

## BREF RÉSUMÉ DE QUELQUES CONNAISSANCES RÉCENTES SUR LES PHORONIDIENS,

PAR

Christian C. EMIG.

Le propos de cette note est de résumer brièvement quelques acquis récents dans la connaissance des Phoronidiens, en systématique, développement larvaire, archimérie, phylogénèse et écologie.

**About some recent knowledges on Phoronida (a short résumé).**

The purpose of this paper is to summarize briefly some groundings about the last 20 years, in systematics, developmental patterns, archimeric regionalization, phylogeny, and ecology. The references lead to extensive studies on these subjects.

Depuis leur découverte (1846 pour la larve actinotroque, 1856 pour la forme adulte) et jusque vers les années 1912, les Phoronidiens ont suscité de nombreux travaux, souvent liés à des controverses sur leur position dans la classification du règne animal. A cette première période fait suite, depuis deux décades, une deuxième, impulsée d'abord par le développement des recherches dans le domaine benthique, et, plus récemment, par le regain d'intérêt des problèmes sur l'évolution, où les Phoronidiens occupent sans conteste une position clé. Il ne saurait être question ici de développer tous les acquis obtenus au cours de cette nouvelle période, qui ont fait, par ailleurs, l'objet de synthèses (EMIG, 1979, 1981 a). Aussi, nous ne résumerons que quelques considérations récentes de portée générale sans y introduire d'historique. Nous utiliserons la terminologie proposée par EMIG (1975).

### **Systematique.**

Considérés par l'auteur (EMIG, 1977 a) comme des classes de l'Embranchement des Lophophorates, les Phoronidiens, les Brachiopodes et les Bryozoaires partagent une structure significative, le lophophore, dont une nouvelle définition a été proposée par EMIG (1976 a) : « Un lophophore est une extension tentaculée du mésosome (et du mésocœlome) qui entoure la bouche (jamais l'anús) et dont les principales fonctions sont nutrition, respiration, protection ». La

composition des Phoronidiens, en genres et espèces, a été résumée sur le tableau I : les diagnoses des formes adultes ont été complétées récemment (EMIG, 1979) et celles des larves actinotroques établies et discutées pour la première fois par EMIG (1981 a).

TABLEAU I.

Liste des genres et espèces de Phoronidiens, et leur type de développement (voir fig. 1).

Genres	Espèces (forme adulte)	<i>Actinotrocha</i> (forme larvaire)	Types de développement
<i>Phoronis</i> Wright, 1856	<i>ovalis</i> Wright, 1856	pas une actinotroche (Silèn, 1954)	1
	<i>hippocrepia</i> Wright, 1856	<i>A. hippocrepia</i> Silèn, 1954	2
	<i>ijimai</i> Oka, 1897	<i>A. vancouverensis</i> Zimmer, 1964	2
	<i>australis</i> Haswell, 1883	(inconnue)	2
	<i>psammophila</i> Cori, 1889	<i>A. sabatieri</i> Roule, 1896	2
	<i>muelleri</i> Selys-Longchamps, 1903	<i>A. branchiata</i> Müller, 1846	3
	<i>pallida</i> Silèn, 1952	<i>A. pallida</i> Silèn, 1952	3
<i>Phoronopsis</i> Gilchrist, 1907	<i>albomaculata</i> Gilchrist, 1907	(inconnue)	?
	<i>harmeri</i> Pixell, 1912	<i>A. harmeri</i> Zimmer, 1964	3
	<i>californica</i> Hilton, 1930	(inconnue)	?

### Développement.

Les Phoronidiens sont dioïques ou hermaphrodites. Les spermatozoïdes sont émis dans des spermatophores (deux types en ont été décrits par ZIMMER, 1967), produits par les organes lophophoraux. La fécondation est interne, dans le métacœlome (Fig. 2). Il existe chez les Phoronidiens trois types de développement depuis l'œuf fécondé, de type holoblastique oligolécithe, jusqu'à la métamorphose (Tableau I, Fig. 1).

