

Sonderdruck aus *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*
Bd. 14 (1976), H. 1, S. 10-24

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG 1 SPITALERSTRASSE 12

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung
in Datenverarbeitungsanlagen, vorbehalten. © 1976 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

Station Marine d'Endoume, Université d'Aix-Marseille

Phylogénèse des Phoronida

Les Lophophorates et le concept Archimerata¹

Par CH. C. EMIG

Reçu le 4. Mai 1975

La position phylogénétique des Phoronidiens a toujours suscité de nombreuses spéculations, trop souvent fondées sur des études incomplètes et erronées. Nous ne reprendrons pas ici l'histoire de la classification, des affinités et de la phylogénie des Phoronidiens, préférant renvoyer le lecteur aux travaux de SELYS-LONGCHAMPS (1970), MUIR-WOOD (1955) et EMIG (1971).

Depuis plusieurs décennies, les Phoronidiens ont été associés aux Bryozoaires et aux Brachiopodes, d'abord sous le terme de *Tentaculata* Hatschek, 1888, adopté par les auteurs germaniques: ce terme nous apparaît comme impropre à définir ces groupes zoologiques et nous préférons lui substituer celui, plus exact, de Lophophoriens, ou mieux Lophophorates (HYMAN 1959). Phylogénétiquement, on peut leur adjoindre les Ptérobranchés. Contrairement à la définition de BRIEN (1970), les Kamptozoaires sont à écarter des Lophophorates, car non seulement leur couronne tentaculaire n'est pas un lophophore, mais encore les deux embranchements appartiennent à deux types de structures totalement différentes, malgré les explications de NIELSEN (1971).

Les Phoronidiens occupent indiscutablement une position clé dans l'arbre phylétique des Métazoaires. La plupart des zoologistes les ont placés sur la lignée des Protostomes, avec les Bryozoaires et les Brachiopodes, les autres phyla des Archicoelomates² étant considérés comme des Deutérostomes (justifiant les caractères protostomiens des Phoronidiens: larve trochophore, segmentation spirale, bouche issue du blastopore, absence de trimérie); d'autres les situent à l'intersection des Protostomes et des Deutérostomes (utilisant leurs caractères de l'une et l'autre lignée, ou encore arguant de la difficulté de classer les Phoronidiens), enfin, pour quelques-uns, ils se placent sur la lignée évolutive des Chordés, d'après des études récentes (ZIMMER 1964; EMIG 1971, 1973 a, 1974 a; REISINGER 1972).

¹ Ce travail est dédié au Prof. J. M. PÉRÈS, membre de l'Institut, pour son 60^e anniversaire, en hommage de l'élève.

² Les Pogonophores longtemps alliés aux Archicoelomates appartiennent à la lignée des Spiralia, d'après des études récentes (cf. George 1973). Pour le groupe isolé des Chaetognates, la position reste à préciser.

Au cours de ces dernières années, le concept d'Archicoelomates, émis par MASTERMAN (1897), a été repris par ULRICH (1950, 1972), REMANE (1949), JÄGERSTEN (1955), SIEWING (1967, 1972), CODREANU (1970), REISINGER (1972): les Archicoelomates groupent les Lophophorates, les Hémichordés et les Echinodermes². Nous comparerons et discuterons les caractères phylogénétiques des Phoronidiens avec ceux des autres Lophophorates et des Archicoelomates et nous nous efforcerons de dégager un concept pour l'ensemble de ces groupes zoologiques.

Avant de clore cette introduction, il faut remarquer que, comme JÄGERSTEN (1955), WILLIAMS (1960), ULRICH (1970), SIEWING (1972), EMIG (1974 a) pour ne citer que quelques auteurs, nous abandonnons la subdivision en Protostomes et Deutérostomes; établie par GROBBEN (1908); nous souscrivons entièrement aux motifs exposés par ces auteurs et que BRIEN (1970) résume ainsi: «C'est accorder une bien grande signification morphogénétique et phylogénétique à des processus de gastrulation, dont on sait cependant la variabilité, la diversité dans tout le règne animal». Par ailleurs, nous utiliserons un système de classification phylogénétique volontairement simplifié: les termes Spiralia, Archicoelomata-Archimerata, Chordata étant les plus aptes dans le présent contexte à nommer les divers ensembles zoologiques, plutôt qu'Epineuriens et Hyponeuriens (LAMEERE 1931; CUÉNOT 1952) ou *Notoneuralia* et *Gastroneuralia* (ULRICH 1972). Le terme *Archimerata* sera discuté.

I. Métamérisation et ses adaptations anatomiques

Les Archicoelomates se définissent par les trois subdivisions du corps: prosome, mésosome, métasome, avec un coelome équivalent (protocoelome = axocoele; mésocoelome = hydrocoele; métacoelome = somatocoele). Cette subdivision correspond à une segmentation archimère, caractérisant les Archicoelomates (MASTERMAN 1898).

La trimérisie des Phoronidiens existe tant chez la larve que chez l'adulte, ce qui fut démontré et admis récemment par ZIMMER (1964), EMIG (1972, 1973 a, 1974 a, 1975 b), SIEWING (1974) et EMIG et SIEWING (1975). Une terminologie pour les Phoronidiens a été établie par EMIG (1975 a).

1. Prosome

Le prosome de la phoronide correspond à l'épistome dont la cavité est bordée postérieurement par le métacoelome, latéralement par l'oesophage et le mésocoelome, avec lequel il peut parfois communiquer (EMIG et SIEWING 1975). Le protocoelome s'étend antérieurement vers les pointes du lophophore (Fig. 1).

Le protocoelome de l'actinotroque, isolé du blastocoele, occupe un volume important dans le lobe préoral (Fig. 1). Celui-ci contient apicalement le ganglion nerveux larvaire (plaque apicale); le ganglion de l'adulte se situe aussi dans l'épiderme de l'épistome. Au cours de la métamorphose, pratiquement tout le lobe préoral disparaît, avalé ou rejeté, l'épistome n'est constitué qu'à partir d'un repli issu de la zone vestibulaire de ce lobe (SIEWING 1974).

La cavité coelomique du prosome des Phoronidiens est impaire et unique, même ontogénétiquement. Si, à l'origine, cette cavité était paire, SIEWING (1967) explique son imparité par la tendance à l'asymétrie par réduction de l'axocoele droit chez les Hémichordés, Echinodermes et Acrania.

