

PHORONIDIENS DE MADAGASCAR

Christian C. EMIG

Station Marine d'Endoume. 13007 Marseille, France

SUMMARY

Four species of *Phoronida* occur on Madagascar coasts (S.W. of Indian Ocean) : *Phoronis muelleri*, *P. australis*, *Phoronopsis albomaculata*, *Phoronopsis californica*. Their ecology and the diagnosis of their taxonomic features have been studied in some detail. The geographical distribution of each species is discussed with regard to their occurrence reported in the Pacific, Indian and Atlantic Oceans.

RESUME

Les Phoronidiens sont représentés à Madagascar (S.W. Océan Indien) par quatre espèces : *Phoronis muelleri*, *P. australis*, *Phoronopsis albomaculata*, *Phoronopsis californica*. Leur écologie et la diagnose de leurs caractères taxonomiques sont étudiées. La répartition géographique de chacune de ces quatre espèces est discutée en fonction des localités actuellement connues dans les Océans Pacifique, Indien et Atlantique.

INTRODUCTION

Les Phoronidiens étaient jusqu'à ces dernières années totalement inconnus dans les eaux marines de Madagascar. Leur présence a été révélée à la suite d'études bionomiques entreprises par divers auteurs, dans la région de Tuléar, de Nosy-Bé et dans la baie d'Ambaro (fig. 1). Les espèces suivantes ont ainsi pu être déterminées et étudiées : *Phoronis muelleri*, *Phoronis australis*, *Phoronopsis albomaculata*, *Phoronopsis californica*. Les résultats des études sur ces espèces de Madagascar ont été mentionnés dans divers travaux par Emig (1969b, 1970, 1971), Emig et Plante (1969), Emig et Thomassin (1969). Le but de mon travail étant de réunir les connaissances sur les Phoronidiens de Madagascar, j'y inclurai également les données nouvelles concernant ces espèces.

PHORONIS MUELLERI (*) Selys-Longchamps, 1903

1. — Localités

Baie d'Ambaro (Emig, 1970).

(*) Le Code de Nomenclature Zoologique préconise l'orthographe *muelleri* (au lieu de *mülleri*).

Tuléar : atterrissage sablo-vaseux devant la Station Marine de Tuléar (Pichon, 1967) ; pente interne du Grand Récif, (Emig et Thomassin, 1969) ; à proximité de la passe nord du lagon (chenal postrécifal) (Emig 1970).

2. - Biotopes

A Madagascar, *Phoronis muelleri* recherche des fonds sablo-vaseux de décantation de matières organiques (Emig et Thomassin, 1969). Dans le lagon de Tuléar (S.W. de Madagascar) sur la pente interne du Grand Récif (fig. 1b), *P. muelleri* a été découverte, à 5 m de profondeur environ, en compagnie de *Phoronopsis albomaculata* (voir biotope de cette espèce) dans des sables grossiers bien classés, colmatés par une fraction fine, sous l'influence de courants de fond. Mais dans ce biotope *P. muelleri* semble une espèce accidentelle, provenant probablement des sables vaseux à *Ensiculus philippianus*, situés plus profondément d'après la carte des communautés benthiques de Guérin-Ancey (1970). C'est dans ces sables vaseux à *Ensiculus* (station D 47), que *P. muelleri* a été récoltée, à 13 m de profondeur, à proximité de la passe nord

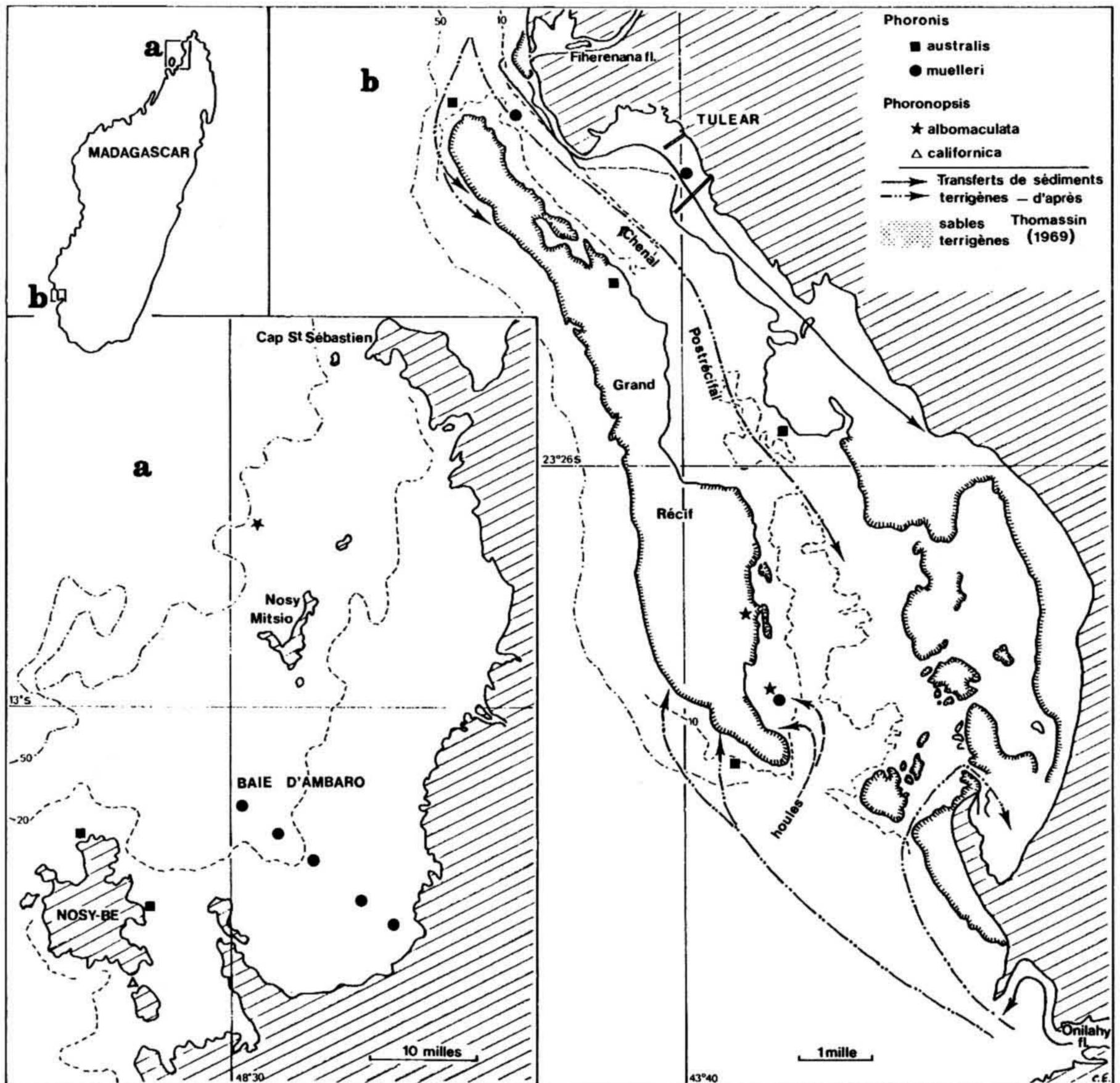


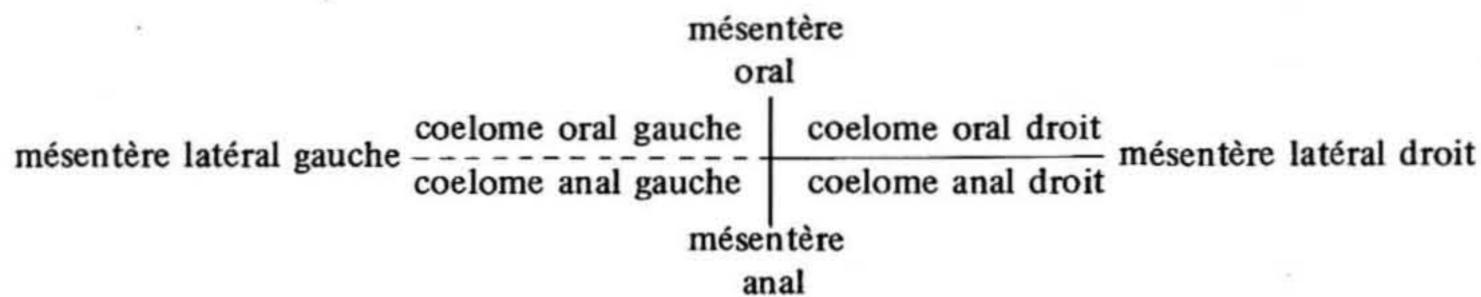
Figure 1 - Localisation des Phoronidiens à Madagascar : a. région de Nosy-Bé et de la baie d'Ambaro ; b. région de Tuléar.

