

Le lophophore—structure significative des Lophophorates (Brachiopodes, Bryozoaires, Phoronidiens)

Christian C. Emig

Station Marine d'Endoume, Marseille, France

Reçu 1976-01-12

Abstract

Emig, C. C. (Station Marine d'Endoume, F-13007 Marseille, France.) *Le lophophore — structure significative des Lophophorates (Brachiopodes, Bryozoaires, Phoronidiens)*. Zool. Scr. 5 (3-4): 133-137, 1976. — The term lophophore is defined and must be applied only in Lophophorata (i.e. Bryozoa, Brachiopoda, and Phoronida); it differs considerably from other tentacle-bearing structures, as found in annelids, pogonophores, and entoprocts. Although bilaterally symmetrical, the shape of the lophophore varies greatly. It appears to function similarly in all types. The lophophoral functions are briefly described (food collecting, respiratory, defensive, brooding, etc). The resemblance of the lophophore to similar structures in Archimerata is obvious. The affinity with the ancestral form of the Archimerata is discussed.

Resumé

Le terme lophophore est défini; il ne peut être appliqué qu'aux Lophophorates (Brachiopodes, Bryozoaires, Phoronidiens), car il se distingue de toutes les autres structures tentaculées (telles celles des Annélides, Pogonophores, Entoproctes). La forme du lophophore, à symétrie bilatérale, présente de nombreuses configurations dont toutes ont des fonctions similaires. Ces différentes fonctions sont brièvement décrites. Le lophophore a indéniablement une signification phylogénétique, notamment au sein du concept Archimerata.

1. Introduction et définition

De nombreux auteurs ont proposé une définition du mot lophophore pour lequel, d'ailleurs, le terme couronne tentaculaire fut trop souvent et incorrectement utilisé comme synonyme. On peut considérer que c'est Hyman (1959, p. 229) qui a établie la meilleure définition. Néanmoins, celle-ci doit, à notre avis, être complétée. Aussi proposons-nous la définition suivante: « Un lophophore est une extension tentaculée du mésosome (et du mésocoelome) qui entoure la bouche (jamais l'anus) et dont les principales fonctions sont nutrition, respiration, protection »¹; les autres fonctions du lophophore peuvent être excrétion (Marcus, 1926; Emig, 1972), rejet ou incubation de gamètes (Percival, 1960; Bullivant, 1967; Silén, 1966, 1972; Zimmer, 1967; Emig, 1975), locomotion.

Une telle définition ne peut être appliquée qu'aux Brachiopodes, Bryozoaires et Phoronidiens, d'où leur regroupement sous la dénomination de Lophophorates. Par contre, elle exclut la couronne tentaculaire des Kamptozoaires (Entoproctes), les bras tentaculés des Ptérobranches et les tentacules

des Pogonophores et Annélides. Aussi, le terme de lophophore apparaît sans expression synonymique.

Dans le présent travail, nous préciserons brièvement les principales fonctions du lophophore et nous discuterons leurs implications phylogénétiques.

2. Structure et forme du lophophore

Le lophophore est soutenu par une épaisse membrane basale dont l'importance croît avec la complexité de la forme du lophophore, une forte musculature, le fluide coelomique du mésosome. La structure des tentacules est similaire dans les trois phyla des Lophophorates (Richards, 1952; Luteaud, 1973; Gordon, 1974; Emig—observations non publiées sur les Phoronidiens et les Brachiopodes) (Fig. 1). Chez de nombreux Brachiopodes, le lophophore comporte en plus un support, nommé brachidium, dont le développement et les configurations ont été décrits par de nombreux auteurs (Grassé, 1960).

Le lophophore présente une symétrie bilatérale par rapport à l'axe dorso-ventral (Fig. 2-4). S'il est en général circulaire ou en forme de fer à cheval chez les Bryozoaires, une grande variété de configurations existe chez les Phoronidiens (Fig. 2) et les Brachiopodes (Fig. 3). L'accroissement de la forme générale du lophophore est accompagné par l'augmentation du nombre de tentacules et ainsi de la complexité du lophophore : une forme circulaire peut atteindre 30 tentacules, en fer à cheval 150 tentacules et, au-delà, la forme devient lobée ou spirale, puis hélicoïdale. La variabilité du nombre de tentacules est d'autant plus grande que ce nombre est plus élevé. En général, les espèces ayant un lophophore avec peu de tentacules sont primitives; chez les Bryozoaires, ce nombre est de l'ordre de 8 tentacules (Jebram, 1973 a), chez les Phoronidiens de 15 à 28 (Emig, 1974).