L'épistome non seulement intervient dans la nutrition (EMIG 1966), mais également comme soutien statique du lophophore (PROSS 1974). Le lobe préoral de l'actinotroque joue un rôle dans la nutrition et dans la locomotion. Chez les autres Lophophorates,

un épistome est présent avec une cavité coelomique chez les Brachiopodes inarticulés et les Bryozoaires phylactolèmes.

2. Mésosome

Comme chez les autres Archicoelomates, le mésosome des Phoronidiens porte le lophophore, la bouche, des vaisseaux sanguins, un système nerveux complexe, une musculature et une ciliation spécifiques, mais non le ganglion nerveux central. Le nerf circulaire, situé au niveau du diaphragme, présente, dans le genre *Phoronopsis*, un repli épidermique correspondant à un enfoncement neural primitif (Fig. 1).

Le mésocoelome correspond à la cavité coelomique de la couronne tentaculaire: il est en forme de fer à cheval plus ou moins complexe suivant le type de lophophore (EMIG 1971, 1974 b).

Les fonctions du lophophore sont surtout de trois sortes: nutritionnelle, respiratoire et défensive. La première, nutritionnelle, permet la collecte des particules alimentaires et leur acheminement à la bouche. Les Phoronidiens étant des «impingement-feeders» (EMIG et BÉCHERINI 1970), ils orientent leur lophophore vers les particules, que celles-ci arrivent par un courant horizontal ou tombent verticalement. La fonction respiratoire présente, sous cette forme tentaculaire, un optimum d'échange respiratoire d'après le modèle évolutif de COWEN (1973). Cette assertion rejoint celle de WEBB (1969) qui estime que le «suspension feeding» peut être considéré comme le plus spécialisé des mécanismes de nutrition. La troisième fonction, celle de défense, est de détecter l'approche d'un danger afin de permettre le retrait de l'animal dans son tube. Contrairement à l'opinion de BRIEN (1970), le lophophore, tel qu'il est défini chez les Lophophorates, possède une signification phylogénétique, d'autant que tous les groupes zoologiques porteur d'un vrai lophophore ou d'un organe qui en est dérivé, appartiennent aux Archicoelomates. Le modèle d'évolution respiratoire appliqué aux Lophophorates, et pour lequel les Phoronidiens peuvent être pris, à mon sens, comme exemple, se poursuit le long de la lignée Archicoelomates-Chordés; par contre, ce modèle n'est pas applicable aux ensembles Annélides-Arthropodes (COWEN 1974).

Ontogénétiquement, le mésocoelome n'apparaît que tardivement chez l'actinotroque, sous forme d'un fer à cheval interrompu dorsalement; il englobe la cavité collaire blastocoelienne (préseptale) qui donnera ensuite le vaisseau sanguin lophophoral. D'après divers auteurs (EMIG 1973 a), le mésocoelome serait issu d'une masse cellulaire unique et se développerait comme un schizocoelome, néanmoins sa formation et son développement restent encore obscurs.

3. Métasome

Le métasome des Phoronidiens et sa cavité coelomique correspondent à ceux des Archicoelomates. Le métasome est allongé et contient les gonades, les néphridies (métanéphridies à fonction uro-génitale), une importante musculature de la paroi du corps et l'anus situé près de la bouche.

Certains des organes ci-dessus énumérés méritent quelques remarques. Ainsi, les Phoronidiens sont les seuls, parmi des Archicoelomates, avec les Brachiopodes à posséder une paire de métanéphridies. Le problème des relations entre protonéphridies (présentes chez l'actinotroque) et métanéphridies a été abordé et discuté récemment par EMIG (1973 a): les protonéphridies précèdent les métanéphridies dans la phylogénie des Invertébrés (HATSCHKE 1888; HYMAN 1959; CODREANU 1970). La musculature, longitudinale et circulaire, du corps des Phoronidiens permet de brusques contractions dans le sens longitudinal et des mouvements plus ou moins péristaltiques du corps (surtout de l'ampoule, renflement postérieur du métasome, Fig. 1) favorisant le déplacement de

l'animal dans son tube et dans le substrat; parmi les Archicoelomates, une telle musculature de la paroi du corps se retrouve chez les Hémichordés. L'ampoule, peu musclée, est caractérisée par la possibilité de rapides changements de formes: elle sert d'organe d'ancrage dans le tube, ainsi qu'au déplacement, à l'enfoncement dans le substrat et à la formation du tube (résultats non publiés).

L'ampoule est considérée comme l'homologue des organes adhésifs et pédoncules des autres Archicoelomates. Ontogénétiquement, ces structures sont issues d'organes larvaires formés en prévision de la vie benthique de l'adulte: une étroite homologie existe entre le sac interne (ou «adhesive organ») des Bryozoaires, le sac métasomal des Phoronidiens (surtout de sa partie terminale) et le pédoncule des Brachiopodes. Ces organes représentent une adaptation de ces groupes zoologiques à la vie tubicole ou sessile. Cette adaptation dérive de l'ancêtre commun des Lophophorates, selon JÄGERSTEN (1972). BEKLEMISCHEV (1969) estime, à tort, que le pédoncule des Brachiopodes est homologue de la région postérieure de l'actinotroque et de ce fait homologue de la papille anale de la phoronide.

La symétrie du corps des Phoronidiens est perturbée par une dissymétrie marquée du côté gauche, surtout chez certains espèces (EMIG 1971). L'existence d'une telle asymétrie est également remarquée chez les Echinodermes, Entéropeustes et Chordés. L'explication de STEINER (1956) que cette asymétrie gauche est liée à la fixation latérale au substrat lors de la métamorphose, ne semble pas pouvoir être retenue pour les Phoronidiens (EMIG 1973 a).

Une subdivision secondaire en quatre cavités du métacoelome s'observe non seulement chez les Phoronidiens, mais aussi chez les Ptérobranches (*Cephalodisidus*) et les Entéropeustes (Ptychoderidae).

Bien que les coelomes des Phoronidiens possèdent un certain rôle hydrostatique (CLARK 1964; EMIG 1972), il ne paraît pas raisonnable d'utiliser ce seul rôle, ni même leur mode de formation, comme un critère évolutif du coelome. Alors que chez les Phoronidiens les coelomes sont isolés les uns des autres (sauf une rare possibilité d'une communication entre proto-et mésocoelome), les Brachiopodes possèdent trois cavités coelomiques imparfaitement délimitées les unes par rapports aux autres, et notamment un protosome mal différencié. Les deux seules cavités coelomiques des Bryozoaires, celle du lophophore et celle du tronc, communiquent entre elles. L'arrangement coelomique des Lophophorates reflète pourtant une origine ancestrale commune, bien qu'ayant subi des modifications profondes (comme la formation du mésoderme).

