasculaire droite (stade C) le long du mésentère latéral droit dans l'ébauche lophophorale (2,2 μ). b Coupe longitudinale de la corne vasculaire après son invagination (stade D); le passage du sang ne s'effectue plus que par l'extrémité antérieure de la corne (2,3 μ). c Coupe transversale de la corne vasculaire (stade D) gauche après invagination de sa paroi (2,2 μ). d et f Coupes transversales dans le lophophore en régénération au stade 6: niveau épistome et papille anale (9,6 μ). f et g Coupes transversales dans le lophophore au stade 8: niveau épistome (présence des branches dorsales et diverticules vasculaires du vaisseau lophophoral) et niveau de la région postérieure de l'épistome (branches ventrales du vaisseau lophophoral en communication), (9,5 μ). h Coupe longitudinale au stade 3: mise en place de cellules mésodermiques avec rejet de la musculature et différenciation de l'épiderme ancien, jusqu'aux flèches (10,6 μ). i Rejet de la musculature de la paroi du corps et remplacement par des cellules mésodermiques (2,7 μ). j et k Coupes transversales au stade 3: position parallèle des mésentères, rejet des muscles dans la cavité cœlomique et coupe au niveau de la jonction des deux vaisseaux (4,7 μ). l Coupe longitudinale au niveau d'un capillaire tentaculaire du vaisseau lophophoral; à gauche branche ventrale, à droite branche dorsale (2,3 μ)

buccaux sont présents (Fig. 7f, g). Dès lors, le vaisseau lophophoral est reconstitué (Fig. 5G). Les branches dorsales du vaisseau lophophoral continuent leur développement tandis que s'accroît le nombre de tentacules dans la zone post-buccale (Fig. 7f).

IV. Régénération des néphridies

Immédiatement après la mise en place du diaphragme dans les régions latéro-dorsales, des cellules mésodermiques se différencient en cellules néphridiales (Schultz, 1903). Ces dernières se distinguent des cellules du diaphragme par un noyau plus volumineux et plus arrondi (Fig. 9e); elles sont le siège de nombreuses mitoses. Ces cellules sont appliquées contre la membrane basale de l'épiderme et contre le mésentère latéral (Fig. 9e), dans le trièdre que forme dans le cœlome oral épiderme, mésentère et diaphragme (Fig. 8a).

La régénération des néphridies s'effectue selon 7 stades successifs (Fig. 3, 8) désignés par les lettres a à g.

Stade a

Les cellules néphridiales forment une couche cellulaire qui s'accroît rapidement vers l'arrière par des mitoses, en recouvrant et repoussant les couches musculaires circulaire et longitudinale (Fig. 8a, 9f). Immédiatement sous le diaphragme, la membrane basale de l'épiderme s'amincit au contact de ces cellules.

Stade b

A ce stade, la couche de cellules néphridiales prend la forme d'une gouttière dont la partie concave repousse la membrane basale de l'épiderme et pénètre dans la paroi du corps (Fig. 8b, 9g). Le bord ventral de cette gouttière s'épaissit grâce à l'augmentation de la hauteur de ses cellules. Sous le diaphragme, un processus semblable se produit en direction céphalique, tandis que la membrane basale de l'épiderme disparaît. Des fibres musculaires sont parfois encore visibles au niveau de la gouttière, mais elles disparaissent à la fin de ce stade.

Stade c

Les cellules néphridiales qui pénètrent dans l'épiderme au niveau du diaphragme sont directement entourées par la couche nerveuse épithéliale (Fig. 8c, 9i). En dessous, la gouttière néphridiale se referme progressivement (Fig. 8c, 9h) et, du côté externe de son bord ventral, on décèle une membrane basale très chromophile, caractéristique, qui délimite l'épithélium néphridial et le revêtement mésodermique sous-jacent (Fig. 9g, h).

Cette gouttière représente la branche ascendante de la néphridie, en cours de régénération (Fig. 8c.)

Stade d

En s'engageant dans l'épiderme, les cellules néphridiales forment une évagination intraépithéliale dans la couche nerveuse, vers la papille anale déjà formée (Fig. 8d, 9i, 9l). La progression de cette évagination va de pair avec la formation d'un renflement épidermique externe (Fig. 4e, 8d, 9l, 9m). Sous le diaphragme, la gouttière se referme postérieurement et antérieurement, laissant subsister une «fenêtre» ovale (Fig. 8d, 9j, 9k). La branche ascendante de la néphridie se forme par cavitation d'une plaque épithéliale mésodermique et par prolifération mitotique, principalement sur les bords de la plaque.

Les cellules situées sur les bords de la fenêtre donnent naissance à un prolongement tubulaire dont la lumière va rester en communication postérieurement avec la branche ascendante dès la fermeture de la gouttière de cette dernière (Fig. 8d, e); ce prolongement tubulaire forme désormais une nouvelle gouttière qui représente le début de la régénération de la branche descendante de la néphridie. Cette disposition s'observe sur la Fig. 10c, néphridie droite: des cellules en mitose mettent en place la séparation entre les deux branches ascendante et descendante qui se présente sous forme d'une gouttière (Fig. 9k).

C'est au cours de ce stade, parfois au cours du précédent, que débute la disparition des mésentères latéraux (cf. V. Régénération des mésentères) au niveau de l'ouverture du futur entonnoir de la néphridie (Fig. 8d; 9i, k; 10a).

Stade e

La branche ascendante pénètre obliquement dans la papille anale et se place de chaque côté de l'intestin (Fig. 8e, 9d, 9m). Elle est entièrement fermée, mais communique postérieurement avec la branche descendante. Cette dernière se présente sous forme d'une gouttière dont les bords se rapprochent progressivement, depuis la partie postérieure jusque vers l'entonnoir (Fig. 8e). En même temps, une membrane basale marque la séparation entre les épithéliums des deux branches, ascendante et descendante. L'ouverture des mésentères latéraux, amorcée au stade précédent, fait largement communiquer à ce stade (Fig. 8e, 10c) les coelomes droits (anal et oral) et gauches (anal et oral).

