

Observations et discussions sur le développement embryonnaire des Phoronida

Christian Charles Emig
Station Marine d'Endoume, Marseille

Reçu le 22 novembre 1973

Observations and Discussions on the Embryonic Development in Phoronida

Summary. Internal fertilization (in metacœlom) generally occurs in Phoronida. The eggs are extruded to the exterior through the nephridia, shed freely into the sea-water or retained in the lophophoral concavity. The cleavage of phoronid eggs is total, equal (or subequal) and radial (with sometimes fortuitous appearance of spiral cleavage patterns). The gastrula is formed by emboly. The mouth is derived from the anterior remnant of the blastopore without a true stomodeum. The anus arises by perforation, as an independent structure of the blastopore. The mesoderm formed by budding originates as isolated cells proliferated from the anterior and lateral surfaces of the archenteron. In the preoral hood appears a protocœl by mesodermal cells lining the walls of the blastocœl. The trunk cœlom (or metacœl) of *Actinotrocha* originates from one or two posterior masses of mesodermal cells. It is possible that the mode of formation of this cœlom varies in respect to the different species. The mesoderm elaboration is considered as a modified enterocœlous method.

The acceptance of Phoronida as deuterostomes is regarded as the logical consequence of the present considerations (see also Emig, 1973): radial cleavage, origin of mesoderm by a derived enterocœlous method, trimetamerous actinotrocha.

Résumé. La fécondation est généralement interne chez les phoronidiens. La segmentation des œufs est totale, égale (parfois légèrement inégale) et de type radiaire (avec quelquefois une apparence fortuite de segmentation spirale). La gastrula est formée par embolie. La bouche dérive de la zone blastoporale sans formation d'un vrai stomodeum. L'anus est mis en place par perforation de l'ectodermes et représente une néo-formation indépendante du blastopore. Le mésoderme est issu par prolifération cellulaire des régions antérieure et latérales de l'archentéron. Le protocœle est formé par des cellules mésodermiques se disposant le long de la paroi du lobe préoral. Le métacœle est issu probablement suivant les espèces d'une ou deux masses. La formation du mésoderme correspond à une variation de la méthode entérocoelique typique. Les phoronidiens doivent être considérés comme des deutérostomiens, d'après l'ensemble de nos résultats (voir aussi Emig, 1973).

A. Introduction

Le développement embryonnaire des phoronidiens a fait l'objet de nombreuses spéculations morphogénétiques et phylogénétiques, bien que des lacunes subsistent dans la connaissance de ce développement (Emig,

1973). Ainsi, la segmentation de l'œuf n'a été étudiée en détail que par deux auteurs, dont les conclusions sont d'ailleurs en totale opposition (Rattenbury, 1954; Zimmer, 1964). L'évolution de la gastrula n'a fait l'objet que d'observations sommaires, les auteurs recherchant trop souvent des comparaisons ou des liaisons étroites avec d'autres groupes zoologiques. Par contre, l'origine du mésoderme et la formation des cavités coelomiques ont suscité l'intérêt de nombreux auteurs, surtout au début de ce siècle, et conduit à des descriptions nombreuses et à des hypothèses diverses.

A travers le développement de *Phoronis psammophila*, depuis la fécondation jusqu'à la toute jeune actinotroque, nous discuterons les connaissances acquises sur le développement embryonnaire des phoronidiens. Ces résultats devraient permettre de vérifier et compléter les considérations phylogénétiques précédemment énoncées sur les phoronidiens (Emig, 1973).

B. Matériel et Méthode

Des femelles matures de *Phoronis psammophila* ont été récoltées en plongée à la plage du Prado (Marseille) à une profondeur de 5 m environ. La segmentation a été observée sur de très nombreux œufs, extraits expérimentalement de la cavité coelomique du métasome dans lequel ils flottaient librement, ou bien étudiée directement dans le lophophore (cette espèce est incubante). Blastulas et gastrulas en masse dans le lophophore ont été fixées au Bouin, coupées à 5 μ et colorées à l'Azan d'après Heidenhain. Cette méthode m'a permis ainsi d'observer des centaines d'embryons et de suivre régulièrement leur développement jusqu'au stade d'*Actinotrocha*, nageant librement dans l'eau de mer.

C. Fécondation et émission des œufs

Chez *Phoronis psammophila* et *Phoronis muelleri*, les ovocytes mûrs se détachent de l'ovaire pour s'acheminer vers la région antérieure du métacoelome, en même temps que se produisent leurs divisions méiotiques (Brooks et Cowles, 1905; Selys-Longchamps, 1907). Les globules polaires sont émis avant la ponte, comme chez les autres espèces, selon la plupart des auteurs. Contrairement à l'opinion de Cori (1890), Roule (1900a), Brooks et Cowles (1905), la fécondation est interne chez *Phoronis psammophila*. Des spermatozoïdes sont observés en plus ou moins grand nombre dans la cavité coelomique, surtout autour des ovaires, ce que Shearer (1906) a déjà observé. Rappelons que *P. psammophila* est une espèce dioïque. Les ovocytes, isolés expérimentalement de la cavité coelomique se développent sans aucun traitement (Selys-Longchamps, 1907). Aucune segmentation n'a été observée dans la cavité coelomique, alors que, chez les autres espèces, elle s'y produit exceptionnellement.

Chez les autres phoronidiens, malgré les assertions en faveur d'une fécondation externe (Masterman, 1900; Ikeda, 1901; Cori, 1939; Silén,

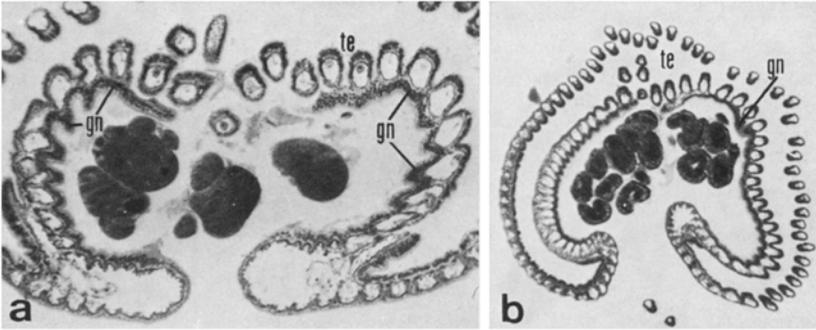


Fig. 1a et b. Coupes transversales du lophophore de *Phoronis psammophila* au niveau des glandes nidamentaires (type 2c): a œufs après la ponte, représentant une masse embryonnaire en formation (1 mm = 8,2 μ); b embryons au stade gastrula (1 mm = 16 μ)

1954), le mode de fécondation apparaît interne (Kowalevsky, 1867; Selys-Longchamps, 1907; Kume, 1953; Rattenbury, 1953; Forneris, 1959; Zimmer, 1964), les spermatozoïdes étant observés en grand nombre autour des ovaires. Contrairement à l'opinion de Kowalevsky (1867), il n'y a pas autofécondation chez les espèces hermaphrodites. Zimmer (1964) estime que l'aspect atypique des spermatozoïdes et la forme des spermato-phores des phoronidiens plaident fortement en faveur d'une fécondation interne des ovocytes.

