

Les processus de l'ontogénèse, comparés à ceux de la régénération des Phoronida

Christian Charles Emig
Station Marine d'Endoume, Marseille

Reçu le 14 mai 1973

Comparison of the Processes of Ontogenesis and Regeneration in Phoronida

Summary. A review of the present knowledge on the ontogenesis of Phoronida allows a comparison with the regeneration processes studied by Emig (1972a, b, 1973). On the whole, regeneration follows the ontogenetic development (embryogenesis or metamorphosis) of *Actinotrocha* larva. But the regeneration of some structures reveals processes distinct from those in ontogenesis, which are faster simpler and more highly developed. Some patterns are studied and discussed in particular detail, such as the division of coelom (proto-, meso-, meta-) and the evolution of the metasomic circulatory system.

The regeneration appears to be important character for the determination of the phylogenetic position of the phylum Phoronida. According to the parameters of the present study, Phoronida must be classified as primitive deuterostomes.

Résumé. Une mise au point des connaissances actuelles sur l'ontogénèse des phoronidiens permet la comparaison avec les processus régénérateurs, décrits précédemment (Emig, 1972a, b, 1973). Ceux-ci suivent le plus souvent le développement ontogénétique (embryogénèse ou métamorphose) de l'actinotroque. Pour certaines structures, la régénération met en jeu des processus qui se révèlent être distincts des schémas de l'ontogénèse et qui sont généralement plus rapides, plus simples et plus évolués. Certains points ont été particulièrement étudiés et discutés, notamment la division du coelome (en proto-, méso-, méta-), l'évolution du système circulatoire dans le métasome.

La régénération apparaît comme un élément important dans la définition de la position phylogénétique des phoronidiens. Ceux-ci sont considérés, d'après l'ensemble de nos résultats, comme des deutérostomes primitifs.

A. Introduction

La régénération reproduit dans les groupes voisins des phoronidiens tous les processus de l'ontogénèse et les phénomènes restitutifs sont en général calqués sur le schéma de l'embryogénèse (Schepotieff, 1907; Dawydoff, 1909; Otto, 1921; Okada, 1927; Hyman, 1951; Ivanova-Kasas, 1970). D'après de nombreux auteurs l'organogénèse révèle souvent l'origine et la différenciation des organes sous leurs formes archaïques. Une étude comparative de l'organogénèse régénératrice et de l'organogénèse «vraie» devrait ainsi apporter des précisions sur l'origine de certains organes, l'organisation anatomique des phoronidiens et sur l'importance de la régénération dans ce groupe zoologique.

Tout en permettant de faire le point des connaissances actuelles sur l'ontogénèse des phoronidiens, souvent sommaires et encore incertaines,

le but de cette étude reste de déterminer la place des phoronidiens dans l'évolution et dans l'arbre phylétique des Métazoaires.

La formation et le développement des structures chez la larve *Actinotrocha* (lors de l'embryogenèse et de la métamorphose) seront comparées aux résultats obtenus lors de la régénération chez des animaux adultes par Emig (1972 a, b, 1973).

B. Nomenclature

Afin d'éviter des répétitions et des confusions entre les coelomes de l'actinotroque et ceux de la phoronide, nous utiliserons les termes suivants : proto-, méso-, métacœle pour les cavités coelomiques larvaires; proto-, méso-, métacœlome pour celles de l'adulte. Le diaphragme de l'adulte correspond au septum chez la larve. Le terme de coelome lophophoral est parfois utilisé pour mésocœlome. L'adjectif antérieur est employé pour désigner la région lophophorale, en opposition avec postérieur pour la région de l'ampoule, chez l'adulte.

C. Cavités coelomiques

Chez l'actinotroque (Fig. 1 et 7a, Tableau 1), la présence de trois cavités est admise par tous les auteurs. Seul Roule (1898, 1900) mentionne une cavité générale unique et l'absence de septum. L'origine, la situation, le devenir à la métamorphose de ces cavités sont interprétés différemment, sauf en ce qui concerne la cavité du tronc larvaire. Cette dernière est une cavité coelomique unique (ou métacœle) probablement issue, à l'origine, de deux masses, comme un schizocœle. A la métamorphose, elle se transforme en coelome du métasome (ou métacœlome).

C'est au sujet des cavités préseptales que les opinions des auteurs sont divergentes. Caldwell (1882), Ikeda (1901), Selys-Longchamps (1902, 1904, 1907), Goodrich (1903), Cowles (1904a), Brooks et Cowles (1905), Schepotieff (1906), Shearer (1906), Zimmer (1964) admettent tous la présence d'une cavité préseptale collaire, généralement d'origine blastocœlienne, dont la cavité du lobe préoral ne constitue qu'un diverticule (Fig. 1 et 7a, b). Pour Masterman (1897, 1900) et Menon (1902), un septum sépare la cavité préseptale en deux; la cavité du lobe préoral est alors coelomique et correspond au protocœle (Caldwell, 1882, 1885), ce qui est confirmé par Zimmer (1964), son origine étant schizocœlienne (Fig. 1, Tableau 1). Masterman (1896a, 1900) a en plus observé un espace haemocœlique.

Une cavité coelomique close apparaît tardivement dans la larve, observation faite par Ikeda (1901) et reprise depuis par tous les auteurs. Cette cavité (ou mésocœle) se forme comme un schizocœle (Ikeda, 1901; Goodrich, 1903; Selys-Longchamps, 1907; Cori, 1939; Zimmer, 1964), probablement à partir d'une masse cellulaire unique et non double comme le mentionnent Schultz (1897), Shearer (1906), Cori (1939). Le mésocœle se présente en forme de fer à cheval, interrompu dorsalement, contre la face antérieure du septum à la base des tentacules

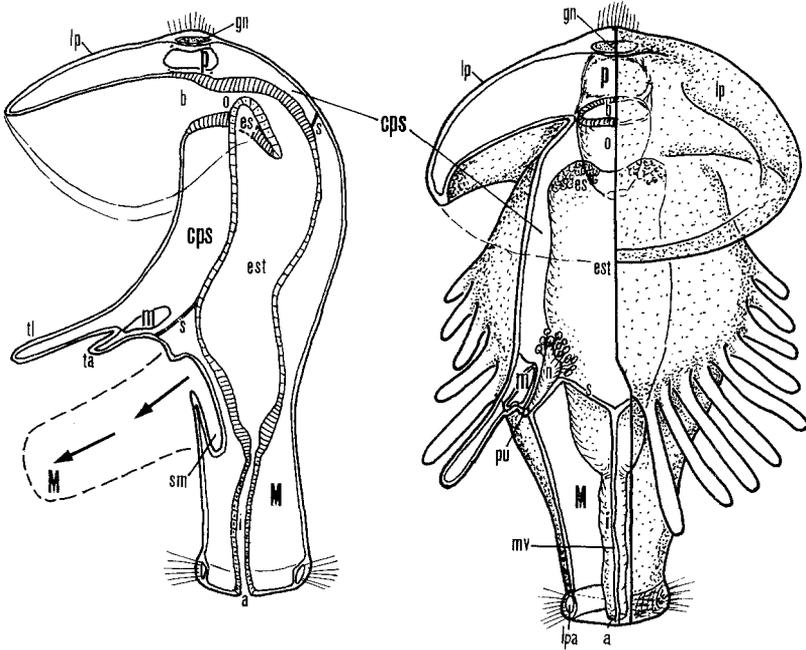


Fig. 1. Schémas d'*Actinotrocha*, peu avant la métamorphose: coupe sagittale (le trait en pointillé et les flèches indiquent la future évagination du métasome) et vue frontale (avec une section frontale partielle)

Tableau 1. Cavités de l'actinotroque et leur devenir à la métamorphose

	<i>Actinotrocha</i> ^a	<i>Phoronis</i>	<i>Actinotrocha</i> ^b
Cavité préseptale larvaire	Cavité du lobe préoral	→ Cœlome de l'épistome	← ? — Protocœle (dans lobe préoral)
	mésentère incomplet	→ mésentère complet ou incomplet	←
	Cavité collaire	→ Vaisseau lophophoral	← Cavité préseptale larvaire
<i>Mésocœle</i>	→	<i>Mésocœlome</i>	← <i>Mésocœle</i>
Septum	→	Diaphragme	← Septum
<i>Métacœle</i>	→	<i>Métacœlome</i>	← <i>Métacœle</i>

^a D'après la plupart des auteurs.