du lagon (ou chenal postrécifal) d'après Emig (1970), Guérin-Ancey (1970). Cette station est sous l'influence de courants de fond (courants de marées, transfert littoral), les eaux y sont chargées de suspensions organiques (fig. 1 b). Sur les atterrissements littoraux devant la Station Marine de Tuléar, Pichon (1967) signale un Phoronidien, *Phoronis muelleri* (sic), dans des sables fins vaseux à Entéropneustes au niveau des basses-mers, dans un mode plus ou moins calme (fig. 1b); cette station est située au niveau d'un transfert direct de sables terrigènes, d'après la carte de Thomassin (1969). Comparant ce biotope à celui à *Ensiculus*, Guérin-Ancey (1970) se demande s'il ne pourrait pas s'agir d'une variation du peuplement d'une même biocoenose en fonction de la profondeur.

Dans la baie d'Ambaro (N.W. de Madagascar), *P. muelleri* vit dans des sédiments vaseux et sablo-vaseux (fig. 1a) provenant de la sédimentation fluviale; les eaux sont chargées de fortes teneurs en matières organiques (Emig, 1970; Plante et Plante-Cuny, 1971).

3. - Muscles longitudinaux

Les formules musculaires ont été établies d'après Selys-Longchamps (1907). Dans ces formules l'absence du mésentère latéral gauche chez *P. muelleri* est indiquée par un trait en pointillé.



Chez les exemplaires de Madagascar, nous avons pu établir 7 formules musculaires (Emig, 1970) :

$$\frac{9}{4} \left| \frac{9}{3} = 25 ; \frac{9}{4} \left| \frac{9}{4} = 26 ; \frac{11}{3} \left| \frac{10}{3} = 27 ; \frac{9}{5} \left| \frac{9}{5} = 28 ; \frac{9}{5} \left| \frac{10}{5} = 29 ; \frac{9}{5} \left| \frac{11}{5} = 30 ; \frac{10}{5} \left| \frac{10}{5} = 30.
 \right.
 \right.
 \right.$$

Il nous a paru intéressant de comparer ces résultats avec ceux obtenus dans d'autres localités (Tableau 1). Récemment j'ai pu déterminer et étudier (résultats non publiés) de nombreux individus de *P. muelleri*, récoltés par Brunel (1970) dans la baie de Gaspé (Côte Est du Canada) et par Ziegelmeier (1970) dans la baie de Helgoland.

Dans le tableau 1, on constate que la formule moyenne est plus basse dans les eaux froides (arctiques), au Canada, et qu'elle est plus forte dans les eaux tropicales, à Madagascar. Cette différence

Tableau 1.

Comparaison entre les formules moyennes et générales de *Phoronis muelleri* dans différentes localités.

Localités	Nombre d'individus	Formules moyennes	Formules générales
Gaspé	19	$\frac{8}{3} \left \frac{8}{3} = 22$	$\frac{8-9}{3} \left \frac{7-9}{3-4} [21-24]$
Helgoland	74	$\frac{9}{3} \left \frac{9}{3} = 24$	$\frac{8-11}{3-4} \left \frac{8-10}{3-4} [22-27]$
Oléron	13	$\frac{10}{3} \left \frac{9}{3} = 25$	$\frac{10}{3} \left \frac{9-11}{3} [25-27]$
Suède	32	$\frac{10}{3} \left \frac{9}{3} = 25$	$\frac{9-13}{3-4} \left \frac{8-10}{3-4} [23-28]$
Madagascar	7	$\frac{9}{5} \left \frac{10}{4} = 28$	$\frac{9-11}{3-5} \left \frac{9-11}{3-5} [25-30]$

correspond à un nombre de muscles plus élevé dans les coelome anaux (Tableau 1 : colonne des formules générales). Grâce aux nouveaux résultats portés dans le tableau 1, la formule générale de *P. muelleri* devient la suivante :

$$\frac{8-13}{3-5} \Big| \frac{7-11}{3-5} [21-30]$$

4. — Diagnose de *Phoronis muelleri*

Les caractères taxonomiques, à l'exception des muscles longitudinaux étudiés ci-dessus, correspondent à ceux indiqués par Emig (1969b, 1970, 1971).

Longueur : 50-120 mm (diamètre de 0,2 à 1 mm).

Couleur : lophophore avec pigmentation en grains jaunâtre à rouge ; corps jaunâtre à chair.

Lophophore : en forme de fer à cheval avec les pointes légèrement incurvées vers la cavité lophophorale. Les tentacules pré-buccaux diminuent de longueur dans le plan médian jusqu'à devenir aussi courts que les post-buccaux (fig. 2).

Tentacules : 40 – 98 (longueur 1 mm environ).

Néphridies : du type à un seul entonnoir (fig. 3) ; branche descendante courte ; branche ascendante s'ouvrant sur la papille anale ; néphridiopore généralement au niveau de l'anus sur la papille anale (fig. 8b).

Fibre nerveuse géante : unique, à gauche ; diamètre : 7-40 μ (fig. 8e).

Muscles longitudinaux :

$$\frac{8-13}{3-5} \Big| \frac{7-11}{3-5} [21-30]$$

Gonade : espèce probablement hermaphrodite ; organes lophophoriens larges et glandulaires ; absence des glandes nidamentaires ; émission des œufs directement dans l'eau de mer.

Autre caractère : absence du mésentère latéral gauche (fig. 8e), sauf au niveau des néphridies.

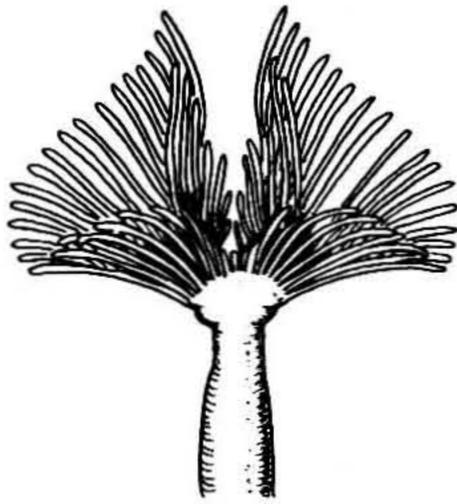


Figure 2 — Lophophore de *Phoronis muelleri* (vue dorsale ; d'après Cori, 1930).



Figure 3 — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis muelleri* et sa projection (d'après Emig, 1969b). A : branche ascendante ; D : branche descendante ; e : entonnoir ; n : néphridiopore

PHORONIS AUSTRALIS Haswell, 1883

1. — Localités.

Nosy-Bé : récifs coralliens de Befefeky et d'Amporaha (Emig, 1971 ; Emig, Herberts, Thomassin, 1972).

Tuléar : Grand Récif de Tuléar (cornes Nord et Sud ; herbiers de Phanérogammes) : pente externe du Banc de Mareana (Emig, 1971 ; Emig, Herberts, Thomassin, 1972).

2. — Biotopes.

Phoronis australis vit dans le tube de *Cerianthus maua* (détermination C. Herberts), dans des eaux chargées de particules en suspension et soumises à une agitation (fig. 1). Le fond est toujours un sédiment vaseux, colonisé ou non par un herbier de Phanérogammes. La profondeur est de 10 à 12 m à Nosy-Bé ; elle varie de quelques décimètres à 30 m à Tuléar (fig. 1).

P. australis est un cas unique de Phoronidien vivant en association avec un Cérianthe. A Madagascar, j'ai pu remarquer que les *Phoronis* sont situées dans la partie muqueuse externe du tube et ne participent pas au tube proprement dit du Cérianthe ; de jeunes exemplaires ont également été découverts dans un tube déjà épais de Cérianthe (Emig, 1971). Ces observations ne confirment pas les hypothèses émises par Haswell (1885), et une étude en cours (Emig, Herberts, Thomassin) précisera la position exacte de *P. australis* dans le tube de son hôte.