A la fin de ce stade, la branche descendante est reconstituée par suite de la réunion des bords de la gouttière.

Stade f

La branche ascendante a atteint la papille anale et elle est située de chaque côté de celle-ci dans une expansion épidermique (Fig. 8f, 9d,

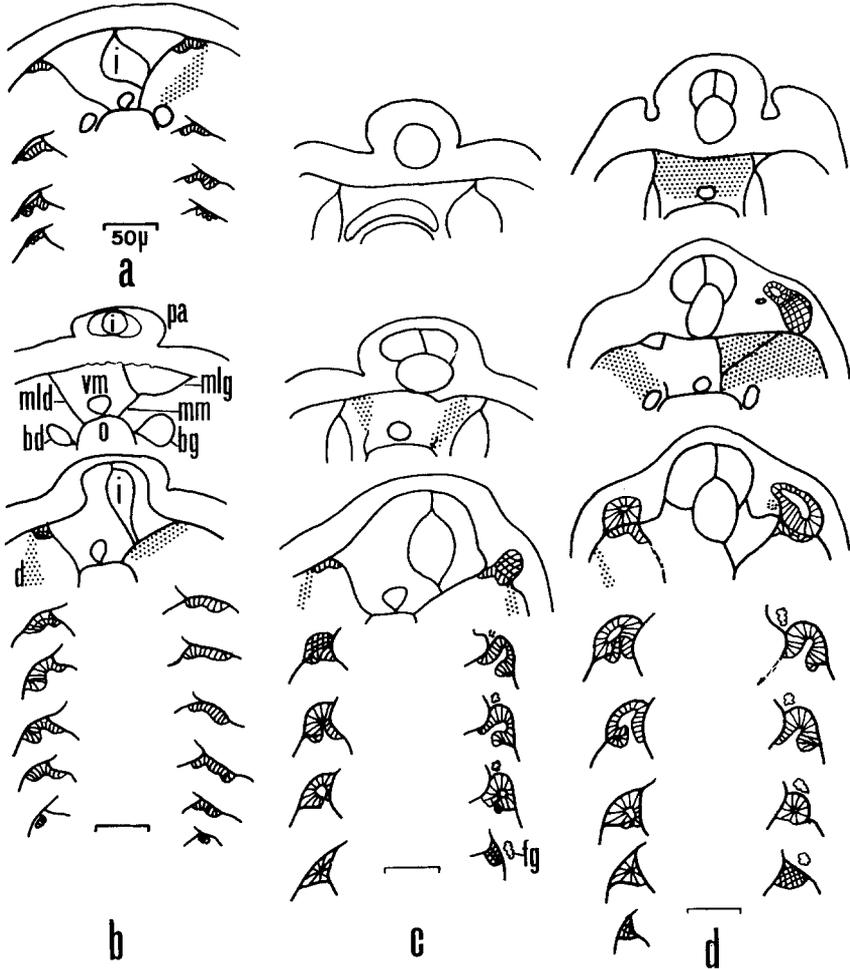


Fig. 8. a—g. Représentation schématique par coupes transversales sériées de la régénération des néphridies aux différents stades: de a à g

9m). L'ouverture du néphridiopore s'amorce, mais elle ne sera fonctionnelle qu'au stade suivant. La branche ascendante s'élargit et s'allonge dans le plan transversal avec une augmentation de sa lumière (Fig. 8f). Cette transformation se continue au stade suivant. Les mésentères latéraux ont totalement disparu entre le diaphragme et la branche descendante (Fig. 8f) dont seul l'entonnoir n'a pas encore été régénéré.

Stade g

Ce stade est caractérisé par l'ouverture du néphridiopore de chaque néphridie sur les parois latérales de la papille anale, sous l'anus, de