Les œufs de *P. psammophila* sont expulsés (généralement aux premières heures du jour) à travers les néphridies (jouant alors le rôle de gonoductes) dans la concavité lophophorale, où ils sont incubés dans une substance mucoïde sécrétée par les glandes nidamentaires (du type 2c; Emig, 1971); ils forment alors une seule masse, pouvant parfois apparaître comme double (Fig. 1 b). Chez les autres espèces, les œufs sont soit incubés soit émis librement dans l'eau de mer (Tableau 1).

D'après nos mesures, le diamètre des œufs de *P. psammophila* varie en général de 80 à 90 μ , conformément à ce qui est indiqué par d'autres auteurs pour cette espèce (Tableau 1). Seul Roule (1900a) mentionne un diamètre de 300 à 400 μ qui correspond en réalité, d'après les mesures de Selys-Longchamps (1904), à 100 à 120 μ . Afin de pouvoir être comparés, les diamètres des œufs des diverses espèces de phoronidiens ont été portés sur le Tableau 1; les mesures indiquées par Ikeda (1901) et Gilchrist (1907) sont probablement inexactes (Silén, 1954). Le diamètre des œufs apparaît indépendant de la taille des espèces (Silén, 1954). Le mode d'émission des œufs (incubation ou ponte libre) intervient, car les espèces incubantes possèdent des œufs légèrement plus grands.

Tableau 1. Diamètres des œufs et nombre de chromosomes des phoronidiens; (i) espèces incubantes

Espèces	Diamètre des œufs en μ	Nombre de chromo-somes	Auteurs
<i>Phoronis ovalis</i>	125		Silén (1952)
<i>Phoronis hippocrepi</i> (i)	100		Selys-Longchamps (1904)
	220		Gilchrist (1907)
	100		Silén (1952)
	100	14—16	Forneris (1959)
<i>Phoronis ijimai</i> (i)	200—300	6	Ikeda (1901, 1903)
	100	12	Zimmer (1964)
<i>Phoronis australis</i> (i)	200—300	12	Ikeda (1903)
	100		Silén (1952)
	130		Kume (1953)
<i>Phoronis psammophila</i> (i)	300—400		Roule (1900)
	100—210		Selys-Longchamps (1904, 1907)
	100		Brooks et Cowles (1905)
	50—70		Silén (1952)
	80—90	16	Emig
<i>Phoronis muelleri</i>	50—60		Selys- Longchamps (1903, 1904)
	60		Silén (1952)
	55—65	12	Emig
<i>Phoronis pallida</i>	50—70		Silén (1952)
<i>Phoronopsis albo-maculata</i> (i?)	100		Gilchrist (1907)
<i>Phoronopsis harmeri</i>	60	26	Rattenbury (1953)
	60—65	14	Zimmer (1964)

Après la ponte, les œufs de *P. psammophila* gardent une forme ovale, alors que ceux des autres espèces deviennent sphériques selon les observations de divers auteurs.

Le nombre de chromosomes a pu être établi chez *P. psammophila* ($2n = 16$) et *P. muelleri* ($2n = 12$) (Tableau 1).

D. Segmentation de l'œuf de *Phoronis psammophila*

La segmentation des œufs débute généralement une demi-heure après leur contact avec l'eau de mer, comme si ce contact était nécessaire à l'œuf pour se segmenter. Lorsque des œufs sont isolés expérimentalement de la cavité cœlomique, le même temps s'écoule avant que ne commence

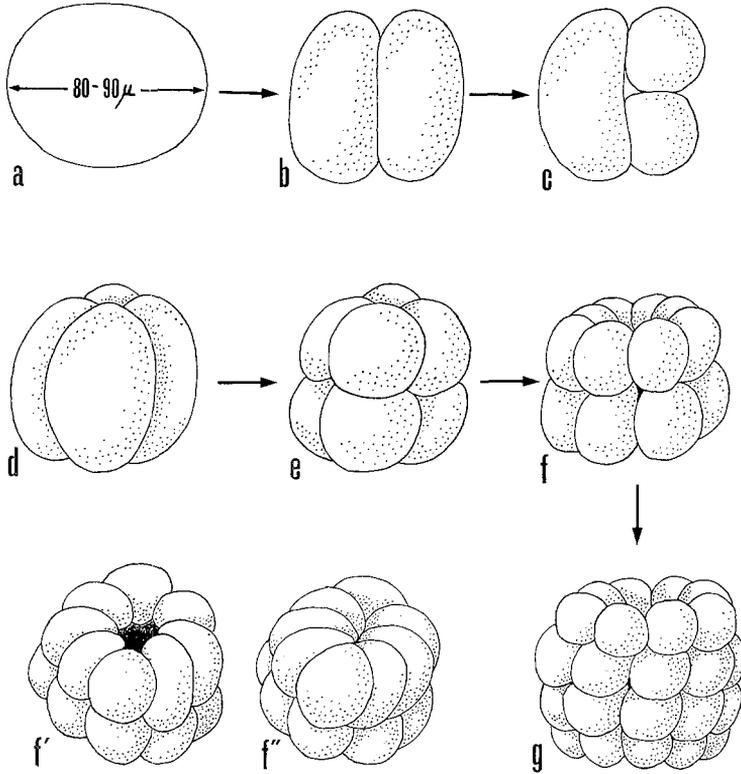


Fig. 2a—g. Schéma de la segmentation de l'œuf de *Phoronis psammophila*: vue latérale des stades 2 (b), 4 (d), 8 (e), 16 (f), 32 (g); vue polaire du stade fugace 3 (c); stade 16, vues du pôle animal (f') et du pôle végétatif (f'')

la segmentation, tandis que ceux maintenus dans la cavité suivent le processus naturel.