La segmentation des œufs est radiaire, totale, égale ou subégale, aboutissant à une œeloblastula. La gastrulation s'effectue par embolie. L'ectoderme donne naissance à toutes les structures ectodermi-

ques, ainsi qu'à l'œsophage (le blastopore marque alors la séparation entre l'œsophage et l'estomac), aux deux tubes protonéphridiens, au sac métagastrique. L'endoderme (archentéron) devient estomac et intestin, l'anus étant néoformé par « perforation » de l'épiderme. Le mésoderme est issu des cellules archentériques selon une variante de l'entérocoelie.

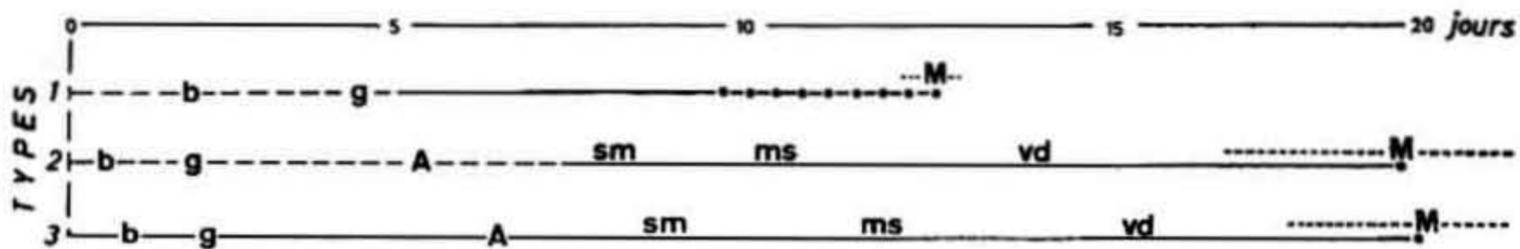


FIG. 1. — Schéma des types de développement embryonnaire et larvaire chez les Phoronidiens (d'après EMIG 1981 a, simplifié) (voir aussi Tableau I pour les espèces correspondant aux 3 types).

**Type 1** : œufs riches en vitellus, diamètre 125  $\mu\text{m}$  environ, embryons retenus dans le tube parental. La morphologie et le développement larvaire ne correspondent pas à ceux des autres types. **Type 2** : œufs contenant modérément du vitellus, diamètre 90 à 100  $\mu\text{m}$  environ ; incubation des embryons dans la concavité lophophorale jusqu'aux premiers stades larvaires, grâce aux glandes nématocytaires (EMIG, 1977 b) ; blastula à paroi épaisse, gastrula à blastocoele réduit. **Type 3** : œufs à vitellus peu abondant, diamètre de 50 à 70  $\mu\text{m}$ , œufs fécondés rejetés immédiatement dans l'eau de mer.

Traits pointillés : incubation des œufs et embryons ; trait plume : stade pélagique ; traits et/ou points : stade benthique, avant la métamorphose (M), dont le moment où elle peut se produire est mentionné en traits pointillés. Apparition des divers stades ou structures (avec quelques variations dans le temps selon les espèces) : b : blastula ; g : gastrula ; A : premier stade actinotroque ; sm : sac métagastrique ; ms : masse (s) sanguine ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

La larve des Phoronidiens, nommée actinotroque, sauf pour le cas unique de *Phoronis ovalis* (Tabl. I), est caractéristique pour chaque espèce, en nombre de stades larvaires, liés à l'apparition, au nombre et à la disposition de diverses structures (tentacules, masses sanguines, pigmentation, sac métagastrique, vaisseau sanguin dorsal) (EMIG, 1981 a) (Fig. 1). La métamorphose très rapide (de 15 à 30 minutes) est le passage du stade pélagique larvaire au stade benthique endobionte (adulte) avec transformation, adaptation et développement des organes indispensables à ce nouveau mode de vie (EMIG, 1976 b). Son déclenchement et les modifications successives ont été étudiés par HERRMANN (1976, 1979).

### Segmentation archimère.

La segmentation archimère de la phoronide provient, au travers de la métamorphose, de celle de la larve.