^b Principalement d'après Zimmer (1964).

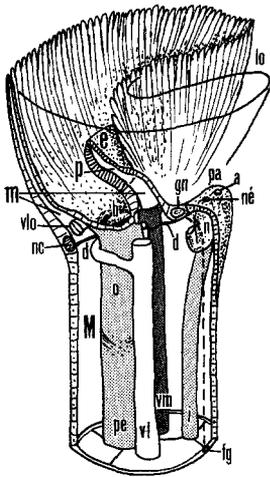


Fig. 2

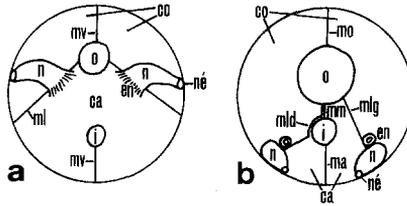


Fig. 4a et b

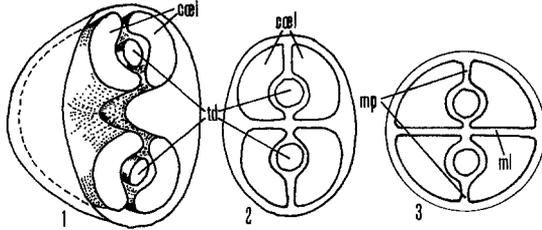


Fig. 5

Fig. 2. Schéma de la région antérieure du corps d'une *Phoronis* avec néphridies du type à un entonnoir

Fig. 4. a Diagramme illustrant le plan du corps des *Phoronis*, Brachiopoda et Polyzoa (d'après Caldwell, 1882). b Schéma de la disposition théorique des mésentères des phoronidiens (original)

Fig. 5. Schéma de la formation des mésentères latéraux chez *Podaxonia* (d'après Mamkaev, 1962)

(Fig. 1). Il englobe au cours de son développement la cavité collaire et constitue à la métamorphose le cœlome lophophoral (ou mésocœlome), tandis que la cavité collaire forme le vaisseau sanguin lophophoral (Tableau 1, Fig. 2).

Le devenir du lobe préoral et de sa cavité au cours de la métamorphose est divers selon les auteurs. Pour les uns, les plus nombreux, le lobe disparaît totalement par rejet, histolyse ou parce qu'il est avalé; dans ce cas, l'épistome représente une structure indépendante de ce lobe (Metchnikoff, 1871; Roule, 1900; Ikeda, 1901; Menon, 1902; Cowles, 1904a; Brooks et Cowles, 1905; Selys-Longchamps, 1907; Cori, 1937; Veillet, 1941; Hyman, 1959). Pour les autres, le lobe préoral est maintenu, soit en entier, soit partiellement (Wilson, 1881; Caldwell, 1882; Schultz, 1903a; Meek, 1917). Récemment, Zimmer (1964) estime que la structure préorale larvaire n'est pas rejetée ou avalée, mais au contraire utilisée dans le développement de l'épistome. De même, Siewing (communication personnelle) a observé le maintien de cette structure sous forme d'une proéminence qui constitue ensuite l'épistome. Certains travaux antérieurs peuvent corroborer ces dernières observations (Roule, 1896; Cori, 1937; Veillet, 1941). Mais quelque soit l'opinion

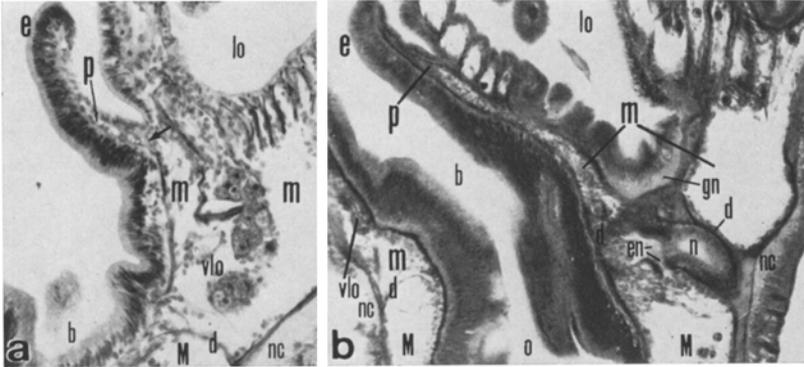


Fig. 3 a et b. Coupes sagittales, presque dorso-ventrales, de l'épistome de *Phoronis psammophila* (a: 1 mm = 5 μ), la flèche indique la séparation entre proto- et mésocœlome, et de *Phoronis ijimai* (b: 1 mm = 4 μ)

émise, tous les auteurs confirment l'apparition de l'épistome dans la région correspondant au lobe préoral. La relation entre la cavité du lobe préoral et celle de l'épistome n'a pas encore été établie, bien que l'une et l'autre soit respectivement protocœle et protocœlome.

Lors de la régénération, on constate que le cœlome lophophoral, tapissé de cellules mésodermiques métasomiques, correspond d'abord une extension des cavités orales du métacœlome dans chaque ébauche du lophophore (Fig. 6a). Un diaphragme isole rapidement le mésocœlome du métacœlome. Les deux cavités se réuniront, au-dessus du diaphragme, lors de la disparition du mésentère oral après la mise en place des tentacules prébucaux (Emig, 1972b).

Le développement du mésocœlome lors de la régénération ne confirme pas celui observé lors de l'ontogénèse, mais plutôt la description de Shearer (1906). A mon avis, cette régénération différente du type schizocœlien chez la *Phoronis*, permet une restitution plus rapide de l'ensemble des structures autotomisées sans qu'il faille pour autant remettre en cause l'ontogénèse du mésocœle (Tableau 2).

La présence d'un métasome et d'un mésosome chez les phoronidiens est actuellement acceptée par tous les auteurs. Par contre, les opinions de ces derniers sur l'épistome sont opposées. Pour les uns, principalement Masterman (1897), Selys-Longchamps (1904, 1907), Hyman (1959), Brien (1970), l'épistome ne correspond pas à un segment, mais représente seulement une région du corps dans une simple trimérie; aussi ces auteurs rejettent-ils la trimétamérie des phoronidiens. Pour Selys-Longchamps (1907), la cavité de l'épistome ne représente qu'une simple dépendance du cœlome lophophoral qui se forme en même temps que le repli épidermique de l'épistome. Pour Remane (1950),

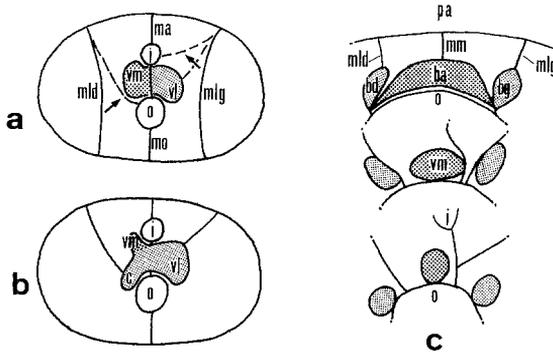


Fig. 6 a—c. Disposition des mésentères lors de la régénération, d'après des coupes transversales: a au cours du stade 3 (cf. Emig, 1972 b), les flèches indiquent le déplacement postérieur des mésentères; b au cours du stade 4; c au stade 5, au-dessus du diaphragme (au niveau de la barre du T vasculaire), puis en-dessous

les trois divisions du corps ne peuvent être comparées aux «segmental coelomic compartments» des animaux métamorisés. Par contre, pour d'autres, notamment Wilson (1881), Caldwell (1882, 1885), Schultz (1903 a), Cori (1937, 1939), Beklemischeff (1958), Dawydoff et Grassé (1959), Zimmer (1964), Clark (1964), Siewing (1973), les phoronidiens possèdent une trimétamérie; l'épistome est alors considérée comme protosome avec sa propre cavité. Personnellement, je souscris à l'opinion de ces derniers auteurs, car des études récentes ont démontré la présence d'un protocœle dans le lobe préoral larvaire dont l'épistome est probablement issu. Par ailleurs, cet épistome correspond à un protosome, rudimentaire (Fig. 1, 2 et 3 a, b).

