

Christian C. EMIG

ÉTUDE DES PHORONIDIENS

(Systématique, Régénération)

1972

Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Aix-Marseille, 155 p.

Manuscrit original réédité en PDF en mai 2009, 105 p.

Nota : ce travail est protégé par plusieurs copyrights et soumis à la loi sur la protection de la propriété intellectuelle.

THESE

présentée à l'Université d'Aix-Marseille (°)

pour obtenir le grade de Docteur d'Etat ès-Sciences Naturelles

par

Christian Charles EMIG

ÉTUDE DES PHORONIDIENS

(Systématique, Régénération)

soutenue le 28 octobre 1972, devant la commission d'examen (°°)

MM.	J. M. PÉRES	Président
	Y. THOUVENY	Examineur
	C. LEVI	Membres Invités
	L. SILEN	

**(°) U. E. R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement
- Station Marine d'Endoume et Centre d'Océanographie -**

(°°) mention Très Honorable avec les Félicitations du Jury

La taxonomie, la morphologie et la physiologie des organes ne constituent pas toute la Zoologie. Et, à côté de ces trois disciplines, il en reste une dernière qui considère la vie de l'individu entier et étudie son comportement dans le milieu naturel, au point de vue de toutes ses activités: c'est l'Ethologie...

(P. Pelseneer, 1935)

À mes enfants, Jean-Philippe et Marc.

REMERCIEMENTS

Grâce à Monsieur le Professeur J.M. PÉRÈS qui a bien voulu m'accepter parmi ses élèves, j'ai pu oeuvrer dans des conditions à tous points exceptionnelles. Malgré les lourdes charges de direction qu'il doit assumer, il m'a toujours prodigué ses conseils et assuré de sa compréhension et de sa confiance. Qu'il veuille bien accepter ici le témoignage de ma respectueuse reconnaissance.

Messieurs les Professeurs C. LÉVI et A. HAGET ont bien voulu guider mon travail. Leur rigueur scientifique et leurs connaissances en Biologie ont grandement facilité ce travail et la rédaction du manuscrit. Monsieur le Professeur C. LÉVI, à qui je dois ma formation de biologiste, n'a cessé, depuis le début de mes études universitaires à Strasbourg, de m'aider par ses précieux conseils; aussi suis-je très sensible à sa présence dans ce jury. Qu'il trouve dans ces lignes l'expression de ma profonde gratitude et de tous mes remerciements. Monsieur le Professeur A. HAGET ne m'a jamais ménagé ses encouragements, ses conseils et son appui tout au long de mes recherches. Que ces mots traduisent combien je l'en remercie profondément.

Monsieur le Professeur L. SILÉN de l'Université de Stockholm m'a fait bénéficier de ses connaissances sur les phoronidiens, lors de trop courtes, mais fructueuses discussions, de ses conseils et de son hospitalité lors de mon séjour en Suède. Je l'en remercie, et je lui suis très reconnaissant d'avoir accepté de siéger dans ce jury de thèse.

Monsieur le Professeur Y. THOUVENY, de par sa compétence dans le domaine de la régénération, m'a apporté son agréable et constant concours dans le déroulement de mes recherches et nos échanges scientifiques se doublent d'une bonne amitié. Il m'est agréable de lui adresser ici l'expression de mes remerciements et de mon amitié.

J'ai été heureux d'obtenir, au cours de mes travaux, l'aide ou la collaboration de nombreux chercheurs. Que MM. les Professeurs C. DELAMARE-DEBOUTTEVTLIE du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, T. LOPEZ de l'Université de Concepción, R. SIEWING de l'Université Friedrich-Alexander de Nuremberg; les Dr. P. BRUNEL de l'Université de Montréal, J. L. BARNARD et M. E. RICE du Smithsonian Institution, E. W. CAKE Jr. de Florida State University, J. DORJES de Senckenberg-Institut für Meeresgeologie und Meeresbiologie de Wilhelmshaven, L. FORNERIS de l'Université de São Paulo, J. GAGE du Dunstaffnage marine research Laboratory, I. MARCHE-MARCHAD de l'Université d'Abidjan, R. REID de l'Université de Victoria, B. SWEDMARK de la Kristineberg Zoologiska Station, E. ZIEGELMEIER de la Biologische Anstalt Helgoland, R. L. ZIMMER du Santa Catalina marine biological Laboratory ; MM. P. LE LOEUFF du Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan et P. LABOUTTE du Centre ORSTOM de Nouméa, soient assurés de toute ma gratitude. De Monsieur le Professeur E. FAURE-FREMIET qui nommait toujours les phoronidiens "ces charmants animaux" je garde le merveilleux souvenir de nos longues et agréables discussions tant à Paris qu'à Marseille et à Aix.

J'adresse enfin tous mes sincères remerciements à ceux, collègues et collaborateurs de la Station Marine d'Endoume, qui, à des moments et à des titres divers, m'ont aidé dans mon travail" citant plus particulièrement J. PICARD, R. LIENHART, R. PLANTE, B. A. THOMASSIN, H. ZIBROWIUS. La collaboration technique de M. MARIGLIANO et de C. THOMASSIN m'a été particulièrement précieuse; je les en remercie.

Je n'aurai garde d'oublier les équipages des navires et bateaux *Antedon*, *Alciope*, *Armandia* et *Sainte-Marie*, dont j'ai toujours apprécié la coopération compétente.

ÉTUDE DES PHORONIDIENS (SYSTEMATIQUE - REGENERATION)

Christian C. EMIG

----- SOMMAIRE -----

Liste des Tableaux
AVANT - PROPOS
METHODES
NOMENCLATURE

CHAPITRE I. Taxonomie et Systématique des phoronidiens

Sommaire

INTRODUCTION
TAXONOMIE
DIAGNOSE DES ESPECES
DISCUSSION SUR LES SYNONYMIES
CLE DE DETERMINATION
CONCLUSIONS ET DISCUSSION

CHAPITRE II. Régénération des phoronidiens

Sommaire

INTRODUCTION
CAUSES DE LA REGENERATION
ÉTUDE DE LA REGENERATION CHEZ *PHORONIS PSAMMOPHILA*
DISCUSSION
COMPARAISON ENTRE LA REGENERATION ET L'ONTOGENESE
INCIDENCE DE LA REGENERATION SUR LA SYSTEMATIQUE
CONCLUSION

RESUME des PRINCIPAUX RESULTATS et CONCLUSIONS

APPENDICE: 1. Sur la distribution des phoronidiens
2. Sur la biomasse et la production des phoronidiens

Phoronida: Index chronologique des auteurs

BIBLIOGRAPHIE DES PHORONIDIENS

LITTERATURE CITEE

ANNEXE : Liste des travaux

LISTE des TABLEAUX

1. *Genres et espèces de phoronidiens*
2. *Liste complète des espèces de phoronidiens décrites, avec mention de la localité-type*
3. *Longueurs et colorations des phoronidiens*
4. *Classification des espèces de phoronidiens en fonction du lophophore*
5. *Principaux caractères des néphridies des phoronidiens*
6. *Nombre et diamètres des fibres nerveuses géantes, dans la région musculaire du métasome, chez les phoronidiens*
7. *Formules musculaires générales et moyennes des phoronidiens*
8. *Intervalle des nombres totaux de muscles longitudinaux chez les diverses espèces de phoronidiens*
9. *Principaux caractères des gonades et des glandes sexuelles annexes*
10. *Clé de détermination des espèces*
11. *Subdivision de la classe des Phoronida*
12. *Phylogénèse des espèces de phoronidiens (hypothèse)*
13. *Cavités de l'actinotroque et leur transformation lors de la métamorphose*
14. *Organogénèse observée lors de la régénération, comparée à celle décrite lors de l'ontogénèse des phoronidiens*

AVANT - PROPOS

Depuis moins d'une dizaine d'années, les recherches bionomiques ont contribué, de par leur développement, à l'élargissement rapide des connaissances sur les diverses espèces de nombreux embranchements marins. Ce développement a permis le perfectionnement corrélatif des techniques et moyens de prélèvement (Emig et Lienhart, 1968 ; Holme et McIntyre, 1971). L'une de ses conséquences est la découverte de phoronidiens dans de nombreuses localités, d'où une meilleure connaissance de leur écologie et de leur distribution géographique. L'emploi du scaphandre autonome en plongée et des aspirateurs sous-marins, occasionnellement bennes et dragues, m'a permis une prospection intensive et, avec la plongée, de nombreuses observations *in situ* ; le but général étant la connaissance aussi approfondie que possible des diverses espèces de phoronidiens. À ces résultats, il convient d'ajouter ceux obtenus par l'étude de très nombreux exemplaires envoyés par divers auteurs, à fin de détermination (Fig. 3). L'examen de ces divers échantillons a permis de définir des caractères taxonomiques nécessaires à la réalisation d'une systématique des phoronidiens. Cette étude nous a conduit à approfondir ce groupe zoologique tant sur le plan de la morphologie et de l'anatomie comparée que sur celui de sa biologie.

Des observations dans le milieu naturel et en aquarium ont révélé des propriétés de reproduction extrêmement élevées chez les phoronidiens et ont permis de mettre en évidence un mode de reproduction asexuée par autotomie (scissiparité) suivie de régénération et la grande fréquence de l'autotomie du lophophore suivi par sa régénération.

Ces processus nous ont permis d'entreprendre une étude comparative des divers phénomènes régénérateurs. Cette étude de la régénération ne constitue encore qu'une première étape, essentiellement descriptive (cf. chapitre II), de recherches biologiques plus générales sur la morphogenèse et les problèmes cytologiques posés. Les résultats acquis par des techniques classiques sont actuellement approfondis en microscopie électronique. Des études anatomiques, cytologiques et ultrastructurales ont été effectuées sur des animaux normaux pour servir de bases comparatives indispensables à l'étude de la régénération d'une part, et pour aborder d'autre part les problèmes de l'embryogenèse et de l'ontogenèse. Elles ont principalement porté sur l'épiderme, la musculature pariétale, l'appareil circulatoire et les érythrocytes, et sur le tractus digestif qui représente le seul résultat publié jusqu'à présent (Emig, 1967c, 1968c).

La classe des Phoronida représente une position essentielle dans la Phylogénie. Aussi, les recherches entreprises dans les chapitres de ce mémoire doivent-elles servir de base non seulement à des études classiques propres à cette classe, mais principalement à l'établissement des affinités de l'organogenèse des phoronidiens avec celle de groupes voisins d'invertébrés, à travers nos connaissances sur la taxonomie, l'embryogenèse, l'ontogenèse et la régénération.



Recherches et résultats exposés dans les chapitres I (taxonomie et systématique) et II (régénération) ont déjà fait l'objet de nombreuses publications (cf. Annexe, à ce mémoire) ; aussi, ce mémoire ne constituera qu'une synthèse, volontairement succincte, renvoyant le lecteur à ces travaux pour des résultats plus détaillés. Ainsi, certaines études non publiées sont passées sous silence, principalement celles mentionnées précédemment sur l'anatomie et l'ultrastructure des phoronidiens, ainsi que celles entreprises sur Actinotrocha branchiata (larve de Phoronis muelleri), sur la formation du tube des phoronidiens, sur l'éthologie alimentaire d'A. branchiata. Ces travaux seront publiés ultérieurement.

Je voudrais également faire remarquer que la morphologie et l'anatomie générale des phoronidiens ne seront pas traitées dans ce mémoire. Les connaissances anatomiques nécessaires à la compréhension de cet exposé ont paru dans des notes antérieures (Emig, 1966a, 1971b),

auxquelles nous renvoyons le lecteur. Une étude comparative de l'anatomie des différentes espèces sera publiée ultérieurement.

Enfin, compte-tenu du temps imparti pour la réalisation de ce travail, les recherches sur la taxonomie et la systématique furent plus longues que celles consacrées à la régénération.

METHODES

Les divers appareils et méthodes utilisés ont déjà fait l'objet de descriptions précédemment, dans les travaux pour lesquels leur emploi fut nécessaire. Aussi, nous nous bornerons à rappeler brièvement les plus importants, ci-dessous.

- RECOLTE

Avec les engins utilisés couramment, tels que bennes et dragues, les résultats des récoltes furent médiocres, aussi fut-il nécessaire d'utiliser d'autres moyens de prélèvement. C'est ainsi que nous avons principalement employé la plongée en scaphandre autonome d'une part, l'aspirateur sous-marin et l'aspirateur sous-marin automatique d'autre part. Pour la récolte des phoronidiens, les avantages du prélèvement en plongée avec scaphandre autonome ont été soulignés à plusieurs reprises déjà (Emig, 1966a, 1970, 1971b); ils confirment la nécessité primordiale pour un chercheur de pouvoir faire ses observations *in situ*.

L'aspirateur sous-marin, puis l'aspirateur sous-marin automatique (Fig. 1, 4a, b), inventés et mis au point par Emig et Lienhart (1966, 1968), ont permis de réaliser des prélèvements qualitatifs et quantitatifs (voir : Appendice) avec un maximum d'efficacité. Ils représentent actuellement le meilleur moyen de récolte des phoronidiens vivant dans les substrats meubles.

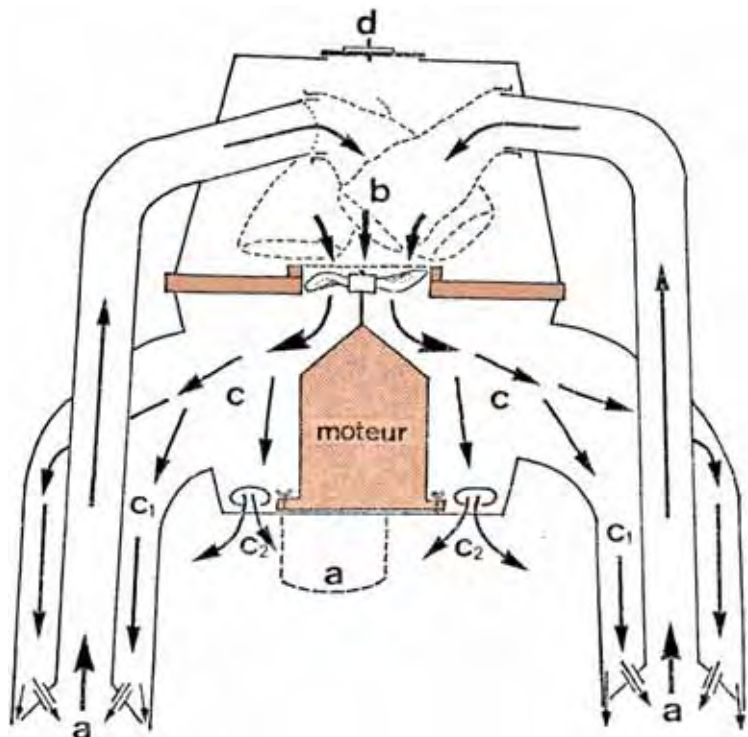


Fig. 1. – Schéma de l'aspirateur sous-marin automatique (d'après Emig et Lienhart, 1968).

a : tête de succion ; *b* : chambre des filtres ; *c* : chambre moteur ; *c*₁ : courant injecté dans les têtes de succion ; *c*₂ : bouches de compensation ; *d* : soupape pour purger l'air à l'immersion.

Pour l'étude de la régénération, *Phoronis psammophila* a été récoltée en grand nombre à la plage du Prado (Marseille).

- HISTOLOGIE

Les études histologiques, ainsi que la détermination (s'opérant toujours sur coupes) ont été réalisées après fixation au Bouin, parfois au Bouin--Hollande, suivie généralement par la coloration à l'Azan d'après Heidenhain, parfois par le trichrome de Ramon y Cajal ou le trichrome de Masson variante Goldner (modes opératoires d'après Martoja et Martoja, 1967).

Pour l'étude de la régénération, les *Phoronis*, après section transversale au niveau de la zone d'autotomie (Fig. 23), sont placées dans de petits cristallisoirs (T° eau de mer = 21 à 22°C). Environ 300 individus ont été étudiés pour la régénération antérieure et autant pour la reproduction

asexuée. Les fixations ont été effectuées à intervalles réguliers. L'épaisseur des coupes était de 4 à 5 μm .

D'autres fixations et colorations ont également été utilisées, principalement en microscopie électronique (Emig, 1967c, 1968c).

NOMENCLATURE

Les adjectifs « antérieur » et « distal » seront utilisés pour désigner l'extrémité lophophorale en opposition avec: « postérieur » et « proximal » pour l'ampoule ; « anal » et « dorsal » seront employés pour la région située près de l'anus ou de l'intestin, « ventral » et « oral » pour celle située près de la bouche ou de la branche descendante du tube digestif ; « gauche » et « droite » par rapport à l'axe médian anus-bouche.

Le terme « cavité lophophorale » désignera l'espace formé par les tentacules, la bouche étant située au fond de cette cavité ; celui de « concavité lophophorale » l'espace délimité par la rangée de tentacules internes, la papille anale étant au fond de cette cavité.

Afin d'éviter toute confusion de terminologie, nous emploierons « régénération antérieure » et « régénération lophophorale » pour la régénération de la région antérieure, respectivement après autotomie ou amputation du lophophore et après reproduction asexuée ; « régénération postérieure » pour les processus régénérateurs de l'ampoule lors de la reproduction asexuée.

Afin d'éviter des répétitions et des confusions entre les cœlomes de l'actinotroque et de la phoronide, nous utiliserons les termes suivants proto-, méso-, métacœle pour les cavités cœlomiques larvaires et proto-, méso-, métacœlome pour celles de l'adulte, de même que proto-, méso-, métasome pour les divisions du corps de l'adulte, divisions correspondant aux cavités cœlomiques. Le diaphragme de l'adulte correspond au septum chez la larve.

CHAPITRE 1

TAXONOMIE et SYSTEMATIQUE des PHORONIDIENS

INTRODUCTION

TAXONOMIE

1. Biotope

a. Substrat dur

b. Substrat meuble

c. Association avec des cérianthes

2. Longueur

3. Couleur

4. Absence ou présence d'une invagination

5. Lophophore et Tentacules

6. Néphridies

7. Fibres nerveuses géantes

8. Muscles longitudinaux

9. Gonades et glandes sexuelles annexes

10. Autres caractères spécifiques

11. Conclusions

DIAGNOSE DES ESPECES DE PHORONIDIENS

Genre *PHORONIS*

I. Phoronis ovalis

II.a. Phoronis hippocrepia

II.b. Phoronis ijimai

II.c. Phoronis australis

Phoronis buskii

Phoronis bhadurii

III.a. Phoronis muelleri

III.b. Phoronis psammophila

IV. Phoronis pallida

Genre *PHORONOPSIS*

V.a. Phoronopsis albomaculata

V.b. Phoronopsis harmeri

V.c. Phoronopsis californica

DISCUSSION SUR LES SYNONYMIES

CLE DE DETERMINATION

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

INTRODUCTION

La Classe des Phoronida a été, jusqu'à ces dernières années, considérée comme un groupe d'importance mineure. Peu connue, elle est représentée par un nombre restreint d'espèces et la seule importance qu'on lui accorde généralement est celle de sa position dans la classification du règne animal. Les phoronidiens sont actuellement placés dans les Cœlomates deutérostomes primitifs (Young, 1962 ; Zimmer, 1964; Emig, 1971b). Ils forment avec la classe des Bryozoaires Ectoproctes et celle des Brachiopodes l'Embranchement des Lophophoriens.

La taxonomie et la systématique des phoronidiens furent abordées par divers auteurs, principalement Benham (1889), Cori (1890), Selys-Longchamps (1907). Le premier, Cori (1939) dressa un inventaire des phoronidiens (16 espèces, omettant *Phoronopsis californica*), mais son étude ne tient pas compte des variations des caractères taxonomiques, et les synonymies proposées par cet auteur ne sont pas satisfaisantes. Depuis, *Phoronis pallida* a été décrite par Silén (1952) et *Phoronis bhadurii* par Ganguly et Majumdar (1967). L'accent a été mis sur certaines synonymies par Silén (1952) et Marsden (1959). La taxonomie des phoronidiens nécessitait une révision complète que j'ai réalisée (Emig, 1971b) par une étude du degré de variation des caractères taxonomiques et une discussion de leur importance.

La classe des Phoronida comprend deux genres et onze espèces (Tableau 1). La liste complète de toutes les espèces décrites est mentionnée sur le tableau 2 ; cette liste ne tient pas compte des synonymies qui, par contre, figurent sur le tableau 1. Pour la discussion de ces synonymies: cf. Emig, 1971b.

La répartition géographique et la localisation des espèces (Emig, 1971b) ont été portées sur la figure 2, à laquelle nous avons ajouté les nouvelles localités de récolte qui ne figuraient pas dans le travail cité, Les espèces de phoronidiens et leurs lieux de prélèvement étudiés dans ce mémoire, ont été portés sur le tableau 2 et sur la figure 3.

TABLEAU 1. Genres et espèces de phoronidiens (d'après Emig 1971b). Les noms d'auteurs et les dates figurent sur le Tableau 2.

Genres	Espèces	Synonymes
<i>PHORONIS</i>	<i>ovalis</i>	
		<i>gracilis</i>
	<i>hippocrepia</i>	<i>kowalevskii</i> <i>caespitosa</i> <i>capensis</i>
	<i>ijimai</i>	<i>vancouverensis</i>
	<i>australis</i>	
	<i>buskii</i> (? synonyme de <i>P. australis</i>)	
	<i>bhadurii</i> (?)	
	<i>muelleri</i>	
	<i>psammophila</i>	<i>sabatieri</i> <i>architecta</i>
	<i>pallida</i>	
	<i>PHORONOPSIS</i>	<i>albomaculata</i>
		<i>viridis</i>
<i>harmeri</i>		<i>striata</i> <i>pacifica</i> (<i>Phoronis</i>)
<i>californica</i>		

Nous tenons à rappeler que le chapitre I doit être considéré uniquement comme une synthèse très succincte de l'ensemble des publications de l'auteur sur la systématique et la taxonomie des

phoronidiens, et que, pour plus de détail, il faut évidemment se reporter à ces travaux, dont la liste figure en annexe.

TABLEAU 2. Liste complète des espèces de phoronidiens décrites, avec mention de la localité-type. Cette liste est dressée en fonction des dates de description. Les espèces suivies du signe (+) ont été étudiées par l'auteur.

1856	<i>Phoronis ovalis</i> Wright (+) <i>Phoronis hippocrepia</i> Wright (+)	Inchkeith (Grande-Bretagne) Ilfracombe (Grande-Bretagne)
1858	<i>Phoronis gracilis</i> van Beneden (+)	Ostende (Belgique)
1883	<i>Phoronis australis</i> Haswell (+)	Port-Jackson (Australie)
1888	<i>Phoronis buskii</i> McIntosh	Philippines
1889	<i>Phoronis kowalevskii</i> Benham (+) <i>Phoronis caespitosa</i> Cori <i>Phoronis psammophila</i> Cori (+) <i>Phoronis sabatieri</i> Roule (+)	Port de Naples (Italie) Port de Naples (Italie) Messine (Italie) Étang de Thau (France)
1890	<i>Phoronis architecta</i> Andrews (+)	Beaufort, N. C. (U.S.A.)
1897	<i>Phoronis ijimai</i> Oka (+)	Misaki (Japon)
1901	<i>Phoronis pacifica</i> Torrey	Puget Sound (U.S.A.)
1903	<i>Phoronis mülleri</i> Selys-Longchamps (+)	Helgoland (Allemagne)
1907	<i>Phoronis euxinicola</i> Selys-Longchamps <i>Phoronis capensis</i> Gilchrist <i>Phoronopsis albomaculata</i> Gilchrist (+)	Sébastopol (U.R.S.S.) False Bay (Afrique du Sud) False Bay (Afrique du Sud)
1912	<i>Phoronis vancouverensis</i> Pixell (+) <i>Phoronopsis harmeri</i> Pixell (+)	Vancouver Isl. (Canada) Vancouver Isl. (Canada)
1930	<i>Phoronopsis viridis</i> Hilton (+) <i>Phoronopsis striata</i> Hilton <i>Phoronopsis californica</i> Hilton (+)	Moro Bay, Californie (U.S.A.) Moro Bay, Californie (U.S.A.) Balboa Bay, Californie (U.S.A.)
1952	<i>Phoronis pallida</i> Silén (+)	Gullmar Fiord (Suède)
1967	<i>Phoronis bhadurii</i> Ganguly et Majumdar	Digha, Bengale (Indes)

Nota : Pour le nom d'espèce *mülleri*, le Code de Nomenclature Zoologique préconise l'orthographe *muelleri* que nous emploierons dans ce travail.

L'espèce *Phoronis euxinicola* représente actuellement un *nomen nudum*.

TAXONOMIE

Pour chaque caractère taxonomique, nous mentionnons sa variation et discuterons brièvement son importance. Ces caractères sont décrits dans le même ordre que celui établi dans un travail antérieur (*cf.* Emig, 1971b): cet ordre ne correspond pas à un classement en fonction de l'importance des caractères, mais à la succession normale de leur étude lors d'une détermination,

1. BIOTOPE

La connaissance des localisations biocœnotiques des différentes espèces de phoronidiens reste encore très fragmentaire, bien que cette lacune tende à être comblée progressivement par des travaux récents.

Les phoronidiens se répartissent en trois groupes selon le substrat :

a. Substrat dur.

Phoronis ovalis, *Phoronis hippocrepia* et *Phoronis ijimai* perforent les coquilles de mollusques et les roches. *P. hippocrepia* et *P. ijimai* présentent deux formes, perforante (Fig. 4c) ou encroûtante

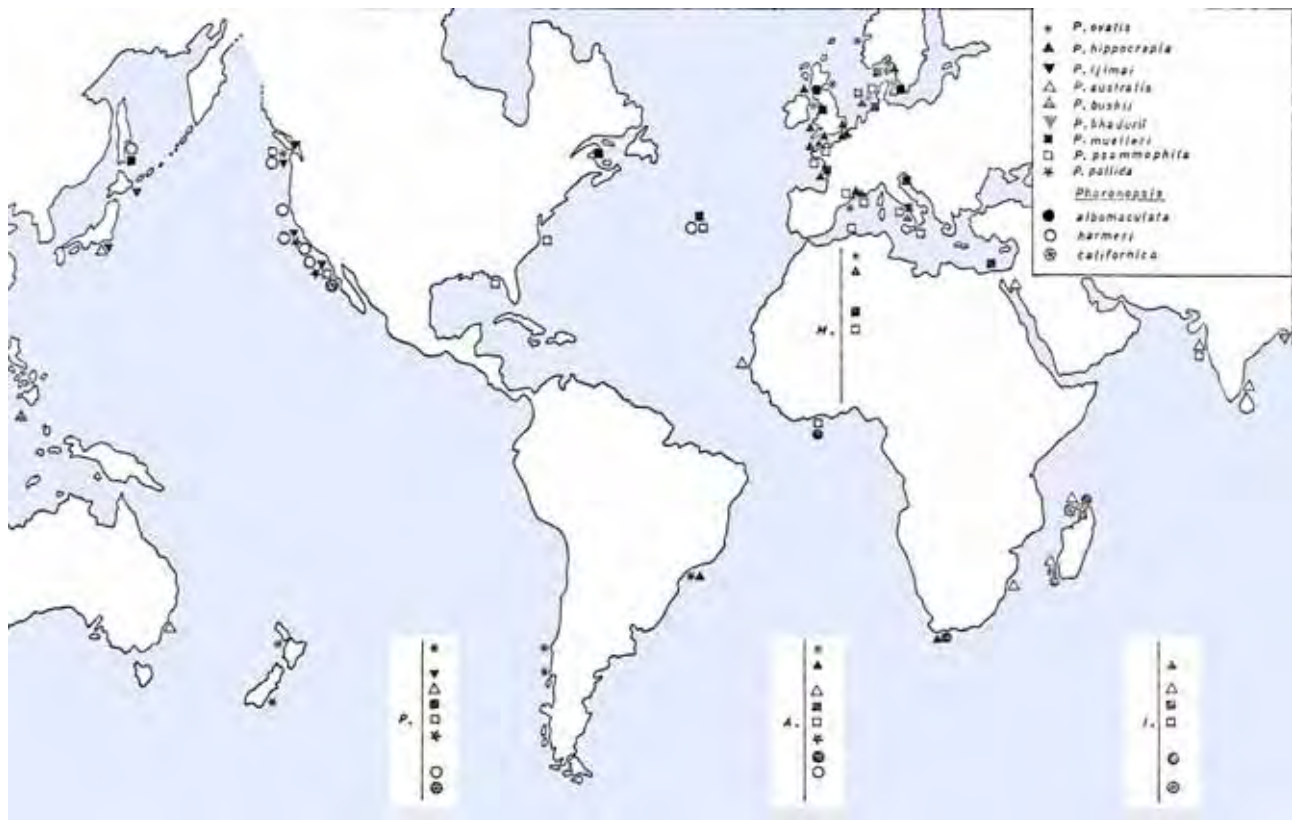


Fig. 2. Répartition géographique des phoronidiens. A. Océan Atlantique ; I. Océan Indien ; M. Mer Méditerranée ; P. Océan Pacifique.



Fig. 3. Localisation des espèces de phoronidiens étudiées dans ce travail (même légende que Fig. 2).

(Fig. 1d), selon l'importance plus ou moins grande des mouvements des eaux et la nature du substrat (Emig, 1967a, 1971a, b), La répartition bathymétrique de ces espèces s'étend depuis la zone intertidale jusqu'à 8 m pour *P. ijimai*, 48 m pour *P. hippocrepia* et 50 m pour *P. ovalis*.

La densité de ces espèces est généralement très élevée. Ainsi, pour *P. ovalis*, elle atteint 1 500 000 au m² et pour *P. hippocrepia* environ 20 000 par m². Ce dernier chiffre a été récemment confirmé par Leung Tak Kit (1972) dans la même station.

b. Substrat meuble.

Toutes les autres espèces de phoronidiens (à l'exception de *Phoronis australis*) vivent dans des sédiments meubles dans lesquels elles sont généralement enfoncées à la verticale.

Phoronis psammophila est actuellement l'espèce dont la distribution biocœnotique est la mieux connue (Emig, 1966a, 1968b, 1969a, 1971b). C'est une espèce préférentielle des sables fins (Fig. 4f) et elle doit être considérée comme une minuticole, d'après la définition de Picard (1965) : « espèce présente à la fois dans les substrats de vase ou de sable fins, à l'exclusion des sables grossiers et des graviers ». La densité maximale de *P. psammophila* est de 18 000 individus par m², dans les sables fins de la plage du Prado de Marseille. La répartition bathymétrique s'étend depuis la zone intertidale jusqu'à 20 m. *P. psammophila* a été récoltée dans certaines stations en même temps que d'autres espèces de phoronidiens (Emig, 1972d) : *Phoronis muelleri*, *Phoronis pallida*, *Phoronopsis harmeri*.

Phoronis muelleri préfère des sédiments vaseux ou sablo-vaseux, généralement recouverts par des eaux chargées de matières organiques (Emig, 1970, 1971b, 1972c ; Emig et Thomassin, 1969). La densité de cette espèce, faible, peut atteindre une centaine d'individus par m². La profondeur de récolte varie de 7 à 140 m. *P. muelleri*, comme l'espèce précédente, peut être considérée comme une minuticole. *P. muelleri* a été récoltée avec d'autres espèces de phoronidiens dans la même station (Emig, 1972d) : *P. psammophila*, *Phoronis pallida*, *Phoronopsis albomaculata*, *Phoronopsis harmeri*.

Phoronis pallida vit dans des fonds vaseux et sableux, de 1 à 12 m de profondeur (Emig, 1969c, 1971b), Elle est parfois présente dans le même biotope avec *P. muelleri*, *P. psammophila*, *Phoronopsis harmeri*.

Phoronopsis albomaculata est présente dans des sables grossiers sous l'influence de courants de fond, colmatés en profondeur par une fraction fine (Emig et Thomassin, 1969 ; Emig, 1972c). La répartition bathymétrique s'étend de quelques mètres à 45 m. Cette espèce a été récoltée en même temps qu'un individu de *Phoronis muelleri* dans une station (Emig et Thomassin, 1969).

Phoronopsis harmeri vit dans des sédiments vaseux, sablo-vaseux et sableux, parfois avec une fraction grossière (Emig, 1967b, 1971b, 1972d). Sa densité peut être telle que le fond apparaît vert, couleur du lophophore. La profondeur de récolte varie de la zone intertidale jusqu'à 89 m. *Phoronopsis harmeri* a été découverte avec d'autres espèces de phoronidiens dans certaines stations (Emig, 1972d) : *Phoronis muelleri*, *Phoronis psammophila*, *Phoronis pallida*.

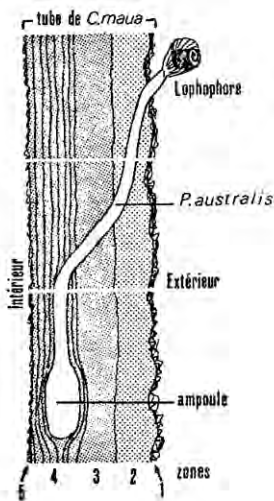
Phoronopsis californica a été récoltée dans des fonds vaseux, dans des sables grossiers et graviers sous l'influence de vifs courants, jusqu'à une profondeur de 17 m (Emig et Plante, 1969 ; Emig, 1971b, 1972c).

Phoronis buskii a été décrite dans un sédiment sableux, à une profondeur de 18 à 37 m (McIntosh, 1881, 1888).

Phoronis bhadurii vit dans un fond sablo-vaseux de la zone intertidale (Ganguly et Majumdar, 1967).



Fig. 4. (a) Plongeur effectuant un prélèvement de *Phoronis psammophila* avec l'aspirateur sous-marin. (b) Aspirateur sous-marin automatique lors d'un prélèvement quantitatif de *Phoronis psammophila*. (c) *Phoronis hippocrepioides* : forme perforante (Arcachon) ; on remarque la présence d'embryons en deux masses dans le lophophore. (d) *Phoronis hippocrepioides* : forme encroûtante (Etang de Berre) ; on observe quelques individus dont le lophophore est en cours de régénération. (e) *Phoronis australis* : association avec *Cerianthus maua* en cours de rétraction ; de très nombreux phoronidiens sont présents dans le tube du cérianthe (photographie prise en plongée par P. Laboutte). (f) *Phoronis psammophila* : lophophores en forme de fer à cheval avec des grains pigmentaires blancs.



c. Association avec des cérianthes.

Phoronis australis présente un cas unique chez les phoronidiens, de par son association avec des cérianthes (Fig. 4e, 5). La position de *P. australis* dans le tube du cérianthe-hôte a d'abord été observée par Emig (1971b), puis récemment étudiée par Emig, Herberts et Thomassin (1972) qui ont défini l'association comme un inquilinisme. La profondeur de récolte de *P. australis* s'étend depuis la zone intertidale jusqu'à 30 m (Emig et Marche-Marchad, 1969 ; Emig, 1971b, 1972c ; Emig *et al.*, 1972).

Fig. 5. Schéma de la position de *Phoronis australis* dans la paroi du tube de *Cerianthus maua*. Les proportions des différentes zones du tube n'ont pas été respectées. Le tube de *P. australis* n'a pas été représenté.