Comme de nombreux Archicoelomates, les Phoronidiens ont une vie sédentaire ou sessile.

II. Développement larvaire

1. Segmentation

La segmentation chez les Phoronidiens est totale, égale ou subégale, et de type radiaire et, dans certain cas, de type biradiaire; elle peut parfois avoir une apparence fortuite de segmentation spirale (ZIMMER 1964; EMIG 1974 a, 1975 b). Les premiers stades larvaires aboutissent à une coeloblastula dont la gastrulation se produit par embolie (invasion).

Tous ces caractères se retrouvent chez les Archicoelomates. Mais le fait le plus important est sans conteste la segmentation radiaire des Phoronidiens: en effet, considéré à tort comme ayant une segmentation spirale d'après les travaux de RATTENBURY (1954), ce phylum a été scindé des autres Archicoelomates. Les recherches les plus récentes (EMIG 1975 b) confirment indiscutablement le caractère radiaire de la segmentation

et infirment donc, sur la base de ce critère, l'isolement des Phoronidiens, et des Lophophorates en général, au sein des Archicoelomates.

2. Formation du mésoderme

C'est par entérocoelie que se forme le mésoderme chez les Archicoelomates. De même chez les Phoronidiens, les cellules mésodermiques sont issues par bourgeonnement et par prolifération localisés des parois de l'archentéron selon une variante de la méthode entérocoelique typique (ZIMMER 1964; EMIG 1974 a, 1975 b), conduisant à la trimérie de l'actinotroque et de la phoronide. Un processus semblable est décrit chez les Brachiopodes inarticulés, alors qu'aucune information n'existe sur ce point chez les Bryozoaires. Chez certains Hémichordés, dont *Rhabdopleura* (DILLY 1973) et quelques Entéropeustes (DAWYDOFF 1928; RICHARD 1931; HYMAN 1959), la formation du mésoderme revêt des modes semblables à celui des Phoronidiens. L'origine du mésoderme des Phoronidiens est donc fondamentalement différente de celle existant chez les Spiralia. Rappelons que, chez ces derniers, le mode de formation est un processus de délamination.

L'origine du mésoderme par bourgeonnement et prolifération cellulaire depuis l'archentéron représente une méthode primitive de l'entérocoelie qui est une des grandes caractéristiques de la lignée des Chordés (sauf exception possible), ce que CODREANU (1970) exprime par: «l'entérocoelie est propre à l'ontogénèse des Deutérostomiens».

3. Origine de la bouche et de l'anus

Comme mentionné dans l'introduction, le caractère protostomien et deutérostomien a été abandonné à cause de son absence de signification phylogénétique, l'origine de la bouche et de l'anus n'étant donc fournie ici qu'à titre d'information. La bouche des Phoronidiens, comme probablement celle des Brachiopodes, dérive de la zone blastoporale antérieure, mais non du blastopore lui-même. Celui-ci marque la séparation entre l'oesophage, ectodermique, et l'estomac, endodermique. L'anus est néoformé postérieurement en-dehors de la zone blastoporale (EMIG 1974 a).

4. Caractères de l'actinotroque

La trimérie, représentée sur la figure 1, est la suivante: le lobe préoral (= prosome) avec le protocoele, la région tentaculaire avec le mésocoele et le tronc avec le métacoele (terminologie cf. EMIG 1975 a).

Le lobe préoral apparaissant après la gastrulation est caractéristique de la larve actinotroque. Il porte une plaque apicale avec masse nerveuse sous-jacente, le ganglion nerveux larvaire qui est une structure exclusivement larvaire, s'histolysant à la métamorphose (Fig. 1). L'organe piriforme, peut-être absent chez quelques espèces, sert probablement d'organe sensoriel lors du déroulement de la métamorphose, surtout au niveau du substrat. L'homologie probable entre l'organe piriforme des Phoronidiens et celui des Bryozoaires reste encore à établir: cet organe présente chez ces deux groupes une liaison nerveuse avec le ganglion nerveux larvaire et une fonction semblable, contrôle de la métamorphose près du substrat. JÄGERSTEN (1972) considère l'organe piriforme des Bryozoaires comme homologue larvaire d'un ancien organe de locomotion de l'adulte.

Le lobe préoral est homologue de celui des Brachiopodes, tandis que le manteau des cyphonautes peut y correspondre: d'après JÄGERSTEN (1972), les valves des cypho-

nautés sont un ancien caractère adulte éliminé chez les autres larves des Lophophorates et transformé en lobe plus approprié à la vie pélagique. Valves et manteau de ces larves de Bryozoaires sont différents de ceux des Brachiopodes.

La présence de protonéphridies avec solénocytes caractérise aussi l'actinotroque. De telles structures sont également signalées chez les Céphalocordés.

Les tentacules larvaires peuvent être remplacés par des tentacules adultes (Fig. 1) ou maintenus chez l'adulte selon la catégorie de Phoronidiens (EMIG 1973 a). La position des tentacules, tant chez la larve que chez l'adulte, montre encore de grandes analogies avec les Brachiopodes inarticulés. Les tentacules sont totalement absents non seulement dans les larves de Bryozoaires et des Brachiopodes articulés, mais aussi dans la larve de *Phoronis ovalis*. L'ontogenèse de cette dernière espèce est différente de celle des autres actinotroques (SILÉN 1954 a; EMIG 1975 b); la larve de *P. ovalis* est caractérisée par l'absence de tentacules et par une très courte phase pélagique. Ainsi, *P. ovalis* se rapproche des Bryozoaires avec lesquels elle présente de nombreuses analogies; cette espèce correspond aussi au type le plus primitif parmi les Phoronidiens (SILÉN 1952; EMIG 1969, 1974 b).

A la métamorphose, des organes larvaires de l'actinotroque sont modifiés tout ou partiellement, en situation ou en fonction, avec la réorientation du corps (Fig. 1): autrement dit, l'actinotroque transforme ses principaux organes adaptés à la vie pélagique en organes indispensables à sa vie benthique (EMIG 1973 a, pp. 344-345). Parmi les organes larvaires abandonnés lors de la métamorphose, le seul caractère exclusivement larvaire, c'est-à-dire sans structure comparable chez l'adulte, est la couronne ciliée péri-anale, l'un des principaux moyens de locomotion de l'actinotroque et considérée à juste titre comme une adaptation au stade pélagique par JÄGERSTEN (1972). Nous rejetons toute homologie entre cette couronne et la prototroche des larves de Spiralia, d'autant que le développement d'une pareille couronne est également caractéristique de toutes les *Tornaria*, auxquelles il faut, par ailleurs, comparer les *Actinotrocha*.