La régénération de l'épistome ne présente aucune homologie avec l'ontogenèse du lobe préoral, mais une similitude avec le développement de l'épistome lors de la métamorphose d'après la description donnée par Brooks et Cowles (1905). Correspondant d'abord à une extension du coelome lophophoral, la cavité de l'épistome s'isole progressivement du mésocœlome (Emig, 1972 b).

Il convient de remarquer ici que la délimitation de l'épistome et de sa cavité (Fig. 2 et 3 a, b) ne correspond pas à celle donnée par Siewing (1973). Ce point litigieux fera prochainement l'objet d'une publication commune.

D. Mésentères

L'actinotroque possède à la base des tentacules un septum dont la présence a été signalée par tous les auteurs (Fig. 1 et 7), à l'exception de Roule (1900). La mise en place de ce septum, d'après la description donnée par Cowles (1904 a), est semblable à celle observée au cours de

Tableau 2. Organogénèse régénératrice comparée à celle décrite au cours de l'ontogénèse des phoronidiens

§	Conforme à l'ontogénèse		Distincte de l'ontogénèse	Ontogénèse inconnue
	actinotroque	métamorphose		
C.		Protocelome	Mésocelome	
D.	Diaphragme (?)			Mésentères
E.	Tentacules	Lophophore Tentacules		
F.	Intestin, Anus (Œsophage ?) ^a		Stomodeum ^b	
G.	Sinus péristomacal et vaisseaux (médian, latéral)	Branche droite du vaisseau latéral Arcs du vaisseau lophophoral ?		(Vaisseau lophophoral)
I.			Métanéphridies	
J.		Ganglion nerveux		Fibre nerveuse géante

^a En l'absence de tissu œsophagien.

^b En présence de ce tissu.

la régénération (Emig, 1972 b). D'après Selys-Longchamps (1907), en revanche, le septum n'est plus qu'une partie de la splanchnopleure réfléchiée vers l'extérieur. A la métamorphose, le diaphragme dérive directement du septum (Tableau 1), d'après tous les auteurs. Mais, pour Selys-Longchamps (1904), celui-ci ne se retrouve pourtant pas en totalité dans le diaphragme, mais n'en représente que la partie externe, le reste étant constitué par la splanchnopleure de l'œsophage. Dans la régénération, le diaphragme se développe à partir de cellules de la somatopleure, n'ayant au moment de sa mise en place aucune liaison avec la splanchnopleure.

La communication entre mésocelome et métacelome se ferait par des pores du diaphragme selon Masterman (1896 b), Schneider (1902), mais Selys-Longchamps (1907) doute de la présence de tels pores et Shearer (1906) conclut à l'absence de communication à travers le septum. D'après Clark (1964), le diaphragme des phoronidiens isole les fluides cœlomiques du mésosome et métasome qui possèdent chacun leur propre système hydraulique et les rend indépendants l'un par rapport à l'autre. Cet isolement du mésosome pourrait expliquer la nécessité d'un rejet cyclique de la région antérieure par autotomie (Emig, 1972 b).

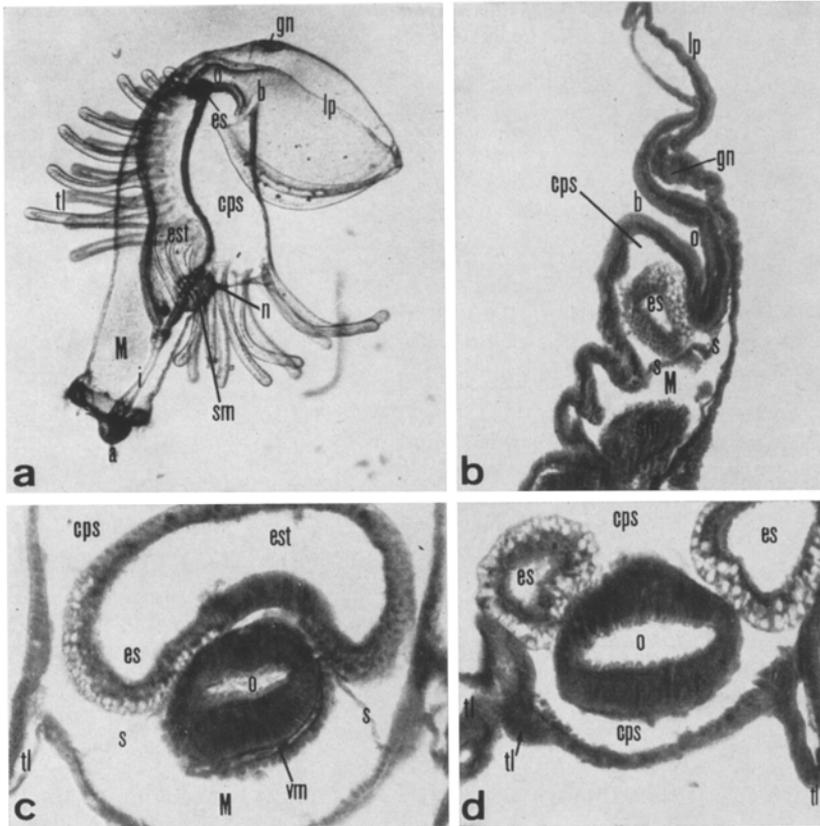


Fig. 7 a—d. *Actinotrocha branchiata*. a Vue latéral ($\times 55$); b coupe sagittale dorso-ventrale de la région antérieure (1 mm = 7μ); c coupe transversale au niveau de l'œsophage et du septum: formation du vaisseau médian (1 mm = $3,7 \mu$); d coupe transversale au niveau des expansions stomacales avec apparition des tentacules larvaires, au-dessus du septum (1 mm = $3,7 \mu$)

La présence d'un mésentère incomplet entre la cavité du lobe préoral et la cavité collaire (ces deux cavités n'en formant qu'une en réalité, Tableau 1) a été mentionnée par Ikeda (1901), Goodrich (1903), Brooks et Cowles (1905); pour Cowles (1904a) et Selys-Longchamps (1902), ce mésentère n'est qu'une structure secondaire. Seuls, Masterman (1896b) et Menon (1902) décrivent ce mésentère comme un septum complet.

Dans le tronc de l'actinotroque, un seul mésentère, médio-ventral (Fig. 1), issu de la formation du métacoèle, est présent et relie l'estomac et l'intestin à la paroi du corps. D'après Masterman (1897), Menon (1902), Cowles (1904a), Brooks et Cowles (1905), il apparaît parfois

un rudiment de mésentère dorsal dans la région proximale du tronc. A la métamorphose, le mésentère médio-ventral prend, par suite de l'évagination du tube digestif, une position dorsale avec l'intestin devenu branche ascendante du tube digestif (Caldwell, 1882; Schultz, 1897; Selys-Longchamps, 1904, 1907; Cori, 1939; Silén, 1952; Zimmer, 1964). Cette disposition explique la présence d'un seul mésentère anal dans la papille anale.

Les mésentères latéraux n'apparaissent qu'après la métamorphose, mais aucune étude n'a porté jusqu'à ce jour sur leur ontogenèse. En revanche, leur disposition a fait l'objet de trois hypothèses phylogénétiques dont aucune n'a encore été vérifiée:

a) Selys-Longchamps (1907) a établi un rapprochement entre les formations membraneuses des annélides et les mésentères latéraux des phoronidiens. Comme Caldwell (1882), il estime que les mésentères latéraux rattachent la branche descendante du tube digestif à la paroi du corps, le mésentère latéral reliant par une soudure secondaire les deux branches du tube digestif entre elles et, en outre, l'intestin à la paroi du corps.

b) Caldwell (1882) et Blochmann (1892) considèrent les mésentères latéraux comme l'équivalent des ligaments iléo-pariétaux des brachiopodes, reliant le tube digestif à la paroi du corps en suspendant les néphridies (Fig. 4a).

c) Pour Wilson (1881) et Mamkaev (1962), les mésentères latéraux sont issus d'une cloison séparant secondairement le métacœlome: lors de l'évagination du métasome (à la métamorphose), les deux cavités cœlomiques entrent en contact et leurs parois dorsales réunies forment les mésentères latéraux (Fig. 5). Un transfert secondaire lie le mésentère latéral droit à la branche descendante du tube digestif et le gauche à l'intestin (Mamkaev, 1962). Par cette hypothèse reprise par Beklemischeff (1958), Dawydoff et Grassé (1959), on considère les phoronidiens comme des podaxoniens.