Le premier clivage, méridien, conduit à deux blastomères égaux (Fig. 2a et b). Moins d'une demi-heure après, apparaît un deuxième clivage méridien comme le précédent, donnant 4 blastomères égaux (stade 4; Fig. 2d). Un des blastomères se divise toujours avant l'autre, provoquant ainsi un stade transitoire à 3 cellules (Fig. 2c). Le clivage suivant des blastomères est équatorial; comme Brooks et Cowles (1905) et Selys-Longchamps (1907), nous avons observé que les blastomères ne se divisent pas simultanément, mais très rapidement les uns après les autres, pour aboutir au stade 8 (Fig. 2e). Cette non-simultanéité des cinèses se maintient au cours des stades suivants: elle permet d'expliquer les divers stades décrits par Roule (1900a) et Selys-Longchamps (1907). Avant chaque division, les blastomères s'accroissent fortement, s'arrondissent et

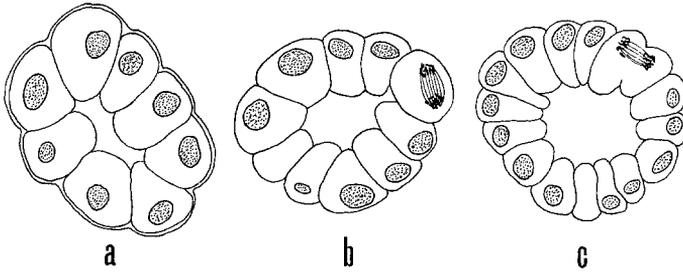


Fig. 3a—c. Schémas d'après des coupes transversales de gastrula aux stades 16, 32 et 64 blastomères, chez *Phoronis psammophila*

prennent un aspect rugueux. Pour aboutir au stade 16 (Fig. 2f), les blastomères se divisent selon un plan méridien, puis, selon des plans latitudinaux, pour le stade 32, formé de quatre couches superposées de 8 cellules chacune (Fig. 2g). Comme Brooks et Cowles (1905), nous avons observé, chez les jeunes blastules seulement, une communication entre le blastocœle et l'extérieur, au pôle végétatif uniquement (Fig. 2f'). Décrite chez d'autres espèces, une telle communication est nommée «pore blastocœlique» par Ikeda (1901) et Zimmer (1964).

Au cours des divers stades de la blastula, les fuseaux de segmentation se disposent toujours, selon la division, verticalement ou horizontalement par rapport à l'axe polaire (Fig. 3). Les plans de segmentation, méridiens, équatoriaux ou latitudinaux, alternent régulièrement. La segmentation est typiquement radiaire chez *P. psammophila*. Roule (1900a) décrit aussi une segmentation radiaire. Bien que leurs figures montrent une légère rotation des blastomères pouvant suggérer une segmentation spirale (il s'agit probablement d'un effet de perspective), Brooks et Cowles (1905) décrivent des plans de segmentation correspondant au type radiaire. La segmentation est totale et généralement égale; parfois comme Brooks et Cowles (1905) et Selys-Longchamps (1907), nous avons constaté que les cellules du pôle animal sont légèrement plus petites.

Les stades suivants n'ont pas été étudiés en détail à cause des difficultés pour délimiter les contours des cellules et de la petite taille de celles-ci. Ils aboutissent à une cœloblastula dont le blastocœle n'est que rarement réduit. Celui-ci s'accroît, au contraire, avec le développement de la blastula (Fig. 3).

Les œufs incubés dans le lophophore se divisent au fur et à mesure de leur expulsion; aussi, les embryons en position distale dans la masse présentent-ils un stade de développement légèrement plus avancé que ceux situés au fond de la concavité lophophorale (Fig. 1 b). Déjà Shearer (1906) et Selys-Longchamps (1907) ont constaté que les embryons étaient tous

au même stade chez *P. psammophila*, alors que chez *Phoronis hippocrepia* et *Phoronis ijimai* (Selys-Longchamps, 1907; Zimmer, 1964), espèces également incubantes, on observe tous les stades de développement. Cette différence s'explique par le fait que les deux dernières espèces ont une ponte continue, tandis que *P. psammophila* constitue rapidement une masse d'embryons, puis arrête la ponte des œufs jusqu'à la libération de tous les embryons. Ensuite, par une nouvelle ponte, cette espèce met en place une autre masse lophophorale. Les embryons de *P. psammophila* sont libérés dans l'eau de mer en fin de gastrulation, alors que leurs premiers tentacules sont en cours de formation, ce qui confirme les observations de Roule (1900a) et Selys-Longchamps (1907). Chez *P. hippocrepia* et *P. ijimai*, les embryons se libèrent à partir d'un stade d'actinotroque, dotée de 4 tentacules, chez *Phoronis australis* de 8, et chez *Phoronis buskii* de 6 tentacules. D'après Brooks et Cowles (1905), les œufs de *Phoronis architecta* (synonyme de *P. psammophila*; Emig, 1971, 1972c) sont émis directement dans l'eau de mer.

E. Discussion sur la segmentation des phoronidiens

Chez les phoronidiens, la segmentation est totale, parfois légèrement inégale à partir du stade 8, les cellules du pôle animal étant alors un peu plus petites. La durée s'écoulant entre la ponte et le début de la segmentation est variable, de 15 minute à une heure, selon les observations des différents auteurs. La description des stades successifs de *P. psammophila* correspond généralement à celles faites (ou illustrées) chez les autres espèces par Foettinger (1882), Schultz (1897), Mastermann (1900), Selys-Longchamps (1907), Kume (1953), Zimmer (1964). Ikeda (1901) décrit le passage par des stades 5, 7, 9, ... ; ceci est dû, en réalité, à la non-simultanéité des cinèses, provoquant ces figures fugaces qui ne représentent en aucun cas des stades embryonnaires, comme nous l'avons déjà expliqué précédemment pour *P. psammophila*. La segmentation des phoronidiens apparaît comme étant du type radiaire. Cori (1939) considère cette segmentation comme typique chez les phoronidiens, bien qu'il y ait tendance à l'arrangement spiral des blastomères. Rattenbury (1954) fait la première étude approfondie de la segmentation, chez *Phoronopsis harmeri*; cet auteur conclut que cette segmentation est spirale. Cette conclusion de Rattenbury a été rejetée par Zimmer (1964) après avoir observé l'embryologie de cette même espèce et de *Phoronis ijimai* (*P. vancouverensis*).