2. LONGUEUR

La longueur des phoronidiens, ainsi que le diamètre de leur corps, peuvent varier au sein d'une même espèce selon l'âge et l'état de l'animal (en contraction ou en extension ; vivant ou fixé). Lors de la récolte ou de la fixation, les phoronidiens se contractent dans leur tube et leur longueur ne représente plus qu'un tiers à un cinquième de leur longueur naturelle. Généralement, la longueur du tube correspond à celle de l'animal (Selys-Longchamps, 1907 ; Emig, 19680, 1971b).

Ce caractère, ainsi que la couleur, ne sont fournis qu'à titre indicatif, car ils sont généralement trop variables pour pouvoir être pris en considération. Ces caractères sont portés sur le Tableau 3.

3. COULEUR

La couleur des phoronidiens varie également dans une même population ou en fonction de la localisation géographique (Tableau 3).

4. ABSENCE ou PRESENCE d'une INVAGINATION

L'absence ou la présence d'une invagination épidermique à la base du lophophore, au niveau du nerf circulaire, est utilisée comme critère pour distinguer respectivement les deux genres *Phoronis* et *Phoronopsis* (Fig. 20, 21).

5. LOPHOPHORE et TENTACULES.

La forme du lophophore présente une disposition caractéristique constante au sein d'une même espèce: c'est l'un des meilleurs critères de détermination (Emig, 1971b). Le nombre de tentacules est lié à la configuration du lophophore et présente des variations importantes pour une même espèce.

Selon la forme du lophophore, les espèces de phoronidiens peuvent se subdiviser en 6 types (Tableau 4) dont la complexité croît du type A jusqu'au type F, en même temps que le nombre de tentacules augmente. Cette augmentation des tentacules correspond à un allongement du développement du lophophore, permettant l'insertion d'un nombre croissant de tentacules (Tableau 4 ; voir également Fig. 10, 12, 21).

TABLEAU 3. Longueurs et colorations des phoronidiens. (a) coloration due à la circulation sanguine ; (b) lophophore pouvant aussi avoir une coloration rose, jaune, rouge vif, vert, qui disparaît après un séjour en aquarium (Emig, 1966a) ; ces diverses colorations ont été représentées par Selys-Longchamps (1907). Il semble également que la pigmentation blanche, inexistante dans le lophophore régénéré, s'accroît avec le temps.

Espèces	Longueur(en mm)	Diamètre(en mm)	Coloration du lophophore	Coloration du corps
<i>P. ovalis</i>	jusqu'à 15	0,25 - 0,35	transparent, parfois brun dans le lophophore ou tout le corps	
<i>P. hippocrepia</i>	jusqu'à 100	0,2 - 1,5	gris, verdâtre, jaunâtre ou rose-chair	
<i>P. ijinai</i>	30 - 100	0,5 - 2	transparent, parfois pigmentation blanche	transparent à rose
<i>P. bhadurii</i>	58 - 94	2	?	?
<i>P. buskii</i>	52 ou plus	?	pourpre foncé	pourpre foncé à noir, surtout la partie antérieure du corps
<i>P. australis</i>	50 - 200	2 - 5	pourpre foncé, noir ou transparent	pourpre foncé, noir dans la partie antérieure; ou rose-jaune (a)
<i>P. psammophila</i>	60 - 190	0,5 - 2	transparent avec pigmentation blanche; - en grains dans les tentacules; - en (b) forme de cercle à la base du lophophore	rose à rouge-jaunâtre (a)
<i>P. muelleri</i>	50 - 120	0,2 - 1	pigmentation en grains jaunâtre à rouge	chair, jaunâtre à orange foncé (a)
<i>P. pallida</i>	20 - 140	0,3 - 1	Rose - jaune	
<i>Ph. albomaculata</i>	80- 150	0,5 - 2	transparent avec pigmentation blanche; - en grains dans les tentacules; - en forme de cercle à la base du lophophore	légèrement jaune
<i>Ph. hammeri</i>	20 - 220	0,6 - 4	vert pâle avec des taches pigmentaires blanches	vert pâle
<i>Ph. californica</i>	220 - 450 ou plus	2,5 - 4 ou plus	orange, rouge, de couleur plus vive que celle du corps; gris, verdâtre	orange à marron foncé

TABLEAU 4. Classification des espèces de phoronidiens en fonction du lophophore. (à : zone d'accroissement des tentacules).

Type	Espèces	Forme du lophophore	Nombre de tentacules	Longueur (en mm)
A.	<i>P. ovalis</i>	forme ovale	15 - 28	0,3 à 1,2
	<i>P. muelleri</i>	en fer à cheval avec les pointes légèrement incurvées vers la concavité lophophorale; tentacules prébuccaux diminuant de longueur dans le plan médian jusqu'à devenir aussi courts que les postbuccaux	40 - 98	1 environ
C.	<i>P. psammophila</i>	en fer à cheval avec les pointes plus ou moins incurvées vers la concavité lophophorale	60 - 130	1,5 à 2,5
	<i>P. pallida</i>		50 - 140	2,5
	<i>Ph. albomaculata</i>		70 - 126	2 à 3
	<i>P. hippocreptia</i>		50 - 150	2 à 3
	<i>P. ijinai</i>		72 - 226	2 à 5
D.	<i>P. harmeri</i>	enroulement en spirale (1,5 à 2 tours)	100 - 400	2 à 5
E.	<i>P. australis</i>	enroulement en spirale (2,5 à 3,5 tours)	600 - 1000	5 à 16
	<i>P. buskii</i>		env. 1000	6 à 7
	<i>P. bhadurii</i>		1400	6,5 à 8
F.	<i>Ph. californica</i>	enroulement hélicoïdal (4 à 5 tours ou plus)	plus de 1500	tentacules: 2 à 2,5 lophophore: 5 à 7

6. NEPHRIDIES

Les néphridies de chaque espèce possèdent des caractères spécifiques tels que leur étude est suffisante pour déterminer une espèce : elles représentent le meilleur caractère taxonomique (Emig, 1969b, 1971b).

En étudiant l'évolution morphologique des néphridies, j'ai pu montrer que leur développement est lié à la maturation des gonades (les néphridies sont des gonoductes). Ce développement est maximum lors de l'émission des produits sexuels (Emig, 1971b).

En comparant les néphridies des différentes espèces de phoronidiens, et d'après la similitude de certains caractères, il est possible de classer ces espèces en 5 groupes (Tableau 5 ; Fig. 8, 11, 15, 16, 17, 21).

TABLEAU 5. Principaux caractères des néphridies des phoronidiens (br.asc. : branche ascendante) ; Les figures correspondant aux différents groupes sont 1. Fig. 8 ; 2. Fig. 11, 12 ; 3. Fig. 15, 16 ; 5. Fig. 21. Le groupe 5 représente le genre *Phoronopsis*.

GROUPE	1.		2.		3.			4.		5.					
	Especies		muelleri psammophila		hippocrepia	tjimai	austrialis	pallida		albomaculata	harmeni	californica			
Type	1 entonnoir		1 entonnoir		2 entonnoirs			2 entonnoirs		2 entonnoirs					
Coelome	anal - oral		anal - oral		anal: grand oral: petit			anal: grand oral: grand		anal: petit oral: grand		anal: grand oral: petit			
Branches descendante			courte					longue (= br. asc.)		longue (= moitié br. asc.)		longue (= tiers br. asc.)			
Branches ascendante	unique		unique		en 2 chambres horizontales en arc de cercle aplati			en arc de cercle		unique					
Situation du néphridiopore	papille anale		papille anale		papille néphridiale libre			papille néphridiale + libre		papille anale (sur repli épidermique)					
Ouverture du néphridiopore	niveau anus		niveau anus sous anus		niveau ou sur anus			niveau anus		sous anus					
Epithélium	mince		mince		mince			mince		+ épais		+ épais		mince	

7. FIBRES NERVEUSES GEANTES

La présence d'une ou deux fibres nerveuses géantes chez les phoronidiens ne représente qu'un caractère complémentaire de la détermination. Le nombre et le diamètre des fibres géantes de chaque espèce figurent dans le Tableau 6. La position de ces fibres est représentée sur la figure 6 et 7. *Phoronis ovalis* fait exception à cause de l'absence totale de toute fibre géante (confirmée par tous les auteurs - Emig, 1969c) ; seule Forneris (1959) a découvert chez quelques exemplaires de cette espèce la présence de deux fibres (Tableau 5 ; Fig. 7a).

Chez *Phoronopsis harmeri*, *Phoronopsis albomaculata* et *Phoronopsis californica*, on remarque la présence d'une fibre géante droite rudimentaire jusqu'au niveau des néphridies où cette fibre s'atrophie et disparaît (Emig et Plante, 1969 ; Emig, 1971b).

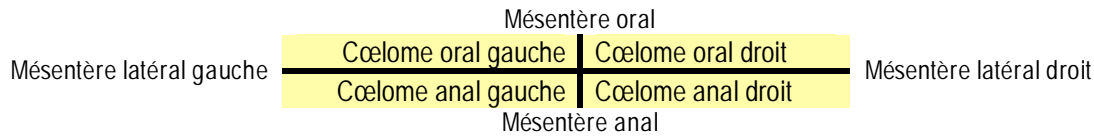
TABLEAU 6. Nombre et diamètres des fibres nerveuses géantes, dans la région musculaire du métasome, chez les phoronidiens (voir fig. 7).

	Fibre géante gauche Diamètre en μ	Fibre géante droite Diamètre en μ
<i>P. ovalis</i>	Absente (1?)	Absente (1?)
<i>P. hippocreperia</i>	1	1
<i>P. ijimai</i>	1	1
<i>P. australis</i>	1	1
<i>P. psammophila</i>	1	parfois rudimentaire
<i>Ph. harmeri</i>	1	atrophiée au niveau de la néphridie droite
<i>Ph. californica</i>	1	- id -
<i>Ph. albomaculata</i>	1	- id -
<i>P. pallida</i>	1	
<i>P. muelleri</i>	1	

8. MUSCLES LONGITUDINAUX

Au sein d'une même espèce, les muscles longitudinaux présentent généralement des variations importantes (Tableaux 7 et 8). Portant sur un grand nombre d'individus de chaque espèce de phoronidiens, l'étude des muscles longitudinaux a permis de constater que ce caractère taxonomique, s'il doit être utilisé avec prudence, apparaît comme un précieux auxiliaire dans la détermination (Emig, 1971b, 1972d ; Emig et Emig, 1972).

Les formules musculaires ont été établies d'après le système conventionnel de Selys-Longchamps (1907) ; les traits horizontaux et verticaux représentent schématiquement les mésentères (voir formule ci-dessous) :



Pour caractériser une espèce, j'utilise deux formules musculaires: la première est la formule générale et la deuxième est la formule moyenne (Tableau 7). La formule générale est composée de l'intervalle des variations du nombre de muscles dans chaque cœlome et par l'intervalle du nombre total de muscles longitudinaux. La formule moyenne est obtenue en calculant la moyenne du nombre de muscles dans chaque cœlome et celle du nombre total de muscles. Ces deux formules sont établies sur l'ensemble des formules musculaires d'une espèce (Tableau 7, 8).

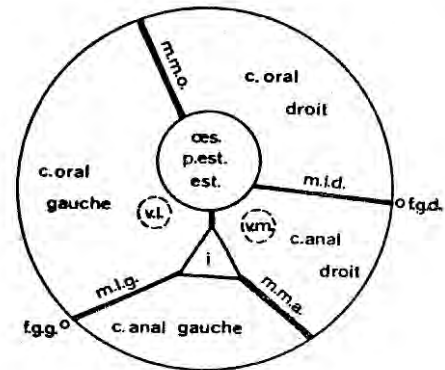


Fig. 6. Coupe schématique dans le métasome (mésentères et cavités cœlomiques).

c : cœlome ; est : estomac ; fgd : fibre géante droite ; fgg : fibre géante gauche ; i : intestin ; mld : mésentère latéral droit ; mlg : mésentère latéral gauche ; ma : mésentère anal ; mo : mésentère oral ; œs : œsophage ; p. est. : préestomac ; vl : vaisseau sanguin latéral ; vm : vaisseau sanguin médian.

En comparant les résultats indiqués sur les tableaux 7 et 8, on remarque que la formule moyenne caractérise mieux une espèce que la formule générale (Emig, 1971b), principalement pour des espèces ayant des formules générales très proches. Les formules musculaires de chaque espèce varient dans des limites qui sont d'autant plus importantes que le nombre de muscles est élevé ; de même le nombre minimal d'individus à examiner pour atteindre ces limites croît en fonction du nombre total de muscles (Emig et Emig, 1972).

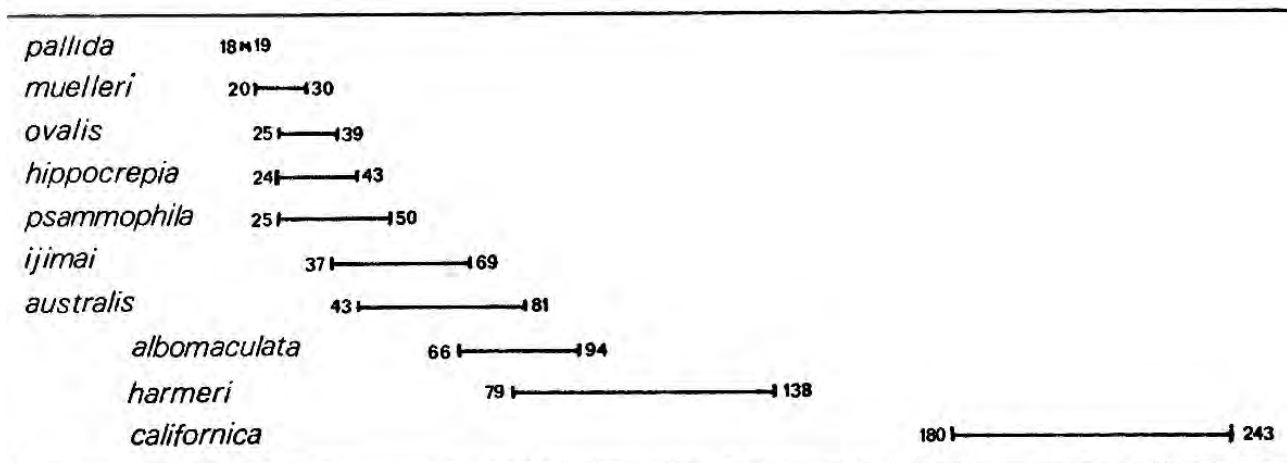
Les muscles longitudinaux varient également en fonction de l'âge de chaque individu, du biotope, de la localisation géographique (Emig, 1971b, 1972c, d ; Emig et Emig, 1972). Une étude récente sur les variations des muscles longitudinaux de *Phoronis psammophila* a permis d'établir des relations entre le nombre de ces muscles et plusieurs facteurs, tels que le temps, le cycle sexuel, les cœlomes... (Emig et Emig, 1972).

Chez quelques espèces, le nombre de muscles longitudinaux augmente, parfois de façon importante, depuis la région distale jusqu'à l'ampoule. Le développement et l'aspect des muscles longitudinaux permettent également de distinguer entre elles les espèces de phoronidiens. *Phoronis psammophila*, *Phoronis muelleri* et *Phoronopsis albomaculata* ont des faisceaux musculaires penniformes plus développés du côté gauche (Fig. 7e, f, h). *Phoronis hippocrepia*, *Phoronis ijimai* et *Phoronis australis* possèdent des faisceaux d'un aspect particulier, également développés dans tous les cœlomes, parfois un peu plus du côté oral (Fig. 7b, c 9 d). Chez *Phoronopsis harmeri* et *Phoronopsis californica*, les faisceaux musculaires penniformes sont plus développés dans les cœlomes oraux (Fig. 7i, j). *Phoronis pallida* se distingue par ses musculatures circulaire et longitudinale particulières (Fig. 7g, 18, 19). *Phoronis muelleri* par l'absence du mésentère latéral gauche (Fig. 7e) et *Phoronis ovalis* par celle des mésentères latéraux (Fig. 7a). Le développement et l'aspect des muscles longitudinaux peuvent parfois servir de critères complémentaires dans une détermination (Emig, 1971b).

TABLEAU 7. Formules musculaires générales et moyennes des phoronidiens. (a) l'absence des mésentères latéraux chez *Phoronis ovalis* ne permet pas d'établir de formules musculaires (coel. G : coelome gauche ; coel. D : coelome droit). N. i. : nombre d'individus ayant servi au calcul de la formule moyenne.

Espèces	Formules générales	Formules moyennes	N. i.	
<i>P. pallida</i>	$\frac{5-6}{4} \mid \frac{5}{4}$	18 - 19	$\frac{5}{4} \mid \frac{5}{4} = .18$	12
<i>P. muelleri</i>	$\frac{7-13}{2-5} \mid \frac{7-11}{3-5}$	20 - 30	$\frac{9}{3} \mid \frac{9}{3} = 24$	163
<i>P. ovalis</i>	coel. G. 12-21 coel. D. 13-19	25 - 39	16 / 15 = 31(a)	62
<i>P. hippocrepia</i>	$\frac{7-15}{3-5} \mid \frac{7-16}{3-10}$	24 - 43	$\frac{11}{5} \mid \frac{11}{5} = 32$	160
<i>P. psammophila</i>	$\frac{7-19}{4-11} \mid \frac{7-17}{4-9}$	25 - 50	$\frac{11}{6} \mid \frac{11}{6} = 34$	2450
<i>P. ijimai</i>	$\frac{10-32}{2-14} \mid \frac{13-31}{3-10}$	37 - 69	$\frac{21}{6} \mid \frac{24}{6} = 57$	59
<i>P. australis</i>	$\frac{17-29}{4-16} \mid \frac{14-27}{5-11}$	43 - 81	$\frac{22}{11} \mid \frac{22}{9} = 64$	38
<i>Ph. albomaculata</i>	$\frac{20-32}{11-18} \mid \frac{19-30}{10-15}$	66 - 94	$\frac{24}{14} \mid \frac{24}{13} = 75$	20
<i>Ph. harmeri</i>	$\frac{20-48}{13-27} \mid \frac{23-55}{13-26}$	79 - 138	$\frac{39}{21} \mid \frac{39}{19} = 118$	36
<i>Ph. californica</i>	$\frac{53-81}{35-54} \mid \frac{56-79}{29-40}$	180 - 243	$\frac{66}{44} \mid \frac{66}{35} = 211$	13

TABLEAU 8. Intervalle des nombres totaux de muscles longitudinaux chez les différentes espèces de phoronidiens.



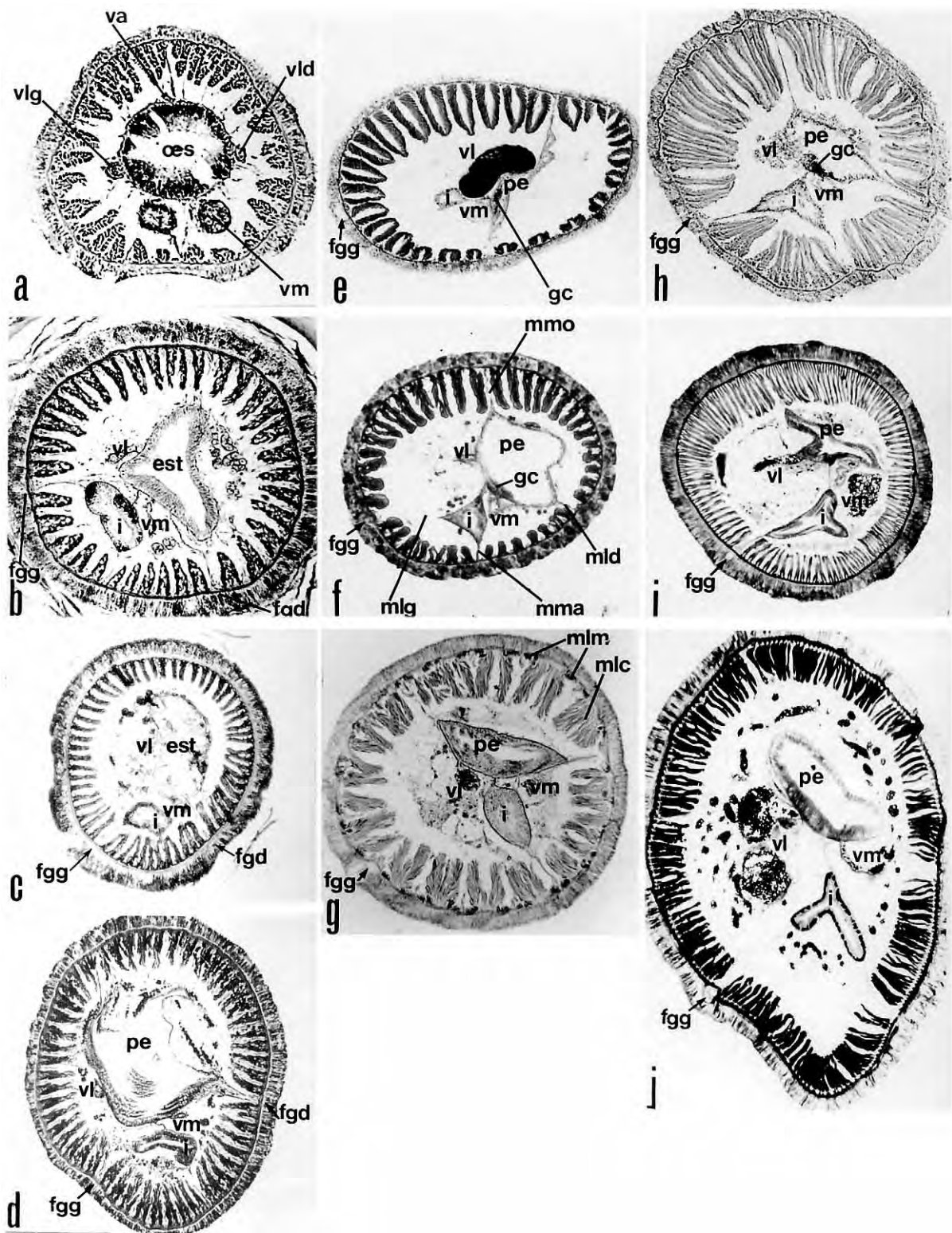


Fig. 7. Coupes transversales dans la région musculaire du métasome. (a) *Phoronis ovalis* (1mm=5,7 μ) ; (b) *Phoronis hippocrepia* (1mm=14 μ) ; (c) *Phoronis ijimai* (1mm=55 μ) ; (d) *Phoronis australis* (1mm=40 μ) ; (e) *Phoronis muelleri* (1mm=17 μ) ; (f) *Phoronis psammophila* (1mm=20 μ) ; (g) *Phoronis pallida*, zone musculaire 4 (1mm=10 μ) ; (h) *Phoronopsis albomaculata* (1mm=10 μ) ; (i) *Phoronopsis harmeri* (1mm=33 μ) ; (j) *Phoronopsis californica* (1mm=26 μ).

est : estomac ; fgd : fibre géante droite ; fgg : fibre géante gauche ; gc : gouttière ciliée ; i : intestin ; mlc : muscle longitudinal central ; mld : mésentère latéral droit ; mlg : mésentère latéral gauche ; mlm : muscle longitudinal marginal ; mma : mésentère médian anal ; mm : mésentère médian oral ; oes : oesophage ; pe : preestomac ; va : vaisseau accessoire ; vl : vaisseau latéral ; vld : vaisseau latéral droit ; vlg : vaisseau latéral gauche ; vm : vaisseau médian.

TABLEAU 9. Principaux caractères des gonades et des glandes sexuelles annexes - MF = espèce hermaphrodite ; M & F = espèce dioïque - (Modifié et complété, d'après Zimmer, 1964).

Espèces	Types	Sexes	Glandes nidamentaires	Organes lophophoriens	Embryons
<i>P. ovalis</i>	1	?MF ?M & F	Absentes	Absents	Œufs retenus dans le tube parental
<i>P. hippocrepia</i>	2	MF	2 a	Petits	Embryons en 2 masses dans le lophophore
<i>P. ijimai</i>	2	MF	2 a	Petits	Embryons en 2 masses dans le lophophore
<i>P. australis</i>	2	MF	2 b	Petits	Embryons retenus sur une corde de mucus
<i>P. buskii</i>	2	MF	2 b	Petits	Embryons retenus sur une corde de mucus
<i>P. bhadurii</i>	?	?	?	?	Œufs retenus dans le lophophore
<i>P. psammophila</i>	2	M & F	2 c	Larges et glandulaires	Embryons en 1 masse dans le lophophore
<i>P. architecta</i>	3	M & F	Absentes	Larges et glandulaires	Embryons non retenus
<i>P. muelleri</i>	3	?M & F	Absentes	Larges et glandulaires	Embryons non retenus
<i>P. pallida</i>	3	MF	Absentes	Larges et glandulaires	Embryons non retenus
<i>Ph. albomaculata</i>	?	?M & F	?	? Larges	?
<i>Ph. harmeri</i>	3	M & F	Absentes	Larges et membraneux	Embryons non retenus
<i>Ph. californica</i>	?	?M & F	?	? Larges et membraneux	?

9. GONADES et GLANDES SEXUELLES ANNEXES

La présence saisonnière des gonades et des glandes sexuelles annexes restreint l'emploi de ce caractère pour la taxonomie, car il arrive fréquemment que les individus à déterminer soient immatures.

Les principaux caractères des gonades et glandes sexuelles annexes sont résumés dans le tableau 9.

Les glandes sexuelles annexes sont au nombre de deux: les glandes nidamentaires (femelles) servent au maintien des embryons dans le lophophore; les organes lophophoriens (ou organes spermatophoraux accessoires) interviennent dans l'élaboration des spermatophores (Zimmer, 1964, 1967). Chez les espèces hermaphrodites qui maintiennent les embryons dans le lophophore (Tableau 9), chaque adulte mûr possède une paire d'organes lophophoriens et des glandes nidamentaires (Zimmer, 1964 ; Emig, 1971b). Chez *Phoronis hippocrepia* et *Phoronis ijimai*, les glandes nidamentaires sont du type 2a : elles sont situées à la base du lophophore dans la concavité lophophorale et sur la face interne des tentacules des pointes du lophophore (Fig. 10). Chez *Phoronis australis* et *Phoronis buskii*, les glandes nidamentaires sont du type 2b, c'est-à-dire limitées à la base de la concavité lophophorale et très développées à cause de la complexité du lophophore. *Phoronis psammophila* est dioïque, mais la femelle, retenant les embryons dans son lophophore, possède des glandes nidamentaires, du type 2c, situées dans les tentacules internes des pointes du lophophore, où elles forment une expansion épidermique. Les autres espèces de phoronidiens, hermaphrodites ou dioïques, ne retiennent pas les embryons dans le lophophore ; leurs oeufs sont émis directement dans l'eau de mer ; en conséquence, les glandes nidamentaires sont absentes (Tableau 9), mais les mâles possèdent des organes lophophoriens.

Certains caractères des gonades et des glandes sexuelles annexes restent encore à préciser, notamment chez *Phoronis bhadurii*, *Phoronopsis albomaculata*, *Phoronopsis californica* (cf. Tableau 9).

10. Autres CARACTERES SPECIFIQUES.

Quelques espèces présentent des caractères taxonomiques complémentaires qui leur sont spécifiques.

- *Phoronis ovalis* est caractérisée par l'absence des mésentères latéraux dans tout le métasome (Fig. 7a), par la présence du vaisseau sanguin « accessoire » et par deux vaisseaux latéraux, gauche et droit (Fig. 7a), situés de chaque côté de la branche descendante du tube digestif (Emig, 1969c). Le vaisseau « accessoire » longe le mésentère oral au niveau de l'œsophage et va se jeter dans le vaisseau latéral gauche (Fig. 9). Une valve œsophagienne marque le passage de l'œsophage dans le préestomac (Lönöy, 1954 ; Emig, 1969c).

- *Phoronis muelleri* est caractérisé par l'absence du mésentère latéral gauche dans le métasome (Fig. 7e), sauf au niveau des néphridies (Emig, 1969b, 1970), où il est présent.

- *Phoronis pallida* présente une musculature longitudinale et circulaire particulière (Fig. 7g, 18, 19), décrite en détail par Silén (1952).

11. CONCLUSIONS

D'après cette revue des caractères taxonomiques des diverses espèces, la Classe des Phoronida peut se subdiviser en 5 groupes qui se distinguent principalement par la morphologie des néphridies (Tableau 5), ce qui confirme l'importance de ce caractère. Les groupes ainsi définis sont les suivants (Emig, 1971b) :

I. Phoronis ovalis.

C'est la plus petite des espèces. Son lophophore est simple, de forme ovale. Les néphridies sont peu développées, l'entonnoir n'est qu'une ouverture dans la branche ascendante unique, la branche descendante étant absente (Fig. 8). *P. ovalis* ne possède ni mésentère latéraux (Fig. 7a), ni fibres nerveuses géantes. Le développement larvaire diffère de celui des autres espèces et la reproduction asexuée est fréquente, soit par scissiparité soit par bourgeonnement.

II. Phoronis hippocrepia, Phoronis ijimai, Phoronis australis.

Ces espèces sont caractérisées par des néphridies du type à deux entonnoirs, sans branche descendante, par le néphridiopore s'ouvrant sur une papille néphridiale (Fig. 13). Elles possèdent deux fibres géantes (Fig. 7b, c, d). Elles sont hermaphrodites et incubent leurs embryons dans la concavité lophophorale.

III. Phoronis muelleri, Phoronis psammophila.

Elles se distinguent par des néphridies du type à un seul entonnoir, avec une branche descendante (Fig. 15, 16). Elles possèdent une seule fibre nerveuse géante et présentent un développement de la musculature longitudinale plus important du côté gauche (Fig. 7e, f).

IV. Phoronis pallida.

Cette espèce est caractérisée par une musculature circulaire (3 sphincters) et longitudinale (en 6 zones), par un nombre constant de muscles longitudinaux, correspondant à la formule musculaire: $18=5/4/5/4$ (Fig. 7g, 18, 19). Ses néphridies du type à deux entonnoirs possèdent une branche descendante aussi longue que l'ascendante (Fig. 17).

V. Genre Phoronopsis (albomaculata, harmeri, californica)

Il présente une invagination à la base du lophophore, plus ou moins marquée selon les espèces (Fig. 20, 21). Les néphridies, du type à deux entonnoirs, possèdent une longue branche descendante (Fig. 22). La fibre géante est unique à gauche dans le corps (Fig. 7h, i. j), tandis que la fibre droite est généralement atrophiée au niveau des néphridies, Le nombre de muscles longitudinaux est très élevé (Tableau 7, 8).

L'ordre ci-dessus a été adopté pour les diagnoses des espèces, Les principaux caractères taxonomiques apparaissent comme étant la forme du lophophore et la morphologie des néphridies (Tableau 4, 5), ce qui a été démontré dans un travail précédent (Emig, 1971b) où fut établie une clé de détermination des espèces de phoronidiens (Tableau 10). Il est néanmoins indispensable de connaître tous les caractères taxonomiques d'un individu pour pouvoir le déterminer avec certitude.

Nous discuterons dans le chapitre suivant de l'incidence de l'autotomie, de la reproduction asexuée et de la régénération sur la taxonomie et sur la systématique des phoronidiens.

DIAGNOSE DES ESPECES DE PHORONIDIENS

Genre: *PHORONIS* Wright, 1856: absence de l'invagination sous le lophophore

I. *Phoronis ovalis* Wright, 1856.

Phoronis ovalis Wright 1856; Harmer 1917; Meek 1917; Brattström 1943; Marcus 1949; Silén 1952, 1954a, 1955, 1956; Lönöy 1954; Forneris 1959; Marsden 1959; Bruce et al. 1963; Theodor 1964; Morton et Miller 1968; Emig 1969c, 1970, 1971b; Arenas 1972.

Biotope: espèce perforante, roche et coquilles, principalement de mollusques; zone intertidale à 50 m.

Longueur: jusqu'à 15 mm (diamètre de 0,25 à 0,35 mm); région antérieure du corps pouvant se retracter dans l'ampoule.

Couleur: transparente, parfois brune dans le lophophore ou tout le corps.

Lophophore: de forme ovale (Tableau 4).

Tentacules: 15 - 28 (longueur de 0,3 à 1,2 mm).

Néphridies: du type à un seul entonnoir; absence de la branche descendante; néphridiopore sur la papille anale, au niveau de l'anus (Fig. 8).



Fig. 8. Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis ovalis* et sa projection.

A: branche ascendante; e: entonnoir; n: néphridiopore.



Fibrès géantes: absentes (parfois une gauche et une droite: diamètre 2,5 μ).

<u>Muscles longitudinaux:</u>	coelome gauche	coelome droit	nombre total
	12 - 21	13 - 19	[25 - 39]

Gonades: espèce hermaphrodite ou dioïque (?); absence des organes lophophoriens et des glandes nidamentaires.

Larve: n'est pas une *Actinotrocha*.

Reproduction asexuée: par division transversale (scissiparité) et par bourgeonnement, ainsi que par régénération postérieure du lophophore autotomisé.

Autres caractères: - absence de mésentères latéraux (Fig. 7a); - présence du vaisseau "accessoire" au niveau de l'oesophage et de deux vaisseaux latéraux, gauche et droit (Fig. 7a, 9); - présence d'une valve oesophagienne.

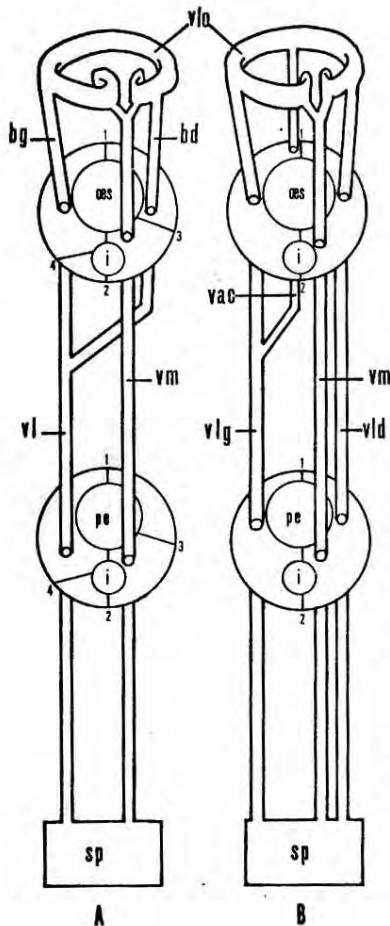


Fig. 9. Comparaison du système circulatoire dans le métasome de *Phoronis ovalis* (B) et des autres espèces (A).

bd: branche droite; bg: branche gauche du vaisseau latéral; i: intestin; oes: œsophage; pe: préestomac; sp: sinus péristomacal; vac: vaisseau "accessoire"; vl: vaisseau latéral; vld: vaisseau latéral droit; vlg: vaisseau latéral gauche; vlo: vaisseau lophophoral; vm: vaisseau médian.
Mésentères: 1 oral; 2 anal; 3 latéral droit; 4 latéral gauche.