Cori (1939) considère, en accord avec Selys-Longchamps (1907), que le mésentère situé entre les branches du tube digestif est issu du mésentère latéral gauche. Silén (1952) reconnaît à ces deux mésentères une origine différente, mais ils se confondent entre les deux branches du tube digestif. Son opinion est fondée sur l'absence du mésentère latéral gauche chez *Phoronis muelleri* et sur celle des deux mésentères latéraux chez *Phoronis ovalis*, alors que le mésentère médian est présent dans les deux espèces. Selys-Longchamps (1907), Cori (1939), Hyman (1959) considèrent les mésentères latéraux comme des structures secondaires; pour Silén (1952), ce sont phylogénétiquement des structures tardives et leur absence est peut-être un caractère primitif.

La formation des mésentères latéraux au cours de la régénération confirme l'opinion de Silén (1952), le mésentère latéral gauche n'étant

pas à l'origine du mésentère médian (Fig. 4 b et 6) d'après Emig (1972 b). Il m'a été impossible de vérifier (Fig. 6 c) si les deux mésentères se confondent ou si plus simplement le premier glisse sur le second. Une disposition semblable s'observe aussi, immédiatement sous le diaphragme, près des néphridies chez des animaux normaux de la plupart des espèces.

L'importance des mésentères latéraux dans la régénération du lophophore et du vaisseau lophophoral contredit, dans une certaine mesure, leur dénomination de structure secondaire ou de structures phylogénétiquement tardives, ce qui restent à démontrer.

La disparition des mésentères latéraux dans les régions antérieure et postérieure est un phénomène secondaire lors de la régénération (Emig, 1972 a, b). Elle ne correspond pas, à mon avis, à un caractère primitif chez *Phoronis psammophila*, mais simplement à une nécessité, pour permettre la communication entre les cavités du métasome. Mais, cette disparition pourrait aussi être considérée comme une réminiscence d'un caractère primitif apparaissant secondairement, sans empêcher que l'absence de mésentères latéraux soit peut-être un caractère primitif, comme le pense Silén (1952) chez *Phoronis muelleri* et *Phoronis ovalis*.

Bien que la formation des mésentères au cours de la régénération (Fig. 4 b et 6) ne contribue pas à préciser l'une ou l'autre des hypothèses émises dans ce paragraphe, il apparaît que la disposition des mésentères n'est pas en faveur de l'hypothèse podaxonienne. Je tiens également à souligner, par ailleurs, que ni l'une ni l'autre des deux autres hypothèses ne me paraît satisfaisante.

E. Lophophore

À la métamorphose, le lophophore adulte se constitue soit à partir de tentacules larvaires (Roule, 1896; Silén, 1954 a; Zimmer, 1964), ceux-ci étant maintenus et simplement élevés en position de lophophore, tandis que de nouveaux tentacules s'adjoignent aux anciens, soit par développement de nouveaux tentacules adultes avec rejet des tentacules larvaires (Schneider, 1862; Metchnikoff, 1871; Wilson, 1881; Caldwell, 1882; Roule, 1900; Selys-Longchamps, 1902, 1904, 1907; Brooks et Cowles, 1905; Meek, 1917; Veillet, 1941; Cori, 1939; Silén, 1954 a). Bien que la première éventualité ait longtemps été rejetée, il apparaît actuellement que l'un et l'autre des processus puissent se produire selon les espèces d'*Actinotrocha*: ainsi, dans le groupe II (*Phoronis hippocrepia*, *P. ijimai*, *P. australis*; cf. Emig, 1971), les tentacules larvaires sont maintenus et érigés en tentacules définitifs (Silén, 1954 a; Zimmer, 1964), tandis que dans le groupe III (*Phoronis muelleri*, *P. psammophila*), le plus étudié, les tentacules larvaires sont rejetés et remplacés (cas de *Actinotrocha branchiata*; Fig. 1).

Dans ce groupe III, les tentacules définitifs font leur apparition soit dans un ordre semblable à celui des tentacules larvaires (Roule, 1900) soit

dans un ordre différent, en deux séries symétriques, depuis les zones latérales en direction dorsale et ventrale (Caldwell, 1882; Selys-Longchamps, 1904, 1907). La régénération du lophophore de *Phoronis psammophila*, comme de celui de *Phoronis muelleri* (Schultz, 1903 a; Selys-Longchamps, 1907; Emig, 1972 a, b) correspond au deuxième type. La bilatéralité du lophophore de *P. psammophila* est effacée, mais réapparaît lors de la régénération. Elle est, par contre, maintenue chez une seule espèce: *P. muelleri*.

Le développement des tentacules chez l'actinotroque (Fig. 7 d) et lors de la régénération suit un processus semblable par évagination de l'épiderme depuis une crête ectodermique.

F. Tube digestif

Le tube digestif de l'actinotroque se subdivise en trois parties (œsophage, estomac, intestin: Fig. 1 et 7 a) qui subsistent à la métamorphose en même temps que se développe le préestomac pour former le tube digestif adulte (Fig. 2).

L'œsophage larvaire, d'origine stomodéale, est formé par invagination ectodermique. Le blastopore constitue la bouche de l'actinotroque. Les modalités de la régénération de l'œsophage correspondent à celles de son ontogenèse, mais révèlent l'absence d'invagination ectodermique, l'épiderme ne représentant que la zone buccale externe, ceci en présence de tissu œsophagien (Emig, 1972 b). En l'absence de celui-ci (Emig, 1972 a), une invagination épidermique se produit sur une courte distance.

Issus d'une subdivision de l'archentéron, l'estomac et l'intestin sont tous deux d'origine endodermique. Le préestomac adulte est obtenu à la métamorphose par allongement de la région antérieure de l'estomac larvaire (Cori, 1890; Schultz, 1903 a; Selys-Longchamps, 1902, 1904). La nature endodermique du préestomac, de l'estomac et de l'intestin est confirmée par la régénération.

La formation d'un proctodeum larvaire, admise par Caldwell (1882, 1885) et Roule (1900), a été réfutée par Masterman (1897), Ikeda (1901), Selys-Longchamps (1904), Brooks et Cowles (1905), Shearer (1906), Zimmer (1964). D'ailleurs pour Selys-Longchamps (1904), la description du proctodeum provient selon toute vraisemblance de la confusion avec l'ébauche ectodermique des néphridies. L'ouverture de l'anus larvaire se produit de la même façon que dans la régénération: la partie postérieure de l'intestin (archentéron) vient au contact de l'ectoderme qu'il perfore, les cellules des deux feuilletts se juxtaposant. Cette description est appuyée par celles de Masterman (1900), Selys-Longchamps (1902), Schultz (1903 a, b), Brooks et Cowles (1905), Becker (1937). L'anus larvaire ne s'ouvre qu'après la formation du blastopore; de même, lors de la régénération et du bourgeonnement, l'anus ne se forme qu'après la bouche (Marcus, 1949; Emig, 1972 a, b).

A la métamorphose, l'anus larvaire se transforme en anus adulte définitif. Il s'ouvre alors au fond d'une dépression ectodermique du tronc larvaire, constituant la papille anale qui reste métasomique (Fig. 2). Il n'y a pas formation d'un proctodeum ou d'un rectum (Selys-Longchamps, 1904, 1907; Brooks et Cowles, 1905; Becker, 1937; Veillet, 1941; Zimmer, 1964). Pourtant, Cori (1890, 1939) décrit la présence d'un proctodeum à la métamorphose et d'un rectum chez la *Phoronis* adulte, à tort car les figures de cet auteur ne représentent ni l'un ni l'autre et correspondent à nos propres observations. Roule (1900) mentionne le rejet de l'anus larvaire à la métamorphose et une néo-formation de l'anus définitif avec un rectum qui disparaît tardivement par histolyse; mais aux pages 178 et 188 de son mémoire cet auteur note la présence d'un anus «percé».