La position de *P. australis* sur le Cérianthe-hôte n'a été figurée que par MacNae et Kalk (1958), mais grâce à l'obligeance de P. Laboute, nous pouvons reproduire une photographie de cette position (fig. 8 d).

De nombreux auteurs mentionnent l'association de *P. australis* et d'un Cérianthe, mais aucun ne fait mention du nom d'espèce de ce dernier ; seul le nom de genre est parfois cité : *Cerianthus*. A Madagascar, il s'agit de *Cerianthus maua* Carlgren, 1900 (redécrite par Emig, Herberts, Thomassin 1972).

Récemment, Fishelson (1970, fig. 11) a récolté à Eilat, en Mer Rouge, un exemplaire de *Cerianthus mana* (sic) dont le tube logeait deux grands individus de *Phoronis* que cet auteur attribue par erreur à l'espèce *californica*. Il s'agit de toute évidence de *P. australis*.

3. — Muscles longitudinaux

Bien que les formules musculaires des exemplaires de Madagascar aient déjà été publiées (Emig, 1971), il me semble indispensable de rappeler ici l'ensemble des résultats.

$$\text{Nosy-Bé : } \frac{18}{10} \left| \frac{22}{7} \right. = 57 ; \frac{20}{10} \left| \frac{20}{9} \right. = 59 ; \frac{19}{10} \left| \frac{21}{9} \right. = 59 ; \frac{20}{10} \left| \frac{21}{9} \right. = 60 ; \frac{20}{11} \left| \frac{24}{8} \right. = 63 ;$$

$$\frac{23}{11} \left| \frac{24}{9} \right. = 67 ; \frac{23}{10} \left| \frac{25}{9} \right. = 67 ; \frac{24}{12} \left| \frac{22}{10} \right. = 68 ; \frac{21}{12} \left| \frac{25}{11} \right. = 69 ; \frac{25}{11} \left| \frac{23}{10} \right. = 69 ; \frac{25}{11} \left| \frac{26}{9} \right. = 71 ;$$

$$\frac{24}{11} \left| \frac{27}{10} \right. = 72 ; \frac{25}{11} \left| \frac{27}{10} \right. = 73 ; \frac{23}{15} \left| \frac{26}{9} \right. = 73.$$

$$\text{Tuléar : } \frac{20}{10} \left| \frac{23}{9} \right. = 62 ; \frac{20}{13} \left| \frac{23}{8} \right. = 64 ; \frac{22}{10} \left| \frac{23}{9} \right. = 64 ; \frac{22}{12} \left| \frac{23}{8} \right. = 65 ; \frac{24}{10} \left| \frac{24}{9} \right. = 67 ;$$

$$\frac{25}{12} \left| \frac{25}{9} \right. = 71 ; \frac{25}{14} \left| \frac{25}{9} \right. = 73 ; \frac{26}{15} \left| \frac{27}{9} \right. = 77 ; \frac{28}{15} \left| \frac{27}{9} \right. = 79 ; \frac{29}{16} \left| \frac{26}{10} \right. = 81.$$

Rappelons également qu'à l'exception des 12 formules musculaires mentionnées par Emig et Marche-Marchad (1969) et celles indiquées ci-dessus, seul Cori (1939) en indique une : $\frac{20}{4} \left| \frac{17}{6} \right. = 47$. Nous avons

pu en établir une autre d'après la figure 18 de Benham (1889) : $\frac{17}{4} \left| \frac{17}{5} \right. = 43$.

Dans le tableau 2, nous comparons les formules obtenues dans les deux localités malgaches et dans celle du Sénégal (Emig et Marche-Marchad, 1969). On constate que selon la localité la moyenne des muscles longitudinaux présente une différence importante, mais les intervalles de variation des nombres de muscles se chevauchent. Nous pouvons conclure que les muscles longitudinaux de *P. australis* varient de façon importante selon les localités géographiques (Emig, 1971).

Tableau 2

Comparaison des formules musculaires moyennes et générales de *Phoronis australis* dans trois localités (d'après EMIG, 1971).

Localités	Nombre d'individus	Formules moyennes	Formules générales
Sénégal	12	$\frac{20}{10} \frac{17}{8} = 55$	$\frac{17-23}{8-11} \frac{14-20}{7-9} [48-61]$
Nosy-Bé	14	$\frac{22}{11} \frac{24}{9} = 66$	$\frac{18-25}{10-15} \frac{20-27}{7-11} [57-73]$
Tuléar	10	$\frac{24}{13} \frac{25}{9} = 71$	$\frac{20-29}{10-16} \frac{23-27}{8-10} [62-81]$

La formule générale de *P. australis* est la suivante :

$$\frac{17-29}{4-16} | \frac{14-27}{5-11} [43-81] \text{ et la formule moyenne est } 64 = \frac{22}{11} | \frac{22}{9}$$

Le nombre de muscles longitudinaux s'accroît vers l'ampoule (Emig, 1971).

4. — Diagnose de *Phoronis australis*

Nous résumons dans cette diagnose les caractères taxonomiques de *P. australis* d'après Emig (1969b, 1971) et Emig et Marche-Marchad (1969).

Longueur : 50-200 mm (diamètre : 2-5 mm).

Couleur : lophophore pourpre foncé à noir, ou transparent (pour les exemplaires du Sénégal, Emig et Marche-Marchad, 1969) ; corps pourpre foncé à noir dans la région antérieure, ou rose-jaune (exemplaires du Sénégal).

Lophophore : enroulement des pointes en spirale à 2,5 à 3,5 tours (fig. 4) ; les tentacules sont soudés sur environ un tiers de leur longueur (fig. 5).

Tentacules : 600 – 1 000 environ ; longueur de 5 à 16 mm (fig. 5).

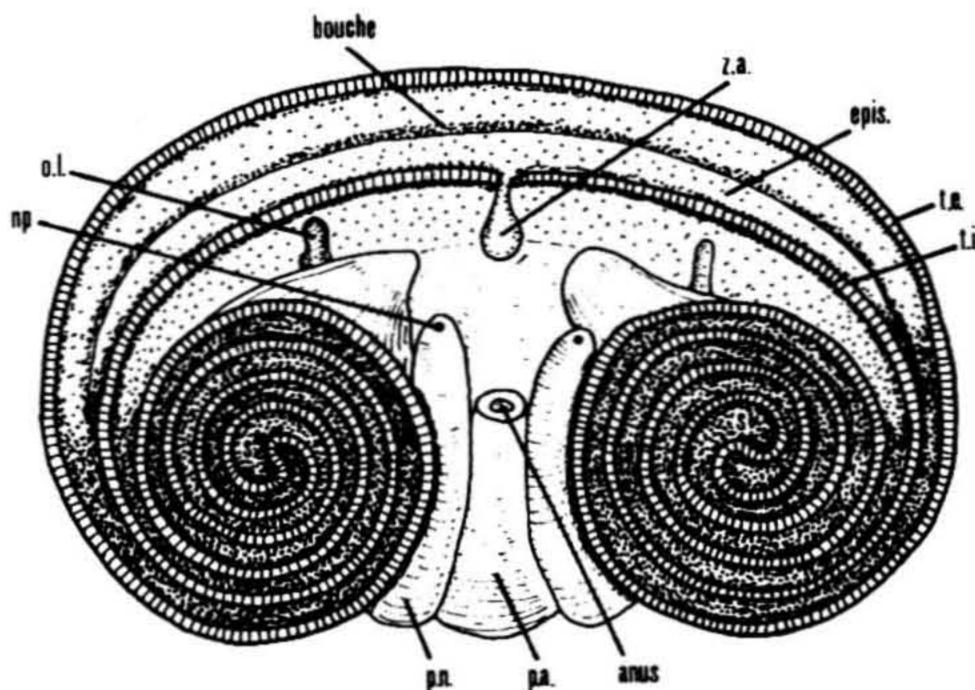


Figure 4 — Schéma du lophophore de *Phoronis australis* (d'après Benham, 1889), epis : épistome ; np : néphridiopore ; ol : organe lophophorien ; pa : papille anale ; pn : papille néphridiale ; te : tentacules externes ; ti : tentacules internes ; za : zone d'accroissement des tentacules.