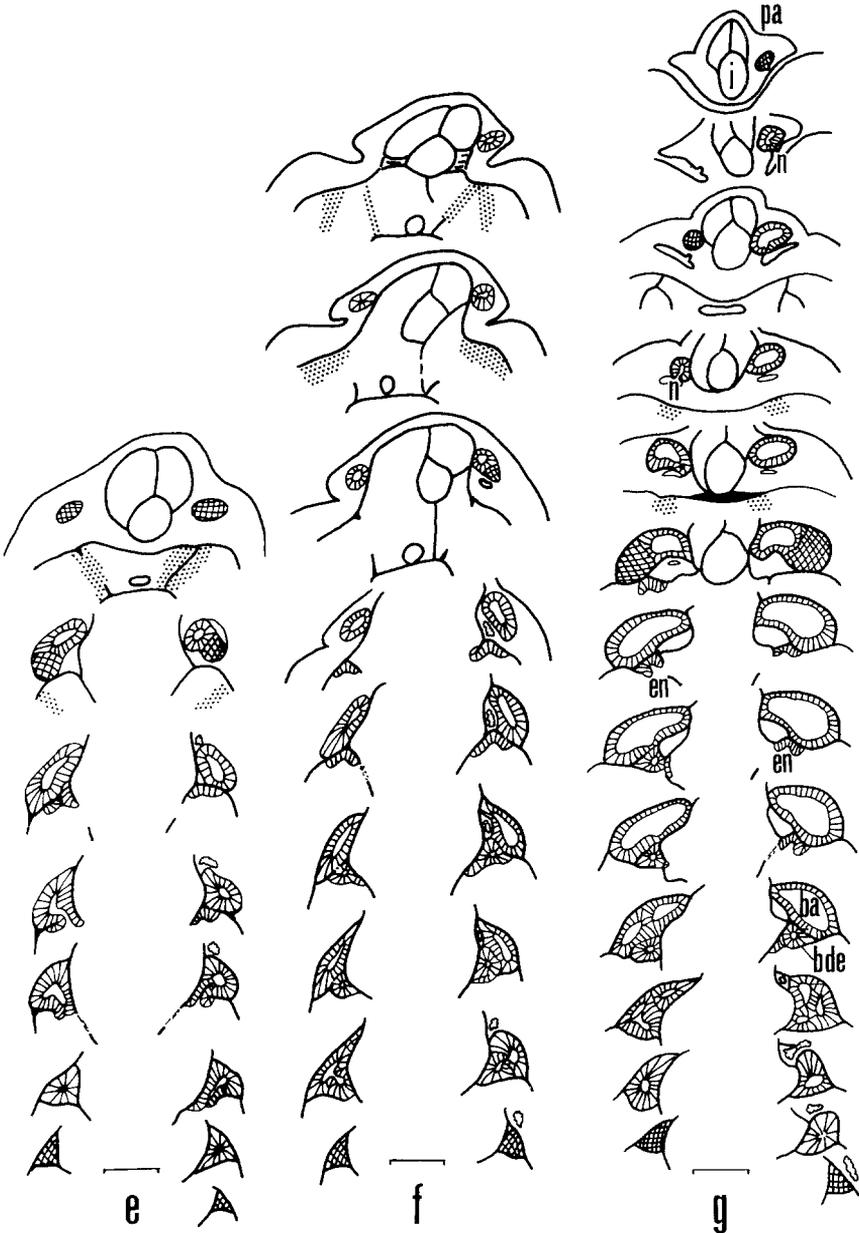


Fig. 8e—g

chaque côté de l'intestin (Fig. 8g, 10d). L'ouverture du néphridiopore s'effectue suivant un processus semblable à celui qui assure le percement de l'anus: l'extrémité aveugle de la branche ascendante de la néphridie

pénètre entre les cellules épidermiques, mais sans qu'il y ait établissement d'une continuité entre les épithéliums, et met en place le tubule court qui se termine par le pore (Fig. 10d). Le diamètre de la branche ascendante s'accroît en s'orientant dans le plan latéral, en même temps que la lumière du tube augmente et que les cellules néphridiales s'aplatissent (Fig. 8g, 10e).

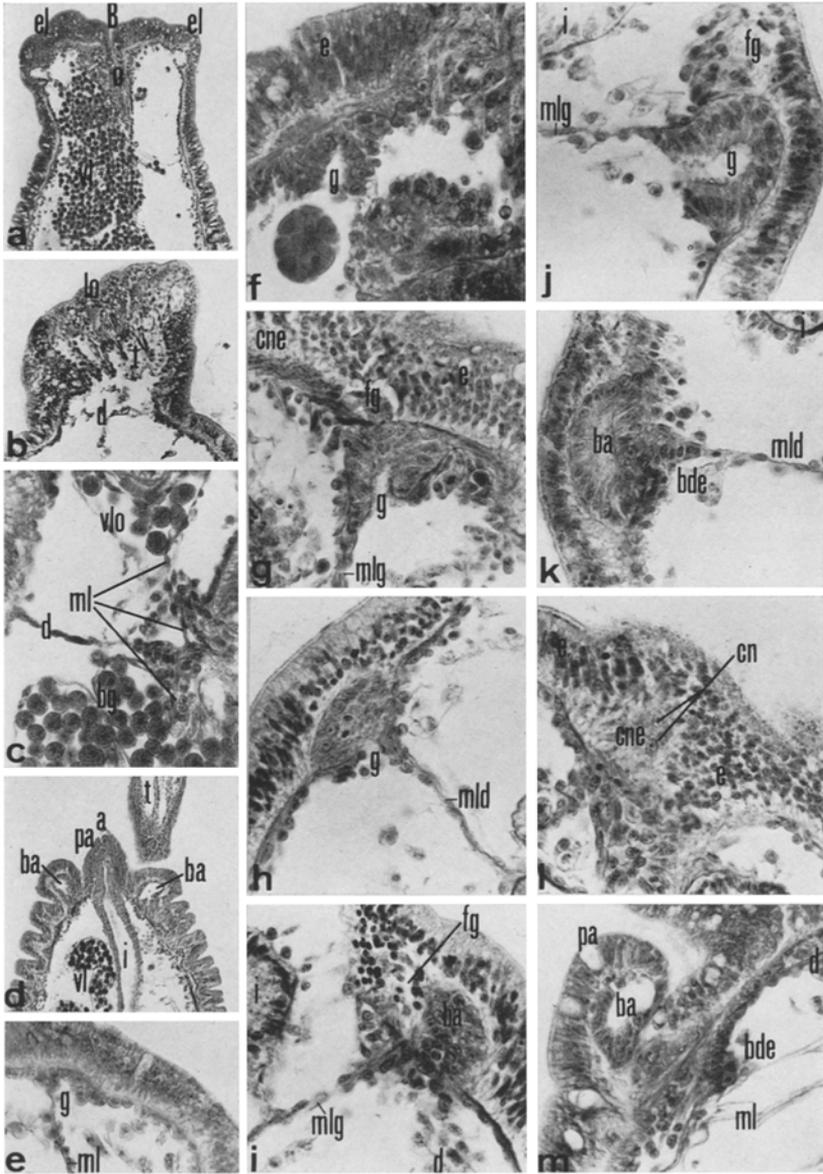
L'entonnoir de la néphridie, marquant le début de la branche descendante, est régénéré au cours de ce stade (Fig. 8g). Les cellules de cet entonnoir possèdent des noyaux plus allongés et elles sont plus nombreuses, comme les cellules de la branche descendante, que celles de la branche ascendante (Fig. 10e).