Certains organes larvaires disparaissant à la métamorphose sont «régénérés» chez l'adulte dans une position proche de celle occupée chez la larve (tels prosome, ganglion nerveux).

5. Orientation du corps, à la métamorphose

Lophophorates, Ptérobranchés et Tuniciers (ascidies) sont caractérisés par un rapprochement de la bouche et de l'anus lors de la métamorphose larvaire: la face dorsale de la larve forme chez l'adulte la région très courte entre la bouche et l'anus, tandis que la face morphologiquement ventrale constitue, après évagination, principalement la paroi cylindrique du corps, soit la majeure partie du métasome.

Chez les Phoronidiens, le rapprochement bouche-anus affectue non seulement le métasome, mais aussi le mésosome et le prosome. Le lobe préoral, région antérieure de l'actinotroque (Fig. 1, A), correspond chez la phoronide à l'épistome; alors que chez la larve un mésentère, différent du septum, sépare la cavité préseptale blastocoelique du protocoele, chez la phoronide le diaphragme marque postérieurement (seulement) la séparation entre le protocoele et le métacoelome (EMIG et SIEWING 1975). La face dorsale de la phoronide est réduite à la région comprise entre l'anus et l'insertion du diaphragme (Fig. 1, D). La face ventrale inclut la région tentaculaire larvaire, ventrolatérale (Fig. 1, V'), devenant le lophophore (= mésosome) avec un enroulement plus ou moins complexe des tentacules.

La fixation sur ou dans le substrat s'effectue par la face ventrale chez les Lophophorates (cf. I. 3), les Ptérobranchés, ainsi que chez les Kamptozoaires. Par suite de la tendance au raccourcissement du développement, les cyphonautes ne présentent pas de rotation de la région bouche-anus.

La métamorphose des Phoronidiens se déroule en quelques minutes seulement.

En conclusion à ce chapitre, après l'exposé des caractères phylogénétiques de l'actinotroque, ceux-ci se retrouvent non seulement chez les larves des autres Lophophorates (avec des relations étroites avec les Brachiopodes inarticulés), mais aussi chez les *Tornaria-Dipleurula*. Parmi les Lophophorates, c'est la cyphonaute qui correspond au type le plus primitif auquel il faut probablement adjoindre la larve de *Phoronis ovalis*.

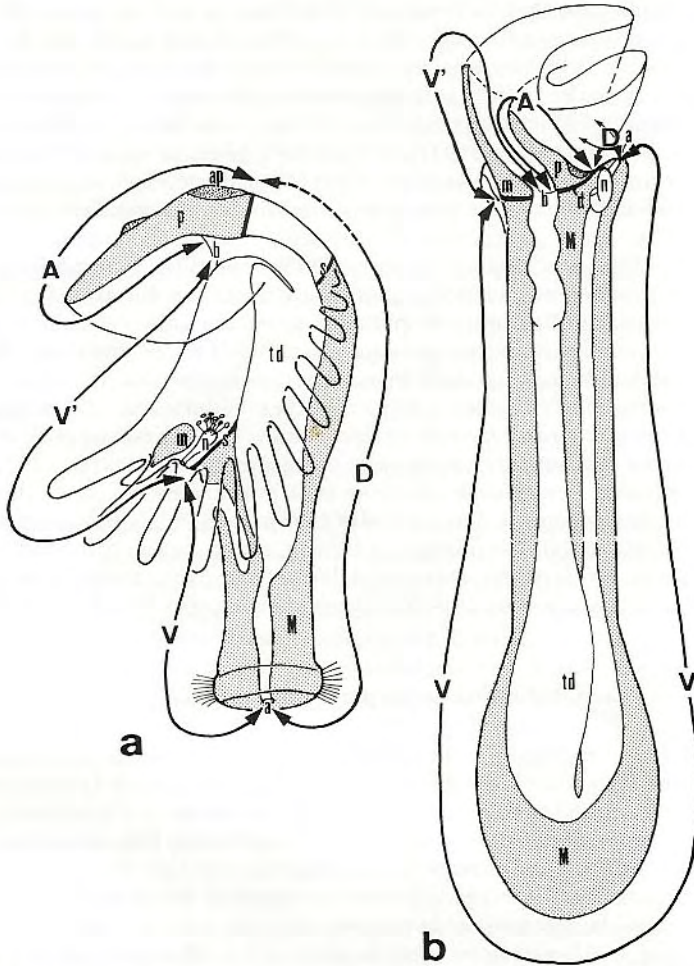


Fig. 1. Comparaison entre les régions antérieure (A), dorsale (D), ventrale (V) et ventro-latérale (V') de l'actinotroque et celles de la phoronide. Les zones en gris représentent les cavités coelomiques. a = anus, ap = plaque apicale; b = bouche; d = diaphragme, M = métacoelome, m = mésocoelome, n = néphridie, p = protocoelome, s = septum, td = tube digestif

La nature trochophorienne de l'actinotroque doit être remise en question. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, seulement quelques remarques peuvent être faites à ce sujet. En accord avec ZIMMER (1964) et SALVINI-PLAWEN (1973) et contrairement à l'opinion émise par de très nombreux auteurs, il n'existe aucune relation certaine entre l'actinotroque et le véritable type trochophore. Il paraît aussi improbable que la larve des Phoronidiens puisse être considérée comme une larve trochophore modifiée

(JÄGERSTEN 1972). Même SIEWING (1974), précédemment farouche partisan de la parenté actionotroque-trochophore, remet celle-ci en doute, estimant que la position de l'actinotroche est intermédiaire entre la trochophore des Spiralia et les larves des Archicoelomates.

Les larves des Archicoelomates, auxquelles appartient l'actinotroche, correspondent au type larvaire primitif de la lignée des Chordés (et non des Bilateria, SIEWING 1972). La présence d'organes similaires à certaines de ces larves et à la trochophore revient à rechercher une origine commune à ces divers types larvaires.

III. Système circulatoire

Comme le constate SIEWING (1967), il existe effectivement des analogies significatives entre le système circulatoire des Phoronidiens et celui des Hémichordés. Ce système n'est pas clos chez les Brachiopodes et les Bryozoaires.

IV. Système nerveux

La théorie de l'Orthogone ne peut s'appliquer au système nerveux des Archicoelomates et des Chordés, ni morphologiquement, ni ontogénétiquement (REISINGER 1972). Leur système nerveux est avant tout basi- ou intra-épithélial, sans neuromérie et transféré par neurulation dans les profondeurs de l'épiderme.