Figure 5 — Lophophore de *Phoronis australis* (d'après Emig et Marche-Marchad, 1969) : vues dorsale et ventrale.

Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal grand, oral petit (fig. 6) ; absence de la branche descendante ; branche ascendante en arc-de-cercle ; néphridiopore sur la papille néphridiale, plus ou moins libre, au-dessus ou au niveau de l'anus (Emig, 1969 b, 1971).

Fibres nerveuses géantes : deux (fig. 8 a), une à gauche (diamètre : 5 - 11 μ) et une à droite (diamètre : 3 - 13 μ).

Muscles longitudinaux :

$$\frac{17 - 29}{4 - 16} \mid \frac{14 - 27}{5 - 11} [43 - 81]$$

Gonade : espèce hermaphrodite ; organes lophophoriens petits ; glandes nidamentaires du type 2 b (Zimmer, 1964 ; Emig, 1971) ; embryons retenus sur une corde de mucus dans le lophophore.

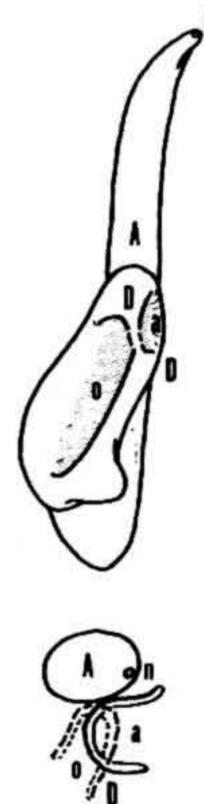
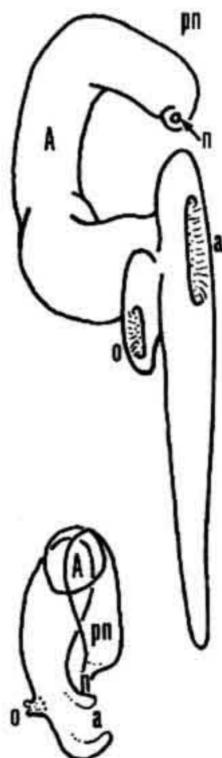


Figure 6 — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis australis* et sa projection (d'après Emig, 1971). A : branche ascendante ; a : entonnoir anal ; n : néphridiopore ; o : entonnoir oral ; pn : papille néphridiale.

Figure 7 — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronopsis albomaculata* et sa projection (d'après Emig et Thomassin, 1969). A : branche ascendante ; a : entonnoir anal ; D : branche descendante ; n : néphridiopore ; o : entonnoir oral.

PHORONOPSIS ALBOMACULATA Gilchrist, 1907

1. — Localités

Baie d'Ambaro (nouvelle localisation).

Tuléar : pente interne du Grand Récif (Emig et Thomassin, 1969).

2. — Biotopes

Dans le lagon de Tuléar, *Phoronopsis albomaculata* vit dans des graviers et sables grossiers bien classés, colmatés en profondeur par une fraction fine (Emig et Thomassin, 1969). Ces sédiments sont principalement issus de la désagrégation des édifices récifaux et sont mis en place par l'action des houles (fig. 1 b). La faune associée est référable à la biocoenose des sables grossiers sous l'influence de courants de fond. Elle est dans son ensemble identique à celle rencontrée dans les sédiments épircifaux de la zone à Madréporaires dispersés (Thomassin, 1969). La densité de *Phoronopsis albomaculata* peut atteindre 17 individus pour 50 dm³. La profondeur de la station est de quelques mètres.

Un exemplaire de *Phoronopsis albomaculata* a été récolté dans les sédiments fins d'une dune hydraulique (fig. 1 b) ; sa localisation dans ce biotope limitrophe est accidentelle (Emig et Thomassin, 1969).

Dans la baie d'Ambaro, un individu de *Phoronopsis albomaculata* a été trouvé dans un sable gris à *Amphiura* sp., dont la faune correspond à un peuplement de sables profonds soumis à des courants assez forts, à une profondeur de 45 m (communication personnelle de R. Plante). Ce peuplement est actuellement étudié par R. Plante.

Comme toutes les espèces de Phoronidiens vivant dans des sédiments meubles, *Phoronopsis albomaculata* est probablement enfoncée verticalement dans ces sédiments (Emig et Thomassin, 1969), contrairement à l'avis de Gilchrist (1907).

Récemment, *Phoronopsis albomaculata* a été découverte sur la Côte d'Ivoire (Coll. P. Leloeuff) à Grand Bassam (3°49'5 W ; 5°08'N) à une profondeur de 35 m environ (fig. 11) dans une vase sableuse gris-verte avec 45 p. cent de fraction grossière (quartz, "fecal pellets", débris coquilliers). Les courants dans cette station varient au niveau du fond de 0,3 à 8 nœuds. *Phoronis psammophila* Cori a été récoltée dans la même localité (3°49'5 W ; 5°12'N), à une profondeur de 20 m, dans un sable fin (fig. 11).

3. — Muscles longitudinaux

Des formules musculaires ont été établies chez 17 individus par Emig et Thomassin (1969) :

$$\begin{array}{l} \frac{21}{13} \left| \frac{21}{12} \right. = 67 ; \frac{20}{14} \left| \frac{24}{10} \right. = 68 ; \frac{22}{12} \left| \frac{23}{12} \right. = 69 ; \frac{22}{13} \left| \frac{22}{12} \right. = 69 ; \frac{22}{13} \left| \frac{24}{11} \right. = 70 ; \\ \frac{21}{13} \left| \frac{24}{13} \right. = 71 ; \frac{23}{14} \left| \frac{21}{13} \right. = 71 ; \frac{21}{15} \left| \frac{22}{13} \right. = 71 ; \frac{21}{15} \left| \frac{22}{15} \right. = 73 ; \frac{24}{14} \left| \frac{22}{13} \right. = 73 ; \frac{24}{15} \left| \frac{22}{14} \right. = 75 ; \\ \frac{26}{11} \left| \frac{27}{11} \right. = 75 ; \frac{25}{15} \left| \frac{24}{13} \right. = 77 ; \frac{24}{15} \left| \frac{26}{14} \right. = 79 ; \frac{27}{15} \left| \frac{26}{12} \right. = 80 ; \frac{24}{18} \left| \frac{26}{12} \right. = 80 ; \frac{30}{14} \left| \frac{24}{14} \right. = 82. \end{array}$$

A ces résultats, il nous faut ajouter la formule mentionnée par Gilchrist (1907) : $\frac{32}{18} \left| \frac{30}{14} \right. = 94$ et celle établie sur un des exemplaires de la Côte d'Ivoire : $\frac{21}{12} \left| \frac{19}{14} \right. = 66$. Cette dernière formule modifie la formule musculaire générale de Emig et Thomassin (1969), qui devient la suivante :

$$\frac{20-32}{11-18} \left| \frac{19-30}{10-15} \right. [66-94]$$

Le nombre de muscles longitudinaux tend à s'accroître vers l'ampoule (Emig et Thomassin, 1969).

4. — Diagnose de *Phoronopsis albomaculata*

Les caractères décrits dans cette diagnose ont été publiés par Emig et Thomassin (1969) et Emig (1971), mais nous y incluons les résultats obtenus sur les exemplaires de la Côte d'Ivoire.

Longueur : 80-150 mm (diamètre : 0,5 à 2 mm).

Couleur : lophophore transparent avec une pigmentation blanche en grains (fig. 8 f) ; corps légèrement jaune.

Lophophore : en forme de fer à cheval avec les pointes incurvées vers la cavité lophophorale (fig. 8f).

Tentacules : 70 - 126 (longueur : 2 - 3 mm) ; le nombre de tentacules d'un exemplaire de la Côte d'Ivoire était de 70, qui correspond au chiffre le plus bas dénombré jusqu'à présent.

Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal petit, oral grand (fig. 7) ; la branche descendante longue ; le néphridiopore s'ouvre sur la papille, anale, sous l'anus, dans l'invagination du repli épidermique.

Fibre nerveuse géante : unique, à gauche (fig. 8c) ; diamètre : 15 - 24 μ .