Les néphridies sont régénérées et ne diffèrent plus de celles des individus normaux (Emig, 1968, 1969. Leur origine est entièrement mésodermique.

V. Régénération des mésentères

Lors de la formation du bouchon cicatriciel, les cellules des mésentères se mettent en continuité avec les cellules mésodermiques du bouchon. Les mésentères sont rapidement régénérés à partir des parties anciennes, en direction céphalique; seul le mésentère médian, par suite de la persistance du bouchon cicatriciel à son niveau, ne sera reformé qu'ultérieurement. Du fait du retrait des deux extrémités du tube digestif, les mésentères latéraux présentent au-dessus de celles-ci une disposition particulière; le mésentère droit s'oriente dans le plan dorso-ventral au-dessus de l'œsophage, tandis que le mésentère gauche, au-dessus de l'intestin, vient s'appuyer sur le vaisseau latéral au niveau de sa jonction avec le vaisseau médian, avant de prendre la même position (Fig. 7j, k). Ces mésentères sont alors parallèles entre eux (Fig. 7j) et aux mésentères principaux (oral et anal). De nombreuses cellules mésodermiques sont présentes à ce niveau contre la membrane basale de l'épiderme et leur position correspond à la région où se produit la régéné-

Fig. 9. a Coupe longitudinale au stade 4, au niveau de la bouche (11 μ). b Coupe longitudinale dorso-ventrale dans les ébauches des tentacules (stade 5) qui ne sont pas encore irriguées; les tentacules postéro-latéraux sont les plus longs (12,5 μ). c Coupe longitudinale montrant la position du mésentère latéral par rapport au diaphragme, près du passage de la branche gauche du vaisseau latéral (2,5 μ). d Coupe longitudinale au niveau de l'anus au stade 8 (10 μ). e—l Coupes transversales. e Néphridies (stade a), différenciation des premières cellules néphridiales (2,7 μ). f Néphridie droite (stade b), formation de la gouttière; on observe la présence des fibres musculaires au niveau de la gouttière (2,1 μ). g Néphridie gauche, stade b (2,4 μ). h Néphridie droite (stade c), fermeture de la gouttière et amincissement du mésentère latéral (2,1 μ). i Néphridie gauche (stade d), début de l'évagination intraépithéliale et ouverture dans le mésentère latéral (2,1 μ). j Néphridie



gauche (stade d), coupe au niveau de la «fenêtre» ovale de la branche ascendante ($2,2 \mu$). k Néphridie droite (stade e), présence de la nouvelle gouttière qui formera la branche descendante ($2,2 \mu$). l Région antérieure de l'évagination (branche ascendante) dans la couche nerveuse épithéliale (cne) dans le renflement épidermique (2μ). m Coupe longitudinale au stade f montrant la disposition de la branche ascendante dans le renflement épidermique ($2,4 \mu$)