### Prosome.

La première cavité coelomique apparaissant chez la larve est le protocoele occupant le lobe préoral, celui-ci porte aussi la plaque apicale (centre nerveux) qui a un rôle primordial dans le choix du bon

substrat avant la métamorphose et dans le déclenchement de celle-ci pour les espèces chez lesquelles n'apparaît pas l'organe pyriforme (Fig. 2). A la métamorphose, seule une petite zone de l'épiderme ven-

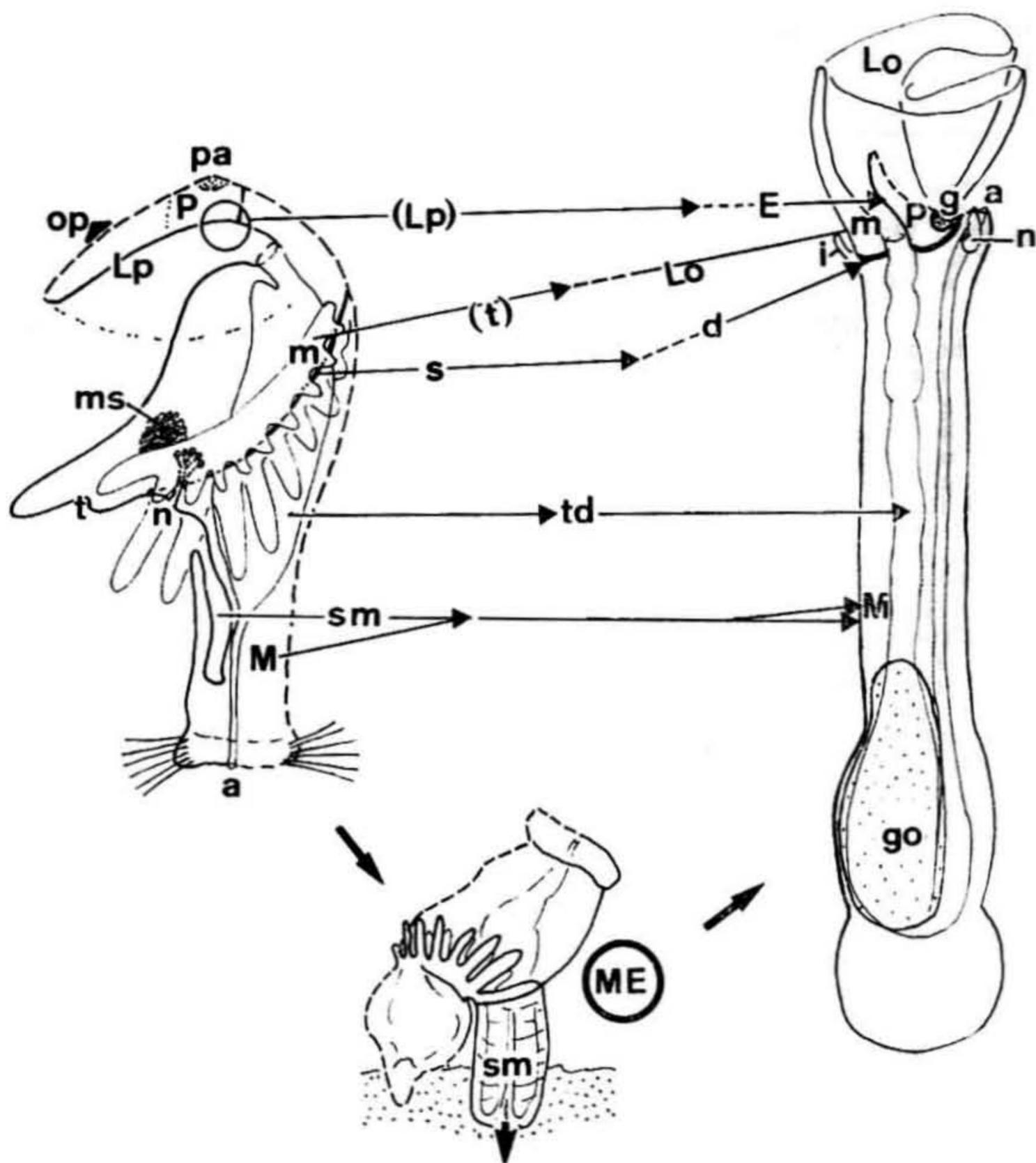


FIG. 2. — Schéma d'une actinotroque et d'une phoronide, illustrant leur subdivision archimère et la continuité de certaines structures à travers la métamorphose (ME). a : anus ; d : diaphragme ; E : épistome ; g : ganglion nerveux ; go : gonades ; i : invagination caractéristique du genre *Phoronopsis* ; Lo : lophophore ; Lp : lobe préoral ; M : métacœle - métacœlome ; m : mésocœle - mésocœlome ; ms : masse (s) sanguine ; n : proto- et métanéphridies ; P : protocœle - protocœlome ; pa : plaque apicale ; op : organe pyriforme ; s : septum ; sm : sac métrasomique ; t : tentacules ; td : tube digestif.

tral du lobe préoral avec son tapis cœlomique est retenue (Fig. 2) ; en se repliant, elle donnera l'épistome (SIEWING, 1974 ; ZIMMER, 1978 ; EMIG, 1981 a). La plaque apicale est avalée avec le lobe pré-

oral et le ganglion nerveux de la phoronide est néo-formé, en position dorsale, sur l'épistome. Ce dernier est entouré par le mésosome et sa cavité, avec laquelle le protocœlome peut communiquer (EMIG et SIEWING, 1975). L'épistome joue un rôle primordial dans la nutrition et dans le soutien du lophophore.