Muscle longitudinaux : $\frac{20-32}{11-18} \left| \frac{19-30}{10-15} \right. [66-94]$

Gonade : espèce hermaphrodite ou dioïque (?) ; organes lophophoriens larges ; peut-être des glandes nidamentaires.

L'invagination sous le lophophore au niveau du nerf circulaire, caractéristique du genre *Phoronopsis*, est peu profonde (0,1 mm environ) et parfois absente du côté oral.

PHORONOPSIS CALIFORNICA Hilton, 1930

1. — Localités

Nosy-Bé : passe de Nosy-Komba (Emig et Plante, 1969).

2. — Biotopes

Phoronopsis californica est présente dans un sable "roux" grossier, à forte fraction organogène (Emig et Plante, 1969). La faune associée correspond à la biocoenose des sables grossiers et fins graviers sous l'influence de courants de fond (Plante, 1967). Les courants de marées alternatifs atteignent 2 à 3 nœuds. La profondeur varie de 10 à 17 m (fig. 1a).

3. — Tube et longueur de *Phoronopsis californica*

Lors d'une étude précédente (Emig et Plante, 1969), aucun exemplaire entier n'a été observé. Récemment P. Laboute a pu récolter, en plongée, un individu entier dans son tube. La longueur de ce tube est de l'ordre de 30 cm et son diamètre de 5 à 9 mm (fig. 8i). Le tube est composé de grains de sable et de débris divers, principalement coquilliers (fig. 8i,j) ; son extrémité proximale est fermée en pointe (fig. 8i), avec une petite ouverture, comme chez toutes les espèces de Phoronidiens vivant dans des sédiments meubles. La *Phoronopsis* contractée occupe le tiers proximal du tube, mais en extension elle atteint toute la longueur du tube. Le diamètre du corps varie de 2,5 mm sous le lophophore à 5 mm dans l'ampoule.

Phoronopsis californica présentait, au cours de plongées récentes, non seulement les couleurs observées par Emig et Plante (1969), mais également des lophophores de couleur grise et verdâtre (observations P. Laboute).

4. — Gonades

Nous avons déjà observé des organes lophophoriens et des "chapelets" de spermatozoïdes près des entonnoirs des néphridies (Emig, 1971), mais nous avons pu, pour la première fois, effectuer des coupes histologiques dans l'ampoule de *Phoronopsis californica*. L'étude de ces coupes a permis de découvrir sur le même individu la présence de testicules dans l'ampoule et d'organes lophophoriens dans le lophophore (fig. 8h, k, l).

— Organes lophophoriens.

Les organes lophophoriens de *Phoronopsis californica* sont larges et membraneux (Emig, 1971), proches de ceux décrits chez *Phoronopsis harmeri* Pixell par Zimmer (1964, 1967). Ces organes sont plus développés dans les spirales du lophophore (fig. 8l) que dans la cavité lophophorale au niveau de la papille anale (fig. 8k). Ils se prolongent jusque dans la partie distale du lophophore. Nous n'avons pas observé de glande nidamentaire.

— Testicules.

Les testicules occupent non seulement l'ampoule, mais également la partie proximale de la région musculaire du corps (fig. 8h). Ils sont disposés autour des coecums sanguins (du vaisseau latéral) dans les deux coelomes oraux (fig. 8h). Cette disposition des testicules dans les deux coelomes oraux n'a été jusqu'à présent observée que chez *Phoronopsis californica* et exceptionnellement chez *Phoronis psammophila*. Elle est également en faveur de la dioïcité de cette espèce (d'autant qu'aucun tissu ovarien n'a été remarqué), car chez les espèces hermaphrodites les gonades sont situés de part et d'autre du vaisseau latéral dans le

coelome oral gauche. Ce dernier est, chez *Phoronopsis californica*, entièrement occupé par les testicules (fig. 8h).

Chez un exemplaire porteur d'organes lophophoriens, nous avons étudié un amas globuleux de spermatozoïdes (fig. 8m). Les spermatozoïdes sont disposés parallèlement entre eux, avec le flagelle dirigé vers la région centrale (fig. 8m). Cette disposition rappelle l'élément sphérique des spermatophores de *Phoronopsis harmeri*, décrits par Zimmer (1967). Bien que cette formation n'ait été observée qu'une seule fois, on peut supposer que chez *Phoronopsis californica*, le spermatophore (ou du moins l'agrégation des spermatozoïdes) est mis en place dans la cavité coelomique du corps, près des entonnoirs néphridiens, avant d'être émis à l'extérieur par les néphridies. Rappelons que chez *Phoronopsis harmeri* l'agrégation des spermatozoïdes ne se produit que dans les néphridies (Zimmer, 1964, 1967).

Les résultats des observations consignées ci-dessus sont en faveur de la dioïcité de *Phoronopsis californica*, comme le suppose Hilton (1930), bien que nous ne puissions exclure la possibilité (peu probable) d'une protandrie. Ils confirment l'étude précédente (Emig, 1971).

5. — Muscles longitudinaux

L'étude de la musculature longitudinale dans toute la région musculaire (chez l'individu entier) a permis de confirmer l'accroissement du nombre de muscles longitudinaux vers l'ampoule. Cet accroissement est très important vers la région proximale.

Nous avons également pu établir 5 nouvelles formules musculaires, qui sont représentées ci-dessous avec celles déjà mentionnées par Emig et Plante (1969) :

$$\frac{59}{36} \left| \frac{56}{29} \right. = 180 ; \frac{53}{40} \left| \frac{63}{35} \right. = 191 ; \frac{57}{44} \left| \frac{59}{35} \right. = 195 ; \frac{61}{43} \left| \frac{60}{35} \right. = 199 ; \frac{62}{41} \left| \frac{63}{34} \right. = 200 ;$$

$$\frac{63}{43} \left| \frac{64}{32} \right. = 202 ; \frac{71}{44} \left| \frac{68}{36} \right. = 219 ; \frac{67}{47} \left| \frac{68}{38} \right. = 220 ; \frac{71}{47} \left| \frac{74}{35} \right. = 227 ; \frac{75}{48} \left| \frac{74}{40} \right. = 237 ; \frac{81}{43} \left| \frac{79}{36} \right. = 239 ; \frac{78}{54} \left| \frac{73}{38} \right. = 243.$$

Par suite de ces nouvelles adjonctions, la formule musculaire générale de *Phoronopsis californica* établie par Emig et Plante (1969) devient :

$$\frac{53 - 81}{35 - 54} \left| \frac{56 - 79}{29 - 40} \right. [180 - 243]$$

6. — Diagnose de *Phoronopsis californica*

La diagnose établie par Emig et Plante (1969), puis Emig (1971) sera modifiée ci-dessous en fonction des nouveaux résultats obtenus.

Figure 8 — a-*Phoronis australis* : coupe transversale dans la région musculaire (1 mm = 55 μ). b-*Phoronis muelleri* : coupe transversale dans la papille anale au niveau des néphridiopores (1 mm = 4,5 μ). c-*Phoronopsis albomaculata* : coupe transversale dans la région musculaire (1 mm = 12 μ). d-*Phoronis australis* : présence de *Phoronis* dans un tube de *Cerianthus maua* (photographie en plongée : P. Laboute). e-*Phoronis muelleri* : coupe transversale dans la région musculaire ; les muscles longitudinaux se répartissent ainsi : $\frac{10}{5} \left| \frac{10}{5} \right. = 30$; le mésentère latéral gauche est absent (1 mm = 14 μ). f-*Phoronopsis albomaculata* : lophophore (d'après Gilchrist, 1907). g-*Phoronopsis californica* : coupe dans la région musculaire du corps (1 mm = 50 μ). h-*Phoronopsis californica* : coupe transversale des testicules, dans les coelomes oraux (1 mm = 26 μ). i-*Phoronopsis californica* : tube entier d'une longueur d'environ 30 cm. j-*Phoronopsis californica* : détail de la région antérieure du tube, avec la *Phoronopsis* (grandeur nature). k-*Phoronopsis californica* : coupe transversale dans le lophophore, au niveau de la papille anale (1 mm = 28 μ). l-*Phoronopsis californica* : coupe transversale dans la partie antérieure du lophophore (1 mm = 27 μ). m-*Phoronopsis californica* : agrégation des spermatozoïdes au-dessus de l'entonnoir oral de la néphridie gauche (1 mm = 22 μ). a : mésentère anal ; ba : branche ascendante de la néphridie ; bg : branche gauche du vaisseau latéral ; d : mésentère latéral droit ; e : estomac ; ep : épistome ; fd : fibre nerveuse géante droite ; fg : fibre nerveuse géante gauche ; g : mésentère latéral gauche ; i : intestin ; ml : muscle longitudinal ; n : néphridiopore ; o : mésentère oral ; ol : organe lophophorien ; pa : papille anale ; pe : pré-estomac ; r : repli de l'invagination ; s : "spermatophore" ; sp : sinus sanguin péristomacal ; vl : vaisseau latéral ; vm : vaisseau médian.