L'actinotroque possède un ou deux diverticules stomacaux qui disparaissent à la métamorphose (Fig. 1 et 7). Ces diverticules ont été décrits par tous les auteurs sous divers noms. Comme Selys-Longchamps (1902), nous les considérons simplement comme des expansions stomacales

G. Système circulatoire

Les structures du système circulatoire larvaire ne se différencient qu'après la mise en place du septum (Selys-Longchamps, 1904), c'est-à-dire après le développement de la splanchnopleure.

La présence chez l'actinotroque d'un ou deux vaisseaux longitudinaux reste largement controversée par les différents zoologistes: 2 vaisseaux ou un seul vaisseau, dorsal (Fig. 7c). Il faut remarquer que la position médio-ventrale du vaisseau latéral d'après Masterman (1897), Wilson (1881), Cori (1890), est incompatible avec l'anatomie de la *Phoronis*. Metchnikoff (1871) mentionne la présence de trois vaisseaux longitudinaux chez la larve métamorphosée. Lors de la régénération de l'ampoule (Emig, 1972a), on constate aussi la présence de trois vaisseaux longitudinaux (vaisseau médian et deux vaisseaux latéraux).

Les modalités de formation des vaisseaux sanguins sont admises par tous les auteurs: les vaisseaux sont issus de l'individualisation de l'espace lacunaire sous-splanchnopleural situé entre l'épithélium digestif et la splanchnopleure (Fig. 7c). Le sinus péristomacal possède la même origine (Masterman, 1896b; Selys-Longchamps, 1907). Lors de la régénération, la branche droite du vaisseau latéral, le sinus péristomacal, le vaisseau latéral secondaire se forment d'après ce même processus. Le vaisseau médian apparaît avant le vaisseau latéral (Fig. 7c) et, lors de la métamorphose, le premier vaisseau est plus différencié que le second (Selys-Longchamps, 1904, 1907). Cette dernière observation semble confirmer notre hypothèse, selon laquelle le vaisseau latéral régénère le vaisseau lophophoral lors de la régénération de la

région antérieure, la structure de ce vaisseau latéral étant plus simple que celle du vaisseau médian (Emig, 1972 a, b).

A la métamorphose, le vaisseau lophophoral est issu de la réduction de la cavité collaire (Tableau 1), selon l'observation de Wilson (1881) unanimement admise depuis. Cette structure se complique ultérieurement (Masterman, 1897; Cowles, 1904b; Brooks et Cowles, 1905; Selys-Longchamps, 1907): les deux arcs du vaisseau lophophoral se forment probablement par division horizontale de ce vaisseau; la branche droite du vaisseau latéral ne se met en place qu'après la métamorphose. Bien qu'aucune description précise de ces observations n'ait encore été publiée, il semble que les étapes de l'ontogenèse soient les mêmes que celles de la régénération pour la formation des arcs du vaisseau lophophoral et celle de la branche droite du vaisseau latéral (branche qui ne représente qu'une structure tardive et probablement aussi primitive, mais non secondaire comme on pourrait le supposer).

Chez la *Phoronis* adulte, le système circulatoire est toujours clos, même lors des premiers stades de la régénération. Chez l'*Actinotrocha*, il est soit clos, sans communication avec la cavité préseptale jusqu'à la métamorphose (Wilson, 1881; Masterman, 1897; Menon, 1902; Schepotieff, 1906), soit ouvert dans la cavité collaire pour Metchnikoff (1871), Caldwell (1882), Ikeda (1901), Cowles (1904b), Selys-Longchamps (1902, 1907). Nos observations sont en faveur de cette deuxième description.

H. Evolution du système circulatoire

Le problème de l'évolution du système circulatoire chez les phoronidiens a été ainsi posée par Selys-Longchamps (1904, 1907): «il y aurait eu primitivement deux vaisseaux latéraux symétriques», le vaisseau latéral droit ayant secondairement disparu. L'opinion de cet auteur est fondée sur la position et l'ontogenèse des deux vaisseaux longitudinaux larvaires, et, sur la présence chez l'adulte de deux vaisseaux latéraux à l'extrémité distale (deux branches du vaisseau latéral) et dans l'ampoule (un vaisseau latéral droit rudimentaire).

Au cours de la régénération du sinus péristomacal (Emig, 1972 a), se développe effectivement un vaisseau latéral droit (ou vaisseau latéral secondaire). Si celui-ci se confond ensuite avec le sinus, sa position reste marquée par la présence de cœcums sanguins, observation également faite chez l'adulte par Selys-Longchamps (1907). Ces faits corroborent donc l'hypothèse de ce dernier auteur, d'autant que *Phoronis ovalis* (espèce primitive) possède dans tout le métasome deux vaisseaux latéraux (Emig, 1969). La position initiale du vaisseau latéral est bien latérale et non médio-ventrale.

Par contre, je ne suis pas en accord avec Selys-Longchamps (1907) quand il explique par la dissymétrie secondaire du corps l'absence dans la région musculaire du vaisseau latéral droit et celle de la fibre nerveuse

géante droite; cette dissymétrie est marquée par la présence à gauche du vaisseau latéral et des gonades, d'une seule fibre géante généralement et chez certaines espèces par un développement plus important, à gauche, de la musculature longitudinale. En effet, je considère ces disparitions comme une évolution chez les phoronidiens qui, comme les autres Cœlomates, dérivent d'animaux à symétrie bilatérale; la plupart des espèces de phoronidiens présente d'ailleurs une symétrie bilatérale marquée dans le métasome (Emig, 1971) sans posséder de vaisseau latéral droit. Seul, le groupe III (*Phoronis muelleri*, *P. psammophila*) et *Phoronopsis albomaculata* montre une forte dissymétrie de la musculature du métasome. *Phoronis ovalis* présente deux vaisseaux latéraux, mais aucune fibre nerveuse géante (Emig, 1969).

I. Néphridies

Les néphridies larvaires, formées par une invagination ectodermique, sont des protonéphridies avec des solénoctes. Ceux-ci tombent dans la cavité collaire préseptale lors de la métamorphose. Cette description de Caldwell (1882); confirmée par Goodrich (1903), a été adoptée par tous les auteurs (Fig. 1).

À la métamorphose, les canaux larvaires sont conservés et constituent l'ébauche des néphridies adultes, selon l'opinion émise par la plupart des auteurs. Les néphridies larvaires se déplacent pour entrer en contact avec le métacœlome. La formation des entonnoirs, d'origine mésodermique, fait l'objet de descriptions divergentes bien que voisines. Goodrich (1903) décrit un développement secondaire des cœlostomes contre les canaux larvaires, représentant ainsi des «compound nephromixia», ce que Zimmer (1964) confirme. Goodrich (1945) précise que les néphridies des phoronidiens correspondent à des mixonéphridies, c'est-à-dire que le cœlostome est complètement soudé au tube néphridien pour ne former qu'un seul organe ayant des fonctions excrétrices et génitales. Cette définition peut également s'appliquer à la formation des néphridies à la métamorphose (cf. Fig. 3 de Goodrich, 1945), ainsi que, semble-t-il, à celle observée au cours de la régénération. D'après Selys-Longchamps (1907), il se produit une perforation du péritoine par les conduits larvaires avec formation des entonnoirs.

Le maintien des canaux larvaires a été mis en question par Ikeda (1901), Cowles (1904a), Brooks et Cowles (1905), Cori (1937); néanmoins, orifice et partie antérieure des conduits pourraient être maintenus lors de la perte de la région préseptale de l'actinotroque, mais aucun auteur décrit la formation des métanéphridies lors de la métamorphose.

Les déplacements du tronc lors de la métamorphose provoquent le glissement des pores urinaires dans la position des néphridiopores sur la papille anale (Caldwell, 1882; Brooks et Cowles, 1905; Selys-Longchamps, 1907).

Les néphridies régénèrent entièrement à partir de cellules mésodermiques (Schultz, 1903 a; Emig, 1972 b); ce développement apparaît donc fondamentalement opposé à l'ontogenèse des néphridies, ce qui pose à nouveau le problème du passage de la protonéphridie vers la métanéphridie. La régénération serait plutôt en faveur de l'hypothèse du remplacement total des protonéphridies à la métamorphose.