La complexité croissante du lophophore est généralement liée à la taille des espèces, probablement à cause des relations existant entre la nécessité nutritionnelle et les exigences du métabolisme, comme le suggère Rudwick (1962), mais aussi entre ces dernières exigences et la capacité respiratoire. Il y a, néanmoins, des exceptions dans les trois classes des Lophophorates.

La forme du lophophore sert non seulement de caractères taxonomique, mais présente aussi des implications évolutives et phylogénétiques (Emig, 1974, 1976). Il apparaît ainsi que

¹ « A lophophore is defined as a tentacled extension of the mesosome (and its cavity, the mesocoelom) that embraces the mouth, but not the anus, and its main functions are feeding, respiratory, protective. »

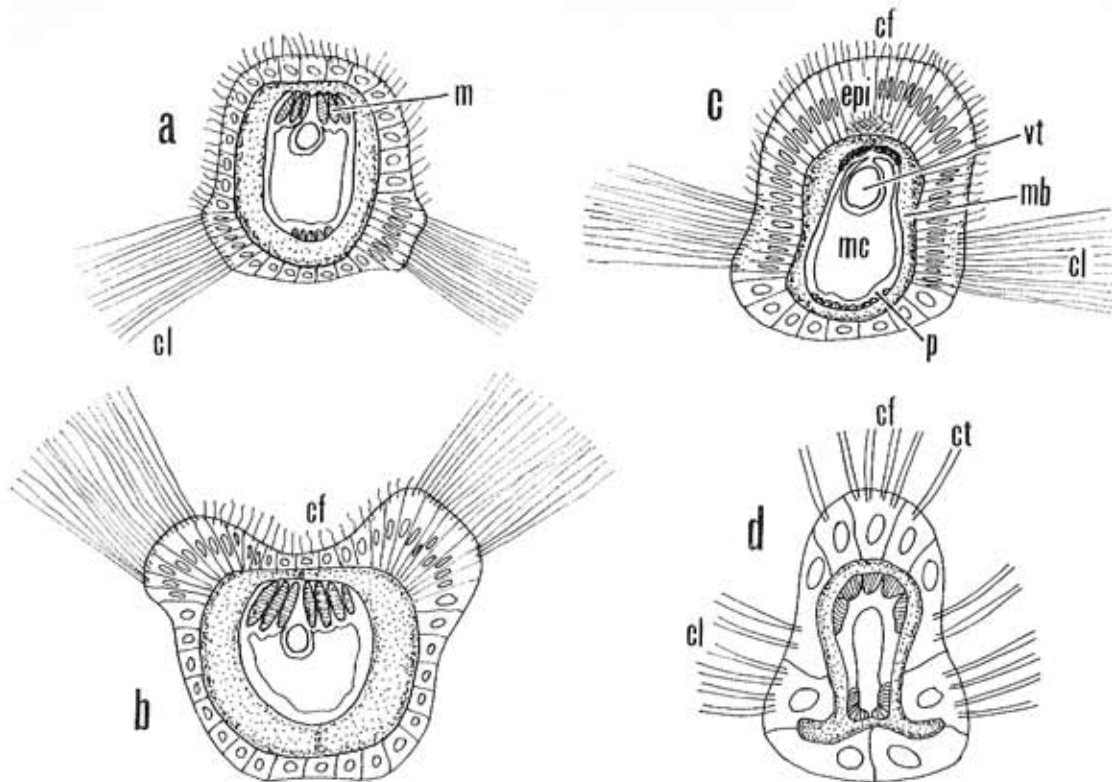


Fig. 1. Coupes transversales schématisées de tentacules de Brachiopodes (a, tentacule interne; b, tentacule externe), de Phoronidien (c) et de Bryozoaire (d) — a-c, d'après mes observations; d, d'après Lutaud (1973), simplifié.