La segmentation de *P. psammophila*, décrite ci-dessus, la segmentation de *P. ijimai*, *P. ovalis* et *Phoronopsis harmeri*, étudiées par Zimmer (1964), de *Phoronis australis*, d'après les figures de Kume (1953), présentent toutes de très grandes similitudes: la segmentation relative à toutes

ces espèces se fait indiscutablement selon le type radiaire, bien que, d'après Cori (1939) et Zimmer (1964), les cellules puissent parfois présenter un certain décalage entre elles, rappelant fortuitement une apparence de segmentation spirale. Cette apparence «spirale» n'est observée que chez les espèces non-incubantes. Confirmant les assertions de Zimmer (1964), nous rejetons comme lui la possibilité d'une segmentation spirale chez les phoronidiens, d'après les points suivants: 1. Le type radiaire est susceptible de présenter des modifications rappelant le type spiral, mais, par contre, la segmentation spirale possède une apparente stabilité sans montrer de caractère radiaire même fortuit. 2. Dans le cas de ces modifications (jamais observées ni chez *P. psammophila*, ni chez les autres espèces incubantes), l'arrangement spiral est dérivé du type radiaire par compression des blastomères sous diverses influences. 3. Les fuseaux de segmentation sont toujours orientés à 90°, verticaux ou horizontaux par rapport à l'axe vertical de l'œuf. 4. La disposition en couches de 8 blastomères aux stades 16 et 32 et la superposition de ces blastomères résultent de l'alternance des plans de segmentation méridiens et latitudinaux. L'énoncé des 4 points ci-dessus confirme que la segmentation des phoronidiens est radiaire. Zimmer (1964) précise que celle-ci serait même du type bilatérale à partir du stade 16.

F. Développement de la gastrulation chez *Phoronis psammophila*

La blastula se déprime au pôle végétatif et se transforme par embolie, en une gastrula, avec un large blastopore (Fig. 4a). Les deux feuillets primordiaux, ectoderme et endoderme (archentéron) s'accroissent étroitement réduisant presque à néant le blastocœle (Fig. 4a et b). Souvent se forme une légère dépression dans l'épaisseur de l'épiderme au pôle animal.

Chez toutes les espèces de phoronidiens, la transformation de blastule en gastrule se déroule par embolie typique ou aplatissement de la blastule avec incurvation des deux feuillets (tous les intermédiaires pouvant exister), accompagnés d'une réduction plus ou moins importante de la cavité blastocœlienne. Comme l'a déjà noté Selys-Longchamps (1907), les espèces ayant des œufs petits, rejetés directement dans l'eau de mer (cas de *Phoronis muelleri*, *Phoronopsis harmeri*), possèdent un blastocœle plus développé que les espèces incubantes dont les œufs sont plus volumineux, leur cavité blastocœlienne pouvant pratiquement disparaître (*P. ijimai*, *P. hippocrepi*, *P. psammophila*). La gastrule acquiert rapidement une symétrie bilatérale.

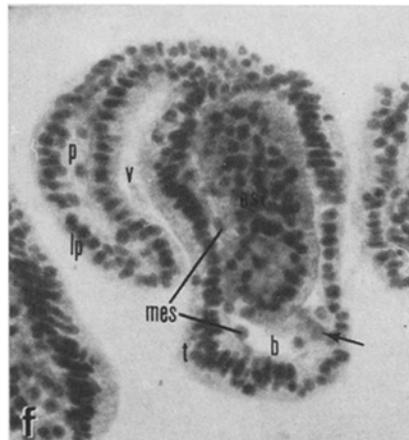
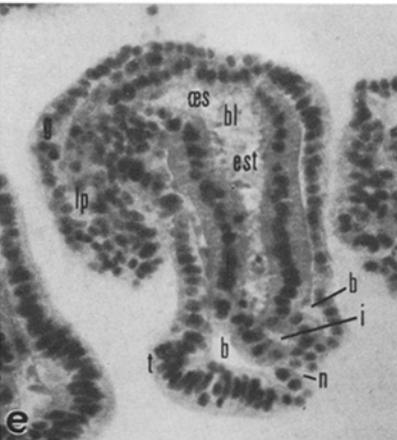
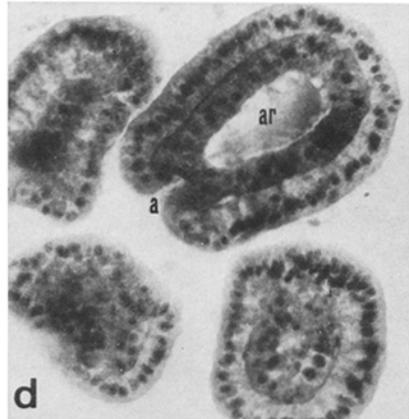
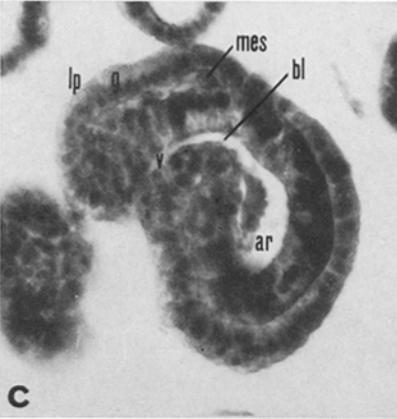
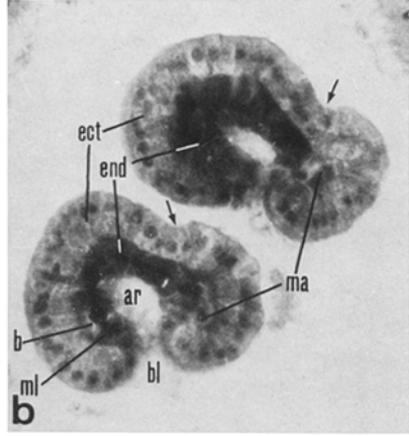
Le blastopore se rétrécit en se fermant d'arrière vers l'avant, à la limite de l'ectoderme et de l'archentéron, pour ne rester ouvert qu'antérieurement sous la forme d'un ovale ou d'un triangle (Fig. 4b, 5). L'archentéron s'agrandit et la gastrule s'allonge selon l'axe antéro-

postérieur. Le sillon longitudinal, correspondant à la fermeture du blastopore, disparaît rapidement.

Après l'embolie, les noyaux des cellules du feuillet ectodermique s'allongent et prennent une position centrale dans la cellule (Fig. 4). Les cellules de l'archentéron, qui gardent, en revanche, des noyaux sphériques, prennent au cours de l'embolie une coloration nettement plus foncée que celles de l'ectoderme, la limite entre les deux feuillets étant ainsi tranchée (Fig. 4).