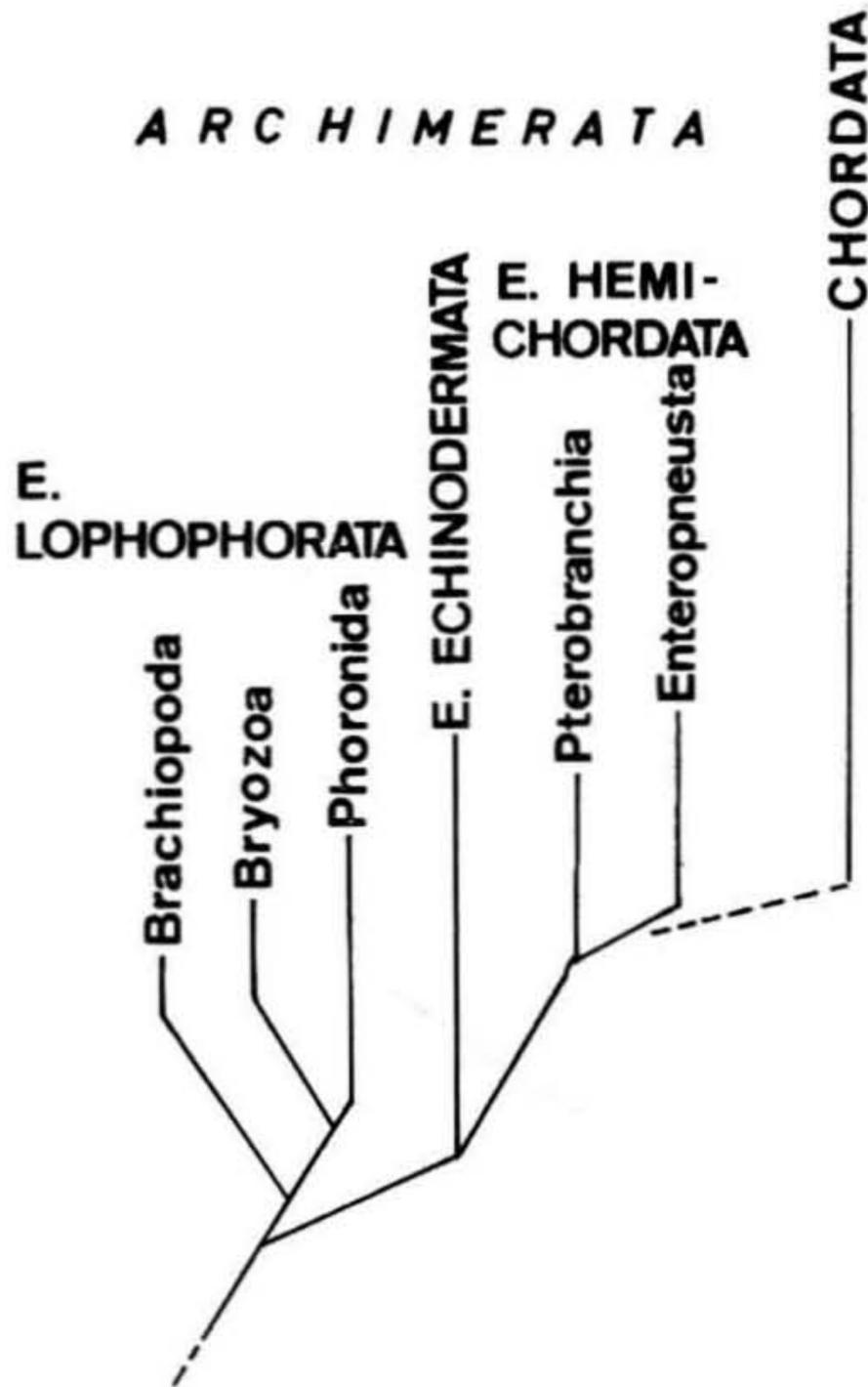


FIG. 3. — Arbre phylétique des Archimerates (d'après EMIG, 1981 a, modifié).

### Mésosome.

C'est dans la région collaire de la larve qu'apparaît tardivement le mésocœle en forme de U, le long et dans les tentacules, contre le septum dans la cavité blastocœlique (Fig. 2). Cette dernière cavité, même si elle contient des éléments mésodermiques (non seulement chez *Phoronis muelleri* comme le décrit HERRMANN (1980), mais dans toutes les larves) ne peut être considérée comme cœlomique. Lors de la métamorphose, les ébauches des tentacules adultes se dressent verticalement pour former le lophophore que tapissent les cellules mésodermiques pour donner le mésocœlome.

Les travaux récents de HERRMANN (1980) et ZIMMER (1980) ont abordé sans résoudre la formation du mésocœle, le devenir lors de la métamorphose et la mise en place de cette cavité chez l'adulte. Une comparaison avec les processus de régénération (EMIG, 1972, 1973 a) est à entreprendre.

### Métasome.

Chez la larve, le métacœle apparaît immédiatement après le proto-cœle, par schizocœlie. De ce fait, l'intestin et une partie de l'estomac sont reliés par le mésentère ventral à la paroi du tronc. En même