cf, ciliation frontale; cl, ciliation latérale; ct, cil présumé tactile; epi, épiderme; m, muscles; mb, membrane basale; mc, mésocoelome; p, péritoine; vt, vaisseau tentaculaire.

la forme ancestrale des Lophophorates devait posséder un lophophore de forme ronde avec un nombre très restreint de tentacules; il s'agissait donc probablement d'un petit animal. Mais, chez les Bryozoaires, le lophophore circulaire

des Gymnolaemata est issue de celui, en fer à cheval, des Phylactolaemata par réduction de la forme et de l'épistome au cours du développement (Jebram, 1973b).

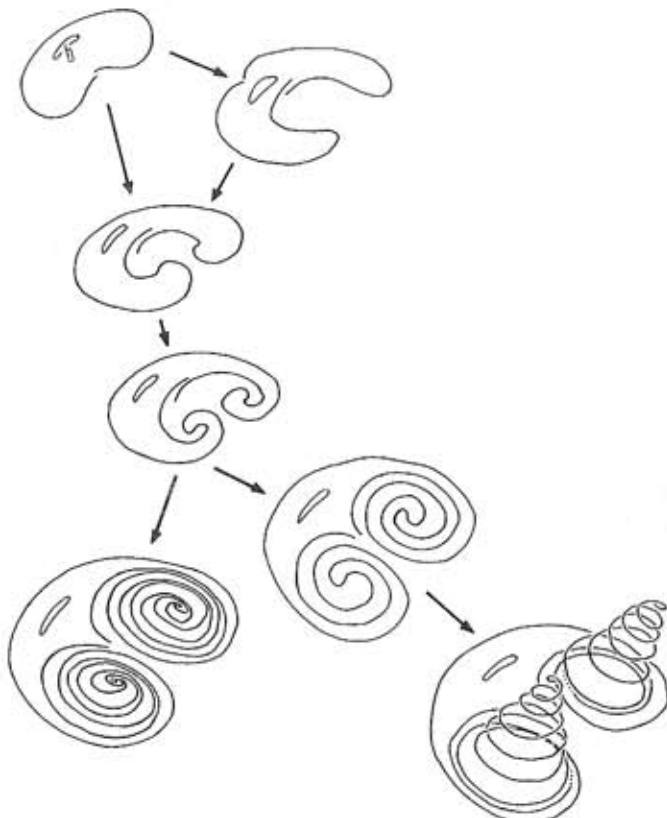


Fig. 2. Variation des formes du lophophore chez les Phoronidiens, avec les relations phylogénétiques possibles.
b, bouche.

3. Fonctions du lophophore

3.1. Nutrition

Les mécanismes de capture des aliments sont similaires dans toutes les espèces de Lophophorates. Celles-ci sont toutes des « suspension feeders », utilisant leur tentacules ciliés pour collecter les particules alimentaires. De nombreuses études et observations ont été réalisées chez les Lophophorates par divers auteurs; parmi les travaux les plus récents, on peut citer ceux de Bullivant (1968), Emig & Béchérini (1970), Strathmann (1973). Les mécanismes de capture sont doubles : créer un courant et transporter les particules le long de la surface frontale des tentacules jusqu'à la bouche au fond de la cavité lophophorale. Ils mettent en jeu d'abord les cils latéraux de chaque tentacule, qui battent dans l'espace séparant les tentacules en créant un courant « nutritionnel ». Ensuite, le transport des particules est assuré par la ciliation frontale et par une renverse locale des battements des cils latéraux (Fig. 5) induits par des structures sensorielles (Bullivant, 1968; Strathmann, 1973).