L'ectoderme se développe rapidement dans la région antérieure en constituant l'ébauche du lobe préoral (caractéristique de la larve *Actinotrocha*) où réapparaît le blastocœle (Fig. 4b et c). C'est ensuite dans la région postéro-ventrale que l'ectoderme s'épaissit et forme une crête semi-circulaire, oblique sur l'axe du corps (Fig. 4e et f, 5), représentant les ébauches des tentacules. Ceux-ci se développeront ultérieurement par simple évagination ectodermique à partir de cette crête, comme lors de la régénération (Emig, 1972a, b, 1973). Sur la face antérieure du lobe préoral peut également être distingué un épaississement ectodermique qui préfigure le futur ganglion nerveux larvaire; comme chez les autres espèces, il apparaît avec l'ébauche de ce lobe, sauf chez *Phoronopsis harmeri* (Zimmer, 1964) où cette plaque apicale est présente lors de l'embolie. L'ébauche des néphridies se constitue peu avant l'ouverture de l'anus, par une invagination ectodermique postéro-ventrale (Fig. 4e); cette ébauche est semblable à celle décrite chez les autres espèces, la première fois par Ikeda (1901) dont les observations ont été confirmées par les autres auteurs.

L'endoderme est accolé à l'ectoderme et il ne subsiste qu'un espace très faible entre ces deux feuillets (Fig. 4a-c, 5), espace qui se développera avec la croissance de l'embryon (Fig. 4e et f). L'archentéron se présente d'abord sous forme d'une coupe, ouverte par le blastopore dont les bords se referment rapidement; puis il s'allonge en même temps que l'embryon (Fig. 4a-c, 5). Avec l'allongement du lobe préoral, une cavité, nommée vestibule par tous les auteurs, se développe en avant du blastopore entre le lobe préoral et la face ventrale du corps (Fig. 4f, 5). Le blastopore marque la séparation entre l'archentéron et le vestibule ectodermique. Cette observation a déjà été mentionnée chez d'autres espèces par Masterman (1900), Roule (1900a), Ikeda (1901), Selys-Longchamps (1902, 1907), Zimmer (1964). Contrairement à la description de Selys-Longchamps (1907) et comme le supposaient déjà Brooks et Cowles (1905), il ne se forme pas un véritable stomodeum chez *P. psammophila*: l'invagination stomodéale est plutôt remplacée par une légère pénétration de la partie postérieure du vestibule dans le corps, qui repousse blastopore et archentéron postérieurement. Cette partie du vestibule se différencie en œsophage, la bouche ne se formant qu'ultérieurement (Fig. 4e, 5). Le



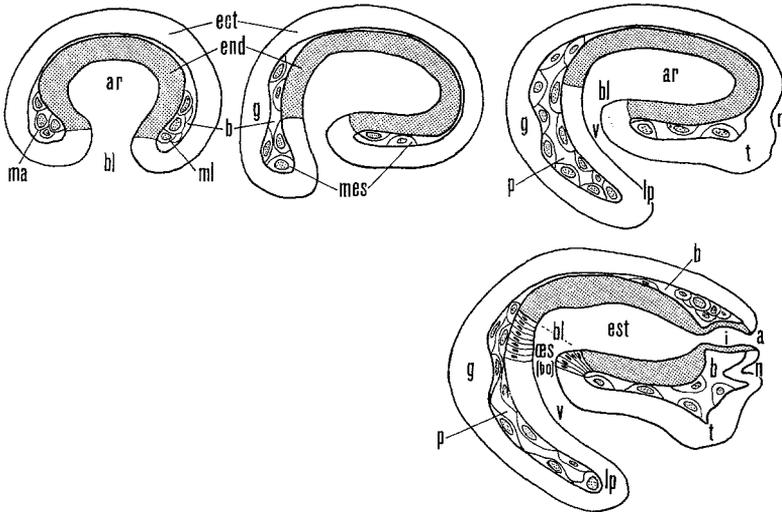


Fig. 5. Schéma du développement de la gastrula de *Phoronis psammophila*

blastopore se situe alors entre l'œsophage, d'origine ectodermique, et l'estomac endodermique dont les cellules commencent leur différenciation. Chez les autres espèces, aucun auteur ne fournit de détails sur la formation de l'œsophage.

La zone postérieure du tube digestif ébauche un intestin qu'un sphincter sépare de l'estomac. Cet intestin entre en contact avec l'ectoderme qu'il perfore (sans formation d'un proctodeum), alors que Roule (1900a) décrivait un proctodeum; les cellules intestinales et ectodermiques s'accolent et l'anus s'ouvre (Fig. 4d et e). Ce processus confirme les observations de Brooks et Cowles (1905), Shearer (1906), Selys-Longchamps (1907). L'anus se forme donc de la même façon lors de l'ontogenèse et de la régénération (Emig, 1972a, b, 1973). Chez les autres espèces de phoronidiens, l'anus est mis en place par le même processus (Schultz, 1897; Masterman, 1897, 1900; Ikeda, 1901; Becker, 1937; Zimmer, 1964), sans qu'il y ait formation de proctodeum comme le suggère Caldwell (1882) ou Cori (1939). Dans ce dernier cas, les auteurs ont probablement

Fig. 4a—f. *Phoronis psammophila*. a Coupe d'une gastrule en cours d'embolie; on constate la réduction du blastocœle (1 mm = 3 μ); b Fermeture du blastopore et formation du mésoderme; la flèche signale la présence d'un léger creusement dans l'ectoderme (1 mm = 2,6 μ); c Coupe longitudinale d'une jeune gastrule, avec l'ébauche du lobe préoral (1 mm = 2,1 μ); d Anus en formation (1 mm = 2,6 μ); e et f Coupes longitudinales dans une gastrule «agée»; la flèche indique l'amas postéro-dorsal de cellules mésodermiques, primordium du métacœle (1 mm = 2,1 μ)

confondu l'anus avec l'ébauche ectodermique des néphridies (Selys-Longchamps, 1904). Contrairement aux opinions émises par Caldwell (1885) et Siewing (1967), l'anus correspond, chez les phoronidiens, à une structure néo-formée, indépendante du blastopore (Schultz, 1897; Shearer, 1906): il se perfore dans une zone de l'embryon correspondant (avant l'allongement de celui-ci) à la région postérieure de la gastrula (Fig. 5).

G. Formation du mésoderme de *Phoronis psammophila*

La formation du mésoderme est difficile à observer chez *Phoronis psammophila*, car la cavité blastocœlienne est très réduite, voire inexistante.

Les premières cellules mésodermiques sont issues par bourgeonnement de la région antérieure, puis des régions postéro-latérales de l'archentéron; dans ces régions subsistent de petits espaces blastocœliens, ce qui corrobore les observations de Shearer (1906) et de Selys-Longchamps (1907).