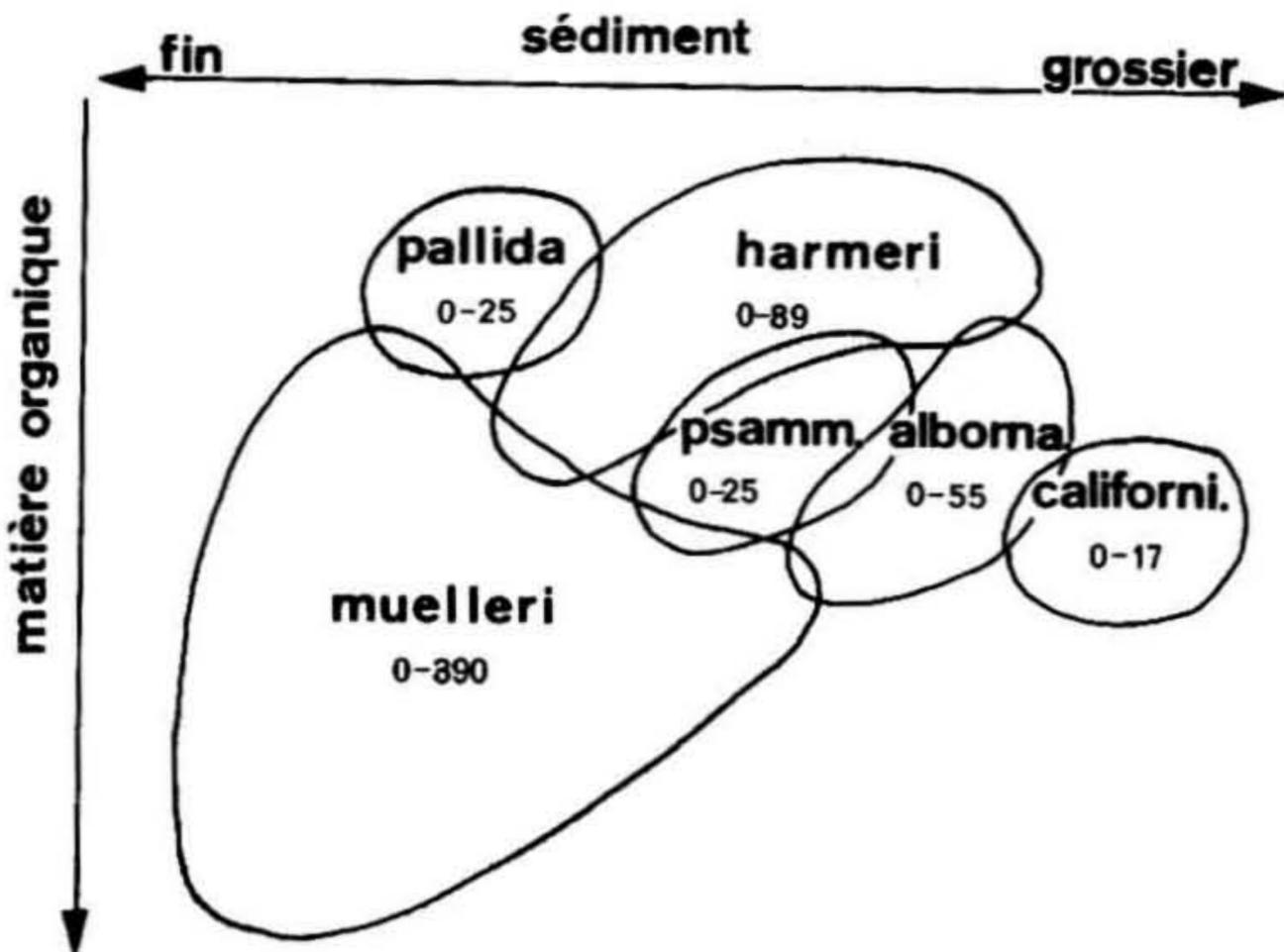


FIG. 4. — Relations possibles entre les différentes espèces de Phoronidiens vivant dans des sédiments meubles en fonction de la granulométrie du sédiment et la matière organique. Les chiffres sous les noms d'espèces indiquent la distribution bathymétrique.

temps, le septum sépare antérieurement et obliquement le métacœle de la cavité blastocœlique, puis ultérieurement du mésocœle (Fig. 2). C'est entre les deux feuillets du mésentère ventral que se développe le sac métasomique qui, à la métamorphose, se transformera par évagination en la paroi du tronc de l'adulte. A travers la métamorphose, il y a transfert global des structures larvaires chez l'adulte avec un changement d'axe de 90°, une réduction presque totale de la paroi dorsale (Fig. 2).

### Phylogénèse.

La place des Phoronidiens dans la classification et l'évolution a fait l'objet de nombreuses controverses et de véhéments échanges d'opinions. Actuellement, les Phoronidiens se placent à la base de

la lignée des Chordés dans le groupe phylogénétique des Archimera-tes (terme plus exact que celui imprécis d'Archicœlomates), selon le schéma discuté par EMIG (1976 c, 1981 a) (Fig. 3).

### Ecologie.

Les espèces ont pour la plupart une très large distribution géographique, probablement liée à leur présence dans les mers et océans depuis le Dévonien. Les biotopes des espèces de Phoronidiens ont pu être définis et font toujours l'objet de précisions complémentaires (cf. EMIG, 1973 b, 1981 a). Les Phoronidiens se subdivisent en deux groupes : les espèces perforantes ou encroûtantes (*Phoronis ovalis*, 0-50 m ; *P. hippocrepia* et *P. ijimai*, 0-10 m ; *P. australis*, 10-36 m) et les espèces enfoncées dans des sédiments meubles. Pour ces dernières, nous fournissons un diagramme résumant les relations possibles entre ces espèces en fonction de quelques conditions écologiques (Fig. 4).