Les phoronidiens sont un matériel idéal pour résoudre la question des relations entre protonéphridies et métanéphridies. Malheureusement, la précarité des études sur leur ontogenèse ne permet aucune réponse décisive à cette question. La présence de protonéphridies chez l'actinotroque et celle de métanéphridies chez l'adulte sont la preuve que les premières précèdent les secondes dans la phylogénie des invertébrés (Hyman, 1959). Alors que les néphridies larvaires sont d'origine ectodermique, les métanéphridies régénérées sont mésodermiques, comme celles des annélides: ainsi, protonéphridies et métanéphridies ne sont ni homologues, ni de même origine, ni des variantes d'un même organe; dans ce cas, il convient donc, comme l'a fait Hyman (1951), de rejeter la théorie gonocœlique de Goodrich (1900, 1945). Si le passage des protonéphridies en mixonephridia lors de la métamorphose se révélait ultérieurement exact, ce cas serait en dehors de la question posée ci-dessus; par contre, celle-ci serait relancée si l'ontogenèse correspondait à une néo-formation pour les métanéphridies.

Comme Silén (1952), nous pouvons nous demander si les néphridies du type à un seul entonnoir représentent un état primitif et si l'on considère l'absence des mésentères latéraux comme une condition primitive. Bien qu'il faille attendre une étude approfondie de l'ontogenèse des mésentères et de la régénération des néphridies du type à 2 entonnoirs, il semble que l'absence des mésentères latéraux et la présence d'un seul entonnoir correspondent bien à des caractères primitifs.

J. Système nerveux

Le système nerveux de l'actinotroque, comme celui de l'adulte, est essentiellement intra-épidermique.

Le ganglion larvaire situé dans le lobe préoral (Fig. 1 et 7a, b) se forme aux dépens de l'ectoderme. Contrairement aux études de Masterman (1897), Menon (1902), Schultz (1903 a, b), il ne se forme pas de neuropore par invagination ectodermique; Masterman (1901) réfute d'ailleurs son observation antérieure. Le ganglion larvaire disparaît à la métamorphose avec le lobe préoral, le ganglion de l'adulte étant néo-formé à partir de l'épiderme. Selys-Longchamps (1902, 1904, 1907) précise que le ganglion adulte est un renflement du nerf circulaire (dont l'ébauche est présente chez la larve), ce qui correspond à nos observations (Fig. 1, 2 et 7a, b) au cours de la régénération (Emig, 1972 b).

Le nerf collaire situé à la base des tentacules a été décrit par Caldwell (1882), Masterman (1897), Brooks et Cowles (1905). Il donne à la métamorphose le nerf circulaire de l'adulte (Selys-Longchamps, 1904; Zimmer, 1964). D'après Silén (1954b), aucune structure larvaire ne se retrouve chez l'adulte.

En ce qui concerne l'ontogenèse de la ou des fibres nerveuses géantes, nous ne possédons actuellement aucune information. Seul Selys-Longchamps (1904) signale que la fibre géante est préformée dans l'épiderme avant la métamorphose.

Lors de la régénération, le ganglion nerveux est issu de la zone dorso-médiane du nerf circulaire correspondant à une zone régénérée, ce qui pourrait être en faveur de l'opinion de Silén (1954b). Au contraire, le reste du nerf circulaire est formé par morphallaxis du plexus nerveux épithélial (Emig, 1972b, 1973): d'où la possibilité qu'une partie seulement du nerf collaire se transforme en nerf circulaire (si la régénération suit l'ontogenèse), contrairement aux descriptions de Selys-Longchamps (1904), Silén (1954b), Zimmer (1964). D'après Veillet (1941), le ganglion larvaire n'est pas nécessaire à la métamorphose; dans le cas de la régénération, nous avons fait la même constatation: le ganglion, rejeté lors de l'autotomie, ne se met que très tardivement en place (Emig, 1972b).

K. Conclusions

La comparaison entre l'ontogenèse et la régénération appelle immédiatement une première remarque: l'étude approfondie des phénomènes régénérateurs démontre les lacunes et la précarité de nos connaissances actuelles sur l'ontogenèse des phoronidiens et met l'accent sur les problèmes ontogénétiques à étudier plus particulièrement (Tableau 2).

La régénération de certaines structures suit le développement ontogénétique; celle d'autres structures suit les processus de la métamorphose. Enfin, certaines structures régénèrent de façon distincte de l'ontogenèse (Tableau 2). La régénération ne semble répéter que les processus simples de l'ontogenèse. Nous utilisons le terme «processus simples» pour ceux qui font appel au minimum de moyens et qui sont les plus rapides pour réaliser la régénération. Quand les processus ontogénétiques sont complexes, les phoronidiens sont capables de leur en substituer d'autres, plus simples, plus rapides et plus évolués (cas du mésocelome, par exemple). D'après Jägersten (1972), les organes larvaires subsistant à la métamorphose peuvent être considérés en général comme des caractères (benthiques) adultes présent chez la larve: chez *Actinotrocha*, cet auteur mentionne, comme seul caractère purement larvaire, le cercle ciliaire périanal. Lorsque, pour un organe, ontogenèse et régénération répondent à des processus similaires, cet organe peut être considéré comme représentant un caractère adulte chez l'actinotroque (Tableau 2).

En conséquence, les processus ontogénétiques distincts de ceux de la régénération doivent probablement correspondre à des caractères larvaires, ou au moins à des caractères primitifs moins évolués, même s'ils se déroulent lors de la métamorphose. Nos résultats sont en accord avec ceux de Jägersten (1972) qui mentionne comme principaux caractères adultes de l'actinotroque: l'invagination ventrale, les tentacules, le lobe préoral; ces deux derniers sont rejetés à la métamorphose, car ce sont des organes tellement modifiés qu'ils sont remplacés par «pré-régénération» respectivement par des tentacules adultes (cf. Lophophore: espèces du groupe III) et par l'épistome, selon ce dernier auteur. La régénération apparaît donc comme un phénomène parfaitement adapté à la biologie des phoronidiens, confirmant ainsi l'opinion émise précédemment (Emig, 1973).

Pour Abeloos (1932), la régénération des structures par morphallaxis présente, en général, de grandes analogies avec la métamorphose. Chez les phoronidiens, la morphallaxis atteint principalement l'épiderme dans les zones des ébauches lophophorales et la couche nerveuse épithéliale au niveau du nouveau nerf circulaire (Emig, 1973): or, en consultant le tableau 2, on constate que ces mêmes structures apparaissent par un processus semblable à la métamorphose. Régénération et métamorphose présentent encore chez les phoronidiens de fortes similitudes quant aux organes mis en place, alors qu'avec l'embryogenèse la régénération ne possède que très peu de points de comparaison (Tableau 2).

Roule (1900) estimait que la chute des diverses structures est un phénomène du même ordre que le rejet (autotomie) du lophophore et qu'elle n'a pas d'autre valeur. Il s'agit là, de la part de cet auteur, d'une comparaison et d'une interprétation hâtives et, à mon sens, erronées. Car, si une forte similitude existe entre régénération et métamorphose, il n'en est pas de même entre le rejet autotomique et celui des structures larvaires. En effet, l'autotomie conduit à l'élimination non seulement de l'épistome et du mésosome, mais aussi de la région la plus distale du métasome (papille anale, néphridies,...), tandis que le rejet à la métamorphose ne concerne que des structures larvaires (tentacules, lobe préoral) non restituées ultérieurement, à l'exception de l'épistome. Ceci démontre suffisamment que les deux processus ne sont pas comparables, sans même faire intervenir des notions d'orientation et de «segmentation» du corps.

Le développement du métasome avec l'ampoule lors de la métamorphose n'a fait jusqu'à présent l'objet d'aucune étude, aussi toute comparaison avec les processus de la régénération postérieure est-elle impossible.

En nous fondant sur les lois émises par Cerfontaine (1903) et Abeloos (1932), à savoir que les facultés de régénération diminuent au cours de l'évolution ontogénétique et qu'elles sont d'autant plus étendues que

les animaux sont moins élevés en organisation, les phoronidiens ont su préserver ou réacquérir les facultés nécessaires de régénération, à tel point que la régénération révèle une différenciation de certains organes par des processus plus évolués que ceux de l'ontogenèse. Cela suggère que l'adulte n'a pas encore pu, ou n'a pas su, transmettre cette évolution à sa larve, mais l'emploie (déjà) pour son propre compte dans la régénération. Ainsi, celle-ci devient-elle un élément indispensable pour définir une position phylogénétique, dans la mesure où elle fait apparaître des caractères évolutifs nouveaux.