II. a. *Phoronis hippocrepia* Wright, 1856.

Phoronis hippocrepia Wright 1856; Dyster 1859; Kolliker 1864; Kowalevsky 1867; Giard 1879; Foettinger 1882; Caldwell 1882; Cori 1890; Garstang 1891; Shearer 1904; Hartlaub 1904; Selys-Longchamps 1907; Theel 1907; Cori 1939; Silen 1952, 1954a, 1954b; Forneris 1959; Marsden 1959; Emig 1967a, 1968a, 1970, 1971b; Iacobescu 1969 (mais, d'après les figures de cet auteur, il s'agirait plutôt de *Phoronis psammophila*).

Synonymes: *Phoronis (Crepina) gracilis* van Beneden 1858; Wright 1859; Selys-Longchamps 1907; Silén 1952; Emig 1971b.

Phoronis kowalevskii Benham 1889; Selys-Longchamps 1907; Emig 1967a, 1971b.

Phoronis caespitosa Cori 1889, 1890.

Phoronis capensis Gilchrist 1907; Emig 1971b.

Biotope: espèce perforante ou encroûtante (Fig. 4c, d); roche ou coquilles, généralement d'huîtres; zone intertidale à 48 m.

Longueur: jusqu'à 100 mm (diamètre de 0,2 à 1,5 mm).

Couleur: gris verdâtre, jaunâtre ou rose chair

Lophophore: en forme de fer à cheval, souvent avec les pointes fortement incurvées vers la concavité lophophorale.

Tentacules: 50 - 150 (longueur 2 à 3 mm).

Néphridies: du type à 2 entonnoirs: anal grand, oral petit; absence de la branche descendante; branche ascendante divisée en 2 chambres horizontales; néphridiopore sur la papille néphridiale libre, au-dessus ou au niveau de l'anus (Fig. 13a).

Fibres géantes: 2, une à gauche (diamètre 4-10 μ) et une à droite (diamètre 1-7 μ) - (Fig. 7b).

Muscles longitudinaux: $\frac{7-15}{3-7} \mid \frac{7-16}{3-10}$ [24 - 43]

Gonades: espèce hermaphrodite: organes lophophoriens petits, glandes nidamentaires du type 2a (Fig. 10); embryons retenus en deux masses dans le lophophore.

Larve: *Actinotrocha hippocrepia*.

Reproduction asexuée: par division transversale.

II. b. *Phoronis ijimai* Oka, 1897.

Phoronis ijimai Oka 1897; Ikeda 1901; Uchida et Iwata 1955; Emig 1971a, 1971b.

Synonyme: *Phoronis vancouverensis* Pixell 1912; Marsden 1957, 1959; Zimmer 1964, 1967; Vandermeulen 1970; Vandermeulen et Reid 1969; Emig 1971a, 1971b.

Biotope: espèce perforante ou encroûtante; roche ou coquilles; zone intertidale à 8 m.

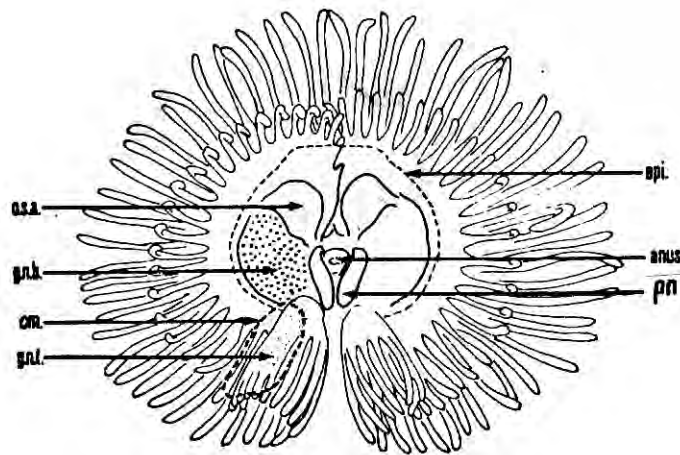


Fig. 10. Diagramme des glandes sexuelles annexes de *Phoronis ijimai (vancouverensis)*, vue de la concavité lophophorale (d'après Zimmer, 1967).

épi: épistome; *em*: position des embryons; *gnb*: glandes nidamentaires basales; *gnt*: glandes nidamentaires tentaculaires; *osa*: organe spermatophoral accessoire (organe lophophorien); *pn*: papille néphridiale.

Longueur: 30 - 100 mm (diamètre de 0,5 à 2 mm)

Couleur: rose à transparent; parfois présence d'une pigmentation blanche dans le lophophore.

Lophophore: en forme de fer à cheval avec les pointes incurvées vers la concavité lophophorale (Fig. 10).

Tentacules: 72 - 226 (longueur de 2 à 5 mm).

Néphridies: du type à deux entonnoirs: anal grand, oral petit; absence de la branche descendante; branche ascendante en arc de cercle aplati; néphridiopore sur papille néphridiale libre, au-dessus ou au niveau de l'anus (Fig. 10, 11b).

Fibres géantes: 2, une à gauche (diamètre 3-10 μ) et une à droite (diamètre 2-8 μ).

Muscle longitudinal: $\frac{10-31}{2-14} \mid \frac{13-31}{3-13}$ [31 - 69]

Gonades: espèce hermaphrodite; organes lophophoriens petits, glandes nidamentaires du type 2a (Fig. 10); embryons retenus en 2 masses dans le lophophore.

Larve: *Actinotrocha vancouverensis*.

Reproduction asexuée: par division transversale.

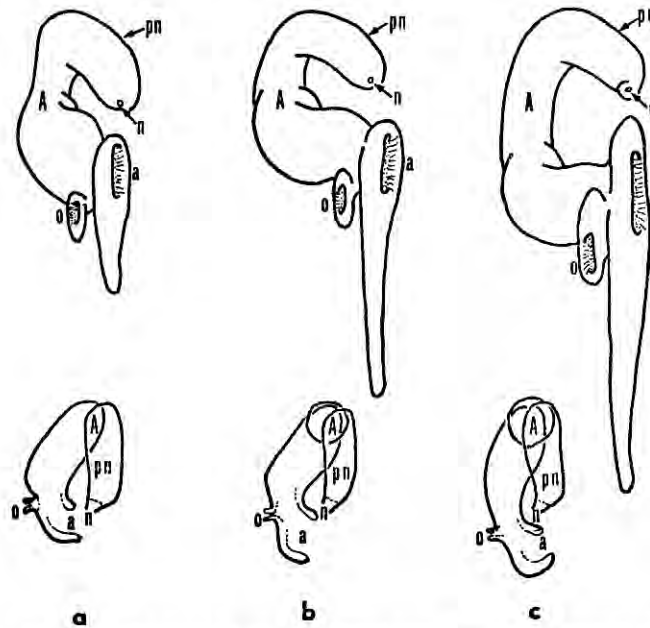


Fig. 11. Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis hippocrepeia* (a), de *Phoronis ijimai* (b) et de *Phoronis australis* (c), et leurs projections.

A: branche ascendante; a: entonnoir anal; n: néphridiopore
o: entonnoir oral; pn: papille néphridiale.

II. c. *Phoronis australis* Haswell, 1883.

Phoronis australis Haswell 1883, 1885, 1893; Benham 1889; Masterman 1900; Ikeda 1901, 1902, 1903; Menon 1927; Cori 1939; Kume 1953; Silén 1954b; McNae et Kalk 1956; Nair et Shaw 1956; Emig et Marche-Marchad 1969; Fishelson 1970; Emig, 1971b, 1972c; Emig et al 1972.

Biotope: tube de cérianthes; zone intertidale à 30 m.

Longueur: 50 - 200 mm (diamètre de 2 à 5 mm).

Couleur: lophophore pourpre foncé à noir, ou transparent; corps pourpre foncé à noir dans la région antérieure, ou rose-jaune.

Lophophore: enroulement des pointes en spirale à 2,5 à 3,5 tours (Fig. 12, 13).

Tentacules: 600 à 1000 environ (longueur 5 à 16 mm); soudés sur un tiers de leur longueur (Fig. 13).

Néphridies: du type à 2 entonnoirs: anal grand, oral petit; absence de la branche descendante; branche ascendante en arc de cercle; néphridiopore sur papille néphridiale plus ou moins libre, au-dessus ou au niveau de l'anus (Fig. 11c, 12).

Fibres géantes: 2, une à gauche (diamètre 5-11 μ) et une à droite (diamètre 3-13 μ) - (Fig. 7d).

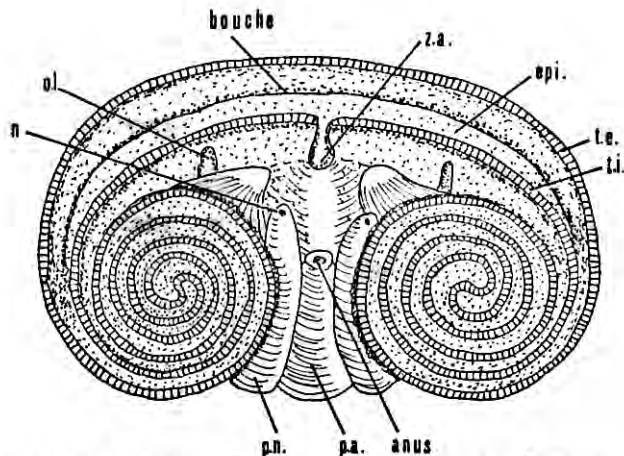


Fig. 12. Schéma du lophophore et de la région antérieure de *Phoronis australis* (d'après Benham, 1889).
épi.: épistome; *n.*: néphridiopore; *ol.*: organe lophophorien; *pa.*: papille anale; *pn.*: papille néphridiale; *te.*: rangée de tentacules externes; *ti.*: rangée de tentacules internes; *za.*: zone d'accroissement des tentacules.



Fig. 13. Lophophore de *Phoronis australis*, face anale (d'après Emig et Marche-Marchad, 1969).

Muscles longitudinaux: $\frac{17-29}{4-16} \mid \frac{14-27}{5-11}$ [43 - 81]

Gonades: espèce hermaphrodite; organes lophophoriens petits, glandes nidamentaires du type 2b; embryons retenus sur une corde de mucus dans le lophophore.

Larve: inconnue.

- *Phoronis buskii* McIntosh, 1888.

Phoronis buskii McIntosh 1881, 1888; Masterman 1900; Zimmer 1964; Emig 1971b.

Les informations sur *P. buskii* sont limitées à la description-type de McIntosh (1881, 1888). Cette espèce vit dans un fond de sable, à une profondeur de 18 à 37 m. Ses caractères taxonomiques sont très proches de ceux de *Phoronis australis* au point qu'il est possible de considérer les deux espèces comme identiques, sauf en ce qui concerne le biotope (Emig et Marche-Marchad, 1969; Emig, 1971b). Mais la description actuellement trop sommaire de *P. buskii* demande d'abord à être étoffée, avant de pouvoir conclure sur la position de cette espèce.

- *Phoronis bhadurii* Ganguly et Majumdar, 1967.

Phoronis bhadurii a été décrite si sommairement par Ganguly et Majumdar (1967) qu'il m'est impossible de pouvoir statuer sur cette espèce. Elle vit dans un sédiment sablo-vaseux de la zone intertidale; son lophophore présente un enroulement en spirale à 3 tours, le nombre de tentacules est de 1406 (longueur 6 à 8 mm). La longueur du corps est de 58 à 94 mm et les œufs sont présents dans les tentacules. Les autres caractères ne sont pas mentionnés. *P. bhadurii* peut ainsi être rapprochée de *Phoronis buskii*, mais, d'après les figures originales (Ganguly et Majumdar, 1967), il semble qu'elle puisse également être considérée comme une espèce du genre *Phoronopsis*. Il faut remarquer que ces deux auteurs ont décrit cette nouvelle espèce de *Phoronis* sur le seul critère du nombre de tentacules qui était alors le plus grand dénombré chez les phoronidiens.

III. a. *Phoronis muelleri* Selys-Longchamps, 1903.

Phoronis muelleri Selys-Longchamps 1903, 1907; Schultz 1903; Steuer 1933, 1936; Vatova 1934; Gustafson 1936; Brattström 1943; Silén 1952, 1954a, 1954b; Judges 1953; Jones 1956; Mamkaev 1962; Bruce et al. 1963; Gamulin-Brida et al. 1968; Emig 1970, 1971b, 1972c, d; Ziegelmeier 1970; Dörjes et al. 1970; Dörjes 1971; Emig, 1972f.

Biotope: des sédiments vaseux aux sables fins, pouvant être chargés d'une fraction grossière; de 7 à 140 m de profondeur.

Longueur: 50 - 120 mm (diamètre de 0,2 à 1 mm).

Couleur: lophophore avec une pigmentation en grains, jaunâtre à rouge; corps chair, jaunâtre.

Lophophore: en forme de fer à cheval avec les pointes légèrement incurvées vers la concavité lophophorale. Les tentacules prébuccaux diminuent de longueur dans le plan médian jusqu'à devenir aussi courts que les postbuccaux (Fig. 14).

Tentacules: 40 - 98 (longueur 1 mm environ).

Néphridies: du type à un seul entonnoir; branche descendante courte; branche ascendant-

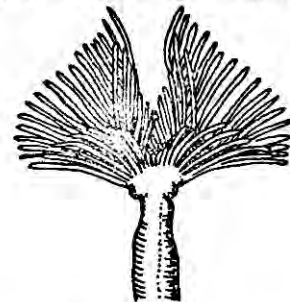


Fig. 14. Lophophore de *Phoronis muelleri*, vue dorsale (d'après Cori, 1930).

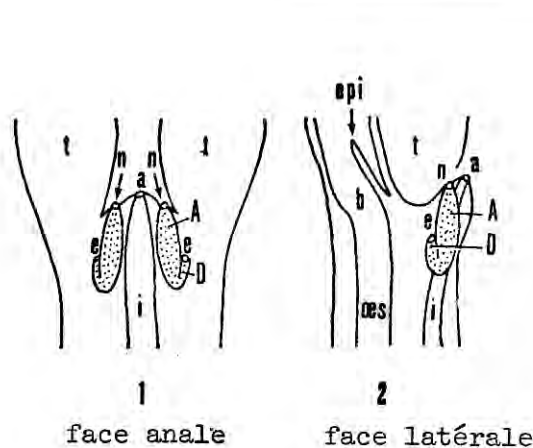


Fig. 15. Schéma de la région antérieure d'une *Phoronis* avec des néphridies du type à un seul entonnoir. A: branche ascendante; a: anus; b: bouche; D: branche descendante; e: entonnoir; épi: épistome; i: intestin; n: néphridiopore; œs: œsophage; t: tentacules.

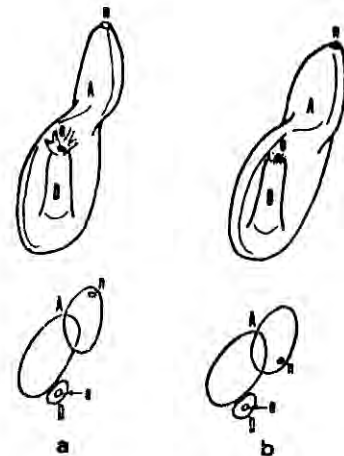


Fig. 16. Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis muelleri* (a) et de celle de *Phoronis psammophila* (b), et leurs projections.

te s'ouvrant sur la papille anale par le néphridiopore, généralement au niveau de l'anus (Fig. 15, 16a).

Fibre géante: unique à gauche (diamètre 7 - 40 μ) - (Fig. 7e).

Muscles longitudinaux: $\frac{7-13}{2-5} \mid \frac{7-11}{3-5} \quad [20 - 30]$

Gonades: espèce probablement hermaphrodite; organes lophophoriens larges et glandulaires; absence des glandes nidamentaires et émission des œufs directement dans l'eau de mer.

Larve: *Actinotrocha branchiata*.

Reproduction asexuée: par division transversale.

Autres caractères: - absence du mésentère latéral gauche (Fig. 7e), sauf au niveau de la néphridie gauche.

III. b. *Phoronis psammophila* Cori, 1889.

Phoronis psammophila Cori 1889, 1890; Shearer 1904; Enriques 1905, 1907; Selys-Longchamps 1907; Cori 1939; Marsden 1959; Reish 1959; Picard 1965; Emig 1966a, 1967c, 1968a, b, c, 1969a, 1971b, 1972a, b, c, d; Emig et Lienhart 1966, 1968; Emig et Béchérini 1970; Massé 1970, 1971; Emig et Emig 1972.

Synonymes: *Phoronis sabatieri* Roule 1889, 1896; Selys-Longchamps 1907; Euzet et Poujol 1963; Emig 1966a, 1968b, 1971b.

Phoronis architecta Andrews 1890; Brooks et Cowles 1905; Balasubrahmanyam 1959; Marsden 1959; Long 1960; Emig 1969a, 1971b, 1972d.

Biotope: des vases aux sables fins, pouvant être chargés d'une fraction grossière plus ou moins importante; herbiers de phanérogames; massifs d'Hermelles et de *Mercierella*; zone intertidale à 20 m.

Longueur: 60 - 190 mm (diamètre 0,5 à 2 mm).

Couleur: lophophore transparent avec une pigmentation blanche en grains plus ou moins abondants; corps rose à orange. Parfois le lophophore est coloré temporairement en jaune, vert ou rouge.

Lophophore: en forme de fer à cheval, avec les pointes plus ou moins incurvées vers la concavité lophophorale.

Tentacules: 60 - 130 (longueur 1,5 à 2,5 mm).

Néphridies: du type à un seul entonnoir; branche descendante courte; néphridiopore sur la papille anale sous l'anus (Fig. 15, 16b).

Fibre géante: unique, à gauche (diamètre 7-27 μ); parfois rudimentaire à droite (Fig. 7f).

Muscles longitudinaux: $\frac{7-19}{4-11} \mid \frac{7-17}{4-9} \quad [25 - 50]$

Gonades: espèce dioïque; organes lophophoriens larges et glandulaires; glandes nidamentaires du type 2c; embryons retenus en une seule masse dans la concavité lophophorale, sauf pour *Phoronis architecta* - voir remarque ci-dessous.

Larve: ? *Actinotrocha hatscheki*.

Reproduction asexuée: par division transversale.

REMARQUE: La seule différence qu'il m'est possible de faire actuellement entre *Phoronis psammophila* et *Phoronis architecta* porte sur la présence ou l'absence (respectivement) de glandes nidamentaires: la première espèce retient ses œufs dans le lophophore, tandis que la deuxième les émet directement dans l'eau de mer (Emig, 1971b, 1972d, 1972e).

IV. *Phoronis pallida* Silén, 1952.

Phoronis pallida Silén 1952, 1954a, 1954b; Selys-Longchamps 1907; Marsden 1959; Reish 1959; Jones 1961; Emig 1969c, 1971b, 1972e.

Biotope: sables, vases; 1 à 12 m de profondeur.

Longueur: jusqu'à 140 mm (diamètre de 0,3 à 1 mm).

Couleur: rose-jaune.

Lophophore: en forme de fer à cheval.

Tentacules: 50 - 140 (longueur 2,5 mm environ).

Néphridies: du type à 2 entonnoirs: l'anal légèrement plus grand que l'oral; branche descendante aussi longue que l'ascendante; néphridiopore sur la papille anale, au niveau de l'anus (Fig. 17).

Fibre géante: unique, à gauche (diamètre 15-20 μ).
- Fig. 7g.

Muscles longitudinaux: $\frac{5-6}{4} | \frac{5}{4}$ [18 - 19]

Gonades: espèce hermaphrodite; organes lophophoriens larges et glandulaires; absence des glandes nidamentaires; émission des œufs directement dans l'eau de mer.

Larve: *Actinotrocha pallida*.

Autres caractères: - musculature circulaire présente 3 sphincters (Fig. 18).
- musculature longitudinale divisée en 6 zones; les muscles marginaux et centraux sont plus ou moins développés selon ces zones (Fig. 7g, 18, 19).

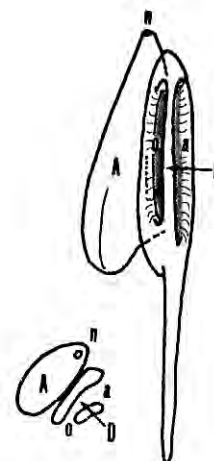


Fig. 17. Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis pallida* et sa projection.

A: branche ascendante; a: entonnoir anal; D: branche descendante; n: néphridiopore; o: entonnoir oral.

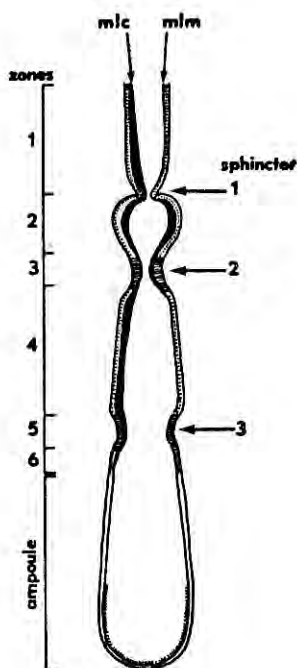


Fig. 18. Diagramme de la musculature de *Phoronis pallida*. Les muscles circulaires sont figurés en traits pointillés, les sphincters en traits horizontaux. La musculature longitudinale est marquée par des traits noirs pleins dont l'épaisseur indique le développement dans chaque zone: à gauche les muscles centraux, à droite les muscles marginaux (D'après Silén, 1952).

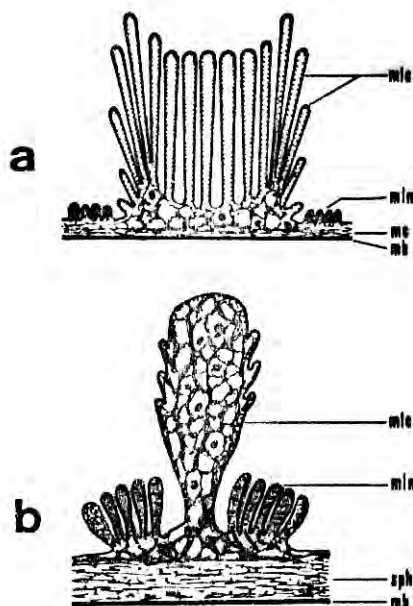


Fig. 19. Schémas des faisceaux de muscles longitudinaux (sections transversales) chez *Phoronis pallida*, dans les zones 3 (a) et 4 (b) - D'après Silén, 1952.

mb: membrane basale; mc: muscle circulaire; mle: muscle longitudinal central; mlm: muscle longitudinal marginal; sph: sphincter circulaire.

Genre: *PHORONOPSIS* Gilchrist, 1907: présence de l'invagination sous le lophophore.

V. a. *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907.

Phoronopsis albomaculata Gilchrist 1907, 1919; Emig et Thomassin 1969; Emig 1971b, 1972c.

Biotope: vase, sables grossiers colmatés par une fraction fine et sous l'influence de courants de fond; de quelques mètres à 45 m de profondeur.

Longueur: 80 - 150 mm (diamètre 0,5 à 2 mm).

Couleur: lophophore transparent avec une pigmentation blanche en grains; corps légèrement jaune.

Lophophore: en forme de fer à cheval avec les pointes incurvées vers la concavité lophophorale.

Tentacules: 70 - 126 (longueur 2 à 3 mm).

Néphridies: du type à 2 entonnoirs: anal petit, oral grand; branche descendante longue; le néphridiopore s'ouvre dans l'invagination sur la papille anale, sous l'anus (Fig. 21a).

Fibre géante: unique, à gauche (diamètre 15-24 μ).-Fig. 7h.

Muscles longitudinaux:

20-32	19-30	[66 - 94]
11-18	10-15	

Gonades: espèce hermaphrodite ou dioïque (?); organes lophophoriens larges; peut-être des glandes nidamentaires (?).

Larve: inconnue.

Reproduction asexuée: par division transversale.

Invagination: peu profonde (0,1 mm environ), parfois absente du côté oral.

V. b. *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912.

Phoronopsis harmeri Pixell 1912; Hilton 1930a, 1930b; Rattenbury 1953, 1954; Hyman 1958; Marsden 1959; Reish 1959; Mamkaev 1962; Zimmer 1964, 1967; Johnson 1967, 1970; Emig 1967b, 1968a, 1971b, 1972d.

Synonymes: *Phoronis pacifica* Torrey 1901; Selys-Longchamps 1907; Ledig 1919; Hilton 1930b; Emig 1971b.

Phoronopsis viridis Hilton 1930a; McGinitie et McGinitie 1949; Marsden 1959; Emig 1967b.

?*Phoronopsis striata* Hilton 1930a.

Biotope: vase, sables fins, sables grossiers; zone intertidale à 89 m.

Longueur: 40 - 220 mm (diamètre 0,6 à 4 mm).

Couleur: vert pâle; tâches pigmentaires blanches dans les tentacules.

Lophophore: enroulement en spirale à 1,5 à 2 tours.

Tentacules: 100 - 400 (longueur 2 à 5 mm)-Fig. 20.

Néphridies: du type à deux entonnoirs; anal petit, oral grand; branche descendante longue; le néphridiopore s'ouvre dans l'invagination, sur la papille anale, sous l'anus (Fig. 21a).

Fibre géante: unique, à gauche (diamètre 20-60 µ); fibre droite atrophiée au niveau des néphridies (Fig. 7i).

Muscles longitudinaux: $\frac{20-48}{13-27} \mid \frac{23-55}{13-26} \quad [79 - 138]$

Gonades: espèce dioïque; organes lophophoriens larges et membraneux; absence des glandes nidamentaires et émission des œufs directement dans l'eau de mer.

Larve: *Actinotrocha* A.

Invagination: bien marquée.



Fig. 20. Lophophore de *Phoronopsis harmeri*, face anale.

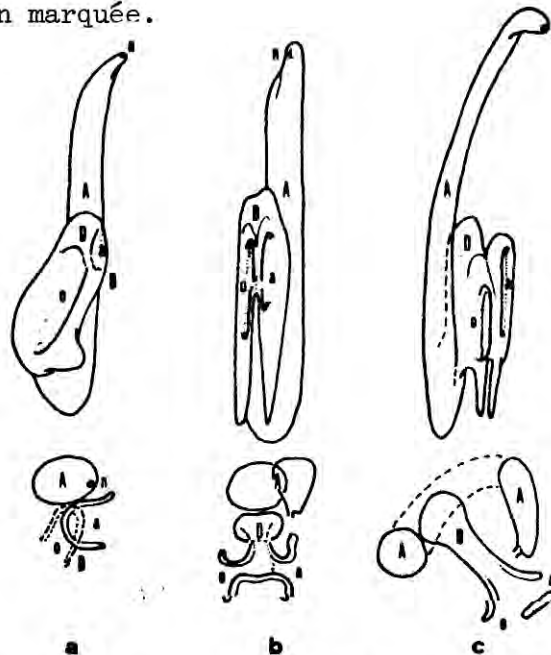


Fig. 21. Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronopsis albomaculata* (a), de *Phoronopsis harmeri* (b) et de *Phoronopsis californica* (c) et leurs projections.

A: branche ascendante; a: entonnoir anal; D: branche descendante; n: néphridiopore; o: entonnoir oral.

V. c. *Phoronopsis californica* Hilton, 1930.

Phoronopsis californica Hilton 1930b; McGinitie et McGinitie 1949; Emig et Plante 1969; Emig 1971b, 1972c.

Biotope: vase, sables grossiers sous l'influence de vifs courants; de quelques mètres à 17 m de profondeur.

Longueur: 220 à plus de 450 mm (diamètre 2,5 à 5 mm).

Couleur: lophophore orange, rouge (de couleur plus vive que le corps), gris verdâtre; corps orange à marron foncé.

Lophophore: enroulement hélicoïdal à 4 à 5 tours ou plus (longueur 5-7 mm).
- Fig. 22.

Tentacules: plus de 1500 (longueur 2 à 2,5 mm) - Fig. 22.

Néphridies: du type à deux entonnoirs: anal grand, oral petit; branche descendante longue; le néphridiopore s'ouvre dans l'invagination, sur la papille anale, sous l'anus (Fig. 21c).

Fibre géante: unique, à gauche (diamètre 70-80 μ); fibre droite atrophiée au niveau des néphridies (Fig. 7j).

Muscles longitudinaux: $\frac{53-81}{35-54} | \frac{56-79}{29-40}$
[180 - 243]

Gonades: espèce dioïque (très probablement); organes lophophoriens larges et membraneux.

Larve: inconnue

Invagination: profonde, d'environ 1 mm.

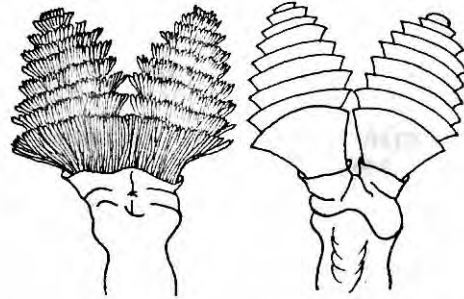


Fig. 22. Lophophore de *Phoronopsis californica*, faces ventrale et dorsale (D'après Emig et Plante, 1969).

DISCUSSION SUR LES SYNONYMIES

Phoronis gracilis a été décrite par Van Beneden (1858) sous le nom de *Crepina gracilis* ; elle a déjà été reconnue comme probablement synonyme de *Phoronis hippocrepia* par Wright (1859), mais Selys-Longchamps (1907) conclut qu'elle diffère de cette dernière espèce par les néphridies et la présence d'une seule fibre géante. Silén (1952) a mis *P. gracilis* en synonymie avec *P. hippocrepia*, opinion que je partage entièrement (Emig, 1967a, 1971b).

Phoronis kowalevskii est considérée par Selys-Longchamps (1907) comme la forme encroûtante de *P. hippocrepia*, forme perforante. La synonymie de ces deux espèces a été démontrée précédemment (Emig, 1967a, 1971a).

Phoronis caespitosa, décrite par Cori (1889), a été mise en synonymie avec *Phoronis hippocrepia* par Cori lui-même en 1890.

Phoronis capensis « is closely related to *Phoronis hippocrepia* » d'après Gilchrist (1907) dans la description-type ; ses caractères taxonomiques sont similaires à ceux de la deuxième espèce.

Phoronis vancouverensis a été mise en synonymie avec *Phoronis ijimai* par Emig (1971a) après une étude comparée des deux espèces, récoltées dans leur localité-type.

Phoronis sabatieri a été rapprochée de *Phoronis psammophila* par Selys-Longchamps (1907) et mise en synonymie avec cette dernière espèce par Emig (1968b) après une étude comparée du même auteur (1966a), *P. sabatieri* a été récoltée dans la localité type, l'Etang de Thau (Emig, 1971b) et la synonymie a été confirmée.

Phoronis pacifica a été décrite par Torrey (1901) avant la création du genre *Phoronopsis*, auquel elle appartient très certainement (Hilton, 1930a ; Mamkaev, 1962 ; Zimmer, 1964) ; d'après les caractères taxonomiques connus de *P. pacifica*, cette espèce est très probablement synonyme de *Phoronopsis harmeri* (Emig, 1967b, 1971b).

La synonymie de *Phoronopsis viridis* avec *Phoronopsis harmeri* a été démontrée par Marsden (1959) dont je partage l'opinion (Emig, 1967b, 1971b).

Phoronopsis striata a été décrite succinctement par Hilton (1930a) et elle se rapproche de *Phoronopsis harmeri* d'après les caractères taxonomiques connus (Emig, 1967b, 1971b). D'après Hilton (1930a), la description de *Phoronis pacifica* par Ledig (1919) correspond en réalité à celle de *Phoronopsis striata*.

CLE DE DETERMINATION

Afin de faciliter la détermination des phoronidiens, nous avons dressé une clé de détermination (Emig, 1971b), qui ne tient compte que des principaux caractères des espèces : Tableau 10.

Il faut évidemment examiner l'ensemble des caractères taxonomiques pour déterminer avec certitude un individu. Nous les nommerons succinctement : - Lophophore ; - Tentacules ; - Néphridies ; - Fibres géantes ; - Muscles longitudinaux (formules). Les autres caractères : -

Biotope ; - Longueur ; - Couleur ; - Gonades et glandes sexuelles annexes, doivent être mentionnés dans la mesure du possible (Emig, 1971b).

TABLEAU 10. Clé de détermination des espèces.

TABLEAU 10. Clé de détermination des espèces.	
I. Lophophore de forme ovale. Néphridies à un entonnoir, pas de branche descendante. Absence des mésentères latéraux. Espèce perforante.	<i>Phoronis ovalis</i>
II. Lophophore en forme de fer à cheval.	
A. Néphridies à un entonnoir, branche descendante courte. Une seule fibre géante, gauche.	
1. Tentacules prébuccaux de même longueur que les tentacules post-buccaux, latéraux plus longs. Néphridiopore au niveau de l'anus. Absence du mésentère latéral gauche dans la région musculaire (sauf au niveau de la néphridie).....	<i>Phoronis muelleri</i>
2. Néphridiopore sous anus. Tous les mésentères présents. Diodique.	
a) - Présence de glandes nidamentaires, embryons en une seule masse dans le lophophore.....	<i>Phoronis psammophila</i>
b) - Absence des glandes nidamentaires, émission des œufs directement dans l'eau de mer.....	<i>Phoronis architecta</i>
B. Néphridies à deux entonnoirs.	
1. Entonnoir anal grand, oral petit. Pas d'invagination sous le lophophore. Hermaphrodite.	
a) - Absence de la branche descendante des néphridies. Présence d'une papille néphridiale. Deux fibres géantes, gauche et droite. Espèce perforante ou encroûtante.	
— Branche ascendante en 2 chambres horizontales; muscles longitudinaux de 24 à 43.....	<i>Phoronis hippocrepia</i>
— Branche ascendante en arc de cercle aplati; muscles longitudinaux de 37 à 68.....	<i>Phoronis ijmari</i>
b) - Branche descendante aussi longue que l'ascendante. Entonnoir anal légèrement plus grand que l'oral. Une seule fibre géante gauche. Musculature circulaire (3 sphincters) et longitudinale (6 zones) particulières.....	<i>Phoronis pallida</i>
2. Entonnoir anal petit, oral grand. Longue branche descendante. Invagination peu profonde sous le lophophore. Une seule fibre géante, gauche.....	<i>Phoronopsis albomaculata</i>
III. Lophophore à enroulement en spirale. Néphridies à deux entonnoirs.	
A. Entonnoir anal grand, oral petit. Absence de la branche descendante des néphridies. Pas d'invagination sous le lophophore. Deux fibres géantes, gauche et droite.....	
	<i>Phoronis australis</i>
B. Entonnoir anal petit, oral grand. Longue branche descendante des néphridies. Invagination bien marquée. Une seule fibre géante, gauche.....	
	<i>Phoronopsis hamneri</i>
VI. Lophophore à enroulement hélicoïdal. Néphridies à deux entonnoirs, anal grand, oral petit. Longue branche descendante des néphridies. Invagination profonde sous le lophophore.....	
	<i>Phoronopsis californica</i>

CONCLUSIONS et DISCUSSION

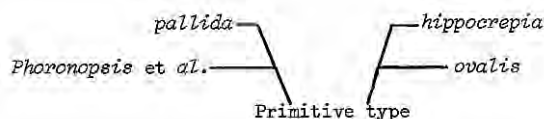
L'étude des caractères taxonomiques a conduit à subdiviser la classe des Phoronida en 5 groupes (Emig, 1971b) que nous discuterons en fonction de ceux qui sont établis par Silén (1952) et Marsden (1959). Ces groupes ont été portés sur le tableau 11, afin de pouvoir les comparer plus aisément.