*Station Marine d'Endoume (L.A. C.N.R.S. n° 41),  
Rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.*

### BIBLIOGRAPHIE.

- EMIG, C. C. (1972). — Régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* Cori (Phoronida). *Z. Morph. Tiere*, 73, 117-144.
- EMIG, C. C. (1973 a). — Les processus de l'ontogenèse, comparés à ceux de la régénération des Phoronida. *Z. Morph. Tiere*, 75, 329-350.
- EMIG, C. C. (1973 b). — Ecologie des Phoronidiens. *Bull. Ecol.*, 4 (4), 339-364.
- EMIG, C. C. (1975). — Terminology in Phoronida. *Zool. Scripta*, 4, 37-40.
- EMIG, C. C. (1976 a). — Le lophophore - structure significative des Lophophorates (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida). *Zool. Scripta*, 5, 133-137.
- EMIG, C. C. (1976 b). — Disposition et délimitation des cavités cœlomiques chez les Phoronidiens (Lophophorates). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 282, 1445-1447.
- EMIG, C. C. (1976 c). — Phylogénèse des Phoronida. Les Lophophorates et le concept des Archimera. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 14, 10-24.
- EMIG, C. C. (1977 a). — Un nouvel embranchement: les Lophophorates. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 102 (4), 341-344.
- EMIG, C. C. (1977 b). — Embryology of Phoronida. *Amer. Zool.*, 17 (1), 21-38.
- EMIG, C. C. (1979). — British and other Phoronids. Synopses of the British Fauna 13, Ed. D. M. Kermack and R. S. K. Barnes, 57 pp. Academic Press : London.
- EMIG, C. C. (1981 a). — The Biology of Phoronida. *Adv. Mar. Biol.* Sous presse.
- EMIG, C. C. (1981 b). — Phoronida, Vol. 4, Fertilization, development and parental care. In : Reproductive Biology of Invertebrates (Ed. R. K. Adiyodi) : Wiley. Sous presse.
- EMIG, C. C. et SIEWING, R. (1975). — The epistome of *Phoronis psammophila* (Phoronida). *Zool. Anz.*, 194 (1/2), 47-54.
- HERRMANN, K. (1976). — Untersuchungen über Morphologie, Physiologie und Ökologie der Metamorphose von *Phoronis muelleri* (Phoronida). *Zool. Jb. Anat.*, 95, 354-426.

- HERMANN, K. (1979). — Larvalentwicklung und Metamorphose von *Phoronis psammophila* (Phoronida, Tentaculata). *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 32, 550-581.
- HERRMANN, K. (1980). — Die Gliederung bei *Phoronis muelleri* (Tentaculata). *Zool. Jb. Anat.*, 103, 234-249.
- SIEWING, R. (1974). — Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. 2. Die Körpergliederung bei *Phoronis muelleri* de Selys-Longchamps (Phoronida). Ontogenese — Larva-Metamorphose — Adultus. *Zool. Jb. Anat.*, 92, 275-318.
- SILÉN, L. (1954). — Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord area (West coast of Sweden). *Acta Zool.*, 35, 215-257.
- ZIMMER, R. L. (1967). — The morphology and function of accessory reproductive glands in the lophophores of *Phoronis vancouverensis* and *Phoronopsis harmeri*. *J. Morphol.*, 121, 159-178.
- ZIMMER, R. L. (1978). — The comparative structure of the preoral hood coelom in Phoronida and the fate of this cavity during and after metamorphosis. In : Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae (F. S. Chia and M. E. Rice, Eds), pp. 23-40. Elsevier, New-York.
- ZIMMER, R. L. (1980). — Mesoderm proliferation and formation of the Protocoel and Mesocoel in Early Embryos of *Phoronis vancouverensis* (Phoronida). *Zool. Jb. Anat.*, 103 (2-3), 219-233.
-