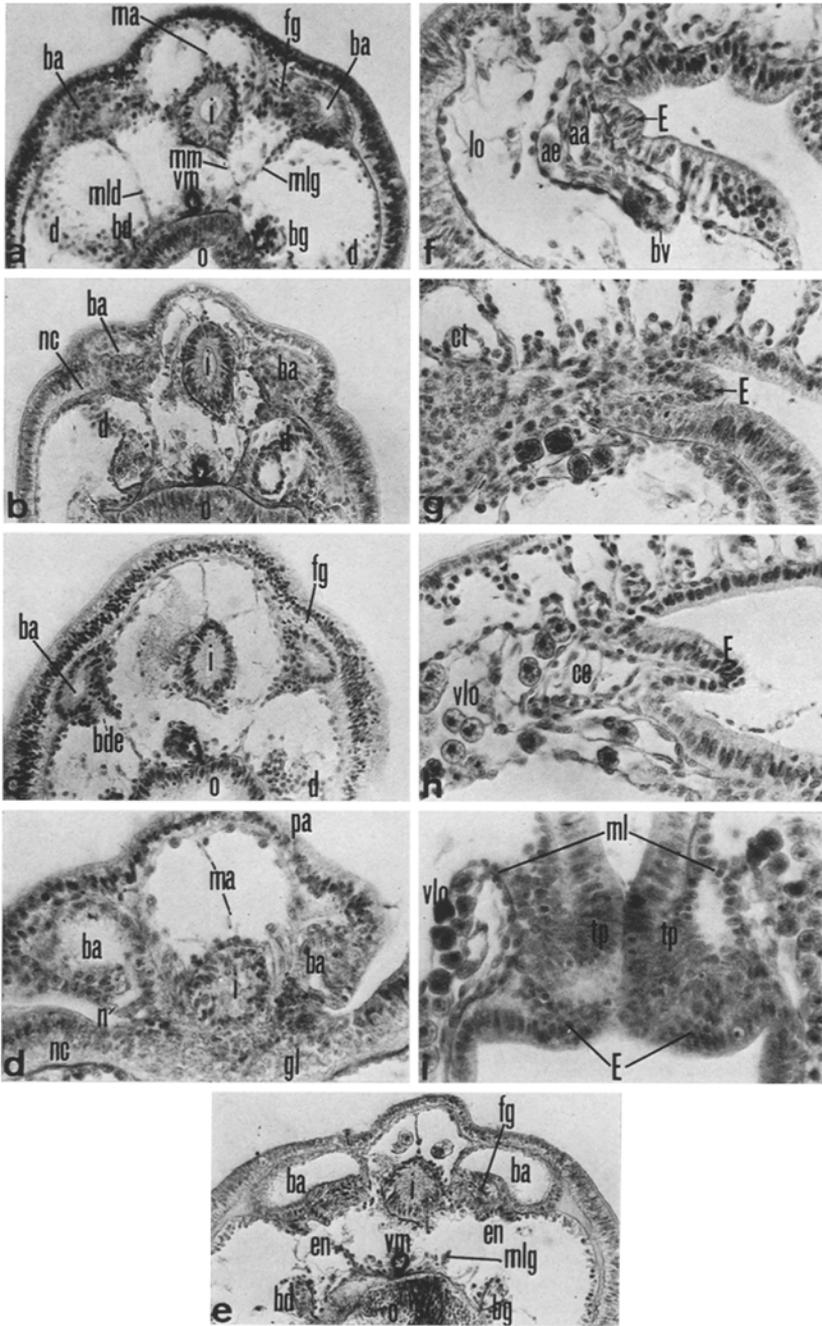


Fig. 10 a-i

ration du lophophore. Lors de la formation de la branche droite du vaisseau latéral (cf. paragraphe III.), le mésentère latéral droit s'appuie sur celui-ci (Fig. 4g, j).

Les mésentères latéraux se prolongent dans les ébauches du lophophore (Fig. 4j); postérieurement, ces mésentères se fixent sur les extrémités de la barre du T sanguin (Fig. 4g), puis respectivement sur l'œsophage et l'intestin. Le mésentère oral atteint la bouche, tandis que les mésentères anal et médian sont en continuité dans la région antérieure à l'intestin et sont également fixés sur la barre du T.

Le diaphragme, séparant le mésosome du métasome, apparaît dans les régions dorso-latérales depuis la paroi du corps jusque sous la barre du T sanguin, d'abord en une mince couche cellulaire, qui s'épaissit rapidement pour former un septum (Fig. 9b; 10a, b). Dès que ce dernier est en place, toutes les structures situées antérieurement par rapport à celui-ci sont mésosomiques. L'intestin, la papille anale et le mésentère anal restent métasomiques. Le diaphragme se met en place ventralement en suivant la régénération du lophophore, la bouche et la partie antérieure de l'œsophage devenant mésosomiques.

Les mésentères latéraux servent de support aux premières ébauches du vaisseau lophophoral (Fig. 7a, c). Après l'invagination de ces dernières, les mésentères latéraux sont fixés sur l'arc externe efférent et au niveau de la barre du T sur les deux branches du vaisseau latéral (Fig. 7c, 11). Ces deux branches traversent obliquement le diaphragme, se détachent des mésentères latéraux, et viennent se disposer de chaque côté de l'œsophage, tandis que les mésentères se fixent respectivement sur l'intestin et l'œsophage (Fig. 9c; 10a, b; 11). Cette disposition apparaît lors du stade 4 et sera définitive. Le mésentère médian fixé sur la barre T traverse le diaphragme et relie à partir de ce niveau l'intestin à l'œsophage (Fig. 7e, 11). A ce niveau également, sur une courte distance, le mésentère latéral gauche et le mésentère médian sont fixés ensemble sur l'œsophage (Fig. 11). Sur des coupes sériées de la région plus postérieure, on voit que le premier se déplace le long du second pour se fixer sur l'intestin (Fig. 9i, 10a, 11).

Fig. 10a—i. Coupes transversales. a Néphridies au stade d (4,7 μ). b Néphridies au stade e; les deux branches du vaisseau latéral ont traversé le diaphragme et se disposent de chaque côté de l'œsophage (4,9 μ). c Néphridies au stade e; le mésentère médian a disparu après l'ouverture dans les mésentères latéraux (4,7 μ). d Papille anale au niveau du néphridiopore, stade g (2,3 μ). e Coupe au stade g au niveau des entonnoirs (4,7 μ). f Début de la régénération de l'épistome (2,3 μ). g Formation de la cavité de l'épistome dans le repli épidermique (2,4 μ). h Régénération de l'épistome, coupe au niveau des diverticules vasculaires (2,4 μ). i Jonction des deux replis de l'épistome au-dessus de la bouche (2,3 μ)

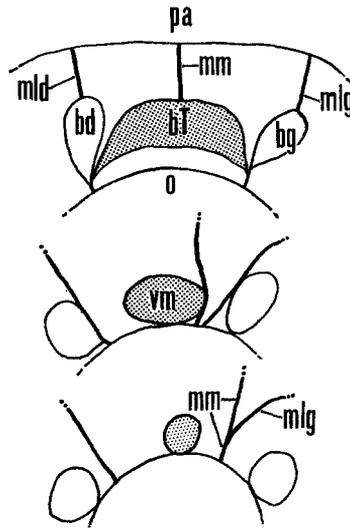


Fig. 11. Représentation schématique de la disposition des mésentères au stade 5 (d'après des coupes transversales sériées) au niveau et sous le diaphragme dans le métasome

Alors que le diaphragme est en place ventralement, le mésentère oral, présent au-dessus de ce dernier, disparaît totalement du mésosome peu avant la jonction des deux branches ventrales du vaisseau lophophoral (Fig. 7g).

Lors de l'apparition des tentacules dorsaux, les mésentères latéraux fixés sur l'arc efférent du vaisseau lophophoral subissent une rotation de 180° environ, comme le montrent les Fig. 7d et e. Ces mésentères ne suivent pas les branches dorsales du vaisseau lophophoral (Fig. 7f).

