

## NOTES SUR L'ÉCOLOGIE ET LA TAXONOMIE DE *PHORONIS MUELLERI* (PHORONIDA)

Christian C. EMIG

Station marine d'Endoume, 13007 Marseille, France

### Résumé

La revue des travaux sur le benthos signalant la présence de *Phoronis muelleri* a permis de préciser la localisation écologique de cette espèce. Bien qu'étant relativement ubiquiste, *P. muelleri* marque une forte préférence pour les peuplements des fonds détritiques envasés. La comparaison des formules musculaires moyennes et générales (caractère taxonomique des phoronidiens) dans les diverses localités a montré l'existence de variations en fonction de ces localités, variations probablement liées à la température des eaux ; la formule générale de *P. muelleri* a également été complétée.

### Abstract

A review of papers on marine benthos with occurrence of *Phoronis muelleri* goes further into detail of ecological requirements of this species. *P. muelleri* is an ubiquitous species, but is generally collected in *Amphiura*-communities in coastal terrigenous clays. The general and mean longitudinal muscles formulae (taxonomic character) have been compared between the different localities : these formulae vary, probably on account of the water temperature. On the basis of the various muscle formulae established in many specimens, a new general formula of *P. muelleri* is given.

Ayant pris connaissance de plusieurs travaux sur le benthos dans des localités où *Phoronis muelleri* a été découvert récemment (Pichon, 1967 ; Gamulin-Brida *et al.*, 1968 ; Stripp, 1969 ; Dörjes *et al.*, 1970 ; Emig, 1970, 1973 ; Guérin-Ancey, 1970 ; Pearson, 1970 ; Ziegelmeier, 1970 ; Brunel, 1961, 1970 ; Dörjes, 1971 ; Gage, 1972 ; Lagardère, 1972 ; Rosenberg, 1972), il m'a paru utile et intéressant de les comparer afin d'essayer de préciser la répartition et l'écologie de *P. muelleri*, d'autant que des individus de cette espèce m'ont été envoyés par la plupart de ces auteurs. J'ai ainsi pu confirmer avec certitude le nom d'espèce et comparer les muscles longitudinaux de ces exemplaires dans les différentes localités.

### Écologie

GULLMAR FIORD (SUÈDE). Gustafson (1936) rapporte la présence de *Phoronis muelleri* dans la communauté à *Echinocardium-filiformis*, mais son absence dans celle à *Brissopsis-chiajei*, située plus profondément. Rosenberg (1972) a découvert *P. muelleri* dans une localité voisine (Saltkältefiord) dont la faune constitue un passage de la communauté à *Scolelepis-fuliginosa* vers celle à *Echinocardium-filiformis*.

BAIE DE HELGOLAND (ALLEMAGNE). Dörjes *et al.* (1970) mentionnent *P. muelleri* dans la *Echiurus echivirus*-Cœnose. Ayant étudié des exemplaires de cette localité, je note qu'un individu de *Phoronis psammophila* y a également été découvert, mais non signalé par ces auteurs. La présence de *P. psammophila* dans ce biotope est probablement accidentelle, car cet exemplaire provient vraisemblablement des sables fins voisins. Ziegelmeier (1970) a récolté de très nombreuses *Phoronis*, que j'ai pu identifier,

mais ne mentionne pas de localisation précise ; dans la zone prospectée existent deux communautés, celle à *Macoma baltica* et celle à *Venus gallina* qui est remplacée ici par *Angulus fabula*. Stripp (1969) signale une grande abondance de *Phoronis* sp., dans la baie de Helgoland ; cette espèce, présente dans la communauté à *Echinocardium cordatum-Amphiura filiformis* et dans celle à *Abra alba*, pourrait fort bien correspondre à *Phoronis muelleri*.