Chez les Brachiopodes, la disposition du lophophore divise la cavité palléale en un espace inhalant et un espace exhalant (Fig. 4a). Rudwick (1962) pense que les possibilités de nutrition sont limitées à cause de l'absence de fusion des tentacules telle qu'elle existe chez les bivalves et, ainsi d'après Beklemischev (1969), parce que leur système alimentaire n'a jamais atteint

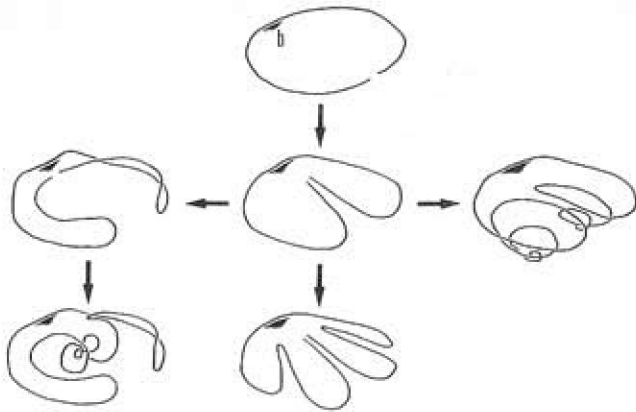


Fig. 3. Développement ontogénétique du lophophore chez les Brachiopodes Articulés, d'après Rudwick (1962).
b, bouche.

la perfection, les Brachiopodes ont été progressivement supplantés par les Lamellibranches. Discutant ces arguments, Strathmann (1973) conclut que, si la nature des mécanismes de capture limite la vitesse du courant, il n'y a aucune preuve que les courants sont plus rapide à travers les filaments fusionnés des Bivalves. Pour Suchanek & Levinton (1974), l'extinction des Brachiopodes est due à la compétition par suite de l'accroissement très rapide des Bivalves. D'autre part, il ne semble pas que, du point de vue nutrition, il y ait un avantage à la fusion des tentacules chez les Lophophorates.

Le repli rapide des tentacules est un autre mécanisme de collecte des particules alimentaires (Fig. 5). Le mucus n'est pas employé dans la capture, mais partiellement associé avec les mécanismes de rejet; les cellules à mucus (non représentées sur la figure 1) sont nombreuses dans l'épiderme lophophoral.

Pour certains auteurs (Richards, 1952), la sélection des aliments semble être purement mécanique, s'effectuant uniquement sur le poids et la taille des particules. Néanmoins, un choix selon le goût des animaux n'est pas à exclure (Jebram, 1974).

Les mécanismes de capture des aliments par les tentacules sont, d'après les descriptions de divers auteurs, totalement différents chez les Spiralia (Annélides, Pogonophores, Ento-

proctes, etc), alors que ces mécanismes sont similaires chez tous les Archimera (Emig, 1976) et probablement hérités d'un ancêtre commun (Webb, 1969; Strathmann, 1973; Emig, 1976). Il existe ainsi une étroite parenté entre les bras tentaculés des Ptérobranches et le lophophore des Bryozoaires (notamment des Phylactolaemata) et des Phoronidiens (Stebbing, 1970; Dilly, 1972; Gordon, 1974; Emig, 1976). Mais, il semble que, chez les Ptérobranches, la fonction principale de ces bras soit respiratoire et secondairement nutritionnelle.

3.2. Respiration

Les échanges respiratoires se produisent dans les tentacules du lophophore. Chez les Phoronidiens, le sang rouge, une fois oxygéné, circule dans un système circulatoire clos à travers tout le corps. Chez les Bryozoaires, c'est le liquide coelomique qui fait office de sang, il oxygène tout l'animal grâce au retrait rapide du lophophore dans le tronc, immédiatement suivi par son épanouissement (Mangum & Schopf, 1967). Chez les Brachiopodes, un sang incolore circule dans un appareil circulatoire ouvert, plus ou moins développé selon les espèces, mal connu en général surtout chez les articulés; comme chez les Phoronidiens, le vaisseau lophophoral envoie des capillaires sanguins dans les tentacules (Fig. 1).

Les Lophophorates, de par la fonction respiratoire de leur lophophore, s'inscrivent bien dans le modèle évolutif des Métazoaires, tel qu'il a été conçu par Cowen (1974) d'après les systèmes respiratoires.

3.3. Détection d'un danger

Le lophophore possède également un rôle de protection, principalement chez les Bryozoaires et les Phoronidiens. C'est par les cellules sensorielles de l'épiderme lophophoral, et probablement aussi par sa ciliation, que l'animal détecte l'approche d'un danger et le lophophore avec la partie antérieure du corps se rétracte dans la coquille, le tronc, ou simplement le tube de l'animal.