La dernière modification consiste en la disparition progressive des mésentères latéraux depuis l'entonnoir des néphridies jusqu'au diaphragme. Il se forme d'abord une petite ouverture près du futur entonnoir, mettant en communication cœlomes oral et anal (Fig. 8d, 9i); elle augmente vers le diaphragme et vers l'œsophage pour le mésentère latéral droit et vers l'intestin pour le gauche (Fig. 8e, f; 10c), jusqu'à la disparition complète de ces mésentères dans leur partie antérieure comprise entre l'entonnoir néphridial, le tube digestif et le diaphragme (Fig. 8g, 10e). Cette modification entraîne également la disparition du mésentère médian dans sa partie antérieure au niveau de cette ouverture (Fig. 8g; 10c, e). Il est intéressant de remarquer que chez *Phoronis psammophila* les mésentères latéraux sont totalement absents dans leur

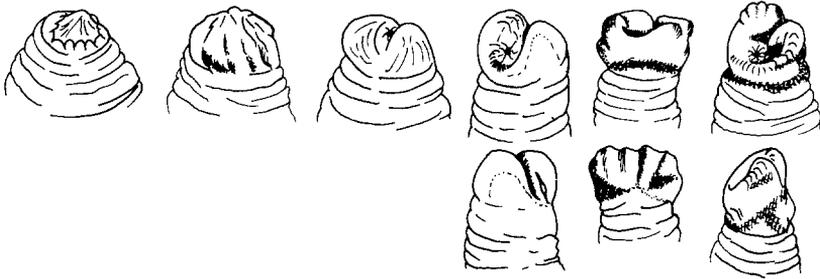
partie antérieure, tandis que chez *Phoronis muelleri* dont les néphridies sont du même type (Emig, 1969), les mésentères latéraux ne présentent qu'une ouverture au niveau des entonnoirs.

VI. Régénération du lophophore

Au cours du stade 2, des cellules mésodermiques se mettent en place dans les régions dorso-latérales, principalement dans les coelomes oraux. Elles repoussent dans un premier temps la musculature longitudinale, dans un deuxième la musculature circulaire, vers l'intérieur des coelomes (Fig. 7h—j). Ces cellules s'appliquent à leur place contre la membrane basale de la paroi du corps, et cela jusqu'au niveau où se fera l'insertion du diaphragme (Fig. 7h). Vis-à-vis de ces cellules mésodermiques, on observe un épaissement de l'épiderme ancien (Fig. 7h), ainsi que la disparition rapide des produits de sécrétion glandulaire dans les cellules épidermiques (Fig. 7i); dans ces régions, la membrane basale s'amincit. Une amorce d'évagination de l'épiderme marque le début de l'apparition des premières ébauches lophophorales (Fig. 7h, 9a, 12c). On constate qu'à ce niveau les cellules mésodermiques se disposent en deux ou trois couches et qu'elles sont au contact direct avec la couche nerveuse épithéliale et de l'épiderme (Fig. 4j, 7j, 7k). Ce dernier présente de nombreuses mitoses.

Les premières ébauches du lophophore croissent rapidement et acquièrent la forme de deux cornes situées dans les régions dorso-latérales, de part et d'autre du stomodeum qui est déjà ouvert (Fig. 9a, 12c, d). Elles se développent progressivement autour du stomodeum, qui reste logé dans une «cavité» lophophorale dont le fond est constitué par l'épiderme régénéré lors des stades 1 et 2 (Fig. 4j, 12d). L'ébauche lophophorale entoure ensuite la bouche et forme une lèvre dont les bords dorso-latéraux sont les plus élevés (Fig. 12e). Ultérieurement, les bords postérieurs de cette lèvre s'infléchissent dorso-ventralement en direction de la bouche, délimitant ainsi la cavité lophophorale (Fig. 12f). En accord avec Selys-Longchamps (1907), nous avons constaté que ces stades présentent fréquemment de rapides changements de forme, dûs à des changements de pression du liquide coelomique.

Les ébauches tentaculaires apparaissent sous la forme d'échancrures du bord supérieur de la lèvre lophophorale (Fig. 9b, 12f), puis les tentacules se développent symétriquement par rapport au plan dorso-ventral et deviennent libres, mais restent soudés par leur base (Fig. 7f, g; 12g, h). Leur régénération s'effectue selon la Fig. 6, les derniers tentacules formés étant les pré-buccaux. L'augmentation du nombre de tentacules en fonction du temps est indiquée dans le tableau ci-dessous (voir également la Fig. 3).



Heures (après section)	Moyenne du nombre de tentacules	Intervalle du nombre de tentacules
44	38	34—42
48	42	34—46
50	46	40—51 ^a
60	54	49—60
72	60	58—67

^a Apparition des tentacules pré-buccaux.

Le lophophore présente une forme en fer à cheval, mais les tentacules post-buccaux sont encore disposés en deux rangées parallèles (Fig. 12h). Lorsque les tentacules pré-buccaux sont régénérés, le nombre de tentacule continue à augmenter dans la région post-buccale, qui correspond à la zone d'accroissement du lophophore (Fig. 7f, g), décrite par Selys-Longchamps (1907). Alors que la plupart des tentacules acquièrent très vite la même longueur, seuls les derniers tentacules post-buccaux sont plus courts. Avec l'augmentation du nombre de tentacules, le lophophore tend progressivement à prendre sa forme définitive en fer à cheval (Fig. 7g), les tentacules post-buccaux devenant parallèles aux tentacules ventraux et les pointes du lophophore commençant à s'incurver (Fig. 7f, g).