L. Discussion sur la phylogénie des phoronidiens

Les phoronidiens, occupant une place primordiale dans le groupe des lophophoriens, comme dans l'arbre phylétique des métazoaires, ont fait l'objet de fort nombreuses spéculations quant à leur position phylogénétique. Placés parmi les protostomiens par Selys-Longchamps (1907), Cori (1939), Hyman (1959), Dawydoff et Grassé (1959), Webb (1969), Jägersten (1972), ils représentent pour Codreanu (1970) un aboutissement de l'évolution des protostomiens. Selon Siewing (1967) et Reisinger (1972), les phoronidiens s'intègrent dans l'ensemble des archicœlomates, renfermant aussi des deutérostomiens, à l'exclusion des chordés. Pour d'autres auteurs, ils constituent un groupe isolé dans les Bilateria, pouvant représenter le passage des protostomiens aux deutérostomiens (Alvarado, 1957; Silén, 1954b; Hartman, 1963; Clark et Panchen, 1971). Enfin, ils appartiennent aux deutérostomiens dont ils sont les plus primitifs d'après Young (1962), Zimmer (1964), Emig (1971). Clark (1964) classe les phoronidiens dans les oligomères. Brien (1970), réfutant la dualité protostomiens-deutérostomiens (comme Siewing, 1967), classe les phoronidiens, cœlomates dérosomes, parmi les vermidiens-lophophoriens dont les origines remonteraient aux annélides marins. Après ce bref rappel historique de la phylogénèse des phoronidiens, nous ne discuterons pas ici l'opinion de ces divers auteurs, nous réservant de le faire ultérieurement.

Nos comparaisons entre l'ontogenèse et la régénération permettent de confirmer certains caractères protostomien et deutérostomiens que possèdent les phoronidiens. Le seul caractère protostomien concerne la présence de protonéphridies dans l'actinotroque (l'adulte possède des métanéphridies). La transformation du blastopore en bouche ou anus souffre trop d'exceptions et ne peut être utilisée pour séparer protostomiens et deutérostomiens (Siewing, 1969). Rappelons pourtant que, chez les phoronidiens, la bouche de l'adulte se développe à partir du blastopore; l'anus ne s'ouvrant qu'ultérieurement. Les autres caractères sont deutérostomes: — genèse des cœlomes; — trimétamérie du cœlome en proto-, méso- et méta- chez la larve et l'adulte; — position intraépidermique (basiépithéliale) du système nerveux; — absence de

céphalisation. Zimmer (1964) a mis en évidence d'autres caractères deutérostomes des Phoronida, à savoir: la segmentation radiaire, le développement régulier, l'origine du mésoderme par type dérivé de la formation entérocoelique.

Ainsi est confirmée l'appartenance des Phoronida au super-phylum des deutérostomiens dont on peut les considérer comme des représentants primitifs.

Certains points permettant à Siewing (1967) de rapprocher les phoronidiens des Spiralia ont été infirmés par nos résultats. Ceux-ci démontrent aussi que la transition des lophophoriens vers les deutérostomiens existe et ne soulève plus les difficultés énoncées par Codreanu (1970). Les phoronidiens sont à ranger, non dans les Protostomia Archicœlomata, mais parmi ceux que cet auteur nomme Deuterostomia Archimera. La place des phoronidiens dans les Archicœlomates d'après Siewing (1967) et Reisinger (1972) doit aussi être reconsidérée, ainsi que, probablement, la définition de ce dernier groupe.

En conclusion, quelle que soit la division envisagée du règne animal, les Phoronida appartiennent à la lignée évolutive aboutissant aux chordés. Leur position dans cette lignée reste encore à établir; elle est probablement à rapprocher de celle des Hémichordés comme le proposent Zimmer (1964), Siewing (1967), Brien (1970). Ce problème retiendra notre attention pour les recherches futures.

Abbreviations des figures

a	anus	ma	mésentère anal
b	bouche	ml	mésentère latéral
ba	barre du T sanguin	mld	mésentère latéral droit
bd	branche droite du vaisseau latéral	mlg	mésentère latéral gauche
bg	branche gauche du vaisseau latéral	mm	mésentère médian
c	capillaire sanguin (= bd en régénération)	mo	mésentère oral
ca	cavité coelomique anale	mp	mésentère principal
co	cavité coelomique orale	mv	mésentère ventral
cel	coelome	n	néphridie
cps	cavité préseptale larvaire	nc	nerf circulaire
d	diaphragme	né	néphridiopore
e	épistome	o	œsophage
en	entonnoir néphridien	p	protocoelome ou protocœle
es	expansions stomacales	pa	papille anale
est	estomac	pe	préestomac
fg	fibres nerveuses géantes	pu	pore urinaire
gn	ganglion nerveux	s	septum
i	intestin	sm	sac métasomique
lo	lophophore	ta	tentacule adulte
lp	lobe préoral	td	tube digestif
		tl	tentacule larvaire

lpa	lacune périanale	vl	vaisseau sanguin latéral
M	métacéle ou métacœle	vlo	vaisseau sanguin lophophoral
m	mésocéle ou mésocœle	vm	vaisseau sanguin médian

Références

- Abeloos, M.: La régénération et les problèmes de la morphogenèse, 253 pp. Paris: Gauthier-Villars 1932
- Alvarado, R.: Los grandes grupos del reino animal y el sistema zoológico. Revista Univ. Madrid **6**, 531—565 (1957)
- Becker, G.: Untersuchungen über den Darm und die Verdauung von Kamptozoa, Bryozoen und Phoroniden. Z. Morph. Ökol. Tiere **33**, 72—127 (1937)
- Beklemisheff, V.N.: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. I. Promorphologie, 441 SS. Berlin: VEB Deutscher Verlag Wissensch. 1958
- Blochmann, F.: Über die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. Arch. ver. Freunde Naturgesch., Mecklenb. **46**, 37 (1892)
- Brien, P.: Considérations phylogénétiques à propos des Lophophoriens. Bull. Acad. roy. Belg., Cl. Sci. **56**, 565—579 (1970)
- Brooks, W.K., Cowles, R.P.: *Phoronis architecta*. Mem. nat. Sci. Washington **10**, (5), 75—111 (1905)
- Caldwell, W.: Structure, development and affinities of *Phoronis*. Proc. roy. Soc. London **34**, 371—383 (1882)
- Caldwell, W.: Blastopore, mesoderm and metamerie segmentation. Quart. J. micr. Sci. **25**, 15—28 (1885)
- Cerfontaine, P.: Recherches expérimentales sur la régénération et l'hétéromorphose chez *Astroides calycularis* et *Pennaria cavolinii*. Arch. Biol. (Paris) **19**, 245—317 (1903)
- Clark, R.B.: Dynamics in metazoan evolution, 313 pp. Oxford: Clarendon Press 1964
- Clark, R.B., Panchen, A.L.: Synopsis of animal classification, 126 pp. London: Chapman & Hall 1971
- Codreanu, R.: Grands problèmes controversés de l'évolution phylogénétique des métazoaires. Année biol. (Paris) **9**, 671—709 (1970)
- Cori, C.J.: Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. Z. wiss. Zool. **51**, 480—568 (1890)
- Cori, C.J.: Phoronidea. Handbuch der Zoologie, W. Kükenthal, T. Krumbach, eds., vol. 3 (2), p. 71—135 Berlin: De Gruyter 1937
- Cori, C.J.: Phoronidea. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs **4** (4), 1—183 (1939)
- Cowles, R.P.: Origin and fate of the body-cavities and the nephridia of the *Actinotrocha*. Ann. Mag. nat. Hist. **14**, 69—78 (1904a)
- Cowles, R.P.: Origin and fate of the blood-vessels and blood corpuscles of the *Actinotrocha*. Zool. Anz. **27**, 598—606 (1904b)
- Dawydoff, C.: Beobachtungen über den Regenerationsprozess bei den Enteropneusten. Z. wiss. Zool. **93**, 237—305 (1909)
- Dawydoff, C., Grassé, P.P.: Classe des Phoronidiens. Traité de Zoologie **5** (1), 1008—1053 (1959)
- Emig, C.C.: Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VIII. *Phoronis pallida* (Schneider) Silén, 1952. IX. *Phoronis ovalis* Wright, 1856. Bull. Mus. Hist. nat. Paris **41**, 1531—1542 (1969)
- Emig, C.C.: Taxonomie et systématique des Phoronidiens. Bull. Mus. Hist. nat. Paris (Zool.) **8**, 469—568 (1971)
- Emig, C.C.: Reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila*. Mar. Biol. **13**, 247—258 (1972a)