Les caractéristiques de chaque groupe (d'après Emig, 1971a) ont été données dans un paragraphe précédent (*cf.* Conclusions : les caractères taxonomiques). Les trois auteurs (Tableau 11) sont en accord pour considérer que *Phoronis ovalis* doit constituer à elle seule un groupe : elle présente des caractères bien distincts de toutes les autres espèces de phoronidiens. Silén (1952) remarque que *P. ovalis* peut être considérée comme "primitive" d'après son anatomie et comme très évoluée en fonction de sa biologie et de son éthologie ; cette définition est d'ailleurs acceptée par Marsden (1959) et Emig (1969c), Silén (1952) place *Phoronis psammophila* dans le groupe II., mais, en accord avec Marsden (1959), cette espèce possède les caractères du groupe III. et non ceux du groupe II. Le maintien du genre *Phoronopsis* est discuté par Silén (1952) qui considère que l'invagination sous le lophophore n'est pas caractéristique. Mamkaev (1962) estime que cette invagination, analogue à l'enfoncement de l'appareil ectoneural des entéropeustes, marque une évolution importante chez les phoronidiens. Je pense que, si elle représente une modification anatomique incontestable, l'invagination constitue principalement un excellent caractère pour distinguer les deux genres. Il faut constater qu'aucune étude n'a porté jusqu'à présent sur cette invagination et sa formation larvaire. D'autre part, le genre *Phoronopsis* possède également en propre des caractères qui justifient son maintien (Emig, 1971b). En incluant ce genre dans le groupe III. (correspondant à la catégorie 4 du travail de Marsden), Marsden (1959) précise : « accumulation of more information in the future may justify its subdivision ». ce qui s'est effectivement révélé nécessaire (Emig, 1971b).

TABLEAU 11. *Subdivision de la classe des Phoronida.*

	Silén (1952)	Marsden (1959)	Emig (1971b)
I.	<i>P. ovalis</i>	<i>P. ovalis</i>	<i>P. ovalis</i>
II.	<i>P. hippocrepia</i> <i>P. australis</i> <i>P. psammophila</i>	<i>P. hippocrepia</i> <i>P. australis</i>	<i>P. hippocrepia</i> <i>P. ijimai</i> <i>P. australis</i>
III.	<i>P. muelleri</i>	<i>P. muelleri</i> <i>P. psammophila</i> Genre <i>Phoronopsis</i>	<i>P. muelleri</i> <i>P. psammophila</i>
VI.	<i>P. pallida</i>	<i>P. pallida</i>	<i>P. pallida</i>
V.	Genre <i>Phoronopsis</i>		Genre <i>Phoronopsis</i>

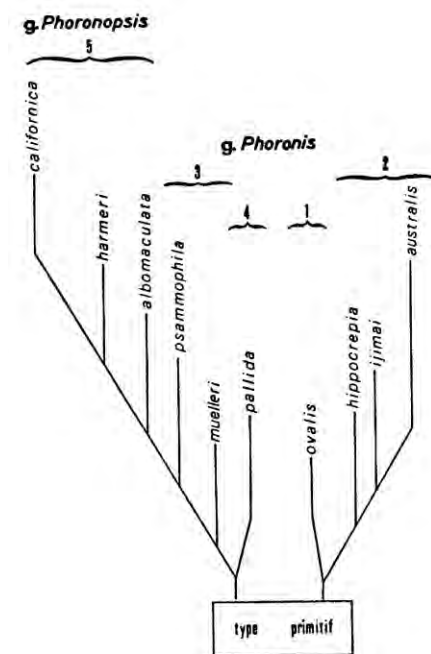
L'un des arguments de Silén (1952) pour la suppression du genre *Phoronopsis* est que *Phoronis muelleri*, *Phoronis pallida* et *Phoronis ovalis* pourraient, tout comme le genre *Phoronopsis*, constituer chacune un genre. En accord avec Silén (1952), Marsden (1959) estime que *P. ovalis*, *P. pallida* et *Phoronis hippocrepia* forment chacune un groupe très distinct. J'ai défini 5 groupes qui peuvent chacun être élevé au rang de genre (le cinquième groupe l'étant déjà - Tableau 11), ce qui confirme et complète les avis des deux auteurs précédents. Pourtant, cette possibilité a été rejetée pour l'instant, car elle compliquerait la systématique des phoronidiens. Je pense que la division en plusieurs genres de la classe des Phoronida, formée de peu d'espèces, pourra être envisagée après une étude de l'anatomie et du développement de la larve correspondant à chaque espèce, Marsden (1959) conclut son travail avec



un essai sur la phylogénie des espèces de phoronidiens. Cet essai se résume aisément par la disposition des différentes espèces, toutes issues d'un type primitif, d'après Marsden (1959) – schéma ci-contre.

D'après nos connaissances actuelles, la phylogénie des espèces de la classe des Phoronida peut seulement faire l'objet d'hypothèses que nous énoncerons ci-dessous. En basant cette phylogénie sur une complexité de plus en plus grande de l'organisation et sur la complication des organismes (Cuénot, 1952), nous pouvons utiliser principalement les caractères taxonomiques suivants : - le lophophore (Tableau 4) : l'évolution du lophophore va à l'origine d'un simple cercle en se compliquant (Silén, 1952), comme chez les brachiopodes ; - les néphridies (Tableau 5) : les deux entonnoirs d'une néphridie seraient, d'après Silén (1952) un phénomène secondaire obtenu par la séparation d'un entonnoir unique par les mésentères latéraux, un seul entonnoir étant alors primitif ; personnellement, je penche également en faveur de cette opinion ; - le nombre de muscles longitudinaux (Tableau 8) ; - les fibres nerveuses géantes (Tableau 6) : elles représentent un organe primitivement pair chez les phoronidiens (Selys-Longchamps, 1907 ; Silén, 1954b) ; pour Zimmer (1964), la nature intraépidermique du système nerveux peut avoir quelque signification phylogénétique, mais l'arrangement spécifique des éléments est d'une importance douteuse pour la spéculation phylogénétique ou l'identification systématique. Personnellement, je pense qu'une espèce possédant deux fibres géantes est plus primitive que celle qui n'en présente qu'une seule, à gauche ; - les gonades (Tableau 9) : l'évolution se faisant de l'hermaphroditisme vers la dioïcité. Le sens de l'évolution reste posé dans le cas de l'incubation ou de l'émission des oeufs directement dans l'eau.

TABLEAU 12. *Phylogenèse des espèces de phoronidiens (Hypothèse).*



D'après l'évolution des différents caractères énoncés ci-dessus, la classe des Phoronida se subdivise phylogénétiquement en 5 catégories (Tableau 12), qui sont également groupées en fonction du substrat : les catégories 1 et 2 sont des espèces perforantes ou encroûtantes, tandis que les autres vivent dans des substrats meubles. Dans chaque catégorie, les espèces se situent les unes par rapport aux autres en fonction de la complexité croissante du lophophore, des néphridies, des muscles longitudinaux. On remarque que *Phoronis pallida* et *Phoronis ovalis* constituent, dans la phylogénie, des catégories particulières par l'aspect primitif de certains caractères taxonomiques et par la complication évolutive de certains autres, Principalement. les groupes II et III ont évolué chacun dans des voies différentes, acquérant les uns et les autres des caractères évolutifs différents, comme le biotope, le lophophore, les muscles longitudinaux, les fibres géantes, les gonades et glandes sexuelles annexes. Quant au groupe V, il est encore difficile de le situer avec certitude ; seule *Phoronopsis albomaculata* présente une forte similitude avec la catégorie III.

Les problèmes de phylogénèse que nous venons d'aborder chez les phoronidiens seront repris ultérieurement et mis en relation avec ceux des autres lophophoriens et des embranchements voisins.



CHAPITRE II.

REGENERATION des PHORONIDIENS

INTRODUCTION

CAUSES DE LA REGENERATION

ÉTUDE DE LA REGENERATION CHEZ *PHORONIS PSAMMOPHILA*

1. Cicatrisation et formation du blastème de régénération
(Stade 1 ; Stade 2 ; Stade 3)
2. Régénération des principaux organes au cours de la régénération de la région antérieure
 - a. *Lophophore*
 - b. *Tube digestif (œsophage ; intestin)*
 - c. *Appareil circulatoire antérieure (stade A à G)*
 - d. *Néphridies (stade a à g)*
 - e. *Mésentères*
 - f. *Epistome*
 - g. *Système nerveux*
3. Régénération postérieure (Stade 3 ; Stade 4 ; Stade 5 : estomac, sinus péristomacal ; fibre nerveuse géante)
4. Conclusions

DISCUSSION

1. Cicatrisation
2. Édification du blastème et amorce de la différenciation tissulaire
 - a. *Ectoderme*
 - b. *Mésoderme*
 - c. *Endoderme*
3. Restitution des structures amputées
 - a. *Influence du mésoderme*
 - b. *Influence du système nerveux*
 - c. *Métaplasie de l'endoderme*
 - d. *Formation du stomodeum et de l'anus*
 - e. *Gonades*

Considérations sur l'autotomie du lophophore et sur la reproduction asexuée

COMPARAISON ENTRE LA REGENERATION ET L'ONTOGENESE

1. Coelomes
2. Mésentères
3. Lophophore
4. Tube digestif
5. Système circulatoire
- 5'. Évolution du système circulatoire
6. Néphridies
7. Système nerveux
8. Conclusions

INCIDENCE DE LA REGENERATION SUR LA SYSTEMATIQUE

CONCLUSIONS

INTRODUCTION

Chez les phoronidiens, le pouvoir de régénération est lié à la remarquable faculté d'autotomie : d'une part autotomie du lophophore (observée pour la première fois en 1858 par Van Beneden) et d'autre part scissiparité (la reproduction asexuée a été soupçonnée en 1903 par Schultz). Ces phénomènes ont fait l'objet de nombreuses observations chez la plupart des espèces de phoronidiens : *Phoronis hippocrepia* : Van Beneden, 1858 ; Giard, 1887 ; Cerfontaine, 1902 ; Selys-Longchamps, 1907 ; *Phoronis ijimai* : Ikeda, 1901 ; Marsden, 1957 ; *Phoronis muelleri* Schultz, 1903 ; *Phoronis psammophila* : Cori, 1890 ; Selys-Longchamps, 1907 ; *Phoronis ovalis* : Harmer, 1917 ; Brattstrom, 1943 ; Marcus, 1949 ; Lönöy, 1951 ; Silén, 1955 ; *Phoronopsis albomaculata* : Gilchrist, 1919. La régénération, étudiée sommairement par Schultz (1903a, b), Selys-Longchamps (1907), Harmer (1917) et Gilchrist (1919), a aussi été abordée par quelques études expérimentales après des amputations réalisées à différents niveaux du corps (Schultz, 1903 ; Selys-Longchamps, 1907 ; Marsden, 1957 ; Emig, 1972a). Comme le note d'ailleurs Selys-Longchamps en 1907 : « Toute l'histoire de la régénération des *Phoronis* est à reprendre dans une étude spéciale ». Il nous a paru opportun d'entreprendre une étude histologique détaillée de la régénération des phoronidiens (Emig, 1972a, b), d'autant qu'aucune étude approfondie n'a encore été réalisée chez ce groupe : zoologique sur l'autotomie et sur la régénération. Mais, ces deux problèmes nous paraissant devoir être envisagés indépendamment, nous nous limiterons, dans ce mémoire, à l'étude de la régénération.

Après avoir rappelé brièvement les processus principaux de la régénération chez les phoronidiens, nous comparerons nos résultats avec ceux décrits chez des invertébrés voisins afin de pouvoir dégager les points essentiels de discussion non seulement sur les phénomènes régénérateurs, mais aussi sur le rôle et l'importance de l'autotomie et de la régénération dans la biologie des phoronidiens. Malgré de nombreux travaux sur l'ontogenèse des phoronidiens, nos connaissances sur ce sujet sont encore fort succinctes. Néanmoins, nous tenterons d'établir des points de comparaison entre la régénération et l'ontogenèse, principalement sur les processus de l'organogenèse dans chacun des cas, afin de pouvoir discuter des relations entre régénération et ontogenèse et d'aborder les relations entre les reproductions sexuée et asexuée.

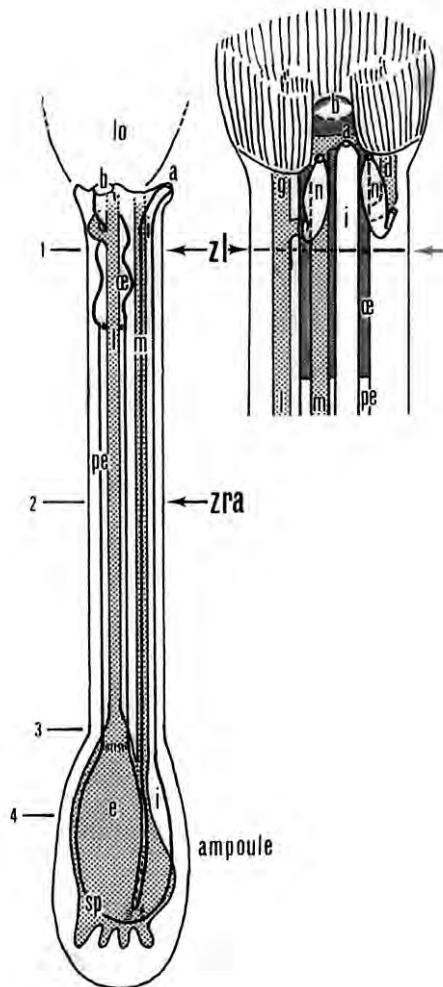
L'importance des phénomènes d'autotomie et de régénération peut être accentué par le fait que ces deux processus font apparaître dans bien des cas des « caractères » qui peuvent masquer les caractères taxonomiques et rendre la détermination difficile, comme nous l'avons déjà suggéré (Emig, 1971b).

CAUSES DE LA REGENERATION

La régénération suit régulièrement soit l'autotomie ou l'amputation du lophophore soit la scissiparité.

L'autotomie du lophophore a été observée chez la plupart des espèces de phoronidiens. Chez *Phoronis psammophila*, elle est aussi fréquemment constatée, et présente en aquarium une périodicité de 15 à 20 jours. Ce phénomène a également été remarqué par Marsden (1957) chez *Phoronis ijimai* (*P. Vancouverensis*). Le lophophore régénéré présente une faible pigmentation blanche qui s'accroît progressivement sous forme de granules de plus en plus nombreux, principalement à la base des tentacules (Fig. 4f). Cette concentration de grains avant l'autotomie a été interprétée comme permettant l'élimination de certains déchets par rejet du lophophore ce qui peut expliquer la périodicité de ce phénomène (Emig, 1971b, 1972b). Marcus (1949) a déjà formulé semblable hypothèse, par analogie avec ce qui se passe chez les ectoproctes qui, d'après Hyman (1959), subissent un processus constant de dégénérescence, avec élimination de corps bruns

(produits de catabolisme : Brien, 1960), suivie d'une régénération des polypes. L'autotomie est aussi provoquée par de brusques changements des conditions de milieu (Emig, 1972b), comme cela se produit chez certaines espèces de bryozoaires.



L'autotomie du lophophore s'effectue, chez les phoronidiens, dans une zone située sous le lophophore, environ aux deux tiers de l'œsophage, immédiatement sous la zone de confluence des deux branches du vaisseau latéral (Fig. 23). Cette autotomie entraîne non seulement la perte du lophophore (organe respiratoire et alimentaire), mais aussi celle de la bouche, de l'anus et des extrémités du tube digestif (œsophage et intestin), des néphridies, du ganglion nerveux central, du nerf circulaire et de la partie antérieure de la fibre nerveuse géante (ou des deux fibres), de l'appareil circulatoire antérieur (Fig. 23). La partie antérieure autotomisée dégénère rapidement après quelques jours, sauf d'après le travail de Silén (1955), chez *Phoronis ovalis*.

Fig. 23. Schémas du corps et de la région distale d'une *Phoronis*, avec représentation des zones d'autotomie (zl, zra).

a : anus ; b : bouche ; d : branche droite du vaisseau ; e : estomac ; g : branche gauche du vaisseau latéral ; i : intestin ; l : vaisseau latéral ; lo : lophophore ; m : vaisseau médian ; n : néphridie ; o : œsophage ; pe : préestomac ; sp : sinus péristomacal sanguin ; zl : zone d'autotomie du lophophore ; zra : zone d'autotomie de reproduction asexuée. 1, 2, 3, 4, correspondent au niveau des sections expérimentales (cf. Emig, 1972a).

Comme autre facteur pouvant provoquer la régénération, il faut citer l'amputation de la région antérieure des phoronidiens, qui est généralement due à l'action de certains prédateurs (Cori, 1890 ; Selys-Longchamps, 1907 ; Emig, 1972b).

La reproduction asexuée dépendant des facultés de régénération est observée en aquarium. Elle est fréquente, chez *Phoronis psammophila*, dans le milieu naturel, généralement chez des individus immatures (Emig, 1972a). Cette reproduction s'effectue par scission autotomique dans une zone située entre la moitié et le tiers postérieur de la région musculaire du métasome, passant au niveau du préestomac et de l'intestin, et des deux vaisseaux sanguins longitudinaux, médian et latéral (Fig. 23). Ce processus conduit à isoler deux fragments (le fragment distal possède un lophophore ; le fragment proximal, une ampoule) qui régénèrent chacun les parties manquantes : respectivement une ampoule et une région antérieure.

Chez *Phoronis ovalis* et *Phoronis ijimai*, la reproduction asexuée se produit au niveau de l'ampoule et non dans la région musculaire (Harmer, 1917 ; Marcus, 1949 ; Marsden, 1957) ; cependant, d'après les figures de ces auteurs, il semble que la division se produise au niveau du préestomac. Chez *Phoronopsis albomaculata*, Gilchrist (1919) a bien observé que la zone d'autotomie est située dans la région musculaire.

Comme Harmer (1917), Gilchrist (1919), Marsden (1957), nous avons constaté que le fragment distal, porteur du lophophore, ne perd pas ce dernier par autotomie (sinon très rarement) au cours de la régénération.

Chez *Phoronis ovalis*, la scissiparité n'est pas le seul mode de reproduction asexuée, car cette espèce se reproduit également par bourgeonnement (Marcus, 1919).

ÉTUDE DE LA REGENERATION CHEZ *PHORONIS PSAMMOPHILA*

Les processus de régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* sont similaires dans les régénérations antérieure et lophophorale. Mais, les trois premiers stades de cette dernière ont des durées nettement plus longues (Fig. 24), tandis qu'à partir du stade 4, c'est-à-dire après l'ouverture du stomodeum, le développement se déroule de façon identique à la régénération antérieure. La chronologie des stades de régénération est portée sur la figure 24.

Les processus de régénération de la région postérieure peuvent être divisés en 5 stades successifs (Fig. 24), dont les trois premiers sont comparables à ceux des deux cas de régénération précédents : aussi ces trois stades seront-ils traités simultanément pour les trois cas de régénération. La formation des principaux organes sera ensuite étudiée brièvement dans la régénération de la région antérieure et dans celle de la région postérieure.

1. CICATRISATION ET FORMATION DU BLASTEME DE REGENERATION

Stade 1

Après la section, la musculature pariétale située au niveau du front de section se contracte, réduisant au maximum l'ouverture de la plaie. Il en va de même pour les extrémités du tube digestif et des vaisseaux sanguins. La musculature du corps, au cours de sa contraction, se retire en arrière de la plaie, de même que les extrémités du tube digestif. Ces retraits sont plus importants lors de la régénération lophophorale que dans la régénération antérieure (Fig. 25, 29a) ; par contre, ils sont pratiquement nuls dans la régénération postérieure, muscles et tube digestif restant en place (Fig. 34a, b).

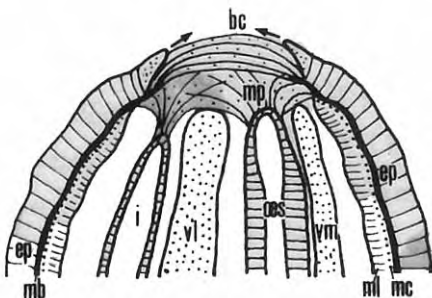


Fig. 25. Schéma représentant le stade 1. Bc : bouchon cicatriciel ; cp : épiderme ; i : intestin ; mb : membrane basale ; me : muscles circulaires ; ml : muscles longitudinaux ; mp : manchon péritonéal ; oes : œsophage ; vl : vaisseau latéral ; vm : vaisseau médian.

Le retrait de la musculature du corps libère la face interne de la membrane basale de l'épiderme et permet l'ancrage de cellules mésodermiques qui repoussent aussi l'épiderme ancien (Fig. 25, 29a, 34a). Ces cellules relient les bords de la plaie, par-dessus cette dernière, et forment ainsi un bouchon cicatriciel. Celui-ci est généralement formé de 3 à 5 couches de cellules, à noyaux allongés et orientés dans le même sens, transversal par rapport à l'axe longitudinal de l'animal (Fig. 25, 29a). Les cellules du bouchon ont des limites bien visibles.

Les cellules péritonéales des extrémités du tube digestif forment également un petit bouchon cicatriciel. Boilly (1967) a décrit chez *Syllis* un processus semblable de fermeture des extrémités du tube digestif, après section. Ces cellules péritonéales s'isolent et émigrent en direction céphalique en formant un manchon qui relie ces extrémités au bouchon cicatriciel de la plaie. Ce manchon péritonéal sert de soutien et de guide aux cellules du tube digestif lors de la régénération ; il ne se forme pas au cours de la régénération postérieure, car chaque extrémité du tube digestif (n'ayant pas subi de retrait de la plaie) entre directement en contact avec le bouchon cicatriciel (Fig. 34a).

Les cellules épidermiques anciennes des bords de la plaie recouvrent progressivement le bouchon cicatriciel et restituent un épiderme (Fig. 26a, 29a, 34a).

Stade 2

L'épiderme ancien recouvre entièrement le bouchon cicatriciel (Fig. 26b, 28a) ; les cellules épidermiques s'épaississent, tandis que les cellules glandulaires (ou leur sécrétion) diminuent. Cet épaississement ne se produit que partiellement dans la régénération postérieure. Les cellules épidermiques sont ancrées perpendiculairement sur le bouchon cicatriciel. Celui-ci régresse et forme, à son contact avec l'épiderme, une nouvelle membrane basale, en continuité avec l'ancienne. D'après Caldwell (1882) et Masterman (1896d), la membrane basale de l'ectoderme chez l'actinotroque est probablement issue des cellules mésodermiques. À la fin de ce stade, le bouchon cicatriciel ne subsiste plus que dans sa région centrale.

Au cours du stade 2, l'extrémité du vaisseau latéral et celle du vaisseau médian s'anastomosent, puis communiquent entre elles ; la circulation sanguine est rétablie, du vaisseau médian vers le latéral dans la régénération antérieure et lophophorale, du vaisseau latéral vers le médian lors de la régénération postérieure (Fig. 30A, 34b).

Lors de la régénération antérieure et lophophorale, des cellules mésodermiques se mettent en place dans les zones correspondant aux futures ébauches lophophorales. Ces cellules repoussent la musculature jusqu'au niveau de l'insertion du futur diaphragme (Fig. 28e, f). Dans la régénération lophophorale, la musculature de la paroi du corps, surtout longitudinale, subit une profonde modification : les longs faisceaux musculaires présents dans la zone d'autotomie disparaissent progressivement pour n'être plus représentés que par leur base (Fig. 29c, e). Cette modification se traduit ultérieurement par l'accroissement régulier de la longueur de ces faisceaux, depuis le nouveau diaphragme en direction postérieure, comme chez un individu normal. Dans la régénération postérieure, des modifications semblables apparaissent lors de la formation de l'ampoule, c'est-à-dire à la fin du stade 3 et au cours du stade 4 (Fig. 34c).

Les cellules œsophagiennes (lors de la régénération antérieure) et les cellules préstomacales (dans la régénération lophophorale) se prolongent le long du manchon péritonéal vers l'épiderme.

Stade 3

Le bouchon cicatriciel ne représente plus qu'un petit amas de cellules au niveau de l'attache antérieure du mésentère médian.

Dans les régénérations antérieure et lophophorale, les cellules œsophagiennes (issues par métaplasie de cellules préstomacales dans la régénération lophophorale) arrivent au contact de l'épiderme, à la limite du bouchon cicatriciel (Fig. 28b ; 29d, e). Le stomodeum s'ébauche (Fig. 28b), s'ouvrant à la fin de ce stade. Les cellules intestinales anciennes commencent leur migration en direction distale dans le manchon péritonéal. Les premières ébauches lophophorales apparaissent (Fig. 28e, f ; 29b). C'est également à ce stade que le vaisseau latéral envoie un capillaire autour de l'œsophage (Fig. 30B, 28d ; 29b, d).

En ce qui concerne la régénération postérieure, les deux extrémités du tube digestif entrent en contact sous la jonction vasculaire qui s'élargit (Fig. 34b). Les cellules préstomacales se différencient en cellules stomacales (Fig. 34d). Vers la fin du stade 3 (ou au début du stade 4), les deux branches du tube digestif se mettent en communication, ce niveau correspondant au pylore (Fig. 34d).

2. REGENERATION DES PRINCIPAUX ORGANES AU COURS DE LA REGENERATION DE LA REGION ANTERIEURE

À l'exception du développement de l'œsophage, régénération antérieure et régénération lophophorale présentent des stades identiques de l'organogenèse. La chronologie de ces stades est représentée sur la figure 24.

a. Lophophore.

Des cellules mésodermiques se mettent en place dans les régions dorso-latérales, au cours du stade 2. Elles repoussent la musculature longitudinale d'abord, circulaire ensuite, vers l'intérieur des

cœlomes, s'appliquant à leur place contre la membrane basale de la paroi du corps, jusqu'au niveau où se fera l'insertion du diaphragme (Fig. 28e). Vis-à-vis de ces cellules mésodermiques, on observe un épaississement de l'épiderme et la disparition de la membrane basale, mettant ces cellules en contact direct avec la couche nerveuse épithéliale et avec l'épiderme (Fig. 28e ; 29b, e). Une amorce d'évagination de l'épiderme marque le début des premières ébauches lophophorales où des cellules épidermiques se disposent sur deux ou trois couches (Fig. 28f, 29b).

Les ébauches du lophophore croissent rapidement et acquièrent la forme de deux cornes (Fig. 26c, d), situées dans les régions dorso-latérales, de part et d'autre du stomodeum, autour duquel elles se développent. Le lophophore prend la forme d'une lèvre dont les bords dorso-latéraux sont les plus élevés (Fig, 26e).

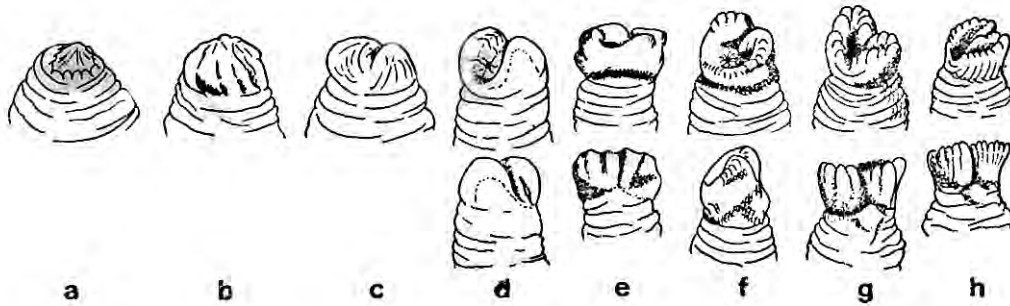


Fig. 26. Stades successifs de la régénération de l'extrémité antérieure, après section (de c à h : en haut vue ventro-latérale, en bas vue dorsale ou dorso-latérale ; 1 mm = 40 μ).

Les tentacules forment d'abord des diverticules en doigt de gant de la paroi cœlomique (Fig. 28h), avant d'apparaître sous forme d'échancrures du bord supérieur de la lèvre lophophorale (Fig. 26f). Les tentacules se développent symétriquement par rapport au plan dorso-ventral, en restant soudés par leur base (Fig. 26g, h ; 28i). Leur régénération s'effectue selon le schéma de la figure 27.

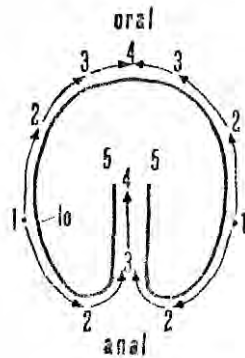


Figure 27. Étapes successives (numérotées de 1 à 5) de la régénération des tentacules et de leur irrigation. Les premiers tentacules apparaissent dans les régions dorso-latérales, en 1 ; la zone d'accroissement (post-buccale) correspond à 5.

Le lophophore tend à prendre une forme en fer à cheval ; les tentacules post-buccaux sont encore disposés en deux rangées parallèles (Fig. 26h, 27). Mais une fois les tentacules prébuccaux régénérés (cf. Emig, 1972b), le nombre de tentacules (de l'ordre de 40 à 50) continue à s'accroître par la région post-buccale (Fig. 24, 27), en même temps que les tentacules de cette région deviennent parallèles aux tentacules ventraux et que les pointes du lophophore s'incurvent. Le lophophore prend alors sa forme définitive en fer à cheval.

b. Tube digestif

- Œsophage :

Les cellules préstomacales anciennes (régénération lophophorale) à l'exception de celles de la gouttière et les cellules œsophagiennes anciennes (régénération antérieure) se prolongent respectivement jusqu'au contact de l'épiderme à la limite du bouchon cicatriciel (Fig. 28b ; 29d, e). Cette croissance est due non seulement à des mitoses, mais aussi à l'aplatissement accentué des cellules.

Le volume des cellules préstomacales et la taille de leur noyau s'accroissent : cette modification constitue le premier stade de la « métaplasie » des cellules préstomacales endodermiques en cellules

œsophagiennes, normalement ectodermiques (Fig. 29d, e). Les cellules de la gouttière préstomacale se différencient de façon progressive. Le diamètre du tube diminue (Fig. 29e). La différenciation des cellules préstomacales, en cellules œsophagiennes conduit à un accroissement de la durée des trois premiers stades de la régénération lophophorale (Fig. 24).

Le stomodeum s'ouvre par suite d'une invagination intra-épidermique (Fig. 28a) qui met en contact direct, bord à bord, cellules œsophagiennes et cellules épidermiques. Dans la régénération lophophorale, cette invagination est suivie par une courte invagination épidermique (Fig. 29b), les cellules épidermiques invaginées forment alors l'épiderme buccal. Cette dernière invagination ne se produit qu'en l'absence de tissu œsophagien (Schultz, 1903a ; Emig, 1972a).

La limite de raccordement n'est plus décelable (Fig. 28f) après l'affrontement des cellules épidermiques et œsophagiennes. Ces dernières sont le siège de nombreuses mitoses. Lors de la régénération antérieure, ces cellules deviennent plus volumineuses et l'œsophage atteint son aspect normal vers le stade 7. En régénération lophophorale, le diamètre de l'œsophage néoformé s'accroît. Des cellules à mucus apparaissent (Fig. 29c), comme dans l'œsophage normal. Le passage œsophage préstomac ancien montre une juxtaposition des cellules des deux épithéliums. Le préstomac s'est différencié sur une longueur correspondant environ à celle de l'œsophage d'un individu normal.

- Intestin :

Au cours du stade 3, les cellules intestinales anciennes émigrent dans le manchon péritonéal, présentent ensuite de nombreuses mitoses et prennent rapidement la même structure que les cellules anciennes. La papille anale apparaît (Fig. 26d ; 28c, j) ; elle correspond à une région d'étalement de l'épiderme, étalement qui déplace en direction dorsale l'ouverture de l'anus. Cette ouverture se produit par perforation de l'épiderme par l'intestin, puis juxtaposition des cellules intestinales avec les cellules épidermiques (Fig. 28c), chaque épithélium restant distinct. Il n'y a pas de formation proctalgie. La papille anale se développe ensuite (Fig. 31, 32g), l'intestin y prenant sa position normale.

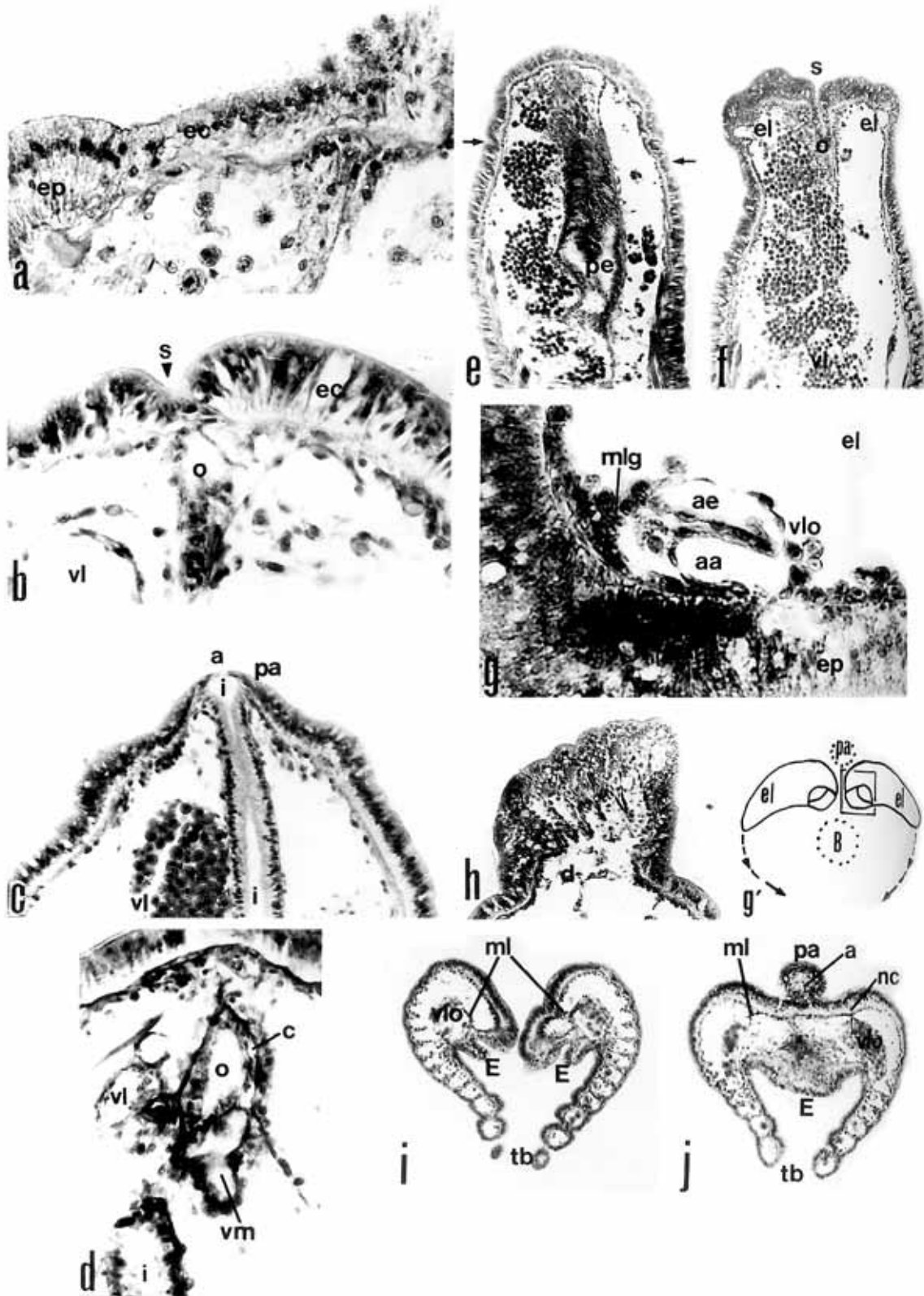
c. Appareil circulatoire antérieur

La section (ou l'autotomie) détermine la rupture du vaisseau médian (afférent) et du vaisseau latéral (efférent) à un niveau situé sous la bifurcation de ce dernier (Fig. 23). L'hémorragie est réduite par contraction des muscles et par colmatage de la plaie par des cellules endothéliales. La circulation sanguine persiste en « va-et-vient » dans chaque vaisseau.