Chez les Phoronidiens, le système nerveux est basiépithélial, composé d'un plexus plus ou moins irrégulier, d'un ganglion central, d'un nerf circulaire, d'un système lophophoral bien spécialisé, d'une ou deux fibres géantes, nommées neurocorde par REISINGER (1972), issues de quelques neurones géants (SILÉN 1954; EMIG 1966). Ni neurones géants, ni même des cellules nerveuses géantes, décrites chez les Brachiopodes (KIRTISINGHE 1952), n'ont été signalés chez les Spiralia. Comme tous les Archicoelomates, les Phoronidiens sont caractérisés par l'absence de toute céphalisation.

Dans le genre *Phoronopsis*, l'invagination épidermique à la base du lophophore entraîne l'enfoncement du nerf circulaire; cet enfoncement est peu prononcé chez *Phoronopsis albomaculata*, bien marqué chez *Phoronopsis harmeri* et très profond chez *Phoronopsis californica* (EMIG 1971), en plus chez ces deux dernières espèces le ganglion nerveux central est recouvert par une expansion du repli épidermique. Peu d'auteurs ont accordé une quelconque importance à cette invagination et à ses conséquences. Pourtant, comme МАМКАЕВ (1962), je pense qu'il s'agit d'un fait évolutif important: la première manifestation de l'enfoncement ectoneural apparaît donc chez les Phoronidiens; ce fait est à rapprocher de l'enfoncement du tube nerveux collaire des Entéropeustes et aussi du nerf radiaire des Echinodermes. L'ontogénèse de cette invagination n'a encore fait l'objet d'aucune recherche.

Le ganglion cérébroïde des Spiralia est directement issu de la plaque apicale, alors qu'il est néoformé chez les Archicoelomates. Le ganglion larvaire des Phoronidiens, disparaissant à la métamorphose, est «régénéré» dans une position semblable chez l'adulte dans la paroi épidermique du prosome, seul le mésentère bordant la cavité est distinct (Fig. 1). Après la métamorphose, le protocoele se déplace entre les pointes du fer à cheval du mésocoele. L'histolyse de la majeure partie du lobe préoral peut s'expliquer par la nécessité de rejeter des structures nerveuses larvaires inutiles à l'adulte, tel l'organe piriforme. Chez les autres Archicoelomates, le centre nerveux est généralement situé sur la face dorsale du mésosome.

De par sa disposition, le système nerveux des Phoronidiens peut être considéré comme situé «au-dessus» du tube digestif: les Phoronidiens seraient des Epineuriens. Déjà SILÉN (1954 b) a rejeté toute relation entre le système nerveux des Phoronidiens et celui des prostostomes. Il existe certaines similitudes des structures entre les systèmes nerveux des Phoronidiens, des Echinodermes et surtout des Entéropeustes (REISINGER 1972).

V. Régénération

SIEWING (1967) utilise la reproduction asexuée et la régénération à partir des divers feuilletts primordiaux comme critère phylogénétique. Mais, hormis l'étude de la régénération des organes et des différentes structures des Phoronidiens, mettant en évidence leur importance phylogénétique (EMIG 1972, 1973 a, b), aucune recherche semblable ne permet de comparaison avec d'autres Archicoelomates.

VI. Discussion

Deux questions se posent dans la présente discussion: la première sur les relations entre les Phoronidiens et les autres Lophophorates, Brachiopodes et Bryozoaires, et la deuxième sur la phylogénie des Lophophorates avec les Archicoelomates. Des renseignements sur les divers échelons de la classification évolutive des Archicoelomates n'ont pu être demandés à la paléontologie à cause de l'absence de tout reste fossile; aussi n'avons nous pu établir notre classification que sur les caractères phylogénétiques exposés dans le présent travail.

Les caractères évolutifs des Phoronidiens comparés à ceux des Bryozoaires et des Brachiopodes révèlent que les formes actuelles des Phoronidiens sont les plus évoluées parmi les Lophophorates. Cette opinion est en contradiction avec celle de nombreux auteurs (HYMAN 1959; CLARK 1964; NIELSEN 1971; FARMER et al. 1973), mais rejoint partiellement celle émise par JÄGERSTEN (1972). Sans aborder ici les caractères de la forme ancestrale des Lophophorates, on peut d'ores et déjà convenir que faire dériver les Brachiopodes et surtout les Bryozoaires d'un animal de type phoronide (CORI 1941; SILÉN 1954 a; BEKLEMISCHEV 1969; FARMER et al. 1973) relève de spéculations qui ne sont fondées sur aucun fait tangible. Pourtant, la lignée ancestrale des Lophophorates aboutit directement aux Phoronidiens; car, tant chez l'actinotroque que chez la phoronide, subsistent des caractères ancestraux dont probablement la forme générale fut maintenue grâce au mode de vie de ce phylum.

La position des Phoronidiens peut s'expliquer par le fait que Brachiopodes et Bryozoaires ont rapidement divergé de la forme ancestrale sédentaire en devenant sessiles et même coloniaux pour le deuxième groupe (Fig. 2). Leurs divergences sont nettement marquées par des changements anatomiques. Par contre, il n'est pas convainquant d'attribuer certains caractères spécifiques, comme l'absence de néphridies, d'épistome ou un système circulatoire non clos, au simple fait de la petitesse de la taille ou bien à des régressions ou adaptations dûes à la vie coloniale. SIEWING (1967) considère de tels caractères comme significatifs d'un état phylogénétique plus avancé et JEBRAM (1973) estime que ces organes ont été réduits lors du développement. Personnellement je pense qu'il faut voir dans de tels caractères des signes phylogénétiques signifiant un moindre degré d'évolution, lié à une divergence de la lignée principale.

La parenté entre Phoronidiens et Bryozoaires est soulignée par les similitudes que présente l'espèce primitive *Phoronis ovalis* avec les Bryozoaires (SILÉN 1952, 1954 a; EMIG 1969, 1971). D'après BEKLEMISCHEV (1969), *P. ovalis* correspond au modèle des

premiers stades coloniaux des Bryozoaires, tandis que son mode de division est similaire, en plus primitif, au coenecium de *Cephalodiscus*. La faculté de bourgeonnement rapproche également cette espèce des Bryozoaires. D'après les arguments de JÄGERSTEN (1964), NIELSEN (1971) ne peut affirmer que des relations existent entre Phoronidiens et Bryozoaires et il lui paraît impossible «to derive the ectoprocts from a phoronid-like ancestor», mais l'opinion de cet auteur n'est étayée que sur quelques caractères secondaires.