ÉCOSSE. *Phoronis muelleri* a été trouvée dans plusieurs lochs., Gage (1972)<sup>1</sup> mentionne cette espèce dans le loch Étive, dans une communauté à *Syndosmya*, *Amphiura* et *Modiolus*, et dans le loch Creran dans une vase sableuse occupée par la communauté à *Amphiura filiformis* et *A. chiajei*. Pearson (1970) indique la présence de phoronidiens dans les lochs Eil et Linnhe, dans des sédiments vaseux et sablo-vaseux de la communauté à *Echinocardium-filiformis* ; ces phoronidiens peuvent se rapporter selon toute vraisemblance à l'espèce *Phoronis muelleri*.

ILE D'OLÉRON (FRANCE). Lagardère (1972) a découvert dans des sables « gris » infralittoraux à *Venus gallina* et surtout dans des vases correspondant à des vases terrigènes côtières, quelques exemplaires de *P. muelleri* (Emig, 1971).

AÇORES. Deux individus de *P. muelleri* sont signalés par Emig (1972) dans le port de Ponta Delgada, où ils ont été récoltés en même temps que des *Phoronis psammophila* et *Phoronopsis harmeri*.

GOLFE DE GAETA (ITALIE). *Phoronis muelleri* a été mentionné par Dörjes (1971) : deux individus seulement ont été récoltés et ils proviennent de la communauté à *Amphiura chiajei*, référable à celle à *Echinocardium-filiformis* et aussi à celle à *Brissopsis chiajei*.

CANAL DE LEME (YOUGOSLAVIE). Vatova (1934, 1943) a décrit la présence de *Phoronis muelleri* dans un faciès local, à *Schizaster-Chiajei*, de la communauté à *Schizaster-Turritella* ; ce faciès spécial a été étudié par Gamulín-Brida et al. (1968) : il correspond selon ces auteurs à la biocoenose des vases terrigènes côtières, avec la présence de *Amphiura filiformis* et *A. chiajei*.

MADAGASCAR. Dans la baie d'Ambaro (Emig, 1970, 1973), la faune accompagnant *Phoronis muelleri* est référable à la biocoenose du détritique envasé et des vases terrigènes côtières. A Tuléar, cette espèce vit dans la biocoenose des sables vaseux à *Ensiculus philippianus* (Emig, 1970 ; Guérin-Ancey, 1970) et dans des sables fins vaseux à entéropeustes (Pichon, 1967) ; ce dernier biotope pourrait d'ailleurs correspondre à une variation du peuplement précédent (Emig, 1973). Emig et Thomassin (1969) ont signalé la présence accidentelle de *Phoronis muelleri* avec *Phoronopsis albomaculata* dans des sables colmatés par une fraction fine. À Madagascar, *P. muelleri* recherche des fonds sablo-vaseux de décantation de matières organiques (Emig et Thomassin, 1969 ; Emig, 1970).

BAIE DE GASPÉ (CANADA). *Phoronis muelleri* a été récolté par Brunel (1970) dans une communauté euryboréale de sables infralittoraux caractérisée par l'oursin plat *Echinarachnius parma*. La température hivernale de l'eau à cet endroit descendant en-dessous de  $-1^{\circ}\text{C}$ , il semble bien que ce soit là l'habitat le plus froid qu'on connaisse pour l'embranchement des phoronidiens.<sup>2</sup>

Les variations de salinité et de température des localités que nous venons d'étudier, ainsi que les profondeurs de récolte de *Phoronis muelleri* sont d'après les indications des divers auteurs, les suivantes : *Gullmar fiord* : 20–30‰, 2–17°C, 8–53 m ; *baie de Helgoland* 30‰, 0–20°C, 9–20 m ; *Ecosse* : 25–33‰, 6–15°C, 11–90 m ; *île d'Oléron* : –, 14–48 m ; *golfe de Gaeta* : 38‰, 13–24°C, 7–9 m ; *canal de Leme* : 34–38‰, 9–25°C, 5,5–35 m ; *Madagascar* : 9–36‰, 20–29°C, 2–35 m ; *baie de Gaspé* : 25‰,  $-1$  à 14°C, 9–20 m.