Fig. 28. Régénération antérieure chez *Phoronis psammophila*. (a) Epiderme cicatriciel au stade 2 (2 μ). (b) Formation du stomodeum par invagination intraépidermique (1,9 μ). (c) Formation de l'anus par perforation de l'épiderme (7,1 μ). (d) Développement du capillaire sanguin (= branche droite du vaisseau latéral) autour de l'œsophage (4,9 μ). (e) Mise en place de cellules mésodermiques avec rejet de la musculature et différenciation de l'épiderme ancien, jusqu'au niveau des flèches, stade 3 (9,2 μ). (f) Ebauches lophophorales au stade 4 (9,6 μ). (g) Corne vasculaire droite au stade C, le long du mésentère latéral dans l'ébauche lophophorale (1,9 μ). (g) Schéma des ébauches lophophorales avec emplacement de la coupe g. (h) Ebauches des tentacules (stade 5), non irriguées ; les tentacules postéro-latéraux sont les plus longs (11 μ). (i) et (j) Lophophore en régénération au cours du stade 6 au niveau de l'épistome et de la papille anale (8,3 μ). Les coupes sont toutes longitudinales, sauf d, g, i, f qui sont transversales.

Les dimensions en μ correspondent à 1 mm sur les photographies.

a : anus ; aa : arc afférent ; ae : arc efférent ; B : bouche ; c : capillaire sanguin ; d : diaphragme ; E : épistome ; ec : épiderme cicatriciel ; el : ébauche lophophorale ; ep : épiderme ; i : intestin ; ml : mésentère latéral ; mlg : mésentère latéral gauche ; nc : nerf circulaire ; o : œsophage ; pa : papille anale ; pe : préstomac ; s : stomodeum ; tb : tentacules prébucaux ; vl : vaisseau latéral ; vlo : vaisseau lophophoral ; vm : vaisseau médian.



Stade A.

Les parois de chacun des deux vaisseaux entrent en contact pardessus le mésentère médian, s'anastomosent, puis communiquent entre elles (Fig. 30A). La circulation est rétablie du vaisseau médian vers le vaisseau latéral, Ce stade correspond non à une régénération, mais à une simple réparation (Schultz, 1903a ; Selys-Longchamps, 1907 ; Emig, 1972b). La circulation sanguine, une fois rétablie, ne cessera plus.

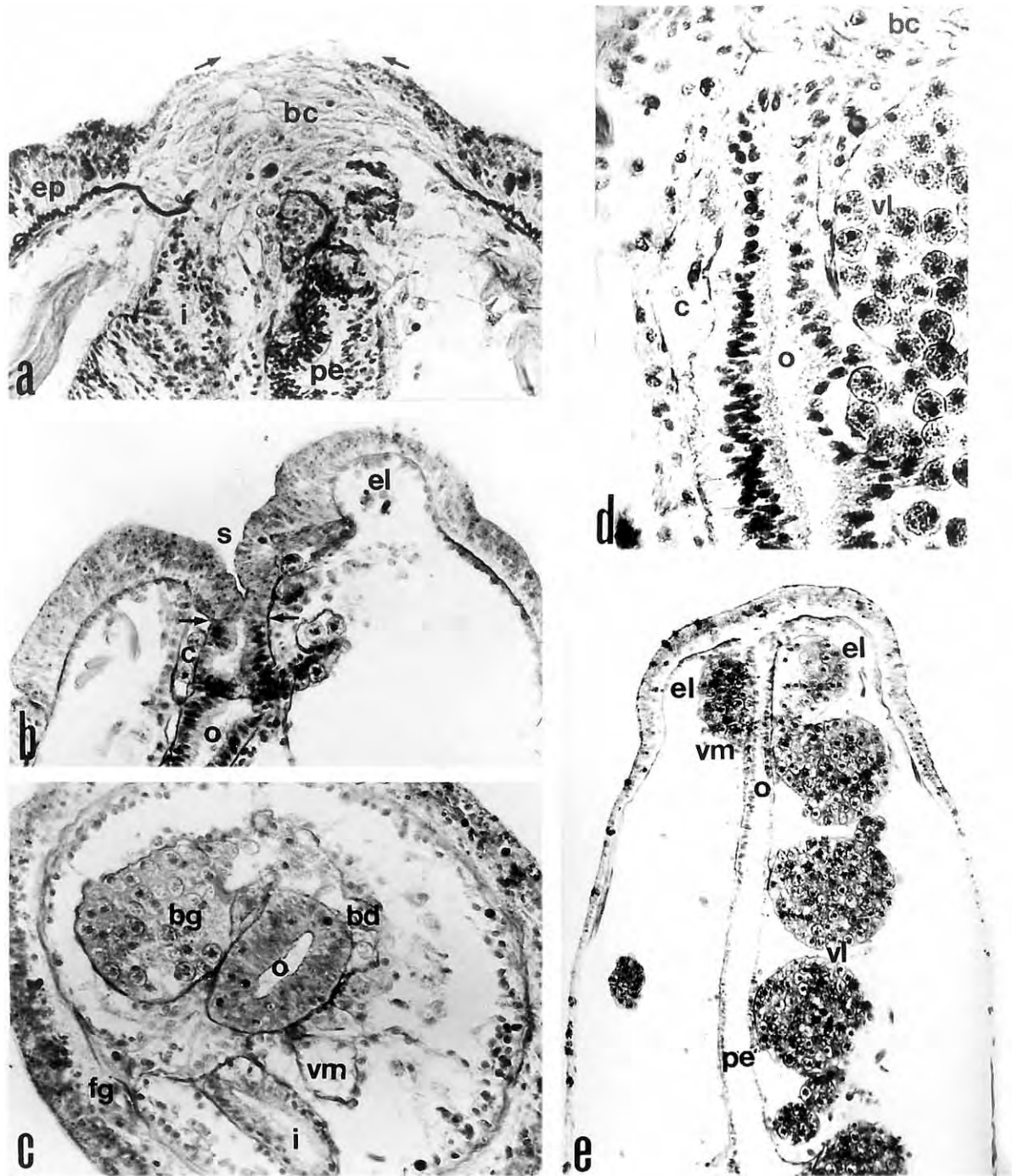


Fig. 29. Régénération lophophorale chez *Phoronis psammophila*. (a) Coupe longitudinale dans le bouchon cicatriciel, stade 1 (3μ). (b) Coupe longitudinale après l'ouverture du stomodeum, stade 3 ; les flèches marquent la séparation entre l'épiderme et l'œsophage régénéré ($3,4\mu$). (c) Coupe transversale à la jonction des deux branches du vaisseau latéral, présence de cellules à mucus dans l'œsophage (3μ). (d) Régénération de l'œsophage par « métaplasie » des cellules préstomacales, début du stade 3, coupe longitudinale ($1,9\mu$). (e) Coupe longitudinale au stade 3 : contact entre œsophage et épiderme à la limite du bouchon cicatriciel et apparition des premières ébauches lophophorales (5μ) ; on constate le rejet de la musculature.

Les dimensions en μ correspondent à 1 mm sur les photographies.

bc : bouchon cicatriciel ; bd : branche droite du vaisseau latéral ; bg : branche gauche ; c : capillaire sanguin ; el : ébauches lophophorales ; ep : épiderme ; fg : fibre nerveuse géante ; i : intestin ; o : œsophage ; pe : préstomac ; s : stomodeum ; vl : vaisseau latéral ; vm : vaisseau médian.

Stade B.

La jonction des deux vaisseaux s'élargit en se juxtaposant à l'œsophage (Fig. 33a). Au moment de l'ouverture du stomodeum, un capillaire prend naissance sur le vaisseau latéral au niveau du contact du mésentère latéral droit avec l'œsophage et s'étend autour de ce dernier (Fig. 28d ; 29b, d ; 30B ; 33b). Ce capillaire s'anastomose avec le vaisseau latéral : ainsi les deux branches de ce vaisseau sont reconstituées, la branche droite est formée par le capillaire et la branche gauche par le vaisseau latéral ancien (Fig. 30B).

L'anneau vasculaire prend ensuite la forme d'un T (Fig. 30B), dont la branche verticale est le vaisseau médian ; la barre du T, accolée à l'œsophage, est formée de la jonction élargie des deux vaisseaux et les extrémités de cette barre sont les branches du vaisseau latéral (Fig. 33b). Il semble que le vaisseau latéral soit à l'origine de l'appareil circulatoire régénéré.

Stade C.

Les premières ébauches du vaisseau lophophoral sont issues des extrémités de la barre du T (donc du vaisseau latéral dont elles prolongent les deux branches). Elles se développent le long des mésentères latéraux vers les cornes lophophorales (Fig. 30C). Le diamètre de la branche droite du vaisseau latéral s'accroît (Fig. 29c). Le diaphragme se met en place, sous la barre du T.

Une invagination de la paroi se produit ensuite dans les cornes vasculaires, près de leur extrémité antérieure, pour aboutir à la barre du T vasculaire dont cette invagination isole finalement les deux extrémités, c'est-à-dire les deux branches du vaisseau latéral (Fig. 30C, 33c). À ce moment, la barre du T devient afférente et le vaisseau médian ne communique plus, s avec les deux branches du vaisseau latéral, que par les extrémités antérieures des cornes vasculaires. L'invagination apparaît dans un plan latéral, délimitant un arc externe ventral (efférent), attaché à la paroi du lophophore par le mésentère latéral, et un arc interne dorsal (afférent), accolé à la paroi interne du lophophore (Fig. 28g). C'est le premier stade de la régénération du vaisseau lophophoral.

Stade D.

Les deux cornes vasculaires se prolongent latéralement et ventralement de chaque côte de l'œsophage en suivant le développement du lophophore (Fig. 30D). Chaque corne forme une branche ventrale du vaisseau lophophoral et chacune est constituée des deux arcs, étroitement accolés, décrits ci-dessus (Fig. 28j, 30D). Le vaisseau médian aboutit au diaphragme sans le traverser, tandis que les deux branches du vaisseau latéral, reliées à la paroi du lophophore par les mésentères latéraux (Fig. 28i), traversent le diaphragme et viennent se placer de chaque côté de l'œsophage en se séparant des mésentères (Fig. 32d, 33c). La branche droite du vaisseau latéral suit le diaphragme sur sa face postérieure et se jette dans la branche gauche.

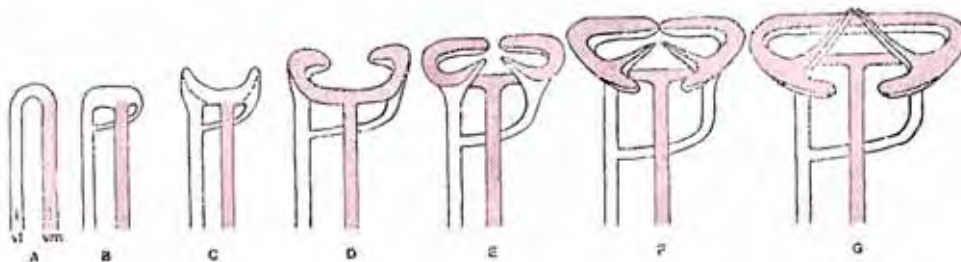


Fig. 30. Principaux stades de régénération de l'appareil circulatoire antérieure (en grisé, vaisseau et arc afférent ; en blanc, vaisseau et arc efférent. Les stades A, D, G sont reproduits selon Selys-Longchamps (1907). vl : vaisseau latéral ; vm : vaisseau médian.

La régénération des capillaires tentaculaires est précédée par celle des tentacules qui apparaissent d'abord dans les régions dorso-latérales. Elle s'effectue suivant le schéma de la figure 27, Le capillaire tentaculaire est formé par la juxtaposition de deux diverticules issus chacun des arcs du vaisseau lophophoral, au niveau de la cloison séparant ces deux arcs. Les diverticules se réunissent en s'engageant dans l'ébauche du tentacule.

Les branches ventrales du vaisseau lophophoral progressent en direction ventrale (Fig. 30E), tandis que dorsalement se constituent deux cornes vasculaires~ formées des deux arcs superposés, et dirigées obliquement dans le plan dorso-ventral (Fig. 30E, 32d) : ce sont les branches dorsales du vaisseau lophophoral. Elles irriguent les pointes dorsales du lophophore et les tentacules post-buccaux.

La branche droite du vaisseau latéral possède un diamètre égal à celui de la branche gauche ; elle commence à s'enfoncer postérieurement sous le diaphragme (Fig. 30E).

Stade F.

Les branches ventrales sont presque arrivées au contact l'une de l'autre (Fig. 30F). Les branches dorsales du vaisseau lophophoral présentent des expansions vasculaires dans les pointes lophophorales (Fig. 30F, 32d).

Stade G.

Les branches ventrales se réunissent et communiquent arc par arc (Fig. 30G). Toute communication directe entre les arcs cesse. Tous les tentacules prébuccaux sont présents. Le vaisseau lophophoral est reconstitué (Fig. 30G). Ultérieurement, les branches dorsales du vaisseau lophophoral continuent leur développement, avec l'accroissement du nombre de tentacules dans la zone post-buccale (Fig. 27).

d. Néphridies

Des cellules mésodermiques se différencient en cellules néphridiales, dès la mise en place du diaphragme, dans le trièdre que forment, dans chaque cœlome oral, épiderme, mésentère latéral et diaphragme (Fig. 32a). La régénération des néphridies se déroule selon 7 stades successifs (Fig. 24, 31).

Stade A

Les cellules néphridiales forment une couche cellulaire (Fig. 32a) qui s'accroît en direction postérieure en écartant la musculature pariétale.

Stade b.

La couche de cellules néphridiales prend la forme d'une gouttière (Fig. 31b), dont la partie concave repousse la membrane basale de l'épiderme. Sous le diaphragme, un processus cellulaire semblable, suivi d'une pénétration dans la paroi du corps, se produit en direction céphalique, tandis que la membrane basale disparaît.

Stade c.

Les cellules néphridiales pénètrent au niveau du diaphragme dans l'épiderme où elles sont entourées par la couche nerveuse épithéliale. En dessous, la gouttière néphridiale se referme progressivement avec formation d'une membrane basale sur le côté externe du bord ventral. La gouttière représente la branche ascendante de la néphridie. Cette branche se forme par cavitation d'une plaque épithéliale mésodermique et par prolifération mitotique, principalement des bords de la plaque.

Stade d.

Au-dessus du diaphragme, les cellules néphridiales forment une évagination intraépidermique dans la couche nerveuse vers la papille anale (Fig. 31d). Cette évagination est précédée d'un renflement épidermique externe (Fig. 31d).

Sous le diaphragme, la gouttière (branche ascendante) se referme postérieurement et antérieurement, laissant subsister une « fenêtre » ovale (Fig. 32b). Celle-ci permet à la branche ascendante de communiquer avec une nouvelle gouttière formée par les cellules des bords (refermés) de la branche ascendante, et représentant la future branche descendante de la néphridie

(Fig. 31 d, 32b). C'est au cours de ce stade, parfois à la fin du précédent, que débute la disparition des mésentères latéraux près de l'ouverture du futur entonnoir de la néphridie (Fig. 31d, 32 f).

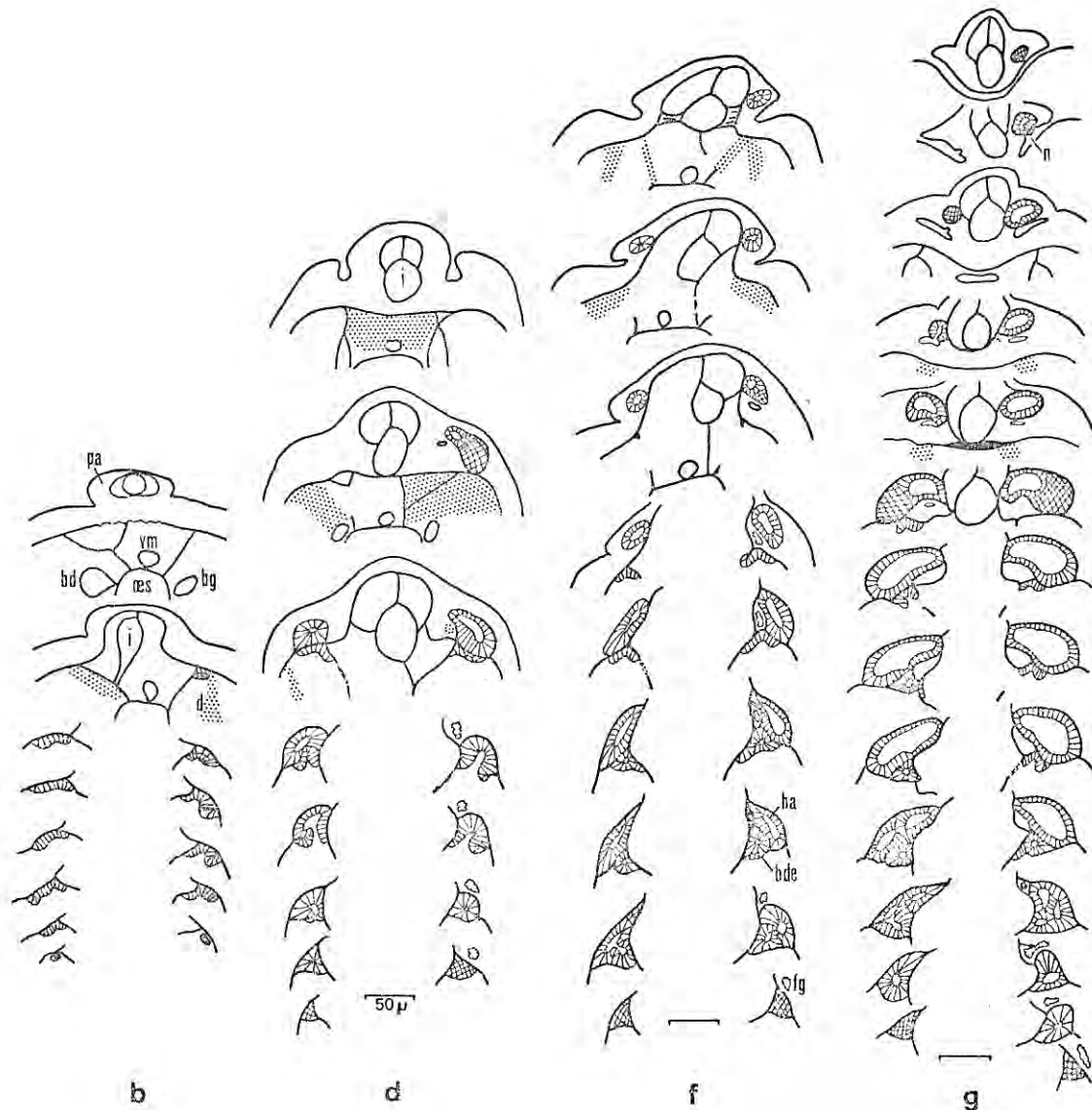


Fig. 31. Représentation schématique (par coupes transversales sériées) des stades b, d, f, g de la régénération des néphridies de *Phoronis psammophila*.

ba : branche ascendante de la néphridie, bde : branche descendante ; bd : branche droite du vaisseau latéral ; bg : branche gauche ; d : diaphragme ; fg : fibre géante gauche ; i : intestin ; n : néphridiopore ; ces : œsophage ; pa : papille anale ; vm : vaisseau médian.

Stade e

La branche ascendante pénètre obliquement dans la papille anale et se place de chaque côté de l'intestin (Fig. 32e). Les bords de la nouvelle gouttière se referment progressivement (Fig. 32f) ; leur réunion à la fin de ce stade reconstitue la branche descendante, Une membrane basale marque la séparation entre les épithéliums des deux branches.

Stade f

La branche ascendante pénètre dans une expansion épidermique de la papille anale (Fig. 31f, 32c) et l'ouverture du néphridiopore s'amorce. La lumière de la branche ascendante augmente, tandis qu'elle s'élargit transversalement. Les mésentères latéraux ont totalement disparu (Fig. 31f).

Stade g

Le néphridiopore s'ouvre sur les parois latérales de la papille anale, sous l'anus, de chaque côté de l'intestin. L'ouverture se produit suivant un processus semblable à celui qui assure le percement de l'anus (Fig. 31g, 32g). Le diamètre de la branche ascendante s'accroît dans le plan latéral, la lumière de la branche augmente et les cellules néphridiales s'aplatissent (Fig. 31g). L'entonnoir de la néphridie est régénéré au cours de ce stade.

Les néphridies ne diffèrent plus de celles d'individus normaux (Emig, 1968a, 1969c). Leur régénération est entièrement réalisée par des cellules mésodermiques, comme c'est le cas des néphridies thoraciques des sabelles (Kœchlin, 1964) et des protonéphridies des endoproctes (Brien, 1960) et non comme chez les entéro-pneustes où les néphridies sont régénérées par l'ectoderme et le mésoderme (Dawydoff, 1909).

e. Mésentères

Lors de la formation du bouchon cicatriciel, les cellules des mésentères se mettent en continuité avec celles du bouchon. Les mésentères régénèrent ensuite, depuis les parties anciennes, en direction céphalique ; seul le mésentère médian ne sera reformé qu'ultérieurement.

Par suite du retrait des deux extrémités du tube digestif, les mésentères latéraux présentent au-dessus de ces extrémités, une disposition parallèle entre eux et avec les mésentères principaux (oral et anal) - Fig. 33a. Les régions antéro-latérales, délimitées par les mésentères latéraux correspondent aux ébauches lophophorales.

Au niveau de la jonction des deux vaisseaux sanguins~ puis ultérieurement de la barre du T sanguin, la position des mésentères est schématisée sur la figure 33a, b (Fig. 28d, 29c) ; postérieurement elle correspond à celle de la figure 5. Les mésentères latéraux se prolongent ensuite dans les ébauches lophophorales en servant de support aux cornes vasculaires du vaisseau lophophoral, et, plus précisément, à l'arc externe efférent après l'invagination de la paroi de ces cornes (Fig. 28g). Lors de l'apparition des tentacules dorsaux, ces mésentères subissent une rotation d'environ 180°, mais ils ne suivent pas les branches dorsales du vaisseau lophophoral (Fig. 28i, j). Dès le stade 4, la disposition des mésentères latéraux, schématisée sur la figure 33c, sera définitive au-dessus du diaphragme, et modifiée en dessous lors de la disparition de ces mésentères.

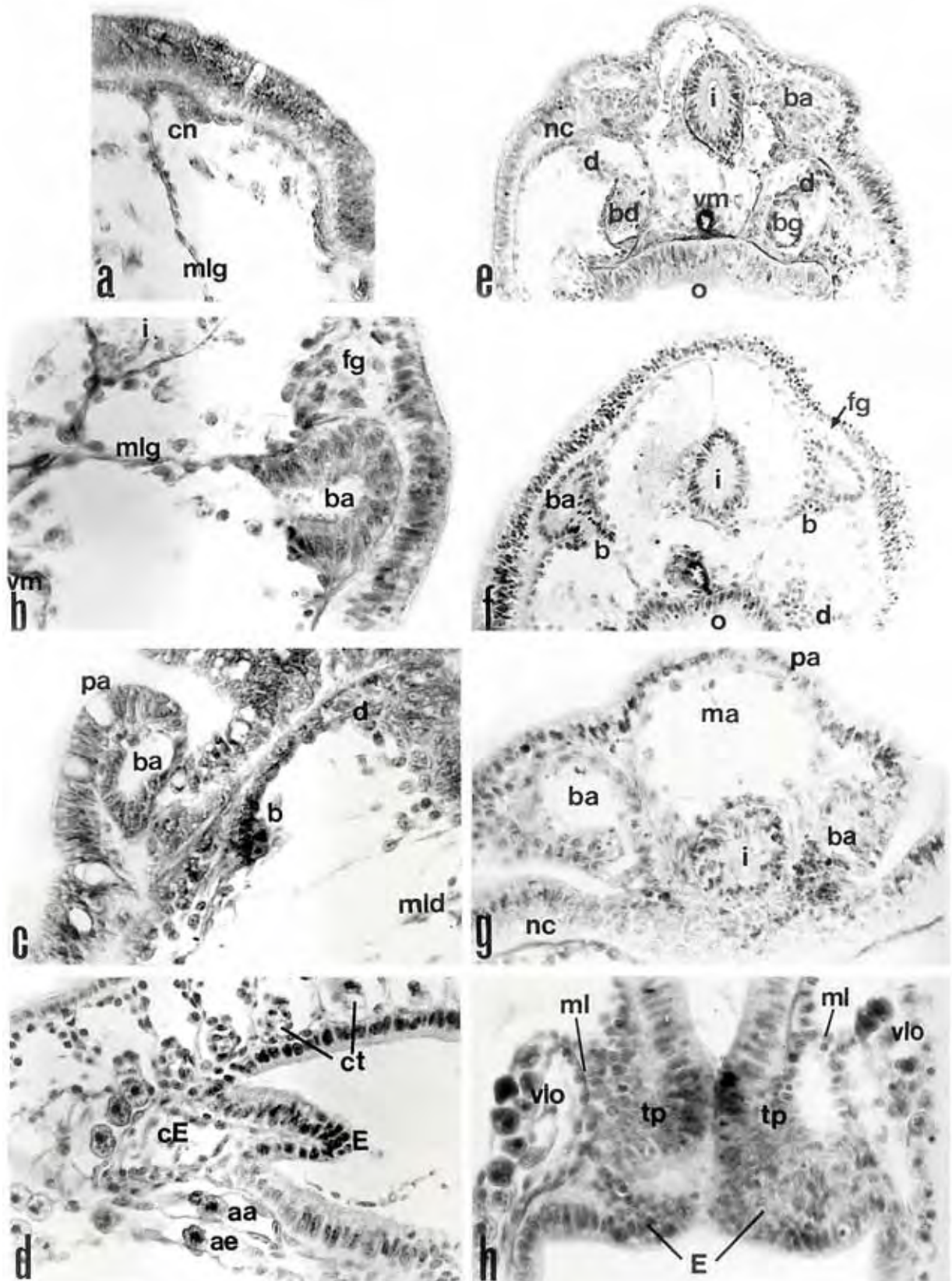
Le diaphragme, séparant le mésosome du métasome, se forme depuis la paroi des régions dorso-latérales, immédiatement sous les ébauches lophophorales, jusque sous la barre du T sanguin. Représente d'abord par une mince couche cellulaire, le diaphragme s'épaissit pour former un septum et toute structure située antérieurement devient mésosomique (Fig. 31 ; 32e, f). Ventralement, le diaphragme suit la régénération du lophophore. Le mésentère oral, présent au-dessus du diaphragme, disparaît totalement du mésosome avant la jonction des branches ventrales du vaisseau lophophoral. Le mésentère anal reste métasomique et se prolonge dans la papille anale, reliant la paroi de celle-ci à l'intestin (Fig. 31 ; 32 e, f, g).

La dernière modification consiste en la disparition progressive des mésentères latéraux depuis l'entonnoir des néphridies jusqu'au diaphragme, mettant ainsi en communication cœlomes anal et oral. Cette modification entraîne également la disparition du mésentère médian dans sa partie antérieure (Fig. 31, 32f).

Fig. 32. Régénération antérieure chez *Phoronis psammophila*. (a) Différenciation des premières cellules néphridiales, stade a (2 μ). (b) Coupe au niveau de la « fenêtre » ovale de la branche ascendante de la néphridie gauche, stade d (1,7 μ). (c) Position de la branche ascendante (stade f) dans le renflement épidermique (1,8 μ). (d) Régénération de l'épistome, coupe au niveau des diverticules vasculaires (1,8 μ). (e) Néphridies au stade e, passage du diaphragme par les deux branches du vaisseau latéral (3,7 μ). (f) Néphridies au stade e, au niveau de la branche descendante, disparition des mésentères latéraux (3,6 μ). (g) Papille anale au niveau du néphridiopore, stade g (1,7 μ). (h) Jonction des deux replis de l'épistome au-dessus de la bouche (1,8 μ). Toutes les coupes sont transversales, sauf c, longitudinale.

Les dimensions en μ correspondent à 1 mm sur les photographies.

aa : arc lophophoral afférent ; ae : arc lophophoral efférent ; b : branche descendante de la néphridie, ba : branche ascendante ; bd : branche droite du vaisseau latéral, bg : branche gauche ; cE : cavité coelomique de l'épistome ; cn : cellules néphridiales ; ct : capillaire sanguin tentaculaire ; d : diaphragme ; E : épistome ; fg : fibre géante gauche ; i : intestin ; ma : mésentère anal ; ml : mésentère latéral ; mld : mésentère latéral droit ; mlg : mésentère latéral gauche ; ne : nerf circulaire ; o : œsophage ; pa : papille anale ; tp : tentacule post-buccal ; vlo : vaisseau lophophoral ; vm : vaisseau médian.



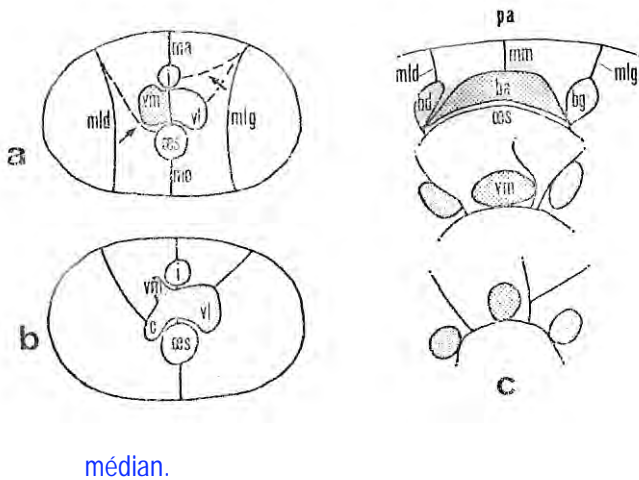


Fig. 33. Disposition des mésentères lors de la régénération, d'après, des coupes transversales : a - au cours du stade 3, les flèches indiquent le déplacement vers l'arrière des mésentères latéraux ; b - au niveau du départ du capillaire (stade 4) ; c - au stade 5, au-dessus du diaphragme (au niveau de la barre du T vasculaire), puis en dessous.

ba. : barre du T ; bd : branche droite du vaisseau latéral ; bg : branche gauche ; c : capillaire ; i : intestin ; ma : mésentère anal ; mld : mésentère latéral droit ; mlg : mésentère latéral gauche ; mm : mésentère médian ; mo : mésentère oral ; oes : œsophage ; pa : papille anale ; vl : vaisseau latéral ; vm : vaisseau

médian.

f. Epistome

L'épistome régénère à partir de deux zones épidermiques situées à la base des tentacules, sur la face interne de chaque pointe du lophophore. Dans chacune se forme un repli épidermique (Fig. 28i), innervé par la couche nerveuse épithéliale. Des cellules mésodermiques du cœlome lophophoral induisent une cavité qui se développe parallèlement au repli épidermique (Fig. 32d). Les deux replis se rejoignent près de la bouche (Fig. 32h). L'épistome prend la forme d'une lèvre, qui se prolonge dans la bouche par un renflement épidermique fortement cilié (Fig. 28j). La cavité de l'épistome est fermée dorsalement par le vaisseau lophophoral et les tentacules post-buccaux, mais elle communique largement avec le cœlome lophophoral dans sa région postéro-ventrale.

g. Système nerveux

La couche nerveuse épithéliale est présente dès les premiers stades, entre le bouchon cicatriciel et l'épiderme cicatriciel (Fig. 28a, b, e ; 29e).

Au cours des derniers stades, le ganglion central est régénéré depuis la couche nerveuse épithéliale régénérée, tandis que le nerf circulaire l'est à partir de la couche ancienne (Fig. 32e, g).

La fibre nerveuse géante subit un retrait des bords de la plaie. À partir du stade 4, elle envoie des prolongements nerveux en direction céphalique. Elle se place contre le bord dorsal de la branche ascendante de la néphridie gauche (Fig. 32b, f) et se prolonge jusque dans le ganglion.

La régénération du système nerveux n'a été étudiée que très sommairement dans les trois cas envisagés de régénération. Elle nécessite une étude approfondie que nous entreprendrons ultérieurement.

3. RÉGÉNÉRATION POSTÉRIEURE

La régénération postérieure, divisée en 5 stades successifs, concerne principalement la régénération de l'estomac et du sinus péristomacal. Les stades 1 à 3 ont fait l'objet d'une description dans un paragraphe précédent, aussi commencerons-nous cette étude à partir du stade 3 seulement. La durée de chaque stade de la régénération postérieure a été portée sur la figure 24.

Stade 3

Les deux extrémités du tube digestif se rapprochent (Fig. 34b) ; leurs cellules anciennes se sont prolongées, au stade 2, vers le mésentère médian le long du bouchon cicatriciel. La section du

préestomac diminue et s'arrondit. À la fin du stade, les deux extrémités du tube entrent en contact sous la jonction des deux vaisseaux, entre celle-ci et la membrane de l'épiderme cicatriciel.

Par un processus semblable à celui qui met en place les cellules œsophagiennes dans la régénération lophophorale, les cellules préstomacales se différencient en cellules stomacales. Ces dernières sont d'abord différenciées dans la région proximale, jusqu'au niveau de la jonction vasculaire ; les cellules de la gouttière ne sont pas présentes dans cette région qui correspond à la zone d'étalement des cellules préstomacales anciennes (non issues de la gouttière). La différenciation se poursuit ensuite en direction distale. Dans un plan transversal, elle débute près de l'insertion du vaisseau latéral et se continue de chaque côté du préestomac vers la gouttière, dans laquelle s'observe la même transformation. Mais celle-ci n'est que partielle, car après réduction de sa largeur, la gouttière reste représentée sous la forme d'une bande verticale de cellules ciliées.