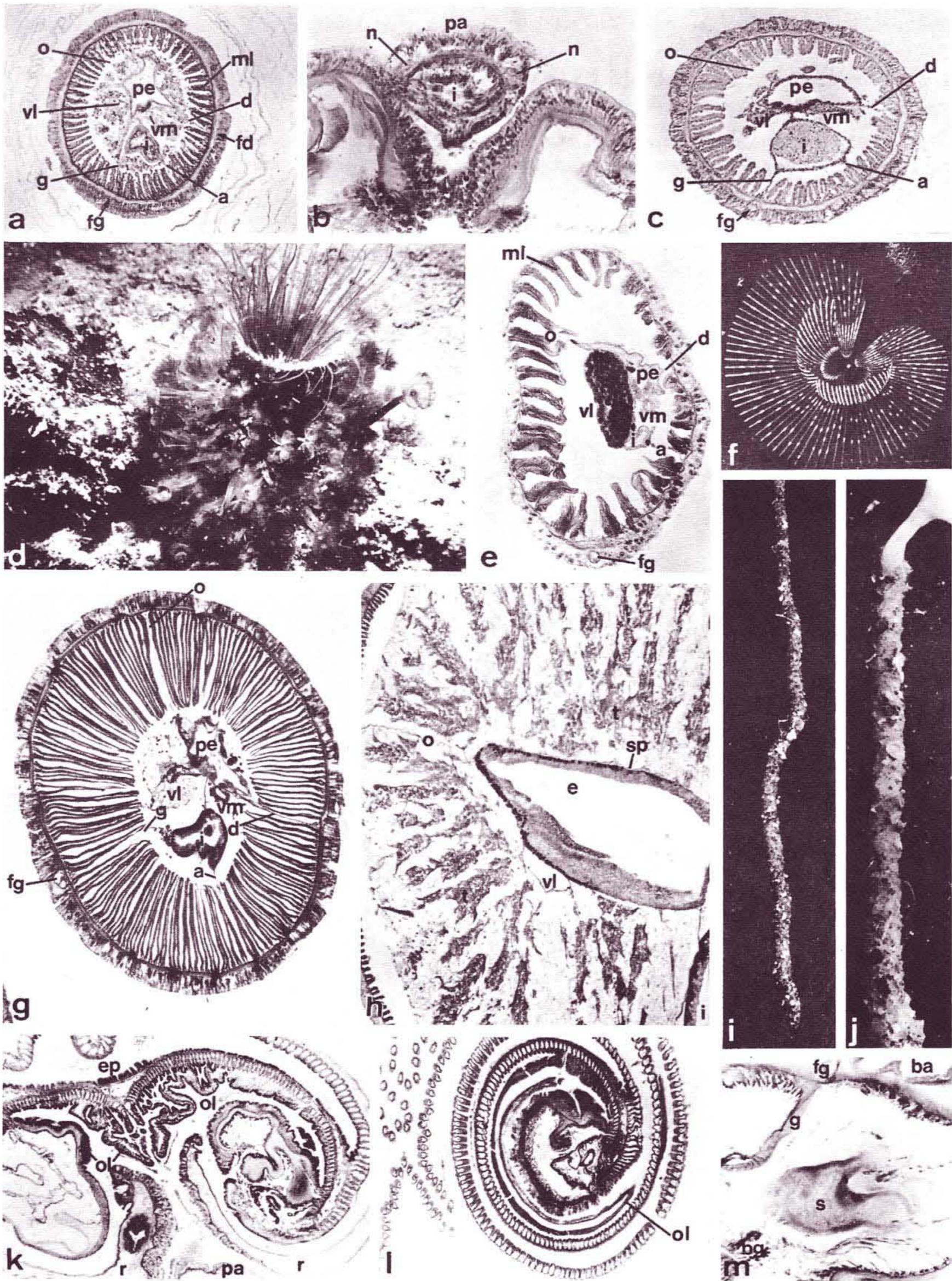


Figure 8

Longueur : 20 cm à plus de 45 cm (diamètre : 2 - 5 mm).

Couleur : lophophore orange, rouge (de couleur plus vive que le corps), gris, verdâtre ; corps orange à marron foncé.

Lophophore : enroulement hélicoïdal à 4 à 5 tours ou plus ; longueur 5 à 7 mm (fig. 8k, l ; 9).

Tentacules : plus de 1 500 (longueur : 2 à 2,5 mm), voir fig. 9.

Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal grand, oral petit (fig. 10) ; branche descendante longue : le néphridiopore s'ouvre dans l'invagination (sur le repli épidermique), sous l'anus.

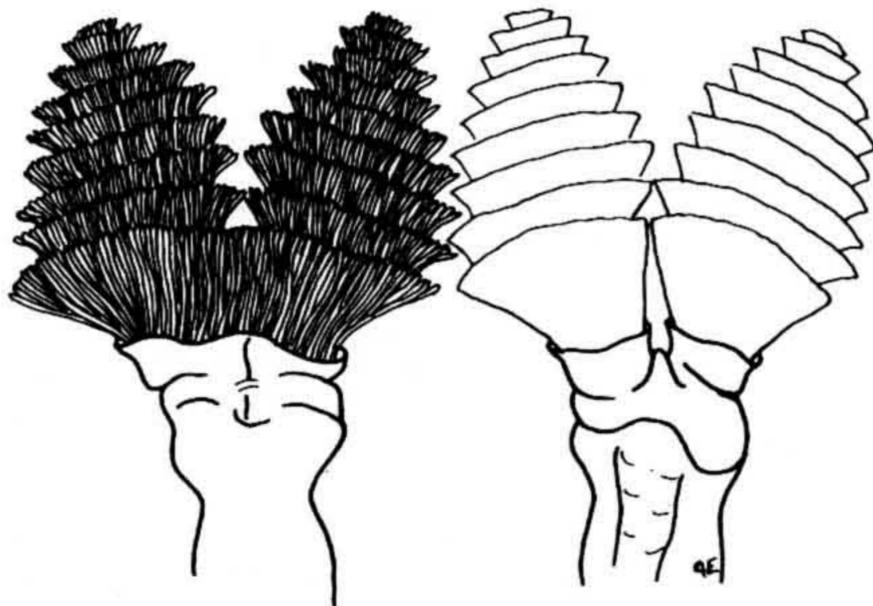


Figure 9 – Lophophore de *Phoronopsis californica* (d'après Emig et Plante, 1969). a : vue ventrale ; b : vue dorsale.

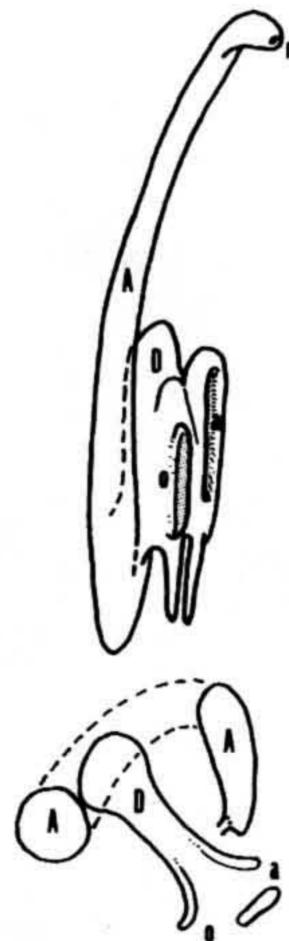


Figure 10 – Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronopsis californica* et sa projection (d'après Emig, 1969b). Même légende que pour la figure 7.

Fibre nerveuse géante : unique, à gauche (fig. 8g) ; diamètre : 70 - 80 μ . La fibre droite est atrophiée au niveau des néphridies.