Les cellules provenant de la région antérieure de l'archentéron prolifèrent et tapissent les parois de l'espace blastocœlien dans l'ébauche du lobe préoral (Fig. 4 b et c, 5). Ainsi se constitue progressivement le proto-cœle, qui n'a donc pas une origine schizocœlienne. Brooks et Cowles (1905) et Shearer (1906) ont déjà signalé la présence d'une cavité, mais pensent qu'elle n'a qu'une existence momentanée dans le développement.

Les cellules issues des régions postéro-latérales de l'archentéron glissent progressivement entre les feuilletts primordiaux, dont ils tapissent les parois (Fig. 4 b et c, 5). Avec le développement de l'embryon, la cavité blastocœlienne s'accroît, surtout vers l'arrière (Fig. 4 e et f). Vers la fin du stade gastrula, un amas de cellules mésodermiques (issues des régions postéro-latérales) se forme en position dorso-latérale autour de l'intestin (Fig. 4 f). C'est à partir de cet amas que se développe ultérieurement le métacœle. Déjà Shearer (1906) a décrit le cœlome du tronc, issu d'une masse unique de cellules située postéro-dorsalement contre l'intestin, se développant comme un schizocœle. Pour Brooks et Cowles (1905) et Selys-Longchamps (1907), le cœlome du tronc se constitue par prolifération de cellules mésodermiques contre les parois du blastocœle; pour les premiers auteurs et Cowles (1904), ces cellules pourraient être issues de l'ébauche des néphridies. Pourtant, Brooks et Cowles (1905) ont décrit, chez un individu, la présence d'une cavité mésodermique unique, en position postéro-dorsale, correspond à nos observations. Ces auteurs n'ont pu que confondre les solénocytes des protonéphridies avec des cellules mésodermiques et n'ont observé l'origine du métacœle que dans un cas.

Dès que l'épithélium digestif présente une disposition régulière des cellules, il ne se produit plus de bourgeonnement: la formation du mésoderme a cessé.

Ainsi, le mésoderme de la larve de *P. psammophila* se développe par une simple prolifération localisée des cellules de l'archentéron, ce qui représente une variation de l'entérocoelie typique, comme le soutiennent aussi Dawydoff (1928, p. 795) et Zimmer (1964).

H. Discussion sur l'origine du mésoderme et des cavités coelomiques chez les phoronidiens

Les conclusions des divers auteurs au sujet de la formation du mésoderme ont été consignées dans le Tableau 2. Chez les phoronidiens, le mésoderme dérive largement, sinon totalement, des régions archentériques antérieure et latérales par rapport au blastopore. Le mésoderme antérieur est issu par bourgeonnement de la zone antérieure de l'archentéron; le mésoderme latéral prolifère en général à partir de zones restreintes latérales ou postéro-latérales de l'archentéron, sans que ce mésoderme puisse être identifié comme représentant des diverticules archentériques. Caldwell (1885) et Masterman (1900), par contre, pensent qu'il s'agit de tels diverticules sans communication avec l'archentéron; en fait, ces diverticules correspondent aux proliférations latérales des auteurs. D'ailleurs, les figures de Caldwell (1885), notamment sa figure 17, sont en faveur de la présence d'une masse mésodermique antérieure et de deux masses latérales de cellules en prolifération. Néanmoins, Zimmer (1964) considère ces proliférations comme correspondant phylogénétiquement à des diverticules archentériques.

Les descriptions de Kowalevsky (1867), Metchnikoff (1882), Foettinger (1882) sur la formation de «mésoderme précoce», au stade blastula, ont été réfutées par Ikeda (1901), Brooks et Cowles (1905), Selys-Longchamps (1907). Zimmer (1964) précise qu'il n'y a pas d'apparition de mésoderme avant la gastrulation. Les descriptions de l'origine de cellules mésodermiques à partir des ébauches des néphridies (Caldwell, 1885; Ikeda, 1901; Cowles, 1904; Brooks et Cowles, 1905) ou à partir de multiples diverticules archentériques (Masterman, 1900) apparaissent actuellement comme sans fondement; il y va de même pour la formation de cellules mésodermiques depuis des zones ventrale, dorsale ou postérieure de l'archentéron (Tableau 2).

Le mode de formation du mésoderme a fait l'objet de nombreuses controverses. Pour Caldwell (1882), l'origine du mésoderme se fait selon un mode simplifié du type entérocoelique; mais, en 1885, cet auteur précise qu'il s'agit d'entérocoelie vraie. Masterman (1900) pense aussi que le mésoderme apparaît d'après un type entérocoelien, ce qui est contredit par Roule (1900b). Masterman (1901) estime qu'il s'agit d'une formation entérocoelique modifiée. Pour Cori (1939), le développement du mésoderme ne procède ni de l'entérocoelie ni de cellules mésodermiques

Tableau 2. Origine du mésoderme chez les phoronidiens, selon les divers auteurs

Auteurs	Paroi de la blastula	Archentéron			Ébauche des néphr- idies	Espèces
		général	anté- rieur	latéral		
Kowalevsky (1867)	×					<i>hippocrepia</i>
Metschnikoff (1882)		×				
Foettinger (1882)	×					
Caldwell (1882)				×		
Caldwell (1885)				×	×	
Schultz (1897)		×	×		×	
Roule (1890)		×		×	×	<i>psammophila</i>
Roule (1900)		×			×	
Masterman (1893)			×	×	×	<i>buskii</i>
Masterman (1900)			×	×	×	
Ikeda (1901)		×	×		×	<i>ijimai</i>
Cowles (1904)		×			×	<i>psammophila</i>
Brooks et Cowles (1905)		×	×	×	×	
Shearer (1906)		×	×	×		
Selys-Longchamps (1902)		×	×	×	×	diverses esp.
Selys-Longchamps (1904, 1907)		×	×	×		
Cori (1939)		×		×		
Rattenbury (1959)			×	×		<i>harmeri</i>
Zimmer (1964)		×	×	×		<i>harmeri</i> <i>ijimai</i>
Emig		(×)	×	×		<i>psammophila</i>

^a À partir de cellules de la blastula donnant ensuite de l'endoderme.

^b Très tôt chez la blastula, sans pouvoir préciser si issu de cellules fournissant ultérieurement de l'ectoderme ou de l'endoderme.

originelles (mode téloblastique). En accord avec Dawydoff (1928) et Zimmer (1964), l'origine du mésoderme chez les phoronidiens correspond pour nous à une variation de l'entérocoélie typique.