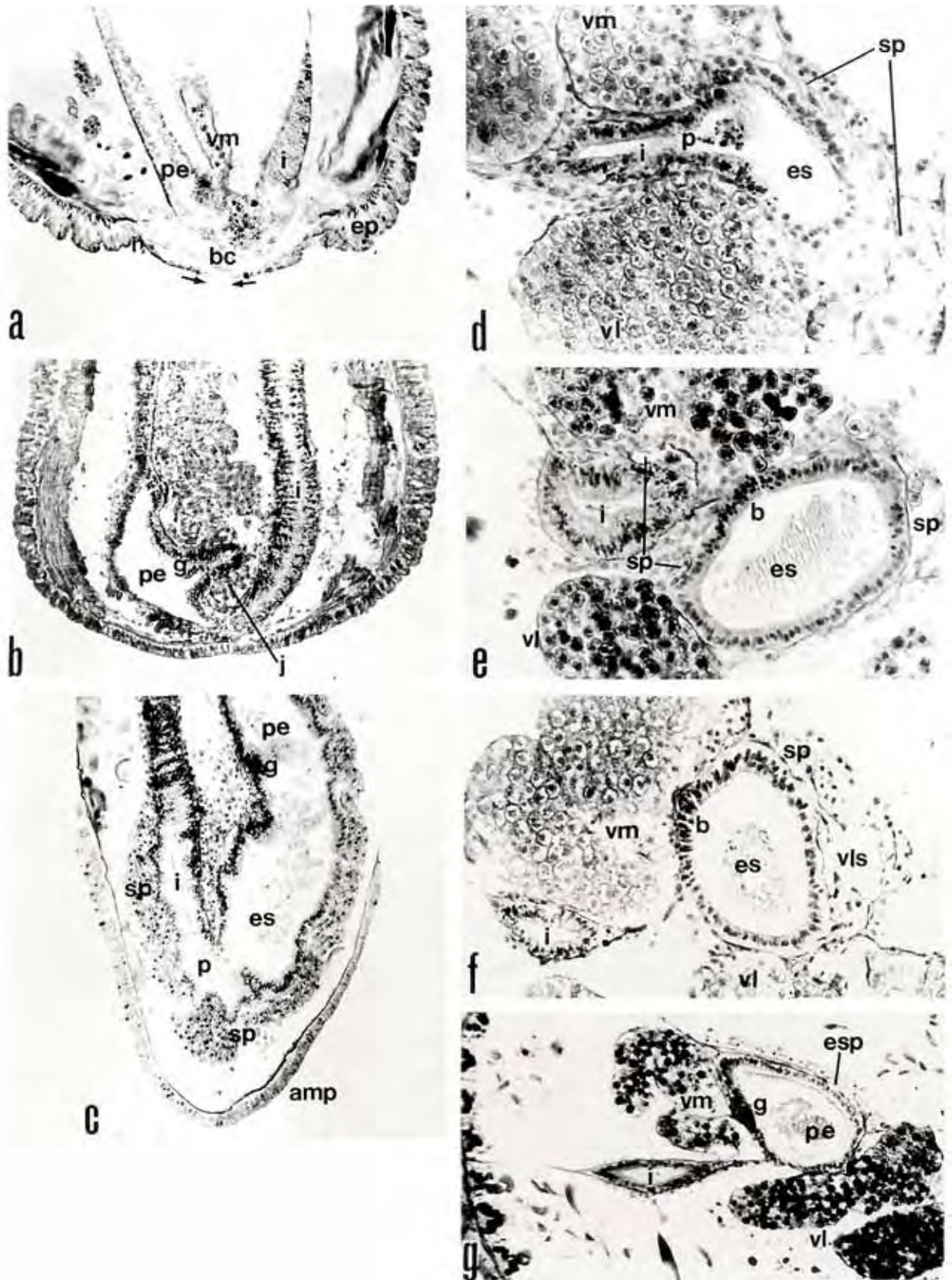
Stade 4

Les cellules intestinales et stomacales se juxtaposent ; une ouverture remet en communication les deux branches du tube digestif, elle correspond au pylore (Fig. 34d). L'estomac différencié atteint une longueur de 500 μ environ, Les mitoses y sont nombreuses, surtout dans la région postérieure. La différenciation se continue en direction distale (Fig. 34g), Le passage au préestomac ancien se fait d'abord par élargissement de la gouttière, puis par celui du tube restant. Les cellules intestinales qui ont émigré ne se distinguent plus des anciennes, la région postérieure de l'intestin s'élargit progressivement.

Des cellules péritonéales se disposent le long de la membrane basale de l'estomac néo-formé, Celle-ci devient lacuneuse (Fig. 34d) dans la région postérieure d'abord, puis en direction distale en même temps que le préestomac se différencie en estomac (Fig. 34g). Le vaisseau latéral s'ouvre dans l'espace ainsi déterminé, au niveau de la jonction des deux vaisseaux, et se met en communication ventralement avec le vaisseau médian : c'est le premier stade de la régénération du sinus péristomacal (Fig. 34d).

L'épiderme cicatriciel présente une hauteur égale à la moitié de celle de l'épiderme ancien. Les mitoses y sont nombreuses. La musculature longitudinale de la paroi du corps est progressivement rejetée dans les cavités coelomiques et remplacée par des cellules mésodermiques. Dans cette zone, l'épiderme ancien diminue également en épaisseur. Ces modifications sont les premières manifestations de la formation et du développement de l'ampoule (Fig. 34c).

Fig. 34. Régénération postérieure chez *Phoronis psammophila*. (a) Mise en place du bouchon cicatriciel, stade 1 (3,3 μ). (b) Les deux extrémités du tube digestif entrent en contact sous la jonction vasculaire, stade 3 (7,1 μ). (c) Sinus péristomacal entourant l'estomac et l'intestin élargi ; la musculature pariétale a été rejetée (7,6 μ). (d) Pylore, apparition du sinus péristomacal par mise en communication des deux vaisseaux, stade 4 (2,9 μ). (e) Coupe passant au-dessus de la jonction de ces deux vaisseaux, stade 5 : présence du sinus péristomacal et formation de celui-ci autour de l'intestin (3,3 μ). (f) Coupe passant nettement au-dessus de la jonction, stade 5 : présence du vaisseau latéral secondaire (3,5 μ). (g) Coupe dans la zone de différenciation des cellules préstomacales, stade 5, avec formation de l'espace péristomacal (5,9 μ).
Les dimensions en μ correspondent à 1 mm sur les photographies. Coupes longitudinales : (a), (b), (c) ; transversales : (d à g).
amp : ampoule ; b : bande ciliée de cellules stomacales ; bc : bouchon cicatriciel ; ep : épiderme ; esp : espace péristomacal ; es : estomac ; g : gouttière préstomacale ; i : intestin ; j : jonction vasculaire ; p : pylore ; pe : préestomac ; sp : sinus péristomacal. ; vl : vaisseau latéral ; vls : vaisseau latéral secondaire ; vm : vaisseau médian.



Stade 5

L'ampoule est redevenue fonctionnelle ; la musculature y est absente. La paroi du corps se sépare de la partie postérieure du tube digestif, entraînant les mésentères principaux, tandis que les mésentères latéraux disparaissent de l'ampoule (Fig. 34e, f, g).

- Estomac :

Les cellules stomacales se multiplient par mitose ; elles deviennent plus hautes et leur noyau, en prenant une forme plus allongée, se place à la base des cellules (Fig. 34e). L'estomac a une longueur de l'ordre de 1 mm, son diamètre s'accroît. La région postérieure de l'estomac est caractérisée par l'absence de cellules de la gouttière. Celle-ci, au-dessus de la jonction, prend la forme d'une bande ciliée (Fig. 34f), tandis qu'apparaît au niveau de la jonction une couche horizontale de cellules à mucus. L'estomac prend progressivement l'aspect normal. Dans le pylore, les épithéliums de l'estomac et de l'intestin sont juxtaposés. Des cellules mésodermiques, accolées à la membrane basale du pylore, se différencient en cellules musculaires. La section de l'intestin s'élargit dans la partie englobée par le sinus sanguin (Fig. 34c).

- Sinus sanguin péristomacal :

Le sinus péristomacal est reconstitué en premier lieu par l'établissement d'une communication entre le vaisseau latéral et le vaisseau médian à travers l'espace péristomacal (voir stade 4), par le côté ventral de l'estomac (Fig. 34d). Le sinus entoure ensuite dorsalement l'intestin par liaison du vaisseau médian avec le vaisseau latéral. Dans le cœlome oral droit, le sinus se prolonge en direction antérieure par un vaisseau latéral secondaire (Fig. 34f), qui, plus tard, traverse latéralement le mésentère oral, puis le mésentère latéral droit (là où ce dernier subsiste), et s'anastomose d'une part avec le vaisseau latéral, d'autre part avec le vaisseau médian. Depuis la jonction des deux vaisseaux, le sinus se prolonge le long du côté dorsal de l'estomac vers le préestomac (Fig. 34e). Au contact de ce sinus, la membrane basale de l'estomac s'amincit et n'est plus décelable sur des coupes histologiques (Fig. 34c). En définitive, le sinus entoure complètement l'estomac et la région élargie de l'intestin (Fig. 34c) ; il met les deux vaisseaux longitudinaux en communication sur toute sa longueur. Des caecums apparaissent non seulement sur le vaisseau latéral, mais aussi sur le vaisseau latéral secondaire, ce qui confirme la dénomination de celui-ci, car le vaisseau médian n'en possède jamais. La jonction initiale des deux vaisseaux se confond avec le sinus.

- Fibre nerveuse géante :

La fibre géante ne subit pas de retrait de la plaie. Des cellules nerveuses, apparues lors de la formation de la couche nerveuse épithéliale de l'épiderme cicatriciel, s'appuient contre l'extrémité de cette fibre. Cette dernière se prolonge ensuite le long de l'insertion du mésentère latéral gauche jusque dans la région postéro-centrale de l'ampoule.

À la fin du stade 5, la régénération postérieure est terminée, mais l'ampoule poursuit encore son développement.

4. CONCLUSIONS

Après l'étude des trois cas naturels de régénération chez *Phoronis psammophila*, nous pouvons comparer et rapprocher certains processus de leur organogenèse. Ainsi, cicatrisation et formation du blastème s'effectuent suivant des processus semblables dans les trois cas de régénération, de même que la réparation du système circulatoire (premier stade), la régénération de la partie manquante de l'intestin. Régénération antérieure et régénération lophophorale sont réalisées grâce aux mêmes processus bien que la durée des premiers stades soit plus longue dans le deuxième cas. Seule la régénération de l'œsophage diffère. En effet, en l'absence de tissu œsophagien, la formation du stomodeum après invagination intraépidermique est suivie d'une invagination épidermique.

La différenciation des cellules préstomacales en œsophage (régénération lophophorale), ectodermique, et en estomac (régénération postérieure), endodermique, se déroule selon un processus semblable dans les deux cas. Mais, alors que la gouttière préstomacale subsiste dans la majeure partie de l'estomac sous forme d'une mince bande ciliée, elle est totalement absente dans l'œsophage.

Dans les régénérations antérieure et lophophorale, la fibre nerveuse géante subit un retrait des bords de la plaie, tandis qu'elle se maintient en place dans la régénération postérieure ; de même, l'épiderme croît en hauteur dans les régions où il participe à la régénération du lophophore, tandis que sa hauteur correspond à la moitié de celle de l'épiderme voisin dans la région de développement de l'ampoule, lors de la régénération postérieure.

Chez les phoronidiens¹, la régénération est la suite inéluctable du processus de l'autotomie ou de l'amputation. Lors de la perte de la région antérieure par autotomie, la régénération relève de la physiologie de l'animal (Régénération physiologique, Abeloos, 1932). Mais, les facultés élevées de régénération permettent aux animaux de répondre à l'action traumatique des prédateurs auxquels ils sont soumis de façon intense par leur mode de vie. De plus, lors d'une scissiparité, la régénération ne constitue qu'une phase du processus de reproduction asexuée.

Les phoronidiens illustrent l'opinion d'Abeloos (1932) : les formes animales capables de se reproduire par voie asexuée sont également capables de régénération traumatique.

DISCUSSION

Chez les phoronidiens, comme chez la plupart des espèces, la régénération se déroule en trois phases distinctes : cicatrisation, édification d'un blastème, restitution des structures amputées (différenciation des tissus). Nous confronterons ces différentes phases avec celles qui se manifestent chez d'autres invertébrés. Au cours de cette discussion, nous ferons appel à certains résultats encore inédits portant sur la régénération et l'anatomie ultrastructurale des phoronidiens.

1. CICATRISATION

La fermeture de la plaie par contraction musculaire correspond à un processus mécanique, mentionné par de nombreux auteurs chez les espèces les plus variées. Cette obturation favoriserait non seulement la cicatrisation par rapprochement des bords de la plaie (Lender, 1965 ; Boilly, 1967a ; Franc, 1970), mais elle limite aussi au maximum la zone de contact avec le milieu extérieur. Le retrait de la musculature pariétale et de la fibre nerveuse géante à partir des bords de la blessure a également été observé chez d'autres espèces, notamment par Chapron (1969).

Dans les trois cas de régénération envisagés chez les phoronidiens, un **bouchon cicatriciel** est constitué de cellules mésodermiques, issues principalement de la somatopleure voisine. La région superficielle assure la fermeture complète de la blessure ; elle est formée de cellules histologiquement bien individualisées. La région plus profonde correspond aux manchons péritonéaux, issus de la splanchnopleure (sauf dans la régénération postérieure), et à la présence de nombreux cœlomocytes (phagocytes). Le bouchon cicatriciel des phoronidiens se rapproche de ceux décrits chez les annélides par Chapron (1969 ; 1970a, b), par Buongiorno-Nardelli et Thouveny (1966). Ce bouchon cicatriciel mésodermique est provisoire ; il ne représente qu'un processus de fermeture de la plaie et sert de substratum aux migrations cellulaires qui rétablissent la continuité de l'épiderme, comme le remarquent les auteurs précédemment cités. Ce bouchon régresse ensuite, ce qui paraît indispensable à la poursuite de la régénération. Comme le pense Chapron (1970a), ce bouchon cicatriciel constitue un stade de pré-régénération. En accord avec cet auteur (1970a, c), le bouchon cicatriciel n'est pas un tissu blastématique et il ne participe pas histologiquement à la morphogenèse régénératrice. Chez les sipunculien, la fermeture de la

¹ Les résultats de l'étude de la régénération chez *Phoronis psammophila* ont été comparés et discutés avec ceux décrits par divers auteurs chez d'autres espèces de phoronidiens (cf. Emig, 1972a, b), nous ne les reprendrons pas dans ce mémoire.

blessure, après contraction musculaire, est assurée par des cœlomocytes amœboïdes qui par différenciation ultérieure forment le mésoderme du régénérat (Schleip, 1935, 1936).

Les cellules de l'épiderme ancien perdent leurs liens avec la membrane basale. Elles glissent sur les cellules du bouchon cicatriciel et recouvrent totalement la plaie. Ce phénomène caractéristique de la phase de cicatrisation (Abeloos, 1932) est chez les phoronidiens comparable à celui observé chez les annélides (Buongiorno-Nardelli et Thouveny, 1966 ; Thouveny, 1967 ; Chapron, 1970c). Chez ces dernières, ce sont les cellules épidermiques basales (cellules en état préfonctionnel) qui, d'après Chapron (1969, 1970c), forment l'épiderme cicatriciel, les cellules glandulaires étant rejetées. Selon Buongiorno-Nardelli et Thouveny (1966), Thouveny (1967), l'épiderme néo-formé est issu de cellules épidermiques dédifférenciées et les cellules glandulaires dégénèrent. Chez les bryozoaires phylactolèmes où le bourgeon est issu de la prolifération de cellules basales indifférenciées de l'épiderme, les cellules ectodermiques et somatopleurales participent à la formation du tissu cicatriciel (Hyman, 1959).

Dans l'épiderme normal de certains phoronidiens, il existe d'après les travaux de Silén (1954b) des cellules indifférenciées. D'après nos observations en microscopie électronique chez *Phoronis psammophila*, des cellules épidermiques banales se différencient progressivement en cellules glandulaires, mais la plupart des cellules épidermiques sont des éléments nettement différenciés (cellules glandulaires). Chez *Phoronis psammophila*, tous les types cellulaires de l'épiderme ancien participent à la formation de l'épiderme cicatriciel. Le devenir des cellules glandulaires ne peut être précisé ; cependant, nous pouvons émettre l'hypothèse qu'elles sont rejetées, qu'elles dégénèrent ou qu'elles sont recyclées, après différenciation. La différenciation consisterait en la perte partielle ou complète des structures associées à l'état différencié et en l'acquisition concomitante de caractères nucléaires et cytoplasmiques compatibles avec la division cellulaire (Hay, 1962, 1968). En effet, chez *Phoronis psammophila*, dès l'activation des cellules épidermiques, les sécrétions glandulaires disparaissent. L'activation est vraisemblablement précédée par un processus de dédifférenciation cellulaire et elle se traduit en microscopie photonique par l'acquisition d'un noyau plus volumineux et d'un gros nucléole. Ce processus est comparable à ceux décrits par Herlant-Meewis et Nokin (1963), Thouveny (1967), Boilly (1968a, b), Chapron (1969). Chez *Phoronis psammophila*, il débute dans l'épiderme cicatriciel et se propage rapidement dans l'épiderme ancien, dans les régions qui participent à l'histogenèse. Les mitoses sont très nombreuses dans l'épiderme. Comme chez les annélides, les cellules ectodermiques activées se montrent capables de fournir les différents types cellulaires de l'ectoderme.

Les processus de cicatrisation, que nous venons de décrire, sont généralement différents de ceux décrits chez des invertébrés où la fermeture de la plaie se fait non par un bouchon cicatriciel, mais par affrontement des parois du corps. Chez les entéropeustes, la cicatrisation s'opère généralement par fusion des parois de l'épiderme et du tube digestif (Dawydoff, 1909).

La fermeture définitive de la blessure est réalisée par la mise en place d'un épiderme cicatriciel provenant de l'épiderme ancien. Les cellules de cet épiderme cicatriciel représentent les cellules de régénération ectodermiques ; nous confirmons les travaux de Herlant-Meewis et Nokin (1963), Clark et Clark (1962), Boilly (1969). Chez *Veretillum*, Franc (1970) décrit un développement de l'épithélium cicatriciel non par glissement de cellules épidermiques, mais par migration de cellules vers la blessure et formation de cals tissulaires par des cellules mésenchymateuses qui se transformeront ensuite en ectoderme et endoderme.

2. ÉDIFICATION DU BLASTÈME ET AMORCE DE LA DIFFÉRENCIATION TISSULAIRE

On peut concevoir l'édification du blastème de régénération comme résultant de l'une des deux modalités suivantes :

- Accumulation, au niveau de la section, d'éléments embryonnaires à potentialités élevées (néoblastes)
- Processus de dédifférenciation des tissus contigus de la zone lésée, avec récupération d'une activité mitotique ; les feuilletts primordiaux (ectoderme, mésoderme, endoderme) régénèrent pour leur propre compte, chacun correspondant à un système histogénétique indépendant (Thouveny, 1967).

Chez les phoronidiens, le blastème de régénération se constitue selon un mécanisme qui, d'après nos travaux, se rattache à la seconde des modalités citées précédemment : le système ectodermique est représenté par l'épiderme et l'épithélium œsophagien, le système mésodermique par les épithéliums cœlomiques, le système endodermique par l'épithélium digestif (préestomac, estomac, intestin).

a. Ectoderme

Les cellules épidermiques indifférenciées ou banales seraient, d'après l'hypothèse que nous avons formulée précédemment, à l'origine de l'épiderme cicatriciel et des structures ectodermiques (lophophore, épistome, épithélium buccal). Cependant, le processus de régénération par épimorphose est accompagné par des modifications à la fois histologiques et anatomiques dans la région du corps située en arrière de la limite d'amputation. Ces remaniements, importants, peuvent être considérés comme un processus de morphallaxis selon la définition donnée par les auteurs (Abeloos, 1932).

La membrane basale est reformée au contact des cellules épidermiques cicatricielles et des cellules du bouchon cicatriciel, lors de la régression de ce dernier. Dans les régions subissant la morphallaxis, la membrane basale disparaît, mettant directement en contact les cellules épidermiques, les cellules et fibres nerveuses épithéliales avec les cellules mésodermiques (somatopleurales). Cette mise en contact est rendu possible par le rejet des fibres musculaires et par la sarcolyse de la musculature pariétale. D'après Franc (1970), la disparition de la membrane basale pourrait correspondre, chez *Veretillum*, à une collagénolyse qui faciliterait les migrations cellulaires. D'autres auteurs, notamment Hay (1962), pensent qu'elle est en rapport avec des phénomènes de dédifférenciation et de mobilisation des cellules. Cette dernière explication semble pouvoir s'appliquer aux phoronidiens, car la suppression de la membrane basale se produit toujours dans les zones de forte régénération, et précède la formation des ébauches lophophore par exemple, l'œsophage, tissu d'origine ectodermique, régénère à partir de ses propres cellules ; nous en discuterons ultérieurement.

b. Mésoderme

Nous n'avons réalisé qu'une étude sommaire des divers types cellulaires du mésoderme intervenant dans l'édification du blastème, en dehors de ceux participant au bouchon cicatriciel. En général, les cellules du péritoine ne présentent que peu d'indices morphologiques de différenciation. Comme chez les annélides (Thouveny, 1967 ; Boilly, 1968a, 1969), ces cellules conservent des compétences histogénétiques qui permettent leur réutilisation rapide dans le blastème. Au niveau de la zone de morphallaxis, les cellules de la somatopleure et quelques cellules de la musculature pariétale se substituent à la musculature rejetée et se disposent le long de la membrane basale de l'épiderme. Dans les zones de régénération, les cellules mésodermiques sont accumulées en plusieurs couches et présentent une forte activation ; à ce niveau, la membrane basale disparaît également. Ces cellules sont à l'origine des cellules cœlomiques mésosomiques, du diaphragme et des néphridies.

Le système vasculaire et le système mésentérique sont régénérés respectivement à partir de leurs propres éléments. Les cellules de la splanchnopleure forment un manchon péritonéal autour de chaque extrémité du tube digestif. Ce manchon reconstitue ensuite la splanchnopleure des régions régénérées du tube digestif.

La musculature de la paroi du corps se reforme à partir de ses propres éléments.

c. Endoderme

Les cellules endodermiques à l'origine du tube digestif proviennent toutes de la zone située immédiatement sous la partie lésée. Ce sont des cellules endodermiques anciennes qui émigrent le long du manchon péritonéal ou, dans le cas de la régénération postérieure, contre le bouchon cicatriciel. Ces cellules sont le siège d'une intense activation, suivie de mitoses. Un processus semblable peut être observé au niveau de l'œsophage ectodermique, lors de la régénération antérieure. Dans le cas de la scissiparité, les cellules préstomacales, endodermiques, sont à l'origine des cellules de l'estomac, mais également à l'origine de l'œsophage. Les cellules préstomacales sont des éléments nettement différenciés (Emig, 1968c) : il faut donc supposer l'existence d'un processus de dédifférenciation cellulaire (métaplasie) très poussée, qui leur permettrait de modifier leur appartenance au feuillet embryonnaire dont elles sont issues (endoderme).

En résumé, chez les phoronidiens, le blastème de régénération ne représente pas une masse de tissus indifférenciés, ni une accumulation de cellules particulières à structure simple ; mais, contrairement à ce que l'on observe chez certaines annélides (Thouveny, 1958, 1967), par suite de la rapidité de l'apparition de structures spécifiques et de la mise en place de membranes basales dans certaines zones du blastème, on peut distinguer diverses catégories cellulaires, comme Boilly (1968b) a pu le mettre en évidence chez *Syllis*. Par leur degré de plasticité morphogénétique, les phoronidiens se rapprochent des entéropeustes chez lesquels la régénération du proboscis et du collier s'effectue soit par accroissement des tissus anciens avec formation d'un bourgeon et évagination du coelome du tronc, soit par morphallaxis (Dawydoff, 1909 ; Rao, 1955), ces deux processus pouvant intervenir simultanément dans les 2 groupes zoologiques.

En conclusion, le blastème de régénération des phoronidiens ne se forme pas à partir de cellules à caractères embryonnaires ou d'éléments migrants indifférenciés, tels les néoblastes (Stephan-Dubois, 1954 ; Wolff, 1967 ; Le Moigne, 1969) ou les cellules blastogénétiques des bryozoaires qui réacquièrent la faculté d'ontogenèse totale (Brien, 1958) ou les cellules de régénération des sipunculien (Schleip, 1935, 1936), cellules qui migrent vers la zone lésée pour redonner la région ectodermique (épiderme et chaîne nerveuse). Le blastème se forme au contraire grâce à un processus de dédifférenciation cellulaire comme c'est le cas chez les annélides. Les phoronidiens ne possèdent pas non plus la possibilité de régénérer tous leurs tissus à partir d'un seul feuillet comme les cœlentérés (Lowell et Burnett, 1969 ; Aizu, 1969a, b) ou comme les bryozoaires chez lesquels le feuillet d'origine ectodermique a des potentialités organogénétiques très étendues (Brien, 1958).

3. RESTITUTION DES STRUCTURES AMPUTEES

Différenciation des tissus et restitution des structures amputées représentent la troisième étape des processus régénérateurs. Elles ont déjà fait l'objet d'une longue description, aussi ne discuterons-nous que quelques points particuliers, sans aborder les problèmes de différenciation cellulaire.

a. Influence du mésoderme

Après disparition de la membrane basale, les cellules mésodermiques disposées en couche unicellulaire sont toujours au contact direct soit de l'ectoderme et de la couche nerveuse épithéliale

(lophophore, œsophage, épistome...) soit de l'endoderme (tube digestif : préestomac, intestin...). Mais dans les zones où le processus de régénération est intense, ces cellules mésodermiques se disposent sur deux ou trois couches. Cette disposition laisse supposer que le mésoderme joue un rôle primordial dans le développement des nouvelles structures épithéliales (induction). Boilly (1967c) a déjà établi, chez une annélide polychète, que le mésoderme est indispensable à la croissance et à la métamérisation du régénérat.

b. Influence du système nerveux

On peut supposer que le système nerveux participe activement à la régénération, En effet" malgré le retrait fréquent de la fibre géante, le système nerveux se développe rapidement. La couche nerveuse épithéliale apparaît en même temps que l'épiderme cicatriciel, Bien que la fibre géante, le ganglion cérateoïdien² et le nerf circulaire ne régénèrent que tardivement, le plexus nerveux épidermique se remet en place en même temps que les différentes ébauches. Par analogie avec ce qui se passe dans les autres groupes zoologiques, on peut supposer que le système nerveux stimule la régénération, chez les phoronidiens, grâce à son extension sous forme de plexus dans les différents tissus présents sur la surface de section ou d'autotomie.

Chez divers autres groupes, nombreux sont les auteurs estimant que le système nerveux joue un rôle prépondérant dans la régénération : la chaîne nerveuse intervient dans la mise en place des ébauches ectoneurales et mésodermiques, pendant les trois premiers jours (Avel, 1961) ; elle agit par stimulus sur la régression (histolyse) du bouchon cicatriciel (Chapron, 1970c). L'action de cette chaîne ne se produit pas sur l'endoderme qui possède ses propres éléments nerveux à action identique (Avel, 1961 ; Chapron, 1970c). L'activation des cellules de régénération est en relation étroite avec l'innervation de la chaîne nerveuse (Thouveny, 1958, 1967) ou sous la dépendance de fibres nerveuses (Boilly, 1968b). Le système nerveux est indispensable à la constitution et à la croissance du blastème (Avel, 1950 ; Fishelson et Kidron, 1968). Son influence est stimulatrice par action de substances sur les cellules de régénération (Wolff, 1967 ; Reutter, 1969 ; Franc, 1970), par neurhormones (Herlant-Meewis et Nokin, 1963 ; Chapron, 1970c), par intervention de voies trophiques et endocrines (Durchon, 1967), notamment la neurosécrétion (Liotti et Bruschelli, 1968 ; Lender, 1970).

Chez les phoronidiens, nous pensons que le plexus nerveux a un rôle prépondérant par rapport à celui de la fibre géante. La présence de cellules et fibres neurosécrétrices que nous avons observées en microscopie électronique dans les trois feuilletts, explique peut-être la participation intensive de tous les tissus à la régénération.

c. Métaplasie de l'endoderme

Les cellules préstomacales, d'origine endodermique, subissent lors de la régénération postérieure une activation, suivie d'une différenciation en cellules stomacales, embryologiquement endodermique, qui progresse dans le sens postéro-antérieur avec disparition concomitante de la membrane basale et du développement du sinus sanguin.

Au cours de la régénération lophophorale, les cellules préstomacales se différencient en cellules œsophagiennes qui sont embryologiquement ectodermiques (- une étude ultrastructurale sera nécessaire -). À cet égard, nous pouvons émettre deux hypothèses : - 1) après une activation, suivie ou non de différenciation, les cellules préstomacales pourraient être rejetées et remplacées par des cellules ectodermiques provenant de l'invagination épidermique, c'est-à-dire de l'épiderme cicatriciel, lors de la formation du stomodeum. Ce processus pourrait être expliqué par la ressemblance des cellules glandulaires de l'œsophage néo-formé avec celles de l'épiderme

² Ce ganglion (et le nerf circulaire) se développe depuis la couche nerveuse épithéliale et non par invagination de l'ectoderme entre la bouche et l'anus comme chez les endoproctes et les ectoproctes (Nielsen, 1971).

cicatriciel, mais cette ressemblance apparaît tardivement (stade 5) ; - 2) les cellules préstomacales se transforment en cellules œsophagiennes par métaplasie. Cette deuxième hypothèse est étayée par la disparition rapide, peu après l'ouverture du stomodeum, de la limite de raccordement entre l'épiderme et l'œsophage néo-formé, par le fait que l'on n'observe jamais de rejet de cellules préstomacales activées et par le fait que la progression de la différenciation cellulaire se fait dans le sens antéropostérieur. Si nos études en microscopie électronique permettent de confirmer que la différenciation de l'endoderme en ectoderme est possible, ce processus constituera une exception à la règle généralement admise suivant laquelle chaque feuillet régénère pour son propre compte : hypothèse qui d'après les concepts émis par Hay (1968) pourrait être illustrée par les résultats de Boilly (1967c) et de Chapron (1971). Chez *Syllis amica* (Boilly, 1967c), le pharynx, tissu d'origine ectodermique, se transforme en un tissu analogue à l'intestin endodermique. Chapron (1971) a démontré chez un lombricide, *Eisenia fætida*, que le pharynx provenant embryologiquement de l'ectoderme régénère à partir d'un épithélium endoblastique dérivant de l'œsophage et se différenciant ensuite en épithélium pharyngien (après disparition de la membrane basale). Les cellules glandulaires se différencient ultérieurement. Cet exemple est comparable à celui de la régénération de l'œsophage chez *Phoronis psammophila* : dans les deux cas, l'origine endodermique du pharynx ou de l'œsophage, dans la régénération, présente une formation différente de celle de l'embryogenèse.

d. Formation du stomodeum et de l'anus

Chez les phoronidiens, la formation du stomodeum est réalisée par une invagination intraépidermique, et non par une invagination épidermique comme chez les annélides (Thouveny, 1967 ; Chapron, 1969), comme chez les endoproctes et ectoproctes où l'épithélium entier du tube digestif est formé par une invagination de la paroi du corps (Nielsen, 1971) ou comme chez les entéropeustes où l'ouverture de la bouche s'opère par union des épithéliums digestif et épidermique ou par différenciation de l'extrémité antérieure du tube digestif en épithélium buccal qui entre alors en contact avec l'épiderme et forme la bouche (Dawydoff, 1909 ; Roa, 1955).

Dans notre matériel, l'évagination du tube digestif réalise à elle seule la jonction avec l'épiderme. Dans la régénération lophophorale, l'invagination ectodermique se manifeste après cette jonction et l'ouverture du stomodeum, mais sur une très courte distance.

L'anus s'ouvre par perforation de l'épiderme par l'intestin sans qu'il y ait formation proctodéale chez les phoronidiens. Au contraire, chez les sipunculien par exemple, se forme une invagination épidermique (Sundara Rajulu et Krishnan, 1969 ; Rice, 1970). Comme Bailly (1967b), nous avons constaté que la différenciation des cellules intestinales dans la zone où va se former l'anus n'est pas induite par la jonction de l'évagination digestive avec l'épiderme, mais qu'elle se produit avant cette jonction.

e. Gonades

Chez les *Phoronis* sectionnées dans la zone musculaire (reproduction asexuée) et présentant une maturation sexuelle, nous n'avons observé dans aucun cas une influence de la section sur les gonades, comme cela a été montré chez les planaires (Fédécka-Bruner, 1967), ni une modification des facultés de régénération à cause de leur présence, comme dans le cas des lombriciens (Chapron, 1970c).



Avant de clore cette discussion, je voudrais émettre quelques brèves considérations sur l'autotomie du lophophore et la reproduction asexuée des phoronidiens.

L'autotomie du lophophore des phoronidiens conduit au rejet des principaux organes vitaux, rejet compensé par la très rapide régénération de ces derniers. Elle ne provoque pas pour autant,

semble-t-il, de perturbation ou déséquilibre physiologique, issue notamment du jeûne. Le stomodeum s'ouvre très tôt (Fig. 24) et, malgré l'absence de tentacules, la *Phoronis* peut, d'après nos observations en aquarium, se nourrir en « broutant » les particules alimentaires à la surface du sédiment. D'autre part, la reconstitution rapide ne met en jeu qu'un minimum de moyens grâce à une parfaite organisation de la régénération, ce qui est remarquable par rapport aux autres groupes d'invertébrés. L'absence probable de perturbation peut s'expliquer par le fait que l'autotomie n'apparaît ni comme une réaction défensive, ni comme due à un "environmental stress" (comme chez les holothuries : Smith, 1970a), mais comme un processus s'inscrivant dans la physiologie normale des phoronidiens (Emig, 1972b). Nous excluons le cas de la récolte qui correspond à un phénomène artificiel dans le milieu marin. Les mêmes remarques peuvent aussi s'appliquer à la scissiparité et probablement à l'amputation de la région antérieure.

L'autotomie et la régénération du lophophore des phoronidiens sont un phénomène unique qui ne peut se comparer à aucun autre processus connu dans d'autres groupes (annélides sabellidés, ectoproctes, endoproctes...).

Bien que dans le cadre de ce travail nous n'abordions pas les problèmes de gradient de régénération, il faut noter que toute section pratiquée antérieurement à la zone d'autotomie du lophophore provoque non la régénération de la partie manquante, mais l'autotomie du fragment compris entre la section et la limite d'autotomie. Contrairement aux descriptions faites chez les bryozoaires par Otto (1921) et Marcus (1941) et à l'exemple fourni par le proboscis isolé des entéropeustes (Dawydoff, 1909 ; Rao, 1955), le lophophore rejeté de *Phoronis psammophila* est incapable de régénérer une région postérieure.

Pour expliquer l'autotomie des phoronidiens, on peut se reporter aux exemples que fournit la reproduction asexuée par scissiparité des planaires (Lender et Zghal, 1969) et des némerthes (Reutter, 1967) chez lesquelles cette reproduction serait conditionnée par des neurosécrétions.

La **reproduction asexuée** joue un rôle important dans la vie des phoronidiens, comme dans celle de nombreux autres groupes (Ivanova-Kasas, 1967, 1970). Elle correspond à une architomie qui, d'après Ivanova-Kasas (1967) est la forme la plus primitive de cette reproduction. *Phoronis ovalis* est également capable de se reproduire par paratomie (Marcus, 1949 ; Silén, 1955).