Par rapport aux autres Lophophorates, les Brachiopodes récents possèdent des différences anatomiques, morphologiques et ontogénétiques, de sorte que certains auteurs ont même mis en doute leur appartenance aux Lophophorates. Pourtant, des caractères fondamentaux unissent Phoronidiens et Brachiopodes, essentiellement ceux de leurs larves respectives: ce sont les Inarticulés qui sont les plus proches, aussi peut-on supposer que ceux-ci ont moins divergé que les Articulés de la lignée évolutive. La similitude du développement et de la structure des soies entre Brachiopodes et Spiralia (Polychètes, Pogonophores) correspond probablement à un remarquable exemple de convergence évolutive, encore qu'une relation phylogénétique étroite ne puisse être écartée (GUSTUS et CLONEY 1972; ORRHAGE 1973), alors que pour STORCH et WELSCH (1972) ces structures devaient déjà exister avant la subdivision des Bilatéria.

La position évoluée des Phoronidiens est prédominante au sein des Lophophorates; cette opinion est renforcée par divers caractères (dont la trimérie de la larve et de l'adulte, l'enfoncement ectoneural du nerf circulaire et du ganglion nerveux) et par le fait que, d'après SIEWING (1972), les formes sessiles complètes des Archicoelomates seraient également primitives.

Les Lophophorates représentent non seulement un groupement phylogénétique, mais aussi une entité taxonomique et systématique. En conséquence, il faut nous interroger sur leur place dans l'arbre phylétique des Métazoaires.

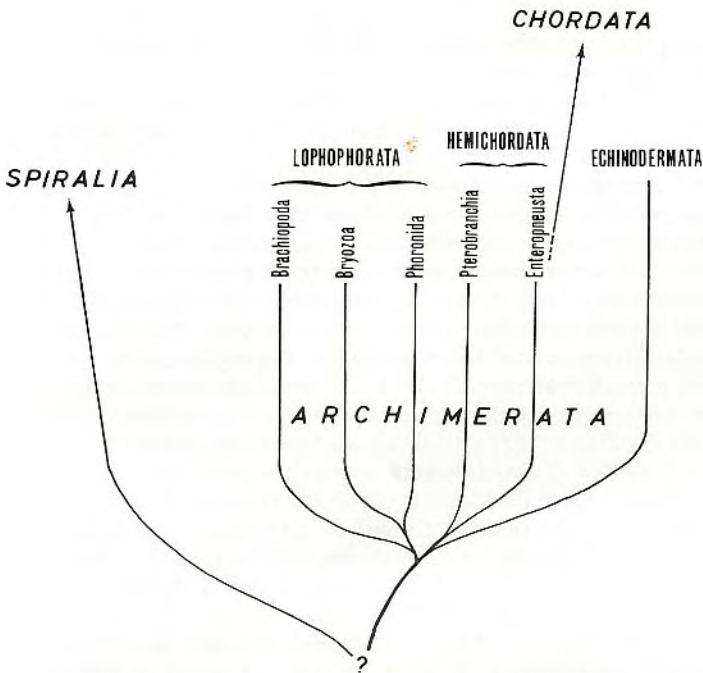


Fig. 2. Diagramme phylogénétique des Archimerata

Les principaux caractères phylogénétiques des Phoronidiens, mais aussi des Brachiopodes et des Bryozoaires, évoqués dans les paragraphes précédents, correspondent à ceux des Archicoelomates, et comme ces derniers les Lophophorates sont à placer sur la lignée évolutive des Chordata, dont ils constituent les formes primitives. Les Phoronidiens sont étroitement alliés aux Ptérobranches avec lesquels ils ont de nombreux caractères en commun; les Bryozoaires ont également des similitudes avec les Ptérobranches, dont une ressemblance de la couronne tentaculaire des *Rhabdopleura* avec celle des Chilostomes et entre les embryons de *Cephalodiscus indicus* et la larve buguliforme des Chilostomes. La signification phylogénétique de ces caractères dans ces phyla a déjà été soulevée par ZIMMER (1964), SIEWING (1967, 1972), WEBB (1969), STEBBING (1970) et des similitudes mentionnées par BRIEN (1970). Des relations existent aussi entre les Lophophorates, (plus particulièrement les Phoronidiens) et les Entéropeustes et les Echinodermes. Les formes ancestrales de ces derniers pourraient dériver de celles des Lophophorates (NICHOLS 1967; COWEN 1974) malgré le problème du pentamérisme qui est à rapprocher des fonctions du lophophore (STEPHENSON 1974).

La présente situation des Lophophorates (Fig. 2) a souvent été mise en doute auparavant, notamment par CUÉNOT (1952), CODREANU (1970), BRIEN (1970), SIEWING (1972), VALENTINE (1973). Les caractères décrits dans ce travail concrétisent les arguments de STEINER (1956), SIEWING (1967, 1972), REISINGER (1972) pour réfuter la «Wurmtheorie» de GUTMANN (1967), notamment «Alle Deuterostomier sind Chordaten». D'ailleurs, la succession phylogénétique (Fig. 2) est en contradiction avec l'évolution proposée par GUTMANN. Cette nouvelle position des Lophophorates met fin aux difficultés et ambiguïtés de situer les Phoronidiens dans la phylogénie des Métazoaires.

VII. Le concept Archimerata

L'appartenance des Lophophorates à la lignée des Chordata oblige à revoir le concept Archicoelomata. En effet, sous ce terme étaient regroupés les Lophophorates sur la lignée des Spiralia et les autres phyla des Archicoelomates sur la lignée des Chordata, l'ensemble étant considéré comme correspondant à des coelomates primitifs à la base des deux grandes subdivisions des Métazoaires. Cette caractéristique disparaissant, le terme devient équivoque. Aussi, pour éviter toute confusion, je propose de substituer à l'ancien terme celui d'*Archimerata*, dont tous les phyla sont caractérisés par une archimérie et forment un ensemble zoologique à la base des Chordata.

Les Archimerata comprennent actuellement les Lophophorates (Brachiopodes, Bryozoaires, Phoronidiens), les Echinodermes et les Hémichordés (Ptérobranches, Entéropeustes) chez lesquels s'installent stomochorde et pharyngotrimé. Aucun de ces phyla ne présente de formes intermédiaires entre Spiralia et Chordata. Les Ptérobranches, probablement primitifs par rapport aux Entéropeustes, ont non seulement une étroite parenté avec certains Lophophorates mais, d'après CUÉNOT (1952), SIEWING (1967), JÄGERSTEN (1972), DILLY (1973), aussi une origine commune avec les Echinodermes.