Les sédiments de ces localités sont en général des vases et des vases sableux

<sup>2</sup> J'ai pu examiner 8 exemplaires récoltés par Dörjes (1972 ; *Senck. marit.* 4 : 183-216) à Sapello Island (U.S.A.) ; il s'agit en réalité de *P. muelleri* (et non de *P. architecta*), vivant dans deux communautés : l'une à *Hemipholis* (similaire à celles à *Amphiura*) et l'autre à *Moira* et *Branchiostoma* (proche de celles à *Venus*). Formules musculaires : 20-21 7-8 | 7

<sup>1</sup> Bien que cet auteur indique dans son travail *Phoronis* sp., il s'agit bien de *Phoronis muelleri*, car j'ai pu déterminer et étudier les exemplaires récoltés.

ses, ce qui confirme la préférence de *Phoronis muelleri* pour des fonds vaseux (Emig, 1970, 1971), mais aussi pour des fonds surmontés par des eaux chargées en matières organiques en suspension et généralement soumis à un léger courant (Emig, 1973). En revanche, cette espèce est très tolérante envers la salinité et la température des eaux, comme le montrent les données ci-dessus. La densité de cette espèce varie, en général, de 2 à 100 individus par mètre carré, elle peut atteindre 540 par mètre carré.

### Taxonomie

L'étude des caractères taxonomiques des exemplaires de phoronidiens récoltés dans les diverses localités a montré que ces caractères correspondent à ceux

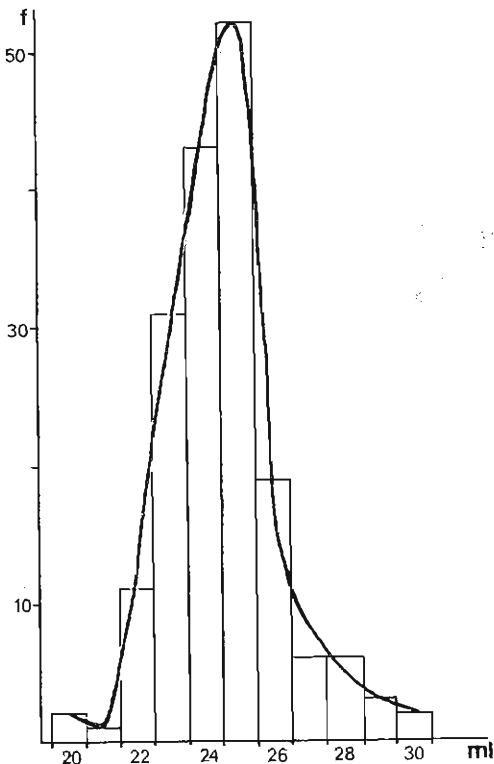


Figure 1. Distribution de fréquence du nombre de muscles longitudinaux (ml) de *Phoronis muelleri*.

de *Phoronis muelleri* (Emig, 1971, 1972, 1973). Cette étude nous permet néanmoins d'apporter quelques précisions, notamment sur les formules musculaires (tableau 1 ; figure 1).

La longueur des exemplaires est située dans l'intervalle des mesures mentionnées dans la diagnose (Emig, 1971). Par suite de la fixation des animaux, il nous est impossible de décrire leur coloration.

Le lophophore en forme de fer à cheval avec les pointes légèrement incurvées vers la concavité lophophorale présente la disposition caractéristique chez *P. muelleri* : les tentacules pré-buccaux décroissent en longueur dans le plan médian jusqu'à devenir aussi courts que les tentacules post-buccaux. Les tentacules les plus longs sont les latéraux, environ 2 mm, tandis que les pré-buccaux les plus courts mesurent environ 0.2 mm. Le nombre total de tentacules est de l'ordre de 60 à 70.