La reproduction asexuée des phoronidiens présente un certain antagonisme avec la reproduction sexuée, à laquelle elle ne se superpose que rarement. Cette notion a déjà été mentionnée par Brien (1958) dans divers groupes animaux, par Reutter (1967) chez les némerthes, par Rice (1970) chez les sipunculides, par Petersen et Ditadi (1971) chez les entéropeustes.

La reproduction asexuée représente essentiellement un moyen rapide de multiplication d'une population de phoronidiens (Emig, 1972a), principalement au cours de la période non-sexuée de chaque individu, comme l'ont déjà observé Packard (1968), Petersen et Ditadi (1971) chez certains entéropeustes. Comme chez les tuniciers (Ivanova-Kasas, 1967, 1970), cette reproduction est probablement secondaire chez les phoronidiens, réapparue comme la conséquence de certaines conditions écologiques spécifiques, notamment la vie sédentaire, à laquelle elle est particulièrement bien adaptée.

La reproduction asexuée soulève le problème de la continuité du tissu germinal pour les animaux provenant de la scissiparité. Aucune donnée ne permet actuellement de supposer l'existence d'une ségrégation précoce de la lignée germinale chez les phoronidiens. Nous avons cependant observé dans de nombreux cas la présence de cellules reproductrices dans les fragments distaux. Néanmoins, il ne faut pas exclure la possibilité d'une différenciation du germe à partir du soma, dans le fragment distal. Les individus issus des reproductions sexuée et asexuée sont identiques. En aucun cas, la reproduction asexuée ne peut être considérée comme le seul mode de propagation des populations étudiées.

COMPARAISON ENTRE LA RÉGÉNÉRATION ET L'ONTOGÉNÈSE

La régénération reproduit dans les groupes voisins des phoronidiens tous les processus de l'ontogénèse et les processus reproductifs sont en général calqués sur le schéma de l'embryogenèse (Schepotieff, 1907 ; Dawydoff, 1909 ; Otto, 1921 ; Okada, 1927 ; Hyman, 1951 ; Ivanova-Kasas, 1970). D'après de nombreux auteurs, l'organogenèse révèle souvent l'origine et la différenciation des organes sous leurs formes archaïques. Nous avons pensé qu'une étude comparative entre l'organogenèse régénératrice et l'organogenèse « vraie » peut apporter des précisions sur l'origine de certains organes, l'organisation anatomique des phoronidiens et sur l'importance de la régénération dans ce groupe zoologique. Cette étude nous permettra aussi de faire le point des connaissances actuelles sur l'ontogénèse des phoronidiens et de les discuter.

Chez les phoronidiens, la formation et le développement des structures peuvent s'effectuer soit chez la larve *Actinotrocha* soit à la métamorphose de celle-ci. Selon les structures envisagées, nous ferons donc appel à l'une ou à l'autre ou aux deux. Depuis la monographie de Selys-Longchamps (1907), seuls les travaux de Cori (1937, 1939) et de Zimmer (1964) traitent du développement larvaire et de l'ontogénèse, aussi discuterons-nous des connaissances acquises sur ces phénomènes.

1. CŒLOMES

Chez l'actinotroque, la présence de trois cavités est admise par tous les auteurs, mais leur origine et leur situation, ainsi que leur devenir à la métamorphose sont interprétés différemment par ces auteurs, sauf en ce qui concerne la cavité coelomique du tronc larvaire. Seul Roule (1898a, 1900a) mentionne une cavité générale, unique, et l'absence de septum.

La cavité du tronc larvaire est une cavité cœlomique (ou métacœle) probablement issue, à l'origine, de deux masses, comme un schizocœle. À la métamorphose (Tableau 13), elle se transforme en cœlome du métasome (ou métacœlome).

C'est au sujet des cavités préseptales que les opinions des auteurs sont divergentes. Caldwell (1882), Schepotieff (1906) signalent une seule cavité préseptale. Tous les autres zoologistes admettent la présence d'une cavité préseptale collaire (Ikeda, 1901 ; Selys-Longchamps, 1902, 1904, 1907 ; Goodrich, 1903 ; Cowles, 1904a ; Brooks et Cowles, 1905 ; Shearer, 1906 ; Zimmer, 1964), d'origine blastocœlienne (sauf pour Caldwell, 1882 ; Masterman, 1900 ; Menon, 1902), et dont la cavité du lobe préoral ne constitue qu'un diverticule. Pour Masterman (1897, 1900) et Menon (1902), par contre, le septum sépare la cavité préseptale en deux, la cavité du lobe préoral étant alors cœlomique et correspondant au protocœle. Masterman (1896a, 1900) a, en plus, observé un espace hœmocœlique. La présence d'un protocœle, d'origine schizocœlienne, dans le lobe préoral a été récemment confirmée par Zimmer (1964). D'ailleurs, cet auteur en mentionne aussi la présence dans les figures d'Ikeda (1901) et de Selys-Longchamps (1907).

Une cavité cœlomique close apparaît tardivement dans la larve, observation faite par Ikeda (1901) et reprise depuis par tous les auteurs. Cette cavité (ou mésocœle) se forme comme un schizocœle (Ikeda, 1901 ; Goodrich, 1903 ; Selys-Longchamps, 1907 ; Cori, 1939 ; Zimmer, 1964) probablement à partir d'une masse unique et non double comme le mentionnent Schultz (1897), Shearer (1906), Cori (1939). Le mésocœle se présente en forme de fer à cheval, interrompu dorsalement, contre la face antérieure du septum à la base des tentacules (Fig. 35). Il englobe au cours de son développement la cavité collaire et constitue à la métamorphose le cœlome lophophoral (ou mésocœlome), tandis que la cavité collaire forme le vaisseau sanguin lophophoral (Tableau 13).

Shearer (1906) considère que le mésocœle est issu d'une paire de diverticules du métacœle par rapport à la ligne médio-ventrale.

Le devenir du lobe préoral et de sa cavité au cours de la métamorphose est divers selon les auteurs. Pour les uns, les plus nombreux, le lobe disparaît totalement par rejet, histolyse, ou parce

qu'il est avalé, et, dans ce cas, l'épistome représente une structure indépendante de ce lobe (Metchnikoff, 1871 ; Roule, 1900a ; Ikeda, 1901 ; Menon, 1902 ; Cowles, 1904a ; Brooks et Cowles, 1905 ; Selys-Longchamps, 1907 ; Cori, 1937 ; Veillet, 1941 ; Hyman, 1959). Pour les autres, le lobe préoral est maintenu soit en entier soit partiellement (Wilson, 1881 ; Caldwell, 1882 ; Schultz, 1903a ; Meek, 1917) et, récemment, Zimmer (1964) estime que la structure préorale larvaire n'est pas rejetée (ou avalée), mais au contraire utilisée dans le développement de l'épistome. De même, Siewing (- communication personnelle -) a observé le maintien de cette structure sous forme d'une fente qui constitue ultérieurement l'épistome. Certains travaux antérieurs peuvent corroborer ces études récentes : Roule (1896) décrit une partie du lobe préoral se transformant en épistome, mais en 1898 il revient sur cette opinion. Les figures de Selys-Longchamps (1907) représentent, d'après Cori (1937), le développement de l'épistome à partir d'une portion du lobe préoral. Enfin, la description de Veillet (1941) correspond à l'observation de Siewing : une légère proéminence dans le plan médian devient ultérieurement l'épistome. Mais quelle que soit l'opinion émise, tous les auteurs confirment l'apparition de l'épistome à l'endroit correspondant au lobe préoral. La relation entre la cavité du lobe préoral et celle de l'épistome n'a pas encore été établie. Pour Selys-Longchamps (1907), la cavité de l'épistome ne représente qu'une simple dépendance du cœlome lophophoral ; elle se forme en même temps que le repli épidermique de l'épistome. Pour Menon (1902), le cœlome lophophoral s'étend dans l'épistome et ce n'est qu'ultérieurement qu'un mésentère l'isole du mésocœlome. Zimmer (1961) estime aussi que l'épistome est distinct du mésosome. — décrit une séparation nette entre l'épistome et le cœlome lophophoral chez *Phoronis ijimai*, tandis qu'il existe un passage latéral entre les deux cavités chez *Phoronis muelleri* : comme le décrit Selys-Longchamps (1907), l'épistome est considéré comme protosome avec une cavité distincte par Caldwell (1882), Masterman (1896d), Menon (1902), Schultz (1903a), Cori (1937).

TABLEAU 13. Cavités de l'actinotroque et leur transformation lors de la métamorphose ; les cavités cœlomiques ont été soulignées. (a) d'après la plupart des auteurs ; (b) d'après Zimmer (1964).

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

En confrontant ces résultats avec ceux obtenus par l'étude de la régénération, on constate que le cœlome lophophoral, tapissé de cellules mésodermiques du métasome, constitue d'abord une extension des cœlomes gauche et droit (et plus précisément des cavités orales) du métacœlome (Fig. 28f, 33), comme l'a déjà observé Schultz (1903a). Un diaphragme isole rapidement les deux cœlomes (més- et métacœlome) ; ainsi on observe une cavité dans chaque ébauche du lophophore. Ces deux cavités se réuniront au-dessus du diaphragme lors de la disparition du mésentère oral, après la mise en place des tentacules prébucaux. Le développement du cœlome lophophoral ne confirme pas celui observé lors de l'ontogenèse, mais plutôt la description de Shearer (1906). Pourtant, à mon avis, cette régénération différente du type schizocœlien chez la

Phoronis permet une restitution plus rapide de l'ensemble des structures autotomisées (cf. Conclusions), sans qu'il faille pour autant remettre en cause l'ontogénèse du mésocœle.

La cavité de épistome présente un développement semblable à celui du mésocœlome (Schultz, 1903a). Elle se forme d'abord en deux parties dans chaque repli épidermique dont la jonction forme épistome et provoque la réunion en un seul cœlome (Selys-Longchamps, 1907 ; Emig, 1972b). Correspondant d'abord à une extension du cœlome lophophoral, la cavité de épistome s'isole progressivement de celui-ci, mais une communication est maintenue dans les régions postéro-latérales, chez *Phoronis psammophila*. La régénération de l'épistome ne présente aucune homologie avec l'ontogénèse du lobe préoral, mais une similitude avec le développement de épistome à la métamorphose d'après la description de Brooks et Cowles (1905) - épistome n'apparaît que lorsque la *Phoronis* (*P. architecta*) possède environ une trentaine de tentacules.

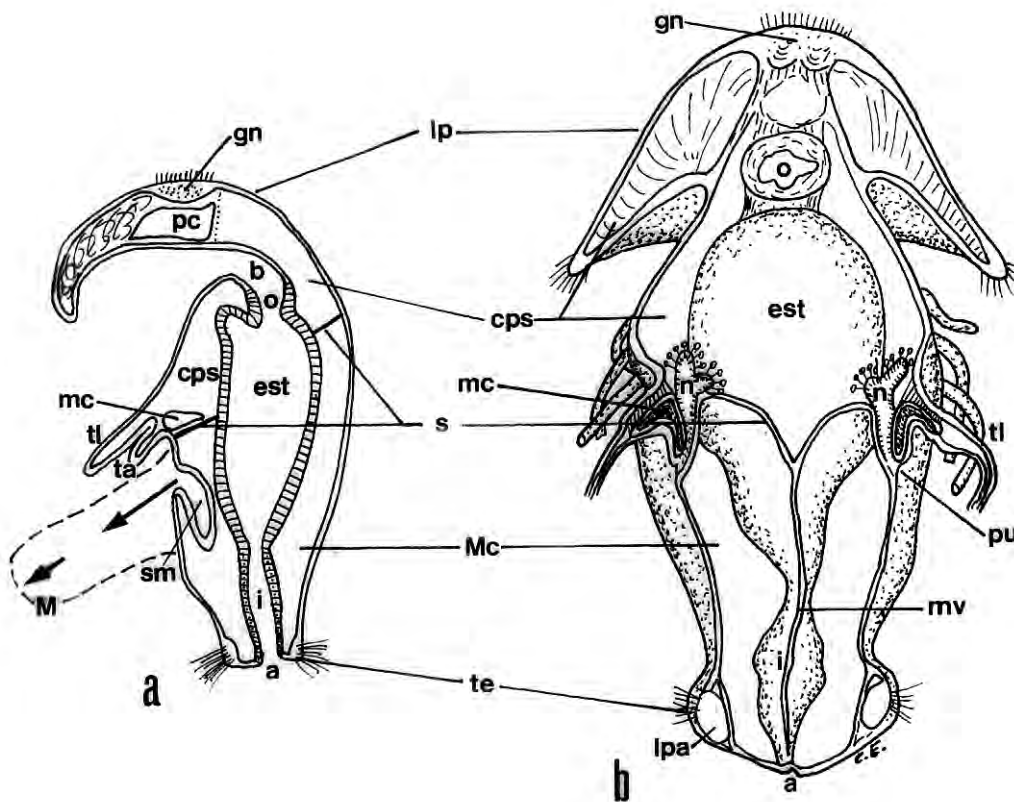


Fig. 35. *Actinotrocha*. (a) Coupe sagittale (schéma) ; le trait en pointillé et les flèches indiquent la future évagination du métasome (M). (b) Section frontale d'une actinotroque (juste avant sa métamorphose) - d'après Hyman, 1959 pour b -

a : anus ; b : bouche ; cps : cavité préseptale ; est : estomac ; i : intestin ; gn : ganglion nerveux ; lp : lobe préoral ; lpa : lacune périanale ; Mc : métacœle ; ms : mésocœle ; mv : mésentère ventral ; n : néphridie ; o : œsophage ; pc : protocœle ; pu : pore urinaire ; s : septum ; sm : sac métasomique ; ta : tentacule adulte ; te : télotroche ; tl : tentacule larvaire.

La présence d'un métasome et d'un mésosome chez les phoronidiens est actuellement acceptée par tous les auteurs. Par contre, les opinions de ces derniers sur l'épistome sont opposées. Pour les uns, principalement Masterman (1897), Selys-Longchamps (1904, 1907), Hyman (1959), l'épistome ne correspond pas à un segment, mais il représente uniquement une région du corps dans la trimérie ; aussi ces auteurs rejettent-ils la trimétamerie des phoronidiens. La segmentation n'existe pas chez les phoronidiens, du moins pas au sens strict du terme précise Hyman (1959). Pour Selys-Longchamps (1907), il s'agit d'un vestige de segmentation par subdivision du corps en tronc et lophophore. Pour Remane (1950), les trois divisions du corps ne peuvent être comparées aux « segmental cœlomic compartments » des animaux métamérisés. Pour d'autres, notamment Wilson

(1881), Caldwell (1882, 1885), Schultz (1903a), Cori (1931, 1939), Beklemischeff (1958), Dawydoff et Grasse (1959), Zimmer (1964), les phoronidiens possèdent une trimétamerie. Clark (1964) estime que, théoriquement, le coelome des animaux oligomères (incluant les phoronidiens) est composé de trois segments qui ne sont pas comparables à la segmentation métamérisée des annélides et des vertébrés. Personnellement, je souscris à l'opinion de ces derniers auteurs, car des études récentes ont démontré la présence d'un protocœle dans le lobe préoral larvaire dont l'épistome est probablement issu à la métamorphose, l'épistome correspondant ainsi à un protosome, rudimentaire. Pourtant, je pense qu'il faut employer avec prudence les termes de segment et de métamère au sujet des phoronidiens (Selys-Longchamps, 1907 ; Hyman, 1959).

Une étude approfondie de l'ontogenèse se révèle indispensable avant de pouvoir conclure sur la métamérisation des phoronidiens, d'autant que l'étude de la régénération n'a fourni aucun complément à ce sujet.

2. MÉSENTÈRES

L'actinotroque possède à la base des tentacules un septum dont la présence a été signalée par tous les auteurs, à l'exception de Roule (1900a). La mise en place de ce septum, d'après la description de Cowles (1904a), est semblable à celle observée au cours de la régénération. D'après Selys-Longchamps (1907), en revanche, le septum n'est qu'une partie de la splanchnopleure réfléchiée vers l'extérieur. À la métamorphose, le diaphragme dérive directement du septum (Tableau 13), d'après tous les auteurs. Celui-ci ne se retrouve pourtant pas en totalité dans le diaphragme, mais il n'en représente que la partie externe, le reste étant constitué par la splanchnopleure de l'œsophage, selon Selys-Longchamps (1904). Dans la régénération, le diaphragme se développe à partir de cellules de la somatopleure, n'ayant au moment de sa mise en place aucune liaison avec la splanchnopleure.

La communication entre mésocœlome et métacœlome se ferait par des pores du diaphragme selon Masterman (1896b), Schneider (1902), mais Selys-Longchamps (1907) doute de la présence de tels pores, et Shearer (1906) conclut à l'absence de communication à travers le septum larvaire. D'après Clark (1964), le diaphragme des phoronidiens isole les fluides cœlomiques du mésosome et métasome qui possèdent chacun leur propre système hydraulique. Le diaphragme sépare donc les deux cavités cœlomiques et les rend indépendantes l'une par rapport à l'autre. À mon avis, cette absence de communication entre ces deux cavités pourrait expliquer la nécessité d'un rejet régulier et cyclique du lophophore par autotomie pour éliminer les déchets métaboliques du coelome lophophoral, alors que dans le métasome ce sont les néphridies (cœlomoductes) qui assurent l'évacuation des déchets.

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

Dans le tronc de l'actinotroque, un seul mésentère, médio-ventral, issu de la formation du métacœle, est présent et relie l'estomac et l'intestin à la paroi du corps, Fig. 35b (Masterman, 1896b, 1897 ; Schultz, 1897 ; Caldwell, 1882 ; Ikeda, 1901 ; Cowles, 1904a ; Brooks et Cowles, 1905 ; Shearer, 1906 ; Selys-Longchamps, 1904, 1907 ; Zimmer, 1964). Pour certains (Masterman, 1897 ; Menon, 1902 ; Cowles, 1904a ; Brooks et Cowles, 1905), il existe (parfois) un rudiment de mésentère dorsal dans la région proximale du tronc. À la métamorphose, le mésentère médio-ventral prend, par suite de l'évagination du tube digestif, une position dorsale avec l'intestin, devenu branche ascendante du tube digestif (Caldwell, 1882 ; Schultz, 1897 ; Selys-Longchamps, 1904,

1907 ; Cori, 1939 ; Silén, 1952 ; Zimmer, 1964). Cette disposition explique la présence du seul mésentère anal³ dans la papille anale.

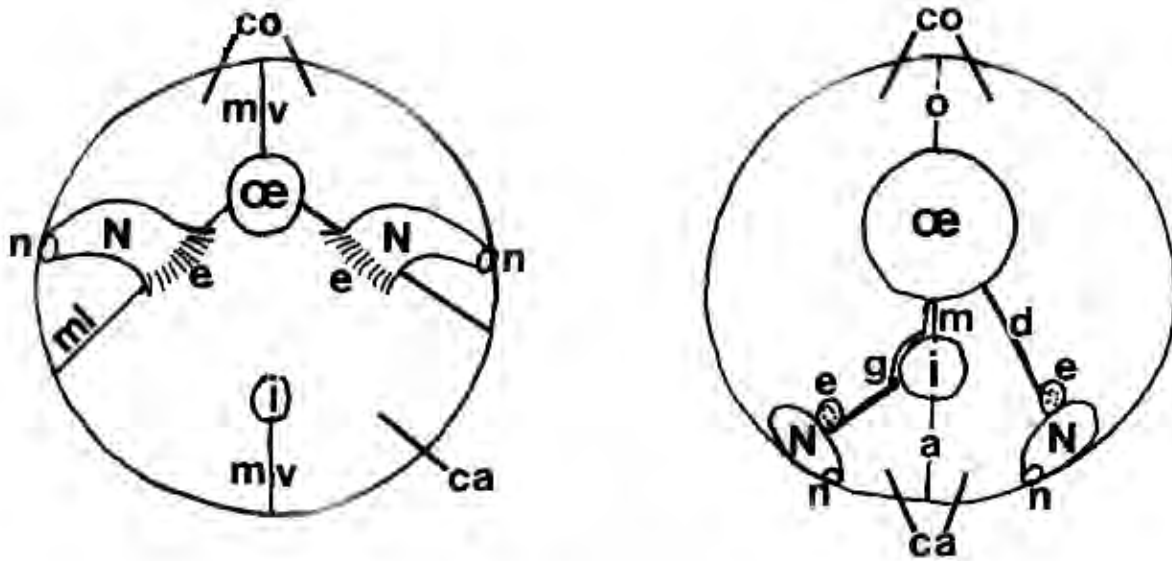


Fig. 36. Diagramme illustrant le plan du corps des *Phoronis*, Brachiopoda et Polyzoa (d'après Caldwell, 1882).

Fig. 37. Schéma de la disposition théorique des mésentères des phoronidiens (les mésentères a et o correspondent au mésentère ventral).

a : mésentère anal ; ca : cavité anale ; co : cavité orale ; d : mésentère latéral droit ; e : entonnoir des néphridies ; g : mésentère latéral gauche ; i : intestin ; m : mésentère médian ; ml : mésentère latéral ; mv : mésentère ventral ; N : néphridie ; n : néphridiopore ; o : mésentère oral ; œ : œsophage.

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

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

b) Caldwell (1882), Blochmann (1892) considèrent les mésentères latéraux comme l'équivalent des ligaments iléo-pariétaux des Brachiopodes, reliant le tube digestif à la paroi du corps en suspendant les néphridies (Fig. 36).

c) Pour Wilson (1881), Mamkaev (1962), les mésentères latéraux sont issus d'une cloison séparant secondairement le métacœlome : lors de l'évagination du métasome (à la métamorphose), les deux cavités cœlomiques entrent en contact et leurs parois dorsales réunies forment les mésentères latéraux (Fig. 38). Un transfert secondaire lie le mésentère latéral droit à la branche descendante et le gauche à l'intestin (Mamkaev, 1962). Par cette hypothèse reprise par Beklemischeff (1958), Dawydoff et Grassé (1959), on considère les phoronidiens comme des podaxoniens.

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

³ La dénomination mésentère anal a été préférée à celle de mésentère dorsal à cause de l'origine de ce mésentère.

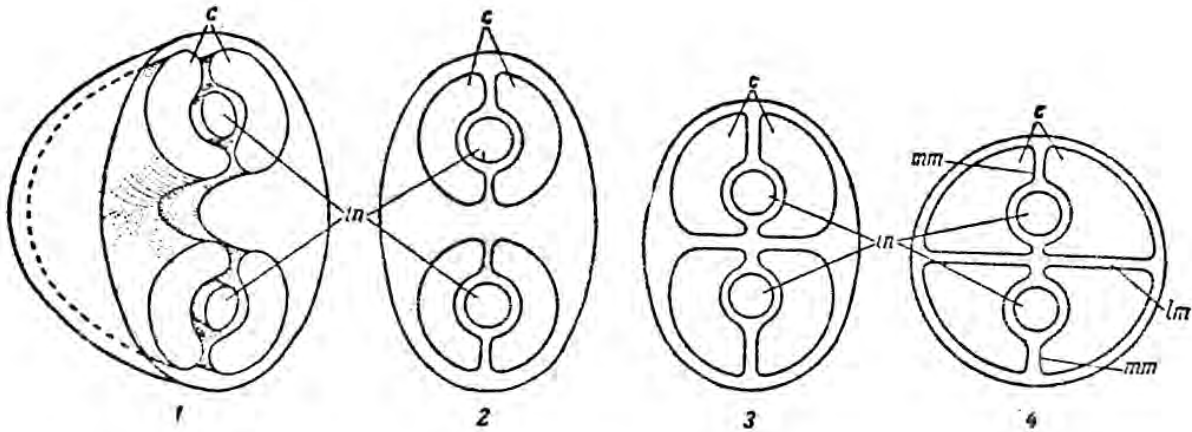


Fig. 38. schéma de la formation des mésentères latéraux chez *Podaxonia* (d'après Mamkaev, 1962). c : coelome ; in : tube digestif ; lm : mésentère latéral ; mm : mésentère principal.

La formation des mésentères latéraux au cours de la régénération confirme l'opinion de Silén (1952). Le mésentère latéral gauche n'est pas à l'origine du mésentère médian (Fig. 33, 37) : en effet, alors que les mésentères latéraux prennent une position parallèle aux mésentères principaux (antérieurement à l'intestin), le mésentère médian se confond avec le mésentère anal (Fig. 33a) ; le mésentère latéral gauche vient postérieurement se fixer sur la jonction sanguine, puis directement sur l'intestin. Ultérieurement, le mésentère médian est toujours parallèle aux latéraux au niveau de la barre du T sanguin (Fig. 33a), mais après le passage du diaphragme, le mésentère latéral gauche entre en contact avec le mésentère médian et rejoint l'intestin. Il m'a été impossible de vérifier si les deux se confondent ou si, plus simplement, le premier glisse sur le second. Mais, lors de la disparition des mésentères latéraux près des néphridies, on constate aussi celle du mésentère médian, sur une courte distance.

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

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

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

3. LOPHOPHORE

A la métamorphose, le lophophore adulte se constitue soit à partir des tentacules larvaires (Roule, 1896 ; Silén, 1954a ; Zimmer, 1961), ceux-ci étant maintenus et simplement élevés en position de lophophore, tandis que de nouveaux tentacules s'adjoignent aux anciens, soit par développement de nouveaux tentacules avec rejet des tentacules larvaires (Schneider, 1862 ; Metchnikoff, 1871 ; Wilson, 1881 ; Caldwell, 1882 ; Roule, 1900a. ; Selys-Longchamps, 1902, 1904, 1907 ; Brooks et Cowles, 1905 ; Meek, 1917 ; Veillet, 1941 ; Cori, 1939 ; Silén, 1954a). La première éventualité, considérée comme impossible, a longtemps été rejetée par ces auteurs, En

réalité, il semble que l'un ou l'autre des processus se produise selon les espèces d'*Actinotrocha* : ainsi dans le groupe II, les tentacules larvaires sont maintenus (Silén, 1954a ; Zimmer, 1964), tandis que dans le groupe III, notamment chez *Actinotrocha branchiata*, les tentacules larvaires sont rejetés et remplacés ; or, tous les auteurs ont généralement étudié des actinotroques du groupes III, dans lequel figure *Phoronis psammophila* et auquel nous nous limiterons ci-dessous.

Après rejet, les tentacules définitifs font leur apparition soit dans un ordre semblable à celui des tentacules larvaires (Roule, 1900a), c'est-à-dire par paires depuis le côté ventral vers le côté dorsal soit dans un ordre différent en deux séries symétriques depuis les zones latérales en direction dorsale et ventrale (Caldwell, 1882 ; Selys-Longchamps, 1904, 1907). La régénération du lophophore de *Phoronis psammophila*, comme celui de *Phoronis muelleri* (Schultz, 1903a ; Selys-Longchamps, 1907), correspond au deuxième type. En accord avec Selys-Longchamps (1907), la bilatéralité du lophophore de *P. psammophila* est effacée et réapparaît lors de la régénération.

Le développement des tentacules larvaires et adultes se produit par évagination de l'épiderme depuis une crête ectodermique ou un épaississement annulaire (Selys-Longchamps, 1907) ; lors de la régénération, les tentacules sont mis en place d'après un processus semblable.

4. TUBE DIGESTIF

Le tube digestif de l'actinotroque se subdivise en trois parties : œsophage, estomac, intestin (Fig, 35), et c'est seulement à la métamorphose que se développe le préestomac pour former le tube digestif adulte.

L'œsophage larvaire, d'origine stomodéale, est formé lors d'une invagination ectodermique ; il donne, à la métamorphose, l'œsophage adulte (Cori, 1890, 1939 ; Masterman, 1897, 1900 ; Ikeda, 1901 ; Selys-Longchamps, 1904 ; Schepotieff, 1906 ; Zimmer, 1964). Le blastopore constitue la bouche de l'actinotroque. Aucune différence n'est visible entre la bouche et l'œsophage (Zimmer, 1964). En accord avec Schultz (1903a), les modalités de la régénération de l'œsophage correspondent à celles de son ontogenèse, mais notre étude révèle l'absence d'invagination ectodermique, l'épiderme ne représentant que la zone buccale externe, ceci en présence de tissu œsophagien. En l'absence de celui-ci (reproduction asexuée), une invagination se produit sur une courte distance, Dans les deux cas, on constate, comme chez la larve, une continuité épithéliale entre le tube digestif et l'épiderme, ce qui confirme l'origine ectodermique de l'œsophage.

L'estomac et l'intestin de l'actinotroque sont issus d'une subdivision de l'archentéron ; donc tous deux sont d'origine endodermique. Le préestomac adulte est obtenu par allongement de la région antérieure de l'estomac larvaire, donc aussi formé aux dépens de l'endoderme (Cori, 1890 ; Schultz, 1903a ; Selys-Longchamps, 1902, 1904). L'intestin larvaire forme aussi celui de l'adulte et devient la branche ascendante lors de l'évagination du métasome. Selys-Longchamps (1907) pense que le renflement de l'intestin dans l'ampoule correspond probablement à celui existant déjà dans l'actinotroque, La nature endodermique du préestomac, de l'estomac et de l'intestin est confirmée par la régénération.

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

À la métamorphose, l'anus larvaire devient l'anus définitif. Il s'ouvre alors au fond d'une dépression ectodermique du tronc larvaire qui constitue la papille anale. Celle-ci reste métasomique

par suite de l'évagination du métasome. La dépression ectodermique se réduit de plus en plus et l'épiderme redevient externe : il n'y a pas formation d'un proctodeum ou d'un rectum (Selys-Longchamps, 1904, 1907 ; Brooks et Cowles, 1905 ; Becker, 1937 ; Veillet, 1941 ; Zimmer, 1964). Pourtant, Carl (1890, 1939) décrit la présence d'un proctodeum à la métamorphose et celle d'un rectum (par invagination ectodermique) chez la *Phoronis* adulte, mais les figures de cet auteur ne représentent ni rectum, ni proctodeum, et correspondent à nos observations. Roule (1900a) mentionne le rejet de l'anus larvaire à la métamorphose et une néo-formation de l'anus définitif avec un rectum qui disparaît tardivement par histolyse, mais aux pages 178 et 188 de son mémoire cet auteur note la présence d'un anus « percé ».

L'actinotroque possède un ou deux diverticules stomacaux qui disparaissent à la métamorphose. Ces diverticules ont été décrits par tous les auteurs sous divers noms. Masterman (1897) les nomme une notochorde, dénomination réfutée par Willey (1899) qui les compare à des fentes branchiales. Selys-Longchamps (1902) les considère simplement comme des expansions stomacales.

5. SYSTEME CIRCULATOIRE

La présence chez l'actinotroque d'un ou deux vaisseaux longitudinaux reste largement controversée par les différents zoologistes : deux vaisseaux d'après Krohn (1858), Schneider (1862), Masterman (1896c, 1897), Roule (1900a), Schepotieff (1906), Selys-Longchamps (1904, 1907), Cori (1937) ; un seul vaisseau, dorsal, selon Caldwell (1882), Ikeda (1901), Cowles (1904b), Brooks et Cowles (1905), Zimmer (1964). Le vaisseau latéral n'apparaît d'après Cowles (1904) que lors de la métamorphose, mais Zimmer (1964) estime que ce vaisseau doit déjà être présent chez la larve peu avant sa métamorphose. Il faut remarquer que la position médio-ventrale du vaisseau latéral d'après Masterman (1897) et Wilson (1881) est incompatible avec l'anatomie de la *Phoronis*. Metchnikoff (1871) mentionne la présence de trois vaisseaux longitudinaux chez la larve métamorphosée.

Les modalités de formation des vaisseaux sanguins sont admises par tous les auteurs : les vaisseaux sont issus de l'individualisation de l'espace lacunaire sous-splanchnopleural situé entre l'épithélium digestif et la splanchnopleure. Les parois des vaisseaux sont formées par le péritoine ainsi soulevé. Le sinus péristomacal possède la même origine (Masterman, 1896b ; Selys-Longchamps, 1907). Lors de la régénération, la branche droite du vaisseau latéral et le sinus péristomacal (avec le vaisseau latéral secondaire) se forment comme au cours de l'ontogenèse.

Le ou les vaisseaux longitudinaux sont en communication avec un sinus péristomacal larvaire (Caldwell, 1882 ; Masterman, 1896c ; Cowles, 1904b ; Brooks et Cowles, 1905). D'autres auteurs signalent la présence d'un sinus sanguin périanal (Menon, 1902 ; Goodrich, 1903 ; Masterman, 1896b, 1896c, 1897 ; Schepotieff, 1906), mais pour Selys-Longchamps (1907) cette lacune périanale n'a aucun rapport avec le système circulatoire.

L'ensemble de ces structures ne se forme chez l'actinotroque qu'après la mise en place du septum (Selys-Longchamps, 1904), c'est-à-dire après le développement de la splanchnopleure. Le vaisseau médian apparaît avant le vaisseau latéral et lors de la métamorphose le premier vaisseau est plus différencié que le second (Selys-Longchamps, 1904, 1907). Cette dernière observation semble confirmer notre hypothèse selon laquelle le vaisseau latéral régénère le vaisseau lophophoral au cours de la régénération de la région antérieure, la structure du vaisseau latéral étant plus simple.

À la métamorphose, le vaisseau lophophoral est issu de la réduction de la cavité collaire (Tableau 13), selon l'observation de Wilson (1881) unanimement admise depuis. Les deux vaisseaux longitudinaux mettent le vaisseau lophophoral en communication avec le sinus péristomacal. Ces structures se compliquent ultérieurement (Masterman, 1897 ; Cowles, 1904b ; Brooks et Cowles, 1905 ; Selys-Longchamps, 1907) : les 2 arcs du vaisseau lophophoral se forment probablement par division horizontale du vaisseau (Brooks et Cowles, 1905) ; la branche droite du

vaisseau latéral ne se met en place qu'après la métamorphose. Bien qu'aucune description précise de ces observations n'ait été publiée par leurs auteurs, il semble que les étapes de la régénération soient les mêmes que celles de l'ontogenèse pour la formation des arcs du vaisseau lophophoral et celle de la branche droite du vaisseau latéral (branche ne représentant qu'une structure tardive et probablement aussi primitive, et non secondaire comme on pourrait le supposer).

Chez la *Phoronis* adulte, le système circulatoire est toujours clos, mêmes lors des premiers stades de la régénération. Chez l'*Actinotrocha*, il est clos, sans communication avec la cavité préseptale, et la liaison ne s'effectue qu'à la métamorphose (Wilson, 1881 ; Masterman, 1897 ; Menon, 1902 ; Schepotieff, 1906), tandis que ce système est ouvert dans la cavité collaire, selon Metchnikoff (1871), Caldwell (1882), Ikeda (1901). Cowles (1904b), Selys-Longchamps (1904, 1907).

5'. ÉVOLUTION DU SYSTEME CIRCULATOIRE

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

Au cours de la régénération du sinus péristomacal, il se développe effectivement un vaisseau latéral droit (nommé vaisseau latéral secondaire). Si ce dernier se confond ensuite avec le sinus, sa position reste marquée par la présence de cæcums sanguins, observation également faite chez l'adulte par Selys-Longchamps (1907). Ces faits corroborent donc l'hypothèse de Selys-Longchamps, d'autant que *Phoronis ovalis* (espèce primitive) possède dans tout le métasome deux vaisseaux latéraux (Emig, 1969c). La position initiale du vaisseau latéral est ainsi latérale et non médio-ventrale comme le signale Cori (1890).