Au sujet du devenir des cellules mésodermiques chez la gastrula ou chez la jeune actinotroque, les observations des divers auteurs sont souvent divergentes. Nous nous bornerons à considérer la formation des cavités cœlomiques. D'après Masterman (1900), il existe dans le lobe préoral un protocœle, issu d'un unique diverticule archentérique antérieur. Dans ce lobe, selon Zimmer (1964), les cellules mésodermiques forment une vésicule qui serait mise en place, soit par disposition des cellules le long de la paroi du lobe préoral, soit plutôt à partir d'une masse cellulaire par creusement interne d'une cavité; d'après nos observations sur *Phoronis psammophila*, le protocœle se constitue selon le premier mode. Pour Zimmer (1964), cette cavité cœlomique peut temporairement disparaître pour se reformer au cours de la vie pélagique, ce qui expliquerait les observations de Brooks et Cowles (1905) et Shearer (1906) chez *P. psammophila*.

Le cœlome du tronc ou métacœle serait issu, d'après Masterman (1900), d'une paire de diverticules archentériques situés sur les faces dorso-latérales du blastocœle. Roule (1900a) considère toute la cavité de l'embryon comme blastocœlique. Pour Schultz (1897) et Ikeda (1901), le cœlome du tronc est formé par des cellules mésodermiques tapissant la paroi du blastocœle, ce dernier devenant ainsi une cavité cœlomique. Néanmoins, Selys-Longchamps (1907) mentionne que la gastrula ne possède pas de cavité cœlomique, et que les cellules mésodermiques fournissent la musculature de la larve. Le métacœle est issu de deux amas placés contre l'intestin en position médio-dorsale (Cori, 1939) ou en position ventro-latérale d'après Zimmer (1964). D'après nos observations, le métacœle de *P. psammophila* se développe à partir d'une masse unique postéro-dorsale. La formation de cette cavité cœlomique semble pouvoir varier selon les espèces de phoronidiens.

Il convient de rappeler que le cœlome lophophoral, ou mésocœle, n'apparaît que tardivement dans la vie larvaire et son origine reste énigmatique.

I. Conclusions

Dans cette étude, nous avons observé et discuté le déroulement du développement embryonnaire des phoronidiens (et plus particulièrement celui de *Phoronis psammophila*) jusqu'à la fin du stade gastrula. Les principaux résultats, résumés ci-dessous, sont brièvement discutés en fonction des connaissances acquises dans des groupes zoologiques voisins.

1. La fécondation de l'ovocyte se produit généralement dans la cavité cœlomique. L'œuf est expulsé à travers les néphridies dans la concavité lophophorale et rejeté directement dans l'eau de mer (œufs de 50 à 70 μ de diamètre), ou bien incubé en une ou deux masses lophophorales (œufs de 80 à 120 μ de diamètre), les embryons étant ensuite libérés au stade jeune actinotroque en général.

2. La segmentation commence en moyenne une demi-heure après la ponte, exceptionnellement dans la cavité cœlomique. Les deux premières divisions sont méridiennes; la troisième est équatoriale (le plan de segmentation étant perpendiculaire à l'axe polaire). Ensuite, les plans de segmentation méridiens et latitudinaux alternent. On constate la non-simultanéité des mitoses dans les blastomères.

3. La segmentation des phoronidiens est du type radiaire; parfois apparaît un arrangement des blastomères rappelant le mode spiral, surtout chez les espèces non-incubantes. Cet arrangement n'est que fortuit et correspond à des distorsions qui ne peuvent pas représenter une segmentation spirale. Chez les espèces incubantes, le caractère radiaire est toujours nettement marqué.

La segmentation est totale, généralement égale, bien que les blastomères du pôle animal soient parfois légèrement plus petits.

Le type de segmentation des phoronidiens est semblable à celui décrit dans des groupes zoologiques voisins, radiaire chez les bryozoaires (Nielsen, 1971) et chez les autres Archicœlomates (échinodermes, chaetognates, hémichordés, brachiopodes), bien que l'arrangement des blastomères puisse y présenter des différences.

4. La gastrulation se produit par embolie typique, parfois par aplatissement de la blastula avec incurvation des deux feuilletts primordiaux, ectoderme et endoderme (archentéron). La cavité blastocœlienne est réduite, voire inexistante, chez les espèces incubantes, tandis qu'elle est plus spacieuse chez les autres espèces, dont les œufs sont d'ailleurs plus petits. Chez les autres Archicœlomates, l'endoderme est également mis en place par embolie, à de rares exceptions près comme les bryozoaires, où l'invagination ne subsiste plus que sous forme d'une réminiscence. La gastrula acquiert une symétrie bilatérale.

L'origine de la bouche et de l'anus, du mésoderme et des cavités cœlomiques représentent des phénomènes importants du développement; ils sont décrits dans cette étude.

5. Lors de la croissance du lobe préoral, il se forme un vestibule entre ce lobe et la paroi ventrale du corps. La zone postérieure de ce vestibule se différencie en œsophage, après avoir repoussé le blastopore qui sépare alors l'œsophage de l'estomac. Il n'y a pas de mise en place d'un stomodeum caractéristique. L'anus s'ouvre tardivement par perforation de l'ectoderme par l'intestin. Le tube digestif se compose alors d'un œsophage (ectodermique), d'un estomac et d'un intestin (endodermiques, issus de l'archentéron). Comme chez les brachiopodes, la bouche des phoronidiens est issue de la zone blastoporale. Mais l'anus correspond à une structure néo-formée et non à la zone postérieure du blastopore avant sa fermeture.

6. Le mésoderme des phoronidiens est mis en place par prolifération des cellules de l'archentéron, principalement celles des régions antérieure

et latérales par rapport au blastopore. Les cellules issues de la région antérieure se disposent le long de la paroi du lobe préoral et constituent ainsi le protocœle, première cavité cœlomique de l'*Actinotrocha*. La deuxième cavité cœlomique, métacœle ou cavité du tronc, se développe en fin de gastrulation et chez la jeune actinotroche à partir de cellules mésodermiques amassées postéro-dorsalement contre l'intestin ou à partir de deux masses ventro-latérales; son origine pourrait varier selon les espèces de phoronidiens. Le mésocœle, troisième cavité cœlomique, apparaît vers la fin de la vie larvaire.

Le mode de formation du mésoderme chez les phoronidiens correspond à une variation de l'entérocoelie typique. Des types semblables de formation existent également chez d'autres Archicœlomates, particulièrement chez les Hémichordés. En effet, comme pour certains Entéro-pneustes, les proliférations cellulaires des phoronidiens peuvent, selon quelques auteurs, être acceptées comme des diverticules archentériques modifiés. Chez les Brachiopodes, le mésoderme semble mis en place à partir de sacs archentériques. Nous ne disposons d'aucune information sur l'origine du mésoderme chez les Bryozoaires.