Les néphridies sont du type à un seul entonnoir ; le néphridiopore s'ouvre sur la papille anale de chaque côté de l'anus. La morphologie des néphridies correspond à la description de *P. muelleri* (Emig, 1969, 1971).

La fibre nerveuse géante est unique à gauche ; son diamètre varie de 16 à 20  $\mu$  dans la région musculaire du corps, selon les exemplaires.

Aucune information ne peut être donnée sur les gonades, tous les individus étant immatures.

L'absence du mésentère latéral gauche, caractéristique de *Phoronis muelleri*, a également été constatée sur tous les animaux. Le mésentère présent au niveau de la néphridie gauche disparaît lors de la courbure de l'intestin, jusqu'à l'ampoule.

TABLEAU I  
Formules musculaires de *Phoronis muelleri*

| Localités               | N.i. 1 | Formules moyennes   | Formules générales   |
|-------------------------|--------|---|--|
| Açores (a) <sup>2</sup> | 2      | 20 = $\begin{array}{r l} 7 & 7 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$   |  |
| Baie de Gaspé (b)       | 19     | 22 = $\begin{array}{r l} 8 & 8 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$   | 21-24 $\begin{array}{r l} 8-9 & 7-9 \\ \dots & \\ 3 & 3-4 \end{array}$     |
| Baie de Helgoland (c)   | 74     | 24 = $\begin{array}{r l} 9 & 9 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$   | 22-27 $\begin{array}{r l} 8-11 & 8-10 \\ \dots & \\ 3-4 & 3-4 \end{array}$ |
| Baie de Helgoland (d)   | 9      | 24 = $\begin{array}{r l} 9 & 9 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$   | 24-26 $\begin{array}{r l} 8-10 & 9-10 \\ \dots & \\ 3-4 & 3 \end{array}$   |
| Firth of Lorne (e)      | 6      | 24 = $\begin{array}{r l} 9 & 9 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$   | 22-25 $\begin{array}{r l} 8-10 & 8-9 \\ \dots & \\ 2-3 & 3 \end{array}$    |
| Ile d'Oléron (f)        | 13     | 25 = $\begin{array}{r l} 10 & 9 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$  | 25-27 $\begin{array}{r l} 10 & 9-11 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$       |
| Gullmar Fiord (g)       | 32     | 25 = $\begin{array}{r l} 10 & 9 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$  | 23-28 $\begin{array}{r l} 9-13 & 8-10 \\ \dots & \\ 3-4 & 3-4 \end{array}$ |
| Golfe de Gaeta (h)      | 1      | 27 = $\begin{array}{r l} 10 & 10 \\ \dots & \\ 4 & 3 \end{array}$ |  |
| Madagascar (i)          | 20     | 28 = $\begin{array}{r l} 9 & 9 \\ \dots & \\ 5 & 5 \end{array}$   | 25-30 $\begin{array}{r l} 8-11 & 8-11 \\ \dots & \\ 3-5 & 3-5 \end{array}$ |
| Total                   | 176    | 24 = $\begin{array}{r l} 9 & 9 \\ \dots & \\ 3 & 3 \end{array}$   | 20-30 $\begin{array}{r l} 7-13 & 7-11 \\ \dots & \\ 2-5 & 3-5 \end{array}$ |

<sup>1</sup> (N. i. = nombre d'individus étudiés).

<sup>2</sup> Pour la localisation précise des stations, nous renvoyons aux auteurs : a) Emig, 1972 ; b) Brunel, 1970 ; c) Ziegelmeier, 1970 ; d) Dörjes *et al.*, 1970 ; e) Gage, 1972 ; f) Emig, 1971 ; Lagardère, 1972 ; g) Emig, 1970 ; h) Dörjes, 1971 ; i) Emig, 1970, 1973.