Chez les Bryozoaires, la rétraction du lophophore dans métacoelome a deux rôles, protection et oxygénation. Chez *Phoronis ovalis*, seul Phoronidien à présenter cette caractéris-

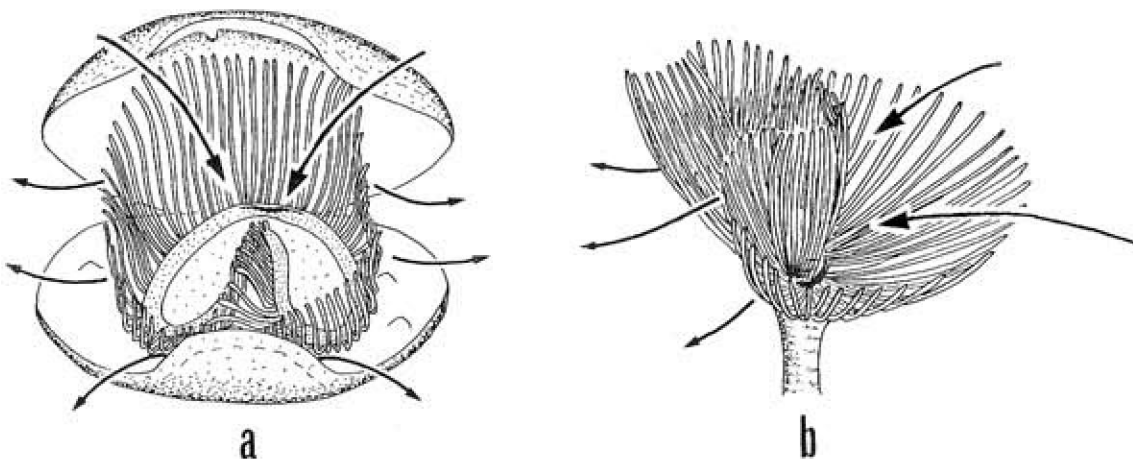


Fig. 4. Un lophophore schizolophe d'un brachiopode, en position naturelle (a, d'après Rudwick, 1962) et un lophophore en forme de cheval d'une phoronide (b); les flèches indiquent le sens des courants.

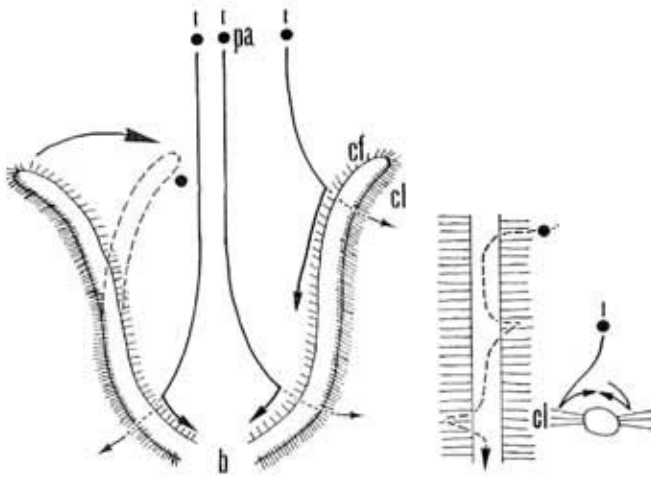


Fig. 5. Schémas des courants passant par les tentacules, du repli tentaculaire et du cheminement de particules alimentaires le long de la face frontale d'un tentacule (d'après Strathmann, 1973; modifié).

b, bouche; cf, ciliation frontale; cl, ciliation latérale; pa, particule alimentaire.

tique, seul le rôle de protection peut être invoqué, car l'oxygénation est faite par le sang. Un tel lophophore rétractable peut être interprété comme une adaptation à une vie sessile primitive.