Muscles longitudinaux :

$$\frac{53 - 81 \mid 56 - 79}{35 - 54 \mid 29 - 40} [180 - 243]$$

Gonades : espèce dioïque (probablement) ; organes lophophoriens larges et membraneux (fig. 8k, l).

L'invagination sous le lophophore est profonde, d'environ 1 mm (fig. 8k ; 9)

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A Madagascar, quatre espèces de Phoronidiens ont été décrites. Des précisions ont été apportées à certains caractères taxonomiques. La diagnose de ces espèces a été modifiée et complétée en fonction des résultats obtenus à la suite de récoltes récentes.

La répartition des quatre espèces peut être résumée comme suit (fig. 11) :

Phoronis australis — Association avec *Cerianthus maua*. Indo-pacifique et Océan Atlantique (Sénégal).

Phoronis muelleri — Fonds vaseux beignés par des eaux chargées de matières organiques. Cosmopolite.

Phoronopsis albomaculata — Sables grossiers sous l'influence de courants de fond, colmatés en profondeur, à *Asymetron lucayanum*. S.W. Océan Indien (Afrique du Sud, S.W. de Madagascar), Océan Atlantique (Côte d'Ivoire).

Phoronopsis californica — Gravier et sables grossiers sous l'influence de vifs courants, à *Branchiostoma belcheri*. Indo-pacifique (Californie ; N.W. de Madagascar).

Pour les trois dernières espèces, nous avons repris en la complétant la répartition donnée par Emig et Thomassin (1969).

En nous fondant sur l'opinion classique, selon laquelle la majeure partie des espèces de l'Océan Indien (principalement Polychètes et Crustacés Brachyours et Hippides) ont leur origine de dispersion dans la Province indonésienne (fig. 11) et ont colonisé l'Océan Indien en suivant les grandes voies portées sur la figure 11 (traits en tirets), nous pouvons émettre quelques hypothèses sur la répartition géographique des Phoronidiens dans l'Océan Indien et les deux océans voisins.

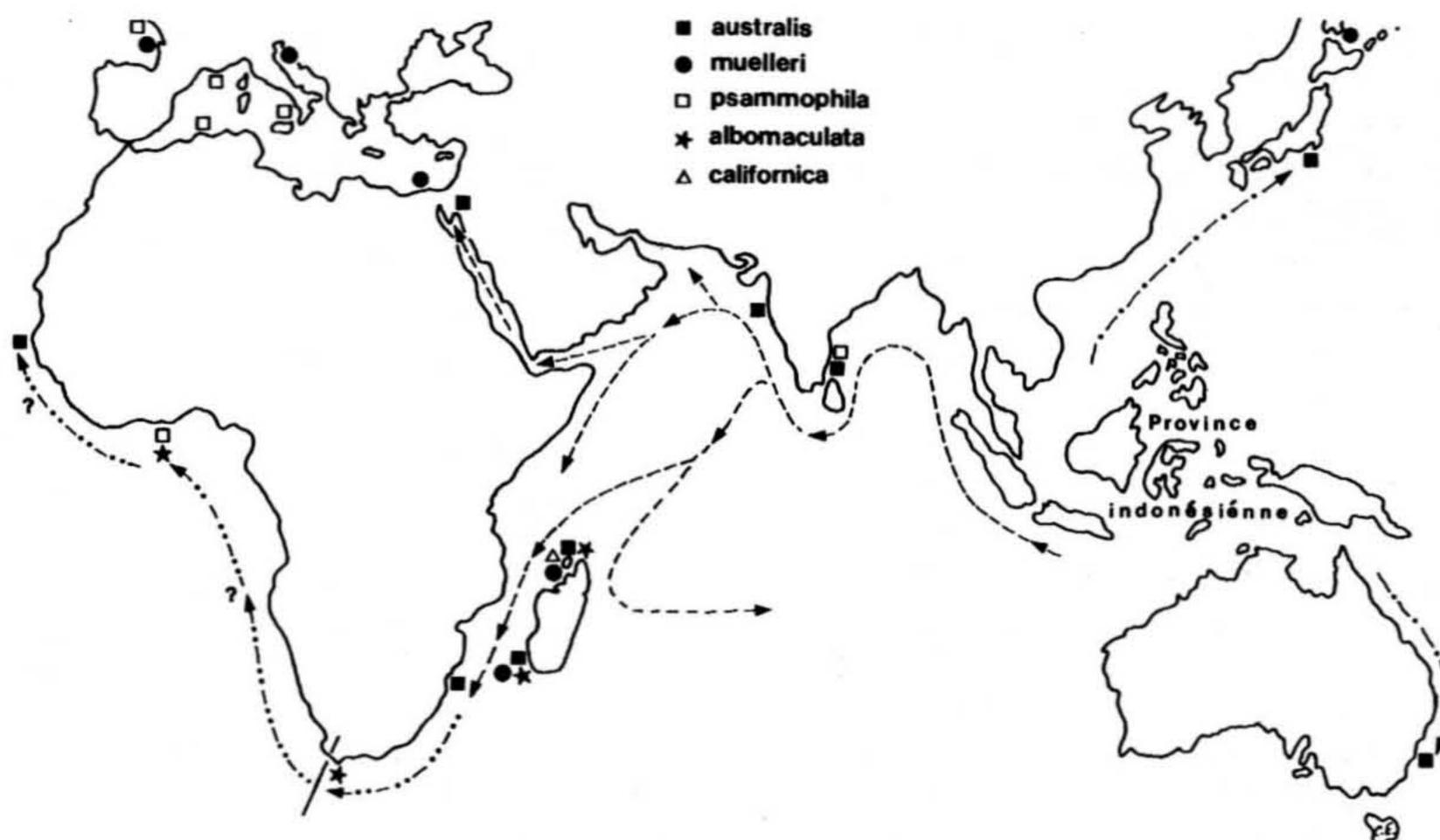


Figure 11 — Répartition géographique des Phoronidiens dans l'Océan Indien et les régions adjacentes. Les flèches représentent les voies de distribution des espèces. Pour la localisation précise des Phoronidiens, voir Emig, 1971. Les nouvelles localisations sont Eilat en Mer Rouge (Fishelson, 1970) et la Côte d'Ivoire.

Phoronis australis semble bien, en consultant la figure 11, emprunter les voies indiquées. Cependant cette espèce comme d'autres invertébrés "indo-pacifiques" dépasse le Cap de Bonne-Espérance et nous la retrouvons dans l'Océan Atlantique au Sénégal (Emig et Marche-Marchad, 1969), où toutefois elle se distingue surtout des exemplaires indo-pacifiques par la pigmentation du lophophore.

Phoronopsis albomaculata, uniquement connue dans quatre localités, suit depuis Madagascar la même voie que *P. australis* (fig. 11); elle passe le Cap et nous la retrouvons sur la Côte d'Ivoire (Océan Atlantique). Dans cette dernière localité, *Phoronopsis albomaculata* et *Phoronis psammophila* sont présentes, mais pas dans le même biotope. D'autre part, *P. psammophila* n'est signalée dans l'Océan Indien qu'aux Indes, à Porto-Novo (fig. 11), sous le nom de *Phoronis architecta* Andrews (synonyme de *P. psammophila*: Emig 1969a, 1971). L'absence de *P. psammophila* entre ces deux localités (fig. 11) pourrait être due au remplacement de cette espèce par *Phoronopsis albomaculata*, et probablement aussi, selon le biotope, par *Phoronis muelleri*. Ces espèces possèdent certaines similitudes, non seulement

anatomiques (Emig, 1971), mais également de biotopes (la Côte d'Ivoire correspondrait alors à une zone de remplacement). Il est certain que la découverte de *P. psammophila* à Madagascar, ou dans la zone d'extension de *Phoronopsis albomaculata* (fig. 11) infirmerait cette hypothèse de remplacement des espèces.

P. muelleri, uniquement connue de Madagascar dans l'Océan Indien (régions de Tuléar et Nosy-Bé : fig. 11) apparaît comme une espèce cosmopolite (Emig, 1970), ainsi que d'ailleurs *P. psammophila*.