#### FORMULES MUSCULAIRES

Les formules musculaires ont été établies d'après Selys-Longchamps (1907). L'absence du mésentère latéral gauche est indiquée par un trait en pointillé dans les formules de *Phoronis muelleri*.

|                     |                    |
|---------------------|--------------------|
| coelome oral gauche | coelome oral droit |
| coelome anal gauche | coelome anal droit |

Dans le tableau I, nous avons fait figurer l'ensemble des résultats obtenus

quant aux nombres de muscles longitudinaux de *P. muelleri*.

En comparant les résultats de ce tableau, nous constatons l'existence de variations du nombre de muscles longitudinaux en fonction des localités, contrairement à l'opinion émise par Emig (1971) ; ces variations sont mieux traduites par les formules moyennes que par les formules générales. Les formules générales présentent dans l'ensemble

une grande similitude. Les variations musculaires pourraient s'expliquer par des conditions écologiques différentes : ainsi, la formule moyenne présente généralement un nombre plus faible de muscles dans les biotopes en eaux froides que celle établie sur des individus des zones tempérés. Ceux-ci ont eux-mêmes des formules moyennes moins élevées que les exemplaires des zones tropicales.

Cette différence entre les formules moyennes correspond soit à un nombre plus élevé de muscles dans les coelomes oraux soit à un nombre plus grand dans les coelomes oraux et anaux. Ce résultat confirme l'explication donnée par Emig (1973) des variations du nombre de muscles longitudinaux de *Phoronis muelleri*.

Des résultats du tableau I, nous avons tiré une nouvelle formule moyenne et une nouvelle formule générale pour *P. muelleri*. Celles-ci modifient les formules antérieures (Emig, 1971, 1972, 1973).

Après l'énoncé de ces résultats, la courbe des variations des nombres totaux de muscles (figure 1) est différente de celle dressée par Emig (1971) et son allure se rapproche de celle donnée par ce même auteur pour *Phoronis psammophila*.

### Conclusions

De l'étude de *Phoronis muelleri* dans les peuplements de diverses localités, on peut conclure que cette espèce présente une nette préférence pour les peuplements des fonds détritiques envasés auxquels correspondent les communautés dans lesquelles *P. muelleri* a été récolté, principalement les communautés à *Amphiura* et les vases terrigènes côtières (mer Méditerranée, Madagascar), d'après la révision de Pérès (1967). *P. muelleri* a aussi été récolté dans des biotopes voisins, comme par exemple la

communauté à *Venus gallina* : l'espèce ne peut donc jamais être caractéristique exclusive d'un peuplement. Espèce cosmopolite, très tolérante envers la salinité et la température, *P. muelleri* apparaît comme une espèce ubiquiste des fonds vaseux, et, malgré sa préférence pour certains peuplements, d'autres recherches sont encore indispensables pour mieux préciser la distribution biocœnotique et certaines équivalences écologiques des biotopes s'étendent du Canada à Madagascar. La faible densité de cette espèce de phoronidien rend ces études d'autant plus difficiles, notamment pour la récolte des animaux et la signification de leur présence dans un peuplement. Il convient aussi de dégager, grâce à ces nouveaux résultats, les relations entre *Phoronis muelleri* et *Phoronis psammophila* ; ces deux espèces semblent en effet se remplacer mutuellement selon les peuplements.

Dans certaines stations, *Phoronis muelleri* a été récolté avec d'autres espèces de phoronidiens, probablement dans des zones de transition entre communautés ou peuplements : dans la baie de Heigoland, avec *Phoronis psammophila* ; aux Açores, avec cette dernière espèce et *Phoronopsis harmeri* (Emig, 1972) ; à Tuléar, avec *Phoronopsis albomaculata* (Emig et Thomassin, 1969 ; Emig, 1973).