3.4. Autres fonctions

Le lophophore sert occasionnellement à l'incubation des gamètes et des oeufs et larves chez certains Lophophorates. Celui des Phoronidiens présente des organes lophophoraux et des glandes nidamentaires dans la concavité lophophorale, attachés à la face externe des tentacules internes (Emig, 1975). Chez certains Brachiopodes, des poches incubatrices sont attachées à des tentacules spéciaux ou les oeufs sont retenus dans la cavité palléale des femelles (Lacaze-Duthiers, 1861; Blochmann, 1906; Percival, 1960); cette cavité est alors comparable à la concavité lophophorale des Phoronidiens. Le lophophore des Bryozoaires participe au rejet des gamètes (Bullivant, 1967; Silén, 1966, 1972).

Un rôle locomoteur du lophophore existe chez des Brachiopodes fossiles, mais aussi chez des larves de Lophophorates, telle l'actinotroque.

Enfin, l'excrétion peut également être une des fonctions du lophophore des Bryozoaires (Calvet, 1900; Marcus, 1926) et probablement des Phoronidiens (Emig, 1972).

4. Discussion

Comme l'appareil tentaculaire de la plupart des suspension-feeders, le lophophore a combiné en un même organe les deux principales fonctions, collecte de la nourriture et respiration, ce qui peut être attribué à une convergence dans l'évolution des Métazoaires, au sein des formes sessiles et pivotantes, résultant de leur mode de vie. A cette double fonction, il convient de joindre les rôles de protection, d'incubation, d'excrétion qui sont à relier au mode de vie sédentaire des Lophophorates : ceux-ci habitent un tube, une coquille ou un exosquelette, de leur propre sécrétion. Le développement du lophophore est en relation étroite non seulement

avec ce mode de vie, mais aussi avec l'évolution phylogénétique.

En plus, l'adaptation, les fonctions et l'évolution du lophophore sont étroitement dépendant de la lignée des Archimèrètes (Emig, 1976) dont l'ancêtre commun était pourvu d'un lophophore simple. Phylogénétiquement, il apparaît comme plausible qu'un lophophore ait pu évoluer en trémas branchiaux qui ont précisément les mêmes fonctions; l'absence d'un lophophore chez les Entéropeustes peut être considérée comme secondaire, l'appareil tentaculaire ayant été perdu. Les bras tentaculés des Ptérobranchés ne sont pas un lophophore, mais on ne peut douter d'une étroite parenté entre ces deux structures. Enfin, les caractéristiques du lophophore sont entièrement compatibles avec l'opinion de Nichols (1967) et avec les arguments de Stephenson (1974), à savoir que les premiers Echinodermes sont issus de la branche des Lophophorates. Un autre important caractère phylogénétique est la présence du mésocoelome dans tout le lophophore : une homologie avec les bras tentaculés (Hémichordés) et avec le système ambulacraire (Echinodermes) peut être suggérée. Toutes ces structures dérivent de l'hydrocoel. Les Lophophorates se rapprochent le plus de la forme ancestrale, plus que les autres phyla des Archimèrètes.

Pour plusieurs auteurs, la fonction première du lophophore fut la collecte de la nourriture, la fonction seconde respiratoire : ces deux fonctions ne furent possible simultanément qu'avec l'évolution du système circulatoire et son développement au sein du lophophore. Mais, il me semble difficile de déterminer si le lophophore fut primitivement un organe de collecte de nourriture ou s'il eut, dès son origine, toutes les caractéristiques pour remplir efficacement la double fonction de collecte et de respiration (comme je le pense). Dans ce deuxième cas, l'apparition du coelome et plus directement la segmentation archimèrique du corps auront une signification primordiale dans cette évolution.