- Emig, C.C.: Régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* Cori. Z. Morph. Tiere **73**, 117—144 (1972 b)
- Emig, C.C.: L'histogenèse régénératrice chez les phoronidiens. Sous-presse (1973)
- Goodrich, E.: On the nephridia of the Polychaeta. Quart. J. micr. Sci. **43**, 699—748 (1900)
- Goodrich, E.: On the body-cavities and nephridia of the *Actinotrocha* larva. Quart. J. micr. Sci. **47**, 103—121 (1903)
- Goodrich, E.: The study of nephridia and genital ducts since 1895. Quart. J. micr. Sci. **86**, 113—392 (1945)
- Hartman, W.D.: A critique of the enterocoele theory. In: The lower Metazoa, p. 55—77. E. C. Dougherty, Ed. Univ. California Press 1963
- Hyman, L.H.: The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta, the pseudocoelomate Bilateria, vol. 3, p. 1—572. New York: McGraw-Hill 1951
- Hyman, L.H.: The invertebrates. Smaller coelomates groups, vol. 5, p. 1—783. New York: McGraw-Hill 1959
- Ikeda, I.: Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. J. Coll. imp. Univ. Tokyo **13**, 507—592 (1901)
- Ivanova-Kasas, O.M.: Asexual reproduction of animals, its nature and evolutionary tendencies (en russe). Zool. Zhurn. **49**, 601—620 (1970)
- Jägersten, G.: Evolution of the metazoan life cycle. A comprehensive theory, 282 pp. London: Academic Press 1972
- Krohn, A.: Über *Pilidium* und *Actinotrocha*. Arch. Anat. Physiol., p. 289—301 (1858)
- Mamkaev, I.V.: Sur des Phoronidiens d'Extrême-Orient (en russe). Issledov. Dal'nevost. Morei SSSR **8**, 219—237 (1962)
- Masterman, A.T.: *Phoronis* the earliest ancestor of the Vertebrata. Rep. brit. Ass. Sci. **66**, 837 (1896 a)
- Masterman, A.T.: Preliminary note on the anatomy of *Actinotrocha* and its bearing upon suggested chordate affinities of *Phoronis*. Zool. Anz. **19**, 266—268 (1896 b)
- Masterman, A.T.: On the structure of *Actinotrocha* considered in relation to suggested chordate affinities of *Phoronis*. Proc. roy. Soc. Edinb. B **21**, 129—136 (1896 c)
- Masterman, A.T.: On the Diplochorda. 1. The structure of *Actinotrocha*. Quart. J. micr. Sci. **40**, 281—339 (1897)
- Masterman, A.T.: On the Diplochorda. 3. The early development and anatomy of *Phoronis buskii* McIntosh. Quart. J. mic. Sci. **43**, 375—418 (1900)
- Masterman, A.T.: Professor Roule upon the Phoronidea. Zool. Anz. **24**, 228—233 (1901)
- Meek, A.: On the Phoronidea. Rep. Dove mar. Lab. Cullercoats **6**, 33—48 (1917)
- Menon, K.R.: Notes on *Actinotrocha*. Quart. J. micr. Sci. **45**, 473—484 (1902)
- Metchnikoff, E.: Über die Metamorphose einiger Seethiere. III. Über *Actinotrocha*. Z. wiss. Zool. **21**, 244—252 (1871)
- Okada, Y.K.: Etude sur la régénération chez les coelentérés. Arch. Zool. exp. gén. **66**, 497—551 (1927)
- Otto, F.: Studien über das Regulationsvermögen einiger Süßwasserbryozoen. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **47**, 399—442 (1921)
- Reisinger, E.: Die Evolution des Orthogons der Spiraller und das Archicoelomatenproblem. Z. zool. System. Evolt.-Forsch. **10**, 1—43 (1972)
- Remane, A.: Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Zool. Anz. Suppl. **14**, 16—23 (1950)
- Roule, L.: Sur les métamorphoses larvaires de *Phoronis sabatieri*. C. R. Acad. Sci. (Paris) **122**, 1343—1345 (1896)
- Roule, L.: Sur la place des phoronidiens dans la classification des animaux et sur leur relation avec les vertébrés. C. R. Acad. Sci. (Paris) **127**, 633—636 (1898)

- Roule, L.: Structure de la larve actinotroque des phoronidiens. Proc. 4^e intern. Congr. Zool. Cambridge, pp. 230—231 (1899)
- Roule, L.: Etude sur le développement embryonnaire des phoronidiens. Ann. Sci. nat. **11**, 51—251 (1900)
- Schepotieff, A.: Über einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde. Z. wiss. Zool. **84**, 79—94 (1906)
- Schepotieff, A.: Die Pterobranchie. Anatomische und histologische Untersuchungen über *Rhabdopleura normani* Allman und *Cephalodiscus dodecalophus* M'Int. Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. **24**, 193—238 (1907)
- Schneider, A.: Über die Metamorphose der *Actinotrocha branchiata*. Arch. Anat. Physiol., 47—65 (1862)
- Schneider, K.C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere, 988 pp. Jena: Fischer 1902
- Schultz, E.: Über die Mesodermbildung bei *Phoronis*. Trav. Soc. nat. St Pétersbourg **28**, 47—50 (1897)
- Schultz, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. III. Über die Regenerationserscheinungen bei *Phoronis mülleri* Selys-Longchamps. Z. wiss. Zool. **75**, 391—420 (1903a)
- Schultz, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. IV. Über die Regenerationserscheinungen bei *Actinotrocha branchiata* Müller. Z. wiss. Zool. **75**, 473—494 (1903b)
- Selys-Longchamps, M. de: Recherches sur le développement des *Phoronis*. Arch. Biol. **18**, 495—597 (1902)
- Selys-Longchamps, M. de: Développement post-embryonnaire et affinités des *Phoronis*. Mem. Sci. Acad. roy. Belg. **1**, 1—150 (1904)
- Selys-Longchamps, M. de: *Phoronis*. Flora Fauna Golf Neapel **30**, 1—280 (1907)
- Shearer, C.: Studies on the development of larval nephridia. Part. I. *Phoronis*. Mitt. Zool. Neapel. **17**, 487—514 (1906)
- Siewing, R.: Diskussionsbeitrag zur Phylogenie der Coelomaten. Zool. Anz. **179**, 132—176 (1967)
- Siewing, R.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere, 531 pp. Hamburg: Parey 1969
- Siewing, R.: Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomaten-Problem. I. Die Körpergliederung bei *Phoronis ijimai* Oka (Phoronidea). Z. Morph. Tiere **74**, 17—36 (1973)
- Silén, L.: Research on Phoronidea of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden). Ark. Zool. **4** (4), 95—140 (1952)
- Silén, L.: Developmental biology of Phoronida of the Gullmar Fiord area. Acta Zool. Stockh. **35**, 215—257 (1954a)
- Silén, L.: On the nervous system of *Phoronis*. Ark. Zool. **6** (1), 1—40 (1954b)
- Veillet, A.: Description et mécanisme de la métamorphose de la larve actinotroque de *Phoronis sabatieri* Roule. Bull. Inst. océanogr. Monaco **810**, 1—11 (1941)
- Webb, M.: An evolutionary concept of some sessile and tubicolous animals. Sarsia **38**, 1—8 (1969)
- Wilson, E.B.: The origin and significance of the metamorphosis of *Actinotrocha*. Quart. J. micr. Sci. **21**, 202—208 (1881)
- Young, J.Z.: The life of vertebrates 820 pp. New York: Oxford Univ. Press 1962
- Zimmer, R.L.: Reproductive biology and development of Phoronida. Univ. Microfilm, 416 pp., Ann Arbor (1964)

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