Phoronopsis californica, signalée dans deux localités (Californie et Nosy-Bé, Madagascar) possède certainement une répartition nettement plus importante, mais elle reste peu connue à cause des difficultés qu'occasionne sa capture (Emig et Plante, 1969).

Malgré l'insuffisance notoire de nos connaissances actuelles sur la localisation des Phoronidiens dans l'Océan Indien, nous avons voulu esquisser les hypothèses possibles sur la distribution géographique de ces Phoronidiens. Nous espérons que des travaux ultérieurs viendront confirmer ou infirmer nos résultats.

REFERENCES

- Benham W.B., 1889. The anatomy of *Phoronis australis*. *Quart. J. microsc. Sci.*, 30 : 125-158.
- Brunel P., 1970. Aperçu sur les peuplements d'invertébrés marins des fonds meubles de la Baie de Gaspé, 1956-60. *Naturaliste can.*, 97 : 678-710.
- Cori C.J., 1939. *Phoronidea*. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches*, 4 (4) : 1-183.
- Emig C.C., 1969a. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. III. *Phoronis psammophila* Cori, 1889, et *Phoronis architecta* Andrews, 1890. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 41 (1) : 312-327.
- , 1969b. Etude anatomique des néphridies chez divers Phoronidiens. *Tethys*, 1 (2) : 477-484.
- , 1970. Remarks on the systematics of *Phoronidea*. IV. Notes on the ecology, morphology and taxonomy of *Phoronis mülleri*. *Mar. Biol.*, 5 : 62-67.
- , 1971. Systématique et taxonomie des Phoronidiens. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 8, Zool. 8 : 473-568.
- Emig C.C., Herberts C., Thomassin B.A., 1972. Sur l'association de *Phoronis australis* (Phoronida) avec *Cerianthus maua* (Cériantharia) dans les zones récifales de Madagascar. *Mar. Biol.*, 15 : 304-315.
- , Marche-Marchad I., 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VII, *Phoronis australis* Haswell, 1883, *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 41 (5) : 1244-1251.
- , Plante R., 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. V. *Phoronopsis californica* Hilton, 1930. *Ibid.*, 41 (4) : 894-900.
- , Thomassin B., 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VI. *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907. *Ibid.*, 41 (4) : 901-908.
- Fishelson L., 1970. Littoral fauna of the Red Sea : the population of non-scleractinian anthozoans of shallow waters of the Red Sea (Eilat). *Mar. Biol.*, 6 : 106-116.
- Gilchrist J.D., 1907. New forms of the Hemichordata from South Africa. *Trans. South Afr. Phil. Soc.*, 17 : 151-176.
- Guérin-Ancey O., 1970. Etude des intrusions terrigènes fluviales dans les complexes récifaux : délimitation et dynamique des peuplements des vases et sables vaseux du chenal postrécifal de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, (fasc. hors sér.) Suppl. 10 : 3-46.
- Haswell W.A., 1883. Preliminary note on an Australian species of *Phoronis* (*Gephyrea* "tubicola"). *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales*, 7 : 606-608.
- , 1885. On a new instance of symbiosis. 9 : 1019-1021..
- Hilton A.W., 1930. A new *Phoronopsis* from California. *Trans. amer. microsc. Soc.*, 49 : 154-159.
- MacNae W., Kalk M., 1958. A natural history of Inhaca Island, Moçambique. Witwatersrand Univ. Press, Johannesburg : 163 pp.
- Pichon M., 1967. Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés de la région de Tuléar. *Ann. Fac. Sci. Univ. Madagascar*, 5 : 171-214.
- Plante R., 1967. Etude quantitative du benthos dans la région de Nosy-Bé : note préliminaire. *Cah. O.R.S.T.O.M. (Océanogr.)* 5 (2) : 95-108.

- , Plante-Cuny M.R., 1971. Premiers résultats de l'étude des populations du macrobenthos et des diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). *Ann. Univ. Madagascar*, 8 : 245-253.
- Sély-Longchamps, M. de, 1907. *Phoronis. Fauna Flora Golf Neapel*, 30 : 1-280.
- Thomassin B., 1969. Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le Grand Récif de Tuléar, Sud-Ouest de Madagascar. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors sér. suppl. 9 : 59-113.
- Ziegelmeier E., 1970. Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch "katastrophale" Umwelteinflüsse. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 21 : 9-20.
- Zimmer R.L., 1964. Reproductive biology and development of *Phoronida*. Thesis, Univ. microfilm Xerox, Ann Arbor (Mich. U.S.A.) : 416 pp.
- , 1967. The morphology and function of accessory reproductive glands in the lophophores of *Phoronis vancouverensis* and *Phoronopsis harmeri*. *J. Morph.*, 121 : 159-178.

Manuscrit déposé le 25 Novembre 1971

ADDENDUM

PHORONIS PSAMMOPHILA Cori, 1889

Phoronis psammophila a été découverte récemment (peu avant la parution de ce travail) près de Nosy Mitsio (fig. 1b), dans deux stations situées au nord de cette île. Dans la première station, la plus près de Nosy Mitsio, un individu de *P. psammophila* a été trouvé en présence de deux autres espèces de phoronidiens, *Phoronis muelleri* (11 exemplaires) et *Phoronopsis albomaculata* (10 exemplaires). La profondeur de cette station varie de 6 à 16 m ; le fond est formé de vases sableuses calcaires (organogènes, d'origine marine). Dans la deuxième station, à 20 m de profondeur, ce sont 8 exemplaires de *P. psammophila* qui ont été récoltés avec deux individus de *Phoronis muelleri* ; le sédiment est un sable fin calcaire et la faune présente une certaine similitude avec la biocoenose des sables fins bien calibrés dans laquelle *P. psammophila* connaît un épanouissement optimum à Marseille (Emig, 1971).

Les caractères taxonomiques (y compris les formules musculaires) de *P. psammophila* sont en tous points comparables à ceux des individus du golfe de Marseille. Pour les 9 exemplaires, la formule musculaire générale est la suivante :

$$\frac{10 - 13}{5 - 7} \left| \frac{10 - 12}{5 - 6} \right. [32 - 38] \text{ et la formule moyenne est } \frac{12}{6} \left| \frac{11}{6} \right. = 35.$$

La présence de *P. psammophila* à Madagascar infirme l'hypothèse de son remplacement géographique par *Phoronopsis albomaculata*, d'autant que les deux espèces sont présentes dans la même localité. Mais cette présence confirme le caractère cosmopolite de *P. psammophila* qui, d'après la figure 11, emprunte des voies semblables à celles utilisées par *Phoronis australis*.

PHORONIS MUELLERI

13 exemplaires de *Phoronis muelleri* ont été découverts dans les mêmes stations que *P. psammophila*. Leurs formules musculaires conduisent à modifier la formule générale de *P. muelleri* à Madagascar (voir tableau dans paragraphe muscles longitudinaux de cette espèce) comme suit :

$$\text{Madagascar 20 } \frac{8 - 11}{3} \left| \frac{8 - 11}{3 - 5} \right. [23 - 29] \frac{9}{5} \left| \frac{9}{5} \right. = 28$$

PHORONOPSIS ALBOMACULATA

Phoronopsis albomaculata a été récoltée récemment dans la même station que *Phoronopsis californica* (fig. 1b) et dans la station près de Nosy Mitsio en présence de *P. muelleri* et *P. psammophila* (voir ci-dessus). Des formules musculaires ont été établies sur 16 exemplaires nouveaux. Aussi la formule musculaire générale de *Phoronopsis albomaculata* devient

$$\frac{18 - 32}{11 - 18} \left| \frac{17 - 30}{10 - 15} \right. [59 - 94] \text{ et la formule moyenne est } \frac{23}{14} \left| \frac{22}{13} \right. = 72$$

La plupart des individus possédait des gonades mûres, ce qui nous a permis d'établir que *Phoronopsis albomaculata* est une espèce dioïque. Les gonades présentent une disposition semblable à celle décrite chez *Phoronopsis californica*, c'est-à-dire qu'elles occupent les coelomes oraux. Les organes lophophoriens (individus mâles) sont comme ceux de *Phoronis psammophila*, larges et glandulaires.

Les entonnoirs des néphridies présentent une morphologie intermédiaire entre les néphridies à deux entonnoirs du genre *Phoronopsis* et celles à un entonnoir de *P. psammophila*.