Références

- Beklemishev, W. N. 1969. Principles of comparative anatomy of Invertebrates: I. Promorphology. — Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Blochmann, F. 1906. Neue Brachiopoden der Valdivia- und Gauss-Expeditionen. — Zool. Anz. 30: 690-702.
- Bullivant, J. S. 1967. Release of sperm by Bryozoa. *Ophelia* 4: 139-142.
- 1968. The method of feeding of lophophorates (Bryozoa, Phoronida, Brachiopoda). — N. Z. J. mar. Freshwat. Res. 2: 135-146.
- Calvet, L. 1900. Contribution à l'histoire naturelle des bryozoaires ectoproctes marins. — Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier 8: 1-488.
- Cowen, R. 1974. Respiration in Metazoan Evolution. — *Evolution* 27: 696-701.
- Dilly, P. N. 1972. The structures of the tentacles of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) with special reference to neurociliary control. — *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 120: 20-39.
- Emig, C. C. 1972. Régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* Cori. — *Z. Morphol. Tiere* 73: 117-144.
- 1974. The systematics and evolution of the phylum Phoronida. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 12: 128-151.
- 1975. The embryology of Phoronida. — AIBS Meeting, Corvallis (USA) août 1975.
- 1976. Phylogénèse des Phoronida. Les Lophophorates et le concept Archimèrètes. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 14: 10-24.
- Emig, C. C. & Béchérini, F. 1970. Influence des courants dans l'éthologie alimentaire des Phoronidiens. — *Mar. Biol.* 5: 239-244.
- Gordon, D. P. 1974. Microarchitecture and function of the lophophore in the bryozoan *Cryptosula pallasiana*. — *Mar. Biol.* 27: 147-163.

- Grassé, P. P. 1960. *Traité de Zoologie*. Tome 5. — Masson, Paris.
- Hyman, H. 1959. *The Invertebrates*. Vol. 5. — McGraw-Hill, New-York.
- Jebram, D. 1973a. Stolonien-Entwicklung und Systematik bei den Bryozoa Ctenostoma. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 11: 1-48.
- 1973b. Ecological aspects of the phylogeny of the Bryozoa. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 11: 275-283.
- 1974. Effects of different foods on *Conopeum seurati* (Canu) (Bryozoa Cheilostomata) and *Bowerbankia gracilis* Leidy (Bryozoa Ctenostomata). — *Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon (H.S.)* 3: 97-108.
- Lacaze-Duthiers, H. 1861. *Histoire naturelle des Brachiopodes vivants de la Méditerranée*, 1^{ère} Monographie Histoire naturelle de la Thécidie (*Thecidium mediterraneum*). — *Annls Sci. nat. (Zool.)* 15: 260-330.
- Lutaud, G. 1973. L'innervation du lophophore chez le bryozoaire chilostome *Electra pilosa* (L.). — *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 140: 217-234.
- Mangum, C. P. & Schopf, T. J. M. 1967. Is an ectoproct possible? — *Nature, Lond.* 213: 264-266.
- Marcus, E. 1926. Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. — *Zool. Jb. Syst. Ökol. Tiere* 52: 1-102.
- Nichols, D. 1967. The origin of echinoderms. *In* *Echinoderms Biology*. — Academic Press, New York.
- Percival, E. 1960. A contribution to the life-history of the brachiopod *Tegulorhynchia nigricans*. — *Q. Jl microsc. Sci.* 101: 439-457.
- Richards, J. R. 1952. The ciliary feeding mechanism in the brachiopod *Neothyris lenticularis* (Deshayes). — *J. Morph.* 90: 65-91.
- Rudwick, M. J. S. 1962. Filter-feeding mechanisms in some brachiopods from New-Zealand. — *J. Linn. Soc. (Zool.)* 44: 592-615.
- Silén, L. 1966. On the fertilization problem in the gymnolaematous Bryozoa. — *Ophelia* 3: 113-140.
- 1972. Fertilization in the Bryozoa. — *Ophelia* 10: 27-34.
- Stebbing, A. R. D. 1970. Aspects of the reproduction and life cycle of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata). — *Mar. Biol.* 5: 205-212.
- Stephenson, D. G. 1974. Pentamerism and the ancestral echinoderm. — *Nature, Lond.* 250: 82-83.
- Strathmann, R. 1973. Function of lateral cilia in suspension feeding of Lophophorates (Brachiopoda, Phoronida, Ectoprocta). — *Mar. Biol.* 23: 129-136.
- Suchanek, T. H. & Levinton, J. 1974. Articulate brachiopod food. — *J. Paleont.* 48: 1-5.
- Webb, M. 1969. An evolutionary concept of some sessile and tubicolous animals. — *Sarsia* 38: 1-8.
- Zimmer, R. L. 1967. The morphology and function of accessory reproduction glands in the lophophores of *Phoronis vancouverensis* and *Phoronopsis harmeri*. — *J. Morph.* 121: 159-178.

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

Printed 1976-09-15