Du point de vue histologique, les zones à régénération rapide du lophophore sont caractérisées par la présence de plusieurs couches de cellules mésodermiques, tandis que les autres zones n'en présentent qu'une seule couche. Ces amas cellulaires sont surtout importants dans la région antérieure de la lèvre lophophorale, où l'on observe la formation des bases des futurs tentacules (Fig. 4j, 9b). Ces derniers se présentent d'abord sous forme de diverticules en doigt de gant de la paroi cœlomique (Fig. 9b). Ils ne seront irrigués qu'ultérieurement, lorsqu'ils formeront des échancrures de la lèvre lophophorale, avant de devenir libres. On remarque encore fréquemment la présence de quelques cellules du bouchon cicatriciel entre la bouche et l'anus (Fig. 4j). De nombreux amas

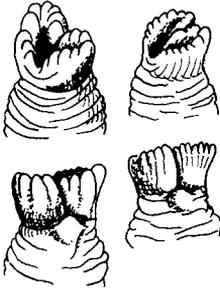


Fig. 12. Stades successifs de la régénération de l'extrémité antérieure, après section (d—h: en haut, vue ventro-latérale; en bas, vue dorsale ou dorso-latérale)

de cellules mésodermiques sont présents dans la zone d'accroissement des tentacules (Fig. 10g, i).

VII. Régénération de l'épistome

L'épistome régénère à partir d'une zone située à la base des tentacules, sur la face interne des deux pointes du lophophore (Fig. 10f). La régénération débute dans ces deux régions et progresse sous forme de deux replis qui se rejoignent au niveau de la bouche (Fig. 7f; 10g, h, i). Ces replis proviennent de la multiplication (par mitoses) des cellules épidermiques et restent innervés par la couche nerveuse épithéliale (Fig. 10f, g). Du côté interne et à ce niveau, des cellules mésodermiques du cœlome lophophoral s'accumulent contre la membrane basale épidermique et provoquent la formation d'une cavité (Fig. 10g, h) qui se développe parallèlement au repli épidermique. Les deux formations symétriques de l'épistome viennent se rejoindre au niveau de la bouche (Fig. 10i). L'épistome prend alors la forme d'une lèvre qui se prolonge dans la bouche par un renflement fortement cilié (Fig. 7e—g). La cavité de l'épistome est tapissée de cellules mésodermiques, dont certaines forment des «ponts» entre les deux faces de la lèvre (Fig. 7f, 10h), en se différenciant ultérieurement en fibres musculaires. La cavité de l'épistome est fermée en avant par le vaisseau lophophoral et les tentacules post-buccaux (Fig. 7f, 10h), mais communique largement avec le cœlome lophophoral vers l'arrière (Fig. 7g).

VIII. Régénération du système nerveux

La couche nerveuse épithéliale est présente dès les premiers stades entre le bouchon et l'épiderme cicatriciel, et des fibres nerveuses cheminent à la base de ce dernier. Lors de la régénération du lophophore, la couche nerveuse épithéliale participe à l'innervation du mésosome. Elle tend à s'épaissir entre la bouche et l'anus au fond de la cavité lophophorale (Fig. 10d), ainsi qu'au niveau de l'insertion du diaphragme (Fig. 10b, d): elle régénère ainsi progressivement le nerf circulaire et le

ganglion nerveux central, le premier à partir de la couche nerveuse épithéliale ancienne et le second à partir de la couche régénérée au niveau du bouchon cicatriciel.

La fibre nerveuse géante subit après la section un retrait des bords de la plaie. A partir du stade 4, cette fibre présente des prolongements nerveux en direction céphalique (Fig. 4h). Lors de la formation de la branche ascendante des néphridies, elle vient se placer contre le bord dorsal de cette branche et se poursuit le long de celle-ci jusque dans le ganglion (Fig. 9g, i, j; 10a, c, e).

G. Discussion

L'étude que nous venons de faire chez *Phoronis psammophila* est une description des stades successifs de la régénération et des principales étapes de l'organogénèse de la région antérieure, tels qu'ils apparaissent à la suite d'une section expérimentale; mais nous avons vérifié que les stades de régénération observés lors d'une autotomie correspondent à ceux décrits dans ce travail.

Pour Giard (1878), l'autotomie des Phoronidiens est une autotomie économique: «l'animal réduit son volume par amputation volontaire parce qu'il se trouve dans des conditions défavorables au point de vue nutrition et même au point de vue respiratoire.» Schultz (1903) s'élève contre les observations de Cori (1890), qui a constaté que le lophophore d'animaux récoltés est fréquemment absent ou en régénération; Cori (1890) mentionne également que d'après des pêcheurs de Faro (Messine) les lophophores sont la proie de petits poissons. Schultz (1903) constatant qu'il est très difficile de couper les lophophores des *Phoronis* par suite de leur rapidité de retrait dans leur tube estime au contraire qu'ils ne peuvent être la proie des prédateurs.

Comme Cori (1890), nous avons également constaté qu'un certain nombre de *Phoronis* autotomisent le lophophore lors de la récolte, mais c'est principalement lors de leur maintien en aquarium qui se produit cette autotomie, et ceci pour un très grand nombre d'animaux. Johnson (1967) chiffre à 58% le pourcentage d'autotomie chez *Phoronopsis harmeri*. De même nous avons observé que quelques individus récoltés sont en régénération. Lors de plongées, nous avons pu faire quelques expériences sur le retrait des *Phoronis* dans leur tube (Emig, 1966). Nous avons ainsi constaté que si un courant créé artificiellement n'est pas trop brutal, il ne provoque généralement pas le retrait de l'animal, ce qui est contrairement à l'opinion de Schultz (1903) et nettement en faveur d'une possibilité d'amputation des lophophores par des prédateurs. En aquarium, les animaux en début de régénération se maintiennent au fond de leur tube (Johnson, 1967) et n'apparaissent hors de ce dernier qu'une fois les tentacules en cours de régénération.