### Références

- BRUNEL, P., 1961. Les Phoronides, embranchement animal nouveau pour l'Atlantique canadien. *Annls ACFAS*, 27 : 64.
- BRUNEL, P., 1970. Aperçu sur les peuplements d'invertébrés marins des fonds meubles de la Baie de Gaspé, 1956-60. *Naturaliste can.*, 97 : 679-710.
- DÖRJES, J., 1971. Der Golf von Gaeta (Tyrrhenisches Meer). IV. Das Makrobenthos und seine küstenparallele Zonierung. *Senck. marit.*, 3 : 203-246.
- DÖRJES, J., S. GADOW, H. E. REINECK und I. BIR SINGH, 1970. Sedimentologie und

- Makrobenthos der Nordgründe und die Aus-senjade (Nordsee). *Senck. marit.*, 2 : 31-59.
- EMIG, C.Ç., 1969. Étude anatomique des néphridies chez divers phoronidiens. *Téthys*, 1 : 477-484.
- EMIG, C.C., 1970. Remarks on the systematics of Phoronidea. IV. Notes on the ecology, morphology, and taxonomy of *Phoronis mülleri*. *Mar. Biol.*, 5 : 62-67.
- EMIG, C.C., 1971. Taxonomie et systématique des phoronidiens. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (Zool.)* 8 : 469-568.
- EMIG, C.C., 1972. Phoronidiens récoltés lors de la campagne « Biaçores » du N/O Jean Charcot (3 octobre au 20 novembre 1971). *Téthys*, 4 : 423-428.
- EMIG, C.C., 1973. Phoronidiens de Madagascar. *Téthys, suppl.*, 5 : 9-24.
- EMIG, Ç.C., et B. THOMASSIN, 1969. Considérations sur la systématique des phoronidiens. VI. *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 41 : 901-908.
- GAGE, J., 1972. A preliminary survey of the benthic macrofauna and sediments in lochs Etive and Creran, sea-lochs along the west coast of Scotland. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 52 : 237-276.
- GAMULIN-BRIDA, H., A. POZAR et D. ZAVODNIK, 1968. Contribution aux recherches sur la bionomie benthique des fonds meubles de l'Adriatique du Nord (II). *Biol. Glasnik, Youg.* 21 : 157-201.
- GUÉRIN-ANCEY, O., 1970. Étude des intrusions terrigènes fluviales dans les complexes récifaux ; délimitation et dynamique des peuplements de vases et des sables vaseux du chenal postrécifal de Tuléar (S. W. Madagascar). *Recl. Trav. Stn mar. Endoume, suppl.*, 10 : 3-46.
- GUSTAFSON, G., 1936. Distribution of *Phoronis mülleri* on the swedish west coast. *Ark. Zool.*, 28 B : 1-6.
- LAGARDÈRE, F., 1972. Les fonds de pêche de la côte Ouest de l'île d'Oléron. III. Les peuplements benthiques. *Téthys*, 3 : 507-538.
- PEARSON, T. H., 1970. The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea loch system on the west coast of Scotland. 1. The physical environment and distribution of the macrobenthic fauna. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 5 : 1-34.
- PÉRÈS, J.-M., 1967. Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 42 : 3-113.
- PICHON, M., 1967. Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés dans la région de Tuléar. *Annls Fac. Sci. Univ. Madag.*, 5 : 171-214.
- ROSENBERG, R., 1972. Benthic faunal recovery in a swedish fjord following the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos*, 23 : 92-108.
- SELYS-LONGCHAMPS, M. de, 1907. *Phoronis. Fauna Flora Golf Neapel*, 30 : 1-280.
- STRIPP, K., 1969. Die Assoziationen des Benthos in der Helgoländer Bucht. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 12 : 95-147.
- VATOVA, A., 1934. Ricerche quantitative sul benthos del Golfe di Rovigno. *Note Ist. italo-germ. Biol. mar. Rovigno*, 12 : 1-12.
- VATOVA, A., 1943. Le zoocenosi dell'Alto Adriatico presso Rovigno e loro variazioni nello spazio e nel tempo. *Thalassia*, 5 (6) : 1-61.
- ZIEGELMEIER, E., 1970. Ueber Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch « katastrophale » Umwelt einflüsse. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 21 : 9-20.