La lignée évolutive des Archimerata apparaît comme ayant rapidement éclaté à partir d'une forme ancestrale (Fig. 2). Ce sont surtout les Bryozoaires, Brachiopodes et Echinodermes qui ont vraiment divergé de cette lignée, car il existe une certaine continuité des ancêtres vers les Entéropeustes, à travers les Phoronidiens et les Ptérobranches (Fig. 3). L'origine des Chordés est peut-être à rechercher parmi les Entéropeustes.

Le concept *Archimerata* correspond non seulement à un niveau phylogénétique, mais aussi à une entité systématique, ce qui a toujours été réfuté jusqu'à présent. Car, les Lophophorates étant classés parmi les Spiralia, les Archicoelomates représentaient un

ensemble hétérogène en systématique (REMANE 1956; MARCUS 1958; HYMAN 1959; AX 1960; GÜNTHER 1962; CODREANU 1970). Cette entité systématique est définie par ULRICH (1972) comme «eine natürliche systematische Einheit» et plus prudemment par SIEWING (1972) comme «eine Gruppe im Sinne des natürlichen Systems». VALENTINE (1973) propose la séparation des coelomates en cinq super-phyla dont l'un correspond

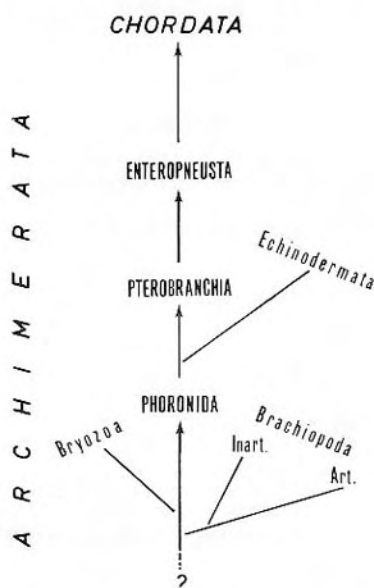


Fig. 3. Succession phylétique fictive des ancêtres des Archimerata vers les Chordata

aux Lophophorates et un autre aux Deutérostomes: cette disposition se rapproche de notre conception, surtout si ces deux superphyla sont réunis. L'importance des Archimerata en tant que réelle unité évolutive abonde dans le sens exprimé par BRUNDIN (1972).

Le problème de la sédentarité chez les Archimerata doit être évoqué. D'après CODREANU (1970), les formes ancestrales des Archimerates ne peuvent être que des formes libres et mobiles, dont les «Lophophorates actuels seraient des vestiges altérés par la sédentarité», car, pour cet auteur, «il n'y a aucun exemple connu de transition de l'état sédentaire à l'état libre». JÄGERSTEN (1972) admet aussi que l'ancêtre des Lophophorates était libre. CUÉNOT (1952) estime que l'origine des Echinodermes est à chercher dans un être pélagique, alors que JEBRAM (1973) pense que l'ancêtre des Lophophorates était un être isolé et semi-sessile. Pour SIEWING (1972), par contre, les ancêtres sédentaires ou sessiles ont pu évoluer en formes libres; cette réminiscence se rencontre chez les Hémichordés où les deux formes existent, ce qui rejoint le postulat de STEINER (1956), la vie benthique sédentaire étant un mode de vie primitif, dont on constate encore l'empreinte chez les Echinodermes, Entéropneustes, Tuniciers, Céphalochordés. D'après NICHOLS (1967), l'ancêtre hypothétique des Echinodermes serait dérivé d'un ancêtre lophophorien. Chez les Archimerates actuels, les groupes primitifs sont sessiles ou sédentaires, tandis que les plus évolués, les Entéropneustes, ne présentent que des formes libres, sauf pour une espèce. Pareille réflexion peut aussi être faite pour les espèces au sein d'un même phylum, comme les Phoronidiens par exemple (EMIG 1974b). Enfin, il faut remarquer que ce sont des formes sédentaires ou sessiles,

traitées souvent de formes reliques, aberrantes ou primitives, qui subsistent parmi les précurseurs des Chordata.

Le problème de l'ascendance et de la descendance des Archimerata reste ouvert, notamment à savoir si la lignée Archimerata-Chordata est issue des Spiralia, comme le suggère HYMAN (1959) ou vice-versa, ce qui soulève le problème de l'origine des Bilateria, monophylétique ou non. Je pense que l'origine des caractères phylogénétiques primitifs des Archimerata n'est pas à rechercher chez les Spiralia, mais parmi les ancêtres communs à l'ensemble des Bilateria.

Résumé

Les principaux caractères phylogénétiques des Phoronidiens et autres Lophophorates sont discutés: 1. Segmentation archimère du corps; 2. Segmentation de l'oeuf de type radiaire (ou biradiaire), coeloblastula, gastrulation par embolie; 3. Formation du mésoderme par une variante de la méthode entérocoelique; 4. Rapprochement bouche-anus avec le tube digestif en forme de U, lors de la métamorphose larvaire; 5. Présence d'un vrai lophophore; 6. Larve non de type trochophoral, actinotroque alliée aux Tornaria-Dipleurula; 7. Système nerveux basi-épithélial avec neurulation primitive chez *Phoronopsis*, sans orthogone; 8. Ganglion nerveux central néo-formé, non issu de la plaque apicale; ce ganglion est placé dans le prosome chez les Phoronidiens, et non le mésosome; 9. Absence de céphalisation. Tous ces caractères correspondent à ceux des phyla primitifs de l'ensemble des Chordata. La seule exception est la présence de protonéphridies avec solénocytes chez l'actinotroque, mais de telles structures existent aussi chez les Céphalocordés.

Les Lophophorates (*Phoronida*, *Brachiopoda*, *Bryozoa*) sont indubitablement un groupe primitif de la lignée des Chordés; au sein de ce groupe, les Phoronidiens ont une position prédominante, phylogénétiquement évoluée.

Le terme Archicoelomata doit être remplacé par celui d'Archimerata. Le concept Archimerata regroupe les Lophophorates, les Echinodermes et les Hémichordés: cet assemblage est situé à la base de la lignée des Chordata, il est considéré comme un stade phylogénétique et une entité systématique naturelle.