7. Enfin, il convient d'examiner, à partir des résultats de cette étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens, notre position sur la phylogénie de ce phylum, ces résultats venant compléter ceux obtenus précédemment (Emig, 1973).

De par la segmentation radiaire et de par le mode de formation du mésoderme, les phoronidiens sont à classer parmi les Archicœlomates deutérostomiens, d'autant que ce mode conduit à la trimérie cœlomique de l'*Actinotrocha* et de l'adulte. Par ailleurs, l'origine du mésoderme montre des différences fondamentales entre les Phoronidiens et les Protostomes. L'un des deux caractères protostomiens que possèdent les Phoronidiens concerne la transformation de la zone blastoporale en bouche. Mais, comme nous l'avons déjà souligné (Emig, 1973), nous rejoignons l'opinion de Jägersten (1955) et de Brien (1970): l'origine de la bouche et de l'anus représentent des phénomènes embryologiques auxquels on accorde une trop grande signification phylogénétique, car ces origines souffrent de nombreuses exceptions, tant chez les protostomes que chez les deutérostomes. L'appartenance des Phoronidiens aux deutérostomes ayant été définie, il convient maintenant de nous interroger sur la position et les relations de ce groupe au sein de cette lignée évolutive.

Abbreviations des figures

<i>a</i>	anus	<i>lp</i>	lobe préoral
<i>ar</i>	archentéron	<i>ma</i>	mésoderme de la région antérieure de l'archentéron
<i>b</i>	blastocèle	<i>ml</i>	mésoderme des régions latérales de l'archentéron
<i>bl</i>	blastopore	<i>mes</i>	cellule mésodermique
<i>bo</i>	bouche	<i>n</i>	ébauche des néphridies
<i>ect</i>	ectoderme	<i>œs</i>	œsophage
<i>end</i>	endoderme	<i>p</i>	protocèle
<i>est</i>	estomac	<i>t</i>	ébauche des tentacules
<i>g</i>	ébauche du ganglion nerveux	<i>te</i>	tentacule
<i>gn</i>	glandes nidamentaire	<i>v</i>	vestibule
<i>i</i>	intestin		

Bibliographie

- Becker, G.: Untersuchungen über den Darm und die Verdauung von Kamptozoa, Bryozoen und Phoroniden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **33**, 72—127 (1937)
- 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.: Preliminary note on structure, development and affinities of *Phoronis*. *Proc. roy. Soc. London* **34**, 371—383 (1882)
- Caldwell, W.: Blastopore, mesoderm and metameric segmentation. *Quart. J. micr. Sci.* **25**, 15—28 (1885)
- Cori, C. J.: Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. *Z. wiss. Zool.* **51**, 480—568 (1890)
- 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 (1904)
- Dawydoff, C.: *Traité d'embryologie comparée des invertébrés*, 930 pp. Paris: Masson 1928
- 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 (1972b)
- Emig, C. C.: Phoronidiens récoltés lors de la campagne «Biaçores» du N/O Jean Charcot (3 octobre—20 novembre 1971). *Téthys, Fr.* **4**, 423—428 (1972c)
- Emig, C. C.: Les processus de l'ontogenèse, comparés à ceux de la régénération des Phoronida. *Z. Morph. Tiere* **75**, 329—350 (1973)
- Foettinger, A.: Note sur la formation du mésoderme dans la larve de *Phoronis hippocrepia*. *Arch. Biol. Paris* **3**, 679—686 (1882)
- Fornieris, L.: Phoronidea from Brazil. *Bolm Inst. Oceanogr. S Paulo* **10** (2), 1—105 (1959)
- Gilchrist, J. D.: New forms of the Hemichordata from South Africa. *Trans. S. Afr. phil. Soc.* **17**, 151—176 (1907)
- Ikeda, I.: Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. *J. Coll. imp. Univ. Tokyo* **13**, 507—592 (1901)

- Ikeda, I.: On the development of the sexual organs and their products in *Phoronis* Ann. Zool. japon. **3**, 141—153 (1903)
- Jägersten, G.: On the early phylogeny of the Metazoa. The Bilaterogastraea theory. Zool. Bidr. Uppsala **30**, 321—354 (1955)
- Kowalevsky, A.: Anatomie und Entwicklung von *Phoronis* [en russe]. Thèse Univ. St-Pétersbourg (1867)
- Kume, N.: Some observations on the fertilization and early development of *Phoronis australis*. Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ. **4**, 253—256 (1953)
- 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. micr. Sci. **43**, 375—418 (1900)
- Masterman, A. T.: Professor Roule upon the Phoronidea. Zool. Anz. **24**, 228—233 (1901)
- Metschnikoff, E.: Vergleichend-embryologische Studien. 3. Ueber die Gastrula einiger Metazoa. Z. wiss. Zool. **37**, 286—313 (1882)
- Nielsen, C.: Entoproct life-cycles and entoproct/ectoproct relationship. Ophelia **9**, 209—341 (1971)
- Rattenbury, J. C.: Reproduction in *Phoronopsis viridis*. The annual cycle in the gonads, maturation and fertilization of the ovum. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole **104**, 182—196 (1953)
- Rattenbury, J. C.: The embryology of *Phoronopsis viridis*. J. Morph. **95**, 289—349 (1954)
- Roule, L.: Sur le développement des feuilletts blastodermiques chez les géphyriens tubicoles (*Phoronis sabatieri* nov. sp.). C. R. Acad. Sci. Paris **110**, 1147—1149 (1890)
- Roule, L.: Etude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Ann. Sci. nat. **11**, 51—151 (1900a)
- Roule, L.: Remarques sur un travail récent de M. Masterman concernant le développement embryonnaire des Phoronidiens. Zool. Anz. **23**, 425—427 (1900b)
- Schultz, E.: Über die Mesodermbildung bei *Phoronis*. Trav. Soc. nat. St-Pétersbourg **28**, 47—50 (1897)
- Selys-Longchamps, M. de: Recherches sur le développement des *Phoronis*. Arch. Biol. **18**, 495—597 (1902)
- Selys-Longchamps, M. de: Ueber *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) **6**, 1—56 (1903)
- 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*. Fauna Flora 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 Cœlomaten. Zool. Anz. **179**, 132—176 (1967)
- 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 (1954)
- Zimmer, R. L.: Reproductive biology and development of Phoronida. Univ. Microfilm, 416 pp., Ann Arbor (1964)

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