Si la *Phoronis* autotomise sa région antérieure sous l'effet d'un choc (récolte), ou des conditions défavorables, comme l'a déjà constaté Selys-Longchamps (1907), il faut néanmoins remarquer que ce n'est pas le cas de tous les individus. Aussi je pense que l'autotomie est surtout liée, comme le rejet cyclique du lophophore, à l'état physiologique dans lequel se trouve l'animal, à son stade, au moment où surviennent les conditions défavorables. Comme Selys-Longchamps (1907), je ne partage pas l'idée émise par Giard (1878) et Schultz (1903) selon laquelle l'autotomie est économique, car l'animal ne se maintient pas en état d'organisation simplifiée, mais régénère rapidement un nouveau lophophore, même dans de mauvaises conditions de milieu. La régénération elle-même est économique ou une «réduction» d'après Schultz (1903), c'est-à-dire que l'autotomie provoque une diminution de la longueur de l'animal : la régénération de la région antérieure est faite à partir de l'épiderme ancien, l'épiderme cicatriciel étant limité au fond de la cavité lophophorale. Cette diminution est néanmoins insignifiante par rapport à la longueur de l'animal et ne peut donc être prise en considération pour expliquer une réaction à de mauvaises conditions.

Comme Selys-Longchamps (1907) et Marsden (1957), et contrairement à Cori (1890) et Schultz (1903), nous avons observé qu'après sa cicatrisation la région antérieure autotomisée ou sectionnée dégénère en quelques jours et est incapable de régénérer un nouvel individu : l'autotomie n'est donc pas reproductrice. Selys-Longchamps (1907) émet l'hypothèse selon laquelle cette régénération est adaptative aux mutilations que la *Phoronis* est susceptible de subir. Personnellement je pense que l'autotomie et la régénération de la région antérieure sont principalement liées à la physiologie des Phoronidiens. L'autotomie reproductrice du lophophore de *Phoronis ovalis* est actuellement le seul cas connu (Silén, 1955).

Nous espérons que les lacunes de nos conclusions pourront être comblées lors de l'étude de l'autotomie reproductrice (reproduction asexuée) chez *Phoronis psammophila* (Emig, 1972).

Abbreviations des figures

a	anus	g	gouttière néphridiale
aa	arc afférent	gl	ganglion nerveux central
ae	arc efférent	i	intestin
B	bouche	lo	lophophore
ba	branche ascendante de la néphridie	m	muscle
bc	bouchon cicatriciel	mb	membrane basale
bd	branche droite	mc	muscle circulaire
bde	branche descendante de la néphridie	mL	muscle longitudinal
bg	branche gauche	ml	mésentère latéral
bT	barre du T sanguin	mlD	mésentère latéral droit
bv	branche ventral	mlg	mésentère latéral gauche

c	capillaire sanguin	ma	mésentère anal
ce	cavité de l'épistome	mo	mésentère oral
cm	cellule mésodermique	mm	mésentère médian
cn	cellule néphridiale	mp	manchon péritonéal
ene	couche nerveuse épithéliale	n	néphridiopore
et	capillaire tentaculaire	nc	nerf circulaire
cv	corne vasculaire	o	cesophage
d	diaphragme	pa	papille anale
dv	diverticule vasculaire	pe	préestomac
E	épistome	s	stomodeum
e	épiderme	t	tentacule
ea	épiderme ancien	tp	tentacule post-buccal
ec	épiderme cicatriciel	tpb	tentacule prébuccal
el	ébauche lophophorale	vl	vaisseau latéral
en	entonnoir néphridial	vlo	vaisseau lophophoral
fg	fibre nerveuse géante	vm	vaisseau médian

Sur les Fig. 4, 7, 9, 10, les dimensions en μ correspondent à environ 0,9 mm sur ces figures.

Références

- Beneden, P. Van: Note sur un annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de *Crepina*. Ann. Sci. nat. **10**, 11—23 (1858).
- Cori, C. J.: Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. Z. wiss. Zool. **51**, 480—568 (1890).
- Emig, C. C.: Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille et environs; Etang de Berre). Rec. Trav. Stn mar. Endoume **40**, 161—248 (1966).
- Emig, C. C.: Etude comparative des néphridies de *Phoronis psammophila* Cori, *Phoronis hippocrepia* Wright et *Phoronopsis harmeri* Pixell. Bull. Soc. zool. Fr. **93**, 109—114 (1968).
- Emig, C. C.: Etude anatomique des néphridies chez divers Phoronidiens. Tethys **1**, 477—484 (1969).
- Emig, C. C.: Reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila*. Mar. Biol. **13**, 247—258 (1972).
- Giard, A.: L'autotomie dans la série animale. Rev. sci. (Paris) **12**, 629—630 (1887).
- Gilchrist, J. D.: Reproduction by transverse fission in *Phoronopsis*. Quart. J. micr. Sci. **63**, 493—507 (1919).
- Harmer, S. F.: On *Phoronis ovalis*. Quart. J. micr. Sci. **62**, 115—148 (1917).
- Johnson, R. G.: The vertical distribution of the infauna of a sand flat. Ecology **48**, 571—578 (1967).
- Marcus, E.: *Phoronis ovalis* from Brazil. Zoologia (Sao Paulo) **14**, 157—170 (1949).
- Marsden, J. R.: Regeneration in *Phoronis vancouverensis*. J. Morph. **101**, 307—323 (1957).
- Schultz, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. 3. Über Regenerationserscheinungen bei *Phoronis mülleri* Sel. Long. Z. wiss. Zool. **75**, 391—420 (1903).
- Selys-Longchamps, M. De: *Phoronis*. Fauna Flora Golf Neapel **30**, 1—280 (1907).
- Silén, L.: Autotomized tentacle crowns as propagative bodies in *Phoronis*. Acta zool. (Stockh.) **36**, 157—165 (1955).

Dr. Christian Charles Emig
Station Marine d'Endoume
Rue de la Batterie-des-Lions
13007 Marseille 7°, France