Summary

Phylogeneses of Phoronida, Lophophorata and the Archimerata concept

The main phylogenetic characteristics of Phoronida and other Lophophorates are discussed: 1. Archimeric segmentation of the body; 2. Egg cleavage of radial (or biradial) type, coeloblastula and gastrulation by invagination (emboly); 3. Mesoderm formation by a derived enterocoelous method (primitive stage of enterocoely); 4. Bringing of the anus anteriorly to lie rocoelous method (primitive stage of enterocoely); 4. Bringing of the anus anteriorly to lie sence of a true lophophore; 6. Larva not of trochophoral type, but actinotroch related to Tornaria-Dipleurula; 7. Nervous system basi-epithelial with primitive neurulation in *Phoronopsis*, without any orthogons; 8. Adult nervous ganglion neo-formed, not issuing from the apicale plate; in Phoronida this ganglion is located in the prosome and not in the mesosome; 9. Lack of cephalization. All these characteristics are closely related to that of the primitive phyla of the Chordata assemblage. The only exception is the presence of protonephridia with solenocytes in actinotroch, but such organs are also described in Cephalochordata.

The Lophophorata (Phoronida, Brachiopoda, Bryozoa) are undoubtedly a primitive group on the Chordata trend and the Phoronida appear to be the most phylogenetically evolved phylum of this group with predominating position. The validity of placing the Lophophorata within the Echinoderm-Hemichordata assemblage is demonstrated. The term Archicoelomata appears not suitable and its substitution by Archimerata, assemblage at the base of the Chordata, is here proposed.

The Archimerata concept brings together the Lophophorata, Echinodermata and Hemichordata and is considered as a phylogenetic stage and a natural systematic unit.

Références

- AX, P., 1960: Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich. Die neue Brehm Bücherei, 258, Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
 БЕКЛЕМИШЕВ, W. N., 1969: Principles of comparative anatomy of invertebrates. 1. Promorphology. 490 pp. Edinburg: Oliver and Boyd.

- BRIEN, P., 1970: Considérations phylogénétiques à propos des Lophophoriens. Bull. Acad. roy. Belg., Cl. Sci. 56, 565-579.
- BRUNDIN, L., 1972: Evolution, causal biology, and classification. Zool. Scripta 1, 107-120.
- CLARK, R. B., 1964: Dynamics in Metazoan Evolution. The origin of the coelom and segments. Oxford: Clarendon Press.
- CODREANU, R., 1970: Grands problèmes controversés de l'évolution phylogénétique des Méta-zoaires. Année biol. Paris 9, 671-709.
- CORI, C. J., 1941: Bryozoa. Handbuch der Zoologie. Ed. KÜENTHAL u. KRUMBACH. Berlin.
- COWEN, R., 1974: Respiration in metazoan evolution. Evolution 27, 696-701.
- CUÉNOT, L., 1952: Phylogénèse du règne animal. Traité de Zoologie (Ed. GRASSÉ). Paris: Masson. 1, 1-33.
- DAWYDOFF, C., 1928: Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés. Paris: Masson.
- DILLY, P. N., 1973: The larva of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata). Mar. Biol. 18, 69-86.
- EMIG, C. C., 1966: Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille et environs; Etang de Berre). Rec. Trav. Stn mar. End. 40, 161-248.
- 1969: 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.
- 1971: Taxonomie et Systématique des Phoronidiens. Bull. Mus. Hist. nat. Paris (Zool.) 8, 469-568.
- 1972: Etude des Phoronidiens (Systématique; régénération). Thèse Dr. es-Sci., Univ. Aix-Marseille.
- 1973 a: Les processus de l'ontogénèse, comparés à ceux de la régénération des Phoronida. Z. Morph. Tiere 75, 329-350.
- 1973 b: L'histogénèse régénératrice chez les Phoronidiens. W. Roux' Arch. 173, 235-248.
- 1974 a: Observations et discussions sur le développement embryonnaire des Phoronida. Z. Morph. Tiere 77, 317-335.
- 1974 b: The systematics and evolution of the phylum Phoronida. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 12, 128-151.
- 1975 a: Terminology in Phoronida. Zool. Scripta 4, 37-40.
- 1975 b: Embryology in Phoronida. Symp. Biology of Lophophorates, AIBS Meeting Corvallis (USA).
- EMIG, C. C.; BECHERINI, F., 1970: Influence des courants dans l'éthologie alimentaire des Phoronidiens. Mar. Biol. 5, 239-244.
- EMIG, C. C.; SIEWING, R., 1975: The epistome of *Phoronis psammophila* (Phoronida). Zool. Anz.
- FARMER, J. D.; VALENTINE, J. W.; COWEN, R., 1973: Adaptive strategies leading to the ectoproct ground-plan. Syst. Zool. 22, 233-239.
- GEORGE, D. J., 1973: The Pogonophora and their affinities. Microscopy 32, 242-252.
- GROBEN, K., 1908: Die systematische Einteilung des Tierreiches. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 58, 491-511.
- GÜNTHER, K., 1962: Systematik und Stammesgeschichte der Tiere. Fortschr. Zool. 14, 269-547.
- GUSTUS, R. M.; CLONEY, R. A., 1972: Ultrastructure similarities between setae of brachiopods and polychaetes. Acta Zool. Stockh. 53, 229-233.
- GUTMANN, W. F., 1967: Die Entstehung des Coeloms und seine phylogenetische Abwandlung im Deuterostomier-Stamm. Zool. Anz. 179, 109-131.
- HATSCHEK, B., 1888: Lehrbuch der Zoologie. I. Jena.
- HYMAN, L.H., 1959: The Invertebrates. 5. Smaller coelomates groups. New York: McGraw-Hill.
- JÄGERSTEN, G., 1955: On the early phylogeny of the Metazoa. The Bilaterogastraea theory. Zool. Bidrag Uppsala 30, 321-354.
- 1964: On the morphology and reproduction of ectoproct larvae. Zool. Bidrag Uppsala 36.
- 1972: Evolution of the metazoan life cycle. A comprehensive theory. London: Acad. Press.
- JEBRAM, D., 1973: Ecological aspects of the phylogeny of the Bryozoa. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 11, 275-283.
- KIRTISINGHE, P., 1952: Giant nerve cells in *Lingula*. Nature, Lond. 170, 206.
- LAMEERE, A., 1931: Précis de Zoologie. 2, Paris: Doin.
- MAMKAEV, I. V., 1962: Sur des Phoronidiens d'Extrême-Orient (en russe). Issledov. Dal'nevost. Morei SSSR 8, 219-237.
- MARCUS, E., 1958: On the evolution of the animal Phyla. Quart. Rev. Biol. 33, 24-58.
- MASTERMAN, A. T., 1897: On the Diplochorda. 1. The structure of *Actinotrocha*. Quart. J. microsc. Sci. 40, 281-339.
- 1898: On the theory of Archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata. Proc. roy. Soc. Edinb. 22, 270-310.