Par contre, je ne suis pas en accord avec Selys-Longchamps (1907) quand il explique par la dissymétrie secondaire du corps l'absence du vaisseau latéral droit et celle de la fibre nerveuse géante droite, dans la région musculaire (cette dissymétrie est marquée par la présence à gauche du vaisseau latéral et des gonades, d'une seule fibre géante généralement et chez certaines espèces d'un développement plus important à gauche de la musculature longitudinale). En effet, je considère ces disparitions comme une évolution chez les phoronidiens qui, comme les Cœlomates, dérivent d'animaux à symétrie bilatérale : la plupart des espèces présentent une symétrie bilatérale assez marquée dans le métasome (Fig. 7) sans posséder de vaisseau latéral droit, mais pour le groupe II il existe bien deux fibres géantes. Seuls le groupe III et *Phoronopsis albomaculata* ont une forte dissymétrie de la musculature du métasome (Fig. 7). *Phoronis ovalis* présente deux vaisseaux latéraux, mais aucune fibre nerveuse géante (Emig, 1969c).

6. NEPHRIDIES

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

À la métamorphose, les canaux larvaires sont conservés et constituent l'ébauche des néphridies adultes, selon l'opinion émise par la plupart des auteurs. Les néphridies larvaires se déplacent pour entrer en contact avec le métacœlome. La formation des entonnoirs des néphridies adultes, d'origine mésodermique, fait l'objet de descriptions qui sont divergentes bien que voisines. Goodrich (1903) décrit un développement secondaire des cœlostomes contre les canaux larvaires, représentant ainsi

des « *compound nephromixia* », ce que Zimmer (1964) confirme, Goodrich (1945) précise que les néphridies des phoronidiens correspondent à des mixonéphridies, c'est-à-dire que le coelostome est complètement soudé au tube néphridien pour ne former qu'un seul organe ayant des fonctions excrétrices et génitales. Cette définition correspond également à la formation des néphridies à la métamorphose (cf. Fig. 3 de Goodrich, 1945), ainsi que, semble-t-il, à celle observée au cours de la régénération. D'après Selys-Longchamps (1907), il se produit une perforation du péritoine par les conduits larvaires avec formation des entonnoirs.

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

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

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

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

Pour Silén (1952) se pose aussi le problème de savoir si les néphridies du type à un seul entonnoir représentent un état primitif et, si l'on considère l'absence des mésentères latéraux comme une condition primitive, il en serait de même pour les néphridies à un seul entonnoir. Bien qu'il faille attendre une étude approfondie de l'ontogenèse des mésentères et aussi l'étude de la régénération de néphridies du type à deux entonnoirs, il me semble que l'absence de mésentères latéraux et la présence d'un seul entonnoir correspondent bien à des caractères primitifs (cf. Conclusions du chapitre I).

7. SYSTEME NERVEUX

Le système nerveux de l'actinotroque, comme celui de l'adulte, est essentiellement intraépidermique.

Le ganglion larvaire est situé dans le lobe préoral et se forme aux dépens de l'ectoderme. Contrairement aux études de Masterman (1897), Menon (1902), Schultz (1903a, b), il ne se forme pas de neuropore par invagination ectodermique ; Masterman (1901) réfute d'ailleurs son observation antérieure. Pour tous les auteurs, le ganglion larvaire disparaît à la métamorphose avec le lobe préoral, le ganglion de l'adulte étant néoformé. Celui-ci se reconstitue à partir de l'épiderme d'après Caldwell (1882), Roule (1900a), Ikeda (1901), Brooks et Cowles (1905) ; Selys-Longchamps (1902, 1904, 1907) précise que le ganglion adulte est un renflement du nerf circulaire (dont l'ébauche est présente chez la larve), ce qui correspond à nos observations lors de la

régénération. Zimmer (1964) pense que, si l'hypothèse du maintien de la région du lobe préoral entourant le protocœle et le ganglion s'avère exacte, le ganglion larvaire sert au moins de primordium à celui de l'adulte et cela bien que les deux ganglions soient histologiquement différents et que la position du second soit plus proche de l'anus.

Le nerf collaire situé à la base des tentacules a été décrit par Caldwell (1882), Masterman (1897), Brooks et Cowles (1905). Il donne à la métamorphose le nerf circulaire de l'adulte, d'après Selys-Longchamps (1904) et Zimmer (1964).

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

D'après Silén (1954b), aucune structure larvaire ne se retrouve chez l'adulte, contrairement à l'opinion de Cori (1939), le ganglion et la portion dorso-médiane du nerf circulaire étant formés à une place différente de celle chez la larve. D'après les résultats de notre étude sur la régénération, le ganglion nerveux est issu de la zone dorso-médiane du nerf circulaire qui correspond à une zone régénérée, ce qui pourrait être en faveur de l'opinion de Silén (1954b). Au contraire, le reste du nerf circulaire est formé par morphallaxis du plexus nerveux épithélial, d'où la possibilité qu'une partie (seulement) du nerf collaire se transforme en nerf circulaire (si la régénération correspond à l'ontogénèse), contrairement aux descriptions de Selys-Longchamps (1904) et Zimmer (1964) ou de Silén (1954b). D'après Veillet (1941), le ganglion larvaire n'est pas nécessaire à la métamorphose ; de même, dans le cas de la régénération, ce ganglion, rejeté lors de l'autotomie, ne se met que tardivement en place.

TABLEAU 14. Organogénèse observée lors de la régénération comparée à celle décrite lors de l'ontogénèse des phoronidiens

§	Conforme à l'ontogénèse Actinotroque	Métamorphose	Distincte de l'ontogénèse	Ontogénèse inconnue
1.		Protocoelome ?	Mésocoelome	
2.	Diaphragme ?			Mésentères
3.	Tentacules	Lophophore Tentacules		
4.	Intestin Oesophage?(RL)		Stomodeum (RA)	
5.		Sinus péristomacal Branche droite du vaisseau latéral Arcs du vaisseau lophophoral ?		Vaisseau lophophoral
6.			Métanéphridies	
7.		Ganglion nerveux?		Fibre nerveuse géante

8. CONCLUSIONS

La comparaison entre l'ontogénèse et la régénération appelle immédiatement une première remarque : l'étude approfondie des phénomènes régénérateurs démontre les lacunes et la précarité

de nos connaissances actuelles sur l'ontogénèse des phoronidiens et met l'accent sur les problèmes ontogénétiques à étudier plus particulièrement. Aussi présenterons-nous cette comparaison plus simplement sous forme d'un tableau ci-dessus (Tableau 14).

La régénération ne semble répéter que les processus simples de l'ontogénèse. Nous utiliserons le terme « *processus simples* » pour ceux qui font appel au minimum de moyens et qui sont les plus rapides pour réaliser la régénération. La *Phoronis* est aussi capable, quand les processus ontogénétiques sont complexes, de leur en substituer d'autres, plus simples et plus rapides pour régénérer (comme par exemple la régénération du mésocœlome). La régénération apparaît ainsi comme un phénomène adapté à une autotomie habituelle chez les phoronidiens et une parfaite réponse à l'action des prédateurs (la régénération opérée par les deux fragments issus de la reproduction asexuée est un phénomène identique). Cette opinion corrobore donc les assertions que nous avons émises dans la discussion sur la régénération, discussion de laquelle nous avons déduit que la régénération procède selon une parfaite organisation des moyens en jeu. Nous arrivons ainsi à la conclusion que la régénération chez les phoronidiens est une adaptation à leur éthologie et à leur physiologie. Cette adaptation se traduit par la restitution rapide des parties manquantes grâce à des processus simples qui peuvent, selon toute probabilité, être indépendants des schémas de l'embryogenèse et de l'ontogénèse. Dans ce cas, l'organogenèse ne révèle généralement pas l'origine et la différenciation des organes sous leur forme archaïque. Cette interprétation permet d'expliquer une réapparition secondaire de la reproduction asexuée, grandement favorisée par l'adaptation régénératrice des phoronidiens.

Pour Abeloos (1932), la régénération des structures par morphallaxis présente en général de grandes analogies avec la métamorphose. Chez les phoronidiens, la morphallaxis atteint principalement l'épiderme dans les zones des ébauches lophophorales et la couche nerveuse épithéliale au niveau du nouveau nerf circulaire : or, en consultant le tableau 14, on constate que ces mêmes structures apparaissent par un processus semblable à la métamorphose. Régénération et métamorphose présentent encore chez les phoronidiens de fortes similitudes quant aux organes mis en place (lophophore, système circulatoire, mésentères, ganglion nerveux, épistome, principalement), alors qu'avec l'embryogenèse, la régénération ne possède en commun que peu de points de comparaison (Tableau 14).

Roule (1900a) écrivait que la chute des diverses structures est le phénomène du même ordre que le rejet (autotomie) du lophophore et qu'elle n'a pas d'autre valeur. Il s'agit là, de la part de cet auteur, d'une comparaison et d'une interprétation hâtives et à mon sens erronées. Car, si une forte similitude existe entre régénération et métamorphose, il n'en est pas de même entre le rejet autotomique et celui des structures larvaires. En effet, l'autotomie conduit à l'élimination non seulement de l'épistome et du mésosome, mais aussi de la région la plus distale de métasome (anus, papille anale, néphridies, voir Fig. 23), tandis que le rejet à la métamorphose ne concerne que des structures larvaires (tentacules, lobe préoral) non restituées ultérieurement, à l'exception de l'épistome. Ceci démontre suffisamment que les deux processus ne sont pas comparables, sans même faire intervenir des notions d'orientation et de « segmentation » du corps.

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

En nous fondant sur les lois émises par Cerfontaine (1902) et Abeloos (1932), à savoir que les facultés de régénération diminuent au cours de l'évolution ontogénétique et qu'elles sont d'autant plus étendues que les animaux sont moins élevés en organisation, les phoronidiens ont su préserver ou réacquérir les facultés nécessaires de régénération, à la limite des possibilités de la détermination morphogénétique, pour réaliser un ajustement aussi parfait que possible sur les impératifs de leur biologie et de leur éthologie.

INCIDENCE DE LA REGENERATION SUR LA SYSTEMATIQUE

L'autotomie provoque chez les phoronidiens la disparition des principaux critères de détermination, le lophophore et les néphridies, ce qui occasionne de sérieuses difficultés pour la détermination. C'est donc avec une particulière attention qu'il convient de manipuler les récoltes de phoronidiens (Emig, 1971b).

L'étude d'individus en régénération peut provoquer des erreurs de diagnose de même que l'étude de jeunes individus (Emig, 1971b). D'après nos résultats (Fig, 24), c'est à partir de la fin du stade 7, après l'apparition des derniers tentacules prébucaux, que le lophophore commence à présenter sa forme caractéristique chez *Phoronis psammophila*. À ce moment, le lophophore possède en moyenne une cinquantaine de tentacules (Emig, 1972b), ce qui est un nombre proche du minimum de tentacules de la diagnose de *P. psammophila*. Cette remarque laisse penser que le nombre minimum de tentacules d'un lophophore complet est sensiblement le même chez un individu après métamorphose et après régénération. Le nombre maximum est de 130 tentacules (Tableau 4), d'où un accroissement de plus du double par rapport au nombre minimum et une forte transformation de la forme du lophophore. Cette transformation implique la nécessité de mentionner dans la diagnose que les pointes du lophophore sont plus ou moins incurvées vers la concavité lophophorale, selon le nombre plus ou moins élevé de tentacules.

Pour les néphridies, il faut attendre le début du stade 8 pour pouvoir déterminer avec certitude le type et la morphologie.

Chez les entéropeustes, Petersen et Ditadi (1971) notent aussi une incidence de la reproduction asexuée sur la systématique.

CONCLUSIONS

L'autotomie lophophorale, l'autotomie reproductrice et l'amputation par prédateurs représentent des phénomènes habituels qui jouent un rôle important dans la biologie des phoronidiens. Ces phénomènes sont toujours suivis de processus régénérateurs des parties manquantes. L'autotomie provoque le rejet des principaux organes vitaux, mais sans constituer pour autant, semble-t-il, une perturbation ou un déséquilibre physiologique. Cela s'explique par le fait que l'autotomie n'est pas chez les phoronidiens 1^{me} réaction défensive, mais un processus physiologique, ce qui minimise les conséquences d'une amputation qui, pour la *Phoronis*, n'est plus réellement traumatisante, mais correspond à une « autotomie involontaire ». La régénération n'est que la suite inéluctable de l'autotomie ou de l'amputation. Les phoronidiens répondent parfaitement à la généralisation d'Abeloos (1932) : - les formes animales capables de se reproduire par voie asexuée sont également capables de régénération traumatique -.

La régénération des phoronidiens, comme celle de la plupart des espèces, se déroule en trois périodes : la cicatrisation, l'édification d'un blastème et la restitution des structures amputées. Les deux premières périodes, semblables dans les trois cas de régénération, se déroulent rapidement : la première par la formation d'un bouchon cicatriciel provisoire, mésodermique, ne participant pas à la morphogenèse régénératrice et recouvert par l'épiderme ; la seconde par régénération pour leur propre compte des feuilletts primordiaux (ecto-, méso-, endoderme), le matériel cellulaire de chacun provenant généralement des tissus proches de la blessure, la seule exception paraissant être la régénération de l'œsophage par métaplasie du préestomac au cours de la reproduction asexuée. Le blastème n'est donc pas issu d'une masse de tissus indifférenciés ou d'une accumulation de cellules particulières à structure simple. La restitution des structures amputées, comparée à leur ontogenèse chez la larve actinotroque et au cours de la métamorphose, montre qu'elle ne semble pas répéter tous les processus de l'ontogenèse mais uniquement les plus simples. La *Phoronis* est capable de

remplacer les processus ontogénétiques complexes par d'autres plus rapides et plus adaptés à la régénération. Celle-ci présente une forte similitude organogénétique avec la métamorphose de l'actinotroque (mais faible avec l'embryogenèse), mais toute comparaison entre le rejet autotomique et le rejet des structures larvaires à la métamorphose serait erronée.

Les phoronidiens, malgré une organisation morphologique et anatomique complexe, conservent, ou ont acquis, de grandes facultés, de régénération grâce à la réutilisation du matériel cellulaire, lequel conserve néanmoins une certaine spécificité dans les limites de ses compétences morphogénétiques. La régénération correspond à un phénomène physiologique remarquable et unique que nous n'avons pu comparer à aucun autre dans les divers groupes zoologiques voisins. Ce phénomène est parfaitement adapté à la biologie des phoronidiens et il n'est que la réponse et la suite d'une autotomie ou d'une amputation. Cette adaptation s'explique d'une part par la grande faculté de reproduction asexuée qui a pu conduire à cette évolution de la régénération, et, d'autre part, par la nécessité d'un rejet cyclique du lophophore pour éliminer les déchets métaboliques de la cavité coelomique lophophorale à cause de l'isolement de cette cavité (mésocœlome) du métacœlome par le diaphragme. Cette séparation complète est un évènement évolutif que nous étudierons ultérieurement ; chez les bryozoaires, moins évolués que les phoronidiens, la communication entre ces deux cavités existe, et c'est pour cela, peut être, que l'accumulation des produits de déchet conduit à la dégénérescence (suivie de régénération) de la quasi-totalité du polypide et non d'une simple fraction de l'individu comme chez les phoronidiens. L'adaptation se traduit par une restitution rapide des parties manquantes grâce à une succession de processus simples selon un plan parfait d'organisation, dans les trois cas étudiés de régénération.

Autotomie, amputation et régénération entraînent généralement de sérieuses difficultés dans la détermination par suite de la disparition ou la dissimulation des caractères taxonomiques et conduisent parfois à des erreurs d'interprétation de ces critères.

Au cours, de l'étude sur la régénération des phoronidiens, chapitre II de ce mémoire, nous avons répondu, dans toute la mesure du possible, aux questions que nous nous sommes posées. Néanmoins, de cette étude, principalement de comparaisons avec d'autres groupes d'invertébrés et avec l'ontogenèse des phoronidiens, il ressort que de nombreux points restent encore obscurs et devant les problèmes que nous avons soulevés dans ce chapitre des recherches demeurent indispensables dans diverses voies.

RESUME

des

PRINCIPAUX RESULTATS et CONCLUSIONS

Taxonomie, systématique et régénération des phoronidiens font l'objet du présent mémoire. La première partie a été réalisée grâce à des récoltes effectuées dans les divers océans et mers. L'étude approfondie de la régénération a été faite sur *Phoronis psammophila*, récoltée dans la baie de Marseille ; les résultats ont été comparés, d'une part, avec deux d'autres groupes d'Invertébrés, et d'autre part, avec l'ontogenèse des phoronidiens.

Les principaux résultats et conclusions de ce travail sont les suivants :

1. Le perfectionnement constant des moyens de récolte des phoronidiens, directement lié à leur implantation verticale dans le sédiment (à l'exception des espèces perforantes) a conduit à la mise au point (en collaboration avec R. Lienhart) des aspirateurs sous-marins qui ont prouvé qu'ils sont actuellement les meilleurs moyens de prélèvement (quantitatif et qualitatif). La plongée s'est aussi avérée comme étant un moyen indispensable d'étude (et de récolte pour les espèces perforantes).

2. Les caractères taxonomiques des phoronidiens ont été étudiés et définis en fonction de leurs variations et de leur importance :

- **Biotope.** Il ne permet, d'après nos connaissances actuelles, qu'une première approche d'une espèce, selon qu'elle est enfoncée verticalement dans un sédiment meuble, qu'elle perce un substrat dur (roche ou coquille) ou qu'elle vit en association avec des cérianthes.

- **Longueur et Couleur.** Elles présentent généralement des variations trop importantes au sein d'une même espèce et d'un même individu ; elles ne peuvent donc être utilisées qu'à titre indicatif.

- **Invagination sous lophophore.** Elle permet de distinguer immédiatement le genre *Phoronopsis* de l'autre genre, *Phoronis*.

- **Lophophore.** Il est, selon sa forme, subdivisé en 6 types dont la complexité va croissant en même temps que le nombre de tentacules.

- **Néphridies.** Elles correspondent au meilleur critère taxonomique par leurs caractères morphologiques spécifiques pour chaque espèce. Leur développement est maximum lors de l'émission des produits sexuels.

- **Fibres nerveuses géantes.** Elles sont un caractère complémentaire ; une ou deux fibres selon les espèces, aucune chez *Phoronis ovalis*.

- **Formules musculaires** (muscles longitudinaux). Elles caractérisent une espèce, mais il convient néanmoins d'utiliser ce critère avec prudence. Il faut établir une formule générale et une formule moyenne ; le développement et l'aspect des muscles longitudinaux fournissent également des indications complémentaires.

- **Gonades et Glandes sexuelles annexes.** Elles sont un caractère aléatoire, à cause de leur présence saisonnière, mais néanmoins important.

- **des Caractères taxonomiques complémentaires** sont présents chez quelques espèces seulement : *Phoronis muelleri*, *Phoronis ovalis*, *Phoronis pallida*.

3. La diagnose de chaque espèce a été établie et complétée depuis le travail précédent (Emig, 1971b) ; les synonymies sont mentionnées. D'après l'ensemble des diagnoses, nous avons dressé une clé de détermination des espèces de phoronidiens. Cette clé indique les principaux caractères taxonomiques (néphridies ; lophophore ; invagination ; fibres géantes ; formules musculaires ; gonades et glandes annexes).

4. La classe des Phoronida se subdivise en 5 groupes qui se distinguent principalement par la morphologie des néphridies :

I. *Phoronis ovalis*

II. *Phoronis hippocrepi*, *Phoronis ijimai*, *Phoronis australis*

III. *Phoronis muelleri*, *Phoronis psammophila* (*P. architecta*)

IV. *Phoronis pallida*

V. Genre *Phoronopsis*, *albomaculata*, *harmeri*, *californica*.

5. Dans l'essai phylogénétique des espèces de phoronidiens, nous avons admis que les principaux caractères primitifs sont : une forme simple du lophophore, un seul entonnoir (probablement), ainsi que l'absence de mésentères, deux fibres nerveuses géantes, l'hermaphrodisme. Les caractères les plus évolués sont une forme complexe du lophophore, deux entonnoirs néphridiens, une fibre géante unique à gauche, la dioïcité.

6. L'autotomie ou l'amputation du lophophore (avec disparition des principaux organes vitaux) sont toujours suivies de la régénération (régénération antérieure) qui n'en représente qu'une simple phase. La périodicité probable de l'autotomie du lophophore s'explique par le rejet de produits de catabolisme dont le lophophore est le lieu de stockage par suite de l'imperméabilité du diaphragme. L'autotomie n'entraîne pas de perturbation physiologique ; c'est un processus physiologique naturel et non une réaction de défense ; il en est de même pour l'amputation qui, pour la *Phoronis*, ne représente qu'une « autotomie involontaire ».

Le lophophore rejeté ne régénère pas chez *Phoronis psammophila*.

7. Après une scission autotomique reproductrice (transversale vers le milieu du métasome), la régénération n'est qu'une simple phase de la reproduction asexuée. Celle-ci conduit à l'obtention de deux fragments dont le proximal régénère une région antérieure lophophorale (régénération lophophorale) et le distal une ampoule (régénération postérieure).

8. La régénération de *Phoronis psammophila* se déroule en trois périodes : cicatrisation, édification d'un blastème et restitution des structures amputées. Elle se divise en 8 stades successifs (en trois jours environ) pour la régénération d'une région antérieure et en 5 stades pour la régénération postérieure.

9. Cicatrisation et édification d'un blastème sont semblables dans les trois cas de régénération. La cicatrisation s'effectue par la mise en place d'un bouchon cicatriciel provisoire et mésodermique. Celui-ci n'est pas blastématique et ne participe pas à la morphogenèse régénératrice. L'épiderme ancien s'étale sur ce bouchon d'après le phénomène classique de la phase de cicatrisation. Tous les types cellulaires participent probablement à l'épiderme cicatriciel. Malgré une similitude avec les phénomènes de cicatrisation chez certains autres invertébrés, ces phénomènes chez les phoronidiens sont caractérisés par leur parfaite organisation et leur célérité.

10. L'édification du blastème s'effectue par régénération, pour son propre compte, de chaque feuillet primordial, le matériel cellulaire étant issu des tissus proches de la plaie (ou de la zone d'autotomie). Le blastème des phoronidiens ne représente donc ni une masse de tissus indifférenciés ni une accumulation de cellules de nature indifférenciée.

11. La restitution des structures amputées montre la présence du mésoderme (en plusieurs couches cellulaires) dans toutes les zones de régénération, avec disparition de toute membrane basale. Aussi le mésoderme joue-t-il, selon toute probabilité, un rôle primordial dans l'induction et la croissance du régénérat, ainsi que dans le déroulement de la régénération. Il est aussi à supposer que le système nerveux diffus produit une influence stimulatrice sur la régénération.

Dans la régénération antérieure et lophophorale, l'organogenèse concerne principalement le tube digestif (avec formation d'un stomodeum, mais pas d'un proctodeum), l'appareil circulatoire lophophoral, les néphridies, les mésentères, le lophophore, l'épistome. Ses étapes diverses correspondent aux 5 derniers stades de la régénération. Dans la régénération postérieure, l'ampoule est régénérée au bout de 2 à 3 jours. Cette régénération se déroule principalement par morphallaxis. L'organogenèse ne concerne que l'estomac et le sinus péristomacal sanguin.

L'ouverture du stomodeum se produit par une invagination intraépithéliale (régénération antérieure), suivie d'une courte invagination épidermique lors de la régénération lophophorale. Dans la reproduction asexuée, la régénération de l'œsophage, ectodermique (individu proximal) et celle de l'estomac, endodermique (individu distal), sont obtenues par différenciation des cellules du préestomac, d'origine endodermique. La différenciation du préestomac en œsophage s'effectue probablement par métaplasie et constitue donc une exception à la régénération à partir des feuillets primordiaux.

12. Les connaissances actuelles sur l'ontogenèse des phoronidiens sont sommaires et souvent incertaines, ce qui malheureusement ne nous a pas permis une comparaison complète avec l'étude approfondie de la régénération. Néanmoins, la régénération de certaines structures suit le développement ontogénétique chez l'actinotroque : c'est le cas pour le diaphragme, les tentacules, le lophophore, l'intestin et la formation de l'anus (par perforation de l'ectoderme), le sinus péristomacal. La régénération d'autres structures suit les processus de la métamorphose : c'est le cas pour l'épistome, le lophophore, le système circulatoire lophophoral, le ganglion nerveux. Enfin, certaines structures régénèrent de façon distincte de l'ontogenèse : le mésocœlome, le stomodeum

(régénération antérieure), les métanéphridies. L'ontogenèse n'ayant pas été décrite pour les mésentères, le vaisseau lophophoral, la fibre nerveuse géante, le métasome et l'ampoule, aucune comparaison n'est possible. Il faut aussi remarquer que l'embryologie et le développement larvaire sont encore inconnus chez *Phoronis psammophila*. Néanmoins, nous avons pu établir que, pour certaines structures, la régénération met en jeu des processus qui se révèlent être distincts des schémas de l'embryogenèse et de l'ontogenèse.

La régénération des structures par morphallaxis présente, en général, de grandes analogies avec la métamorphose ; en revanche, le rejet autotomique et le rejet des structures larvaires ne procèdent pas de processus semblables et ils ne sont pas comparables.

13. D'après l'étude de la régénération du système circulatoire, nous pouvons considérer que la disparition du vaisseau latéral droit et celle de la fibre géante droite correspondent à une évolution chez les phoronidiens, et que ces disparitions ne sont pas liées à la dissymétrie secondaire du corps.

14. La comparaison entre les cavités cœlomiques larvaires et celles de l'adulte lors de l'ontogenèse et de la régénération nous ont permis de conclure que, selon toute probabilité, les cavités de l'adulte sont issues de celles de l'actinotroque. Les phoronidiens présentent ainsi une trimétamérie : proto-, méso-, métasome, chaque segment possédant sa cavité cœlomique. Le protosome correspond à l'épistome. Cette opinion sera reprise et discutée ultérieurement dans des considérations phylogénétiques relatives à l'ensemble des lophophoriens.

15. Les facultés de régénération ont été préservées, ou réacquises, au cours de l'évolution des phoronidiens. La rapidité du développement régénérateur est obtenue par une parfaite organisation et des processus simples de régénération. Celle-ci apparaît ainsi comme une parfaite adaptation aux exigences de la biologie des phoronidiens. Cette adaptation s'explique par la faculté de reproduction asexuée qui a pu conduire à cette évolution de la régénération et par rejet cyclique de la région antérieure du corps.

16. La reproduction asexuée joue un rôle important dans la biologie des phoronidiens. Elle se superpose rarement à la reproduction sexuée, et correspond généralement à une architomie ; elle conduit, par régénération, à des individus identiques à ceux issus de la reproduction sexuée. La reproduction asexuée est probablement un phénomène réapparu secondairement.

17. Autotomie, amputation ou régénération provoquent de grandes difficultés pour la détermination des phoronidiens, jusqu'à la rendre impossible, du moins pour un néophyte.

18. En brève conclusion à ce mémoire, nous rappellerons que le but fondamental que nous nous sommes fixé dans ce travail n'est pas la connaissance d'une espèce ou d'une classe, ni l'étude précise de processus particuliers, mais, au contraire, d'atteindre à travers elles le cycle général de la vie et l'implication qu'elles peuvent y avoir. Ainsi, les deux parties très distinctes de ce mémoire correspondent en réalité à deux voies de recherche orientées vers ce même but qu'elle doivent atteindre par des résultats différents, ultérieurement. Car, nous avons jugé que nos connaissances sont encore trop fragmentaires et que nous manquons encore de certaines informations : il ne nous est donc pas encore possible de discuter avec discernement de la place des phoronidiens dans l'arbre phylétique des Métazoaires.

APPENDICE

1. Sur la distribution des phoronidiens

Dans une étude récente de Reys (1972) sur la microdistribution d'espèces benthiques, *Phoronis psammophila* est donnée comme présentant une répartition en petits agrégats. Les résultats obtenus sur cette espèce datent d'une dizaine d'années (prélèvements effectués à la plage du Prado, Marseille) et depuis, le nombre de *Phoronis* a fortement augmenté (Emig, 1966a ; Emig et Lienhart, 1968 ; Massé, 1971) ; aussi ces résultats ne correspondent-ils plus à la situation actuelle, mais ils appellent néanmoins un certain nombre de remarques.

Il est d'abord nécessaire de faire un rapide résumé de la biologie des phoronidiens. Par comparaison avec le problème posé par l'occupation des substrats durs aux formes sessiles, il faut introduire pour les phoronidiens la notion d'occupation de la surface du sédiment, *Phoronis psammophila* possède un lophophore dont la longueur varie de 2 à 3 mm, ce qui conduit à une occupation de 1/6 à 1/3 de cm² quand le lophophore est disposé naturellement (Emig et Béchérini, 1970). Ayant montré que la densité moyenne de population est d'environ 15 000 individus par m² (Emig et Lienhart, 1968), on en déduit que les phoronidiens occupent ainsi plus de la moitié de la surface du sédiment. Comme ce sont des suspension-feeders (impingement feeders), il faut tenir compte d'un espace minimum normal entre les individus et l'on constate ainsi qu'il ne reste que peu de place disponible. Ces observations ont été confirmées par des plongées effectuées depuis plus de 8 ans à la plage du Prado. Il en résulte que *P. psammophila* présente une répartition que l'on peut maintenant qualifier d'« uniforme », s'étendant sur des hectares (faciès à *Phoronis psammophila* : Emig, 1966a).

La microdistribution de *Phoronis psammophila* permet évidemment de démontrer que la distance séparant des individus voisins est inégale, ce qui a déjà été observé précédemment (Emig, 1966a). Dans le cas d'un nombre d'individus plus faible par m², l'éthologie des phoronidiens conditionne leur disposition en agrégats, comme nous l'avons montrée à la plage de Bandol par exemple. C'est, selon toute probabilité, la reproduction asexuée qui joue le rôle principal : elle permet, à partir d'un individu, d'en obtenir d'autres qui s'installent à proximité, d'où formation d'agrégats dont la convergence graduelle peut conduire à des peuplements uniformes si les conditions ambiantes sont favorables. Les interrelations avec d'autres invertébrés peuvent également conduire à une distribution en agrégats non liée aux phoronidiens eux-mêmes : c'est par exemple le cas des moules, filtreurs très actifs, qui empêchent l'installation de phoronidiens à leur voisinage (Emig, 1966a).

L'étude de la biologie d'une espèce, en l'occurrence *Phoronis psammophila*, peut ainsi conduire, principalement par des observations *in situ*, aux mêmes résultats que des formules mathématiques complexes, avec un net avantage puisqu'on a la possibilité de les expliquer et de les nuancer. L'interprétation de résultats mathématiques et d'analyses statistiques est, à mon avis, très dangereuse en l'absence de toute connaissance fondamentale de la biologie d'une espèce et peut conduire à des conclusions totalement erronées. Ainsi, une fois encore, il se vérifie qu'une technique doit être employée pour démontrer certains faits hypothétiques ou répondre à certaines questions posées et non servir fin comme une fin en soi.

Fondées sur des connaissances biologiques, ces méthodes statistiques (Reys, 1972 ; Emig et Emig, 1972) peuvent représenter un maillon important dans une nouvelle conception de la biocénose ou de la communauté.

2. Sur la biomasse et la production des phoronidiens

Les nombreuses observations réalisées en plongée et en aquarium d'une part, la récente étude sur la régénération de *Phoronis psammophila* d'autre part ont mis en évidence l'importance de ce groupe dans certains biotopes et son rôle primordial dans la chaîne alimentaire.

L'autotomie du lophophore probablement cyclique, et l'amputation de la région antérieure par prédation représentent par suite d'une régénération très rapide un stock important de nourriture qu'il serait erroné de considérer comme négligeable, Il s'y ajoute la reproduction asexuée qui apporte non seulement un remplacement rapide, mais encore un accroissement important du nombre d'individus.

À la plage du Prado (Marseille), nous avons évalué la biomasse des phoronidiens (*Phoronis psammophila*) par m² en estimant la moyenne des individus sur cette surface à 15 000 (Emig et Lienhart, 1968 ; Emig, 1971b) :

Poids humide	45 g	par m ² pour 15 000 individus
Poids sec	5 g	

Ces résultats ont été obtenus avec des animaux entiers, sans tube. Le lophophore et la région antérieure n'en représentent qu'une faible proportion, que nous avons estimée de l'ordre de 1/15^e à 1/20^e du poids total, soit par m environ 3 g en poids humide et 1 g en poids sec. Compte tenu du renouvellement rapide, exposé ci-dessus, les phoronidiens démontrent la possibilité d'une forte production, pouvant conduire à une importante augmentation de la biomasse dans le milieu prospecté.

En consultant les travaux de Massé (1971) réalisés dans la même station, nous constatons que, si effectivement les phoronidiens sont au premier rang pour l'importance du nombre d'individus, leur densité, en 1968, n'est que de l'ordre de 1,5 à 3 g selon les stations ; cet auteur indique pour une récolte de 15 504 individus un poids de 5,74 g. Nos résultats, obtenus au cours de la même année 1968, sont donc 3 à 10 fois supérieures, et cela sans y avoir fait intervenir la production.

Les phoronidiens ne sont pris ici que comme exemple, car d'autres auteurs ont déjà signalé l'intervention d'invertébrés dans la biomasse de la même façon (Holme et McIntyre, 1971 ; Trevallion, 1971 : cas des siphons des pélicypodes). L'exemple des phoronidiens démontre à nouveau l'absolue nécessité de connaître la biologie des invertébrés d'une biocénose, avant de pouvoir utiliser et exploiter les résultats de prélèvements (biomasse, production).

Il apparaît ainsi que dans une station donnée existe au moins deux stocks organiques : le poids des individus sur une surface et un volume donnés et le poids issu du renouvellement, de certaines régions de ces mêmes individus ; ce dernier poids n'intervient que rarement dans les études actuelles. À la suite des études bionomiques et biocénologiques conduisant à un bilan statique, il faudrait développer des études biologiques introduisant la notion de bilan dynamique, qui seules à mon avis permettront de donner les bases indispensables à toute « expertise » du monde marin et de l'influence humaine sur celui-ci.

ANNEXE

LISTE DES PUBLICATIONS

1965. Contribution à la répartition des Phoronidiens et à la cartographie benthique du golfe de Fos. Rec. Trav. Stn mar. Endoume, 36, 181-183.
1966. Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille et environs ; Etang de Berre). Rec. Trav. Stn mar. Endoume 40, 161-248. - Thèse de Doct. de 3^o Cycle -
- Essai d'étude de la teneur en gaz d'hydrocarbures dans le milieu marin. Rec. Trav. Stn mar. Endoume, 41, 9-16.
1967. Considérations sur la systématique des phoronidiens. I. *Phoronis hippocrepi* Wright, 1856. Act. Soc. Linn., Bordeaux 104, 1-10.
- Considérations sur la systématique des phoronidiens. II. *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912. Bull. Mus. Nat. Hist. nat., Paris 39, 984-991.
 - Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* Cori. I. Estomac (cellules ciliées). Arch. Zool. exp. gén., 108, 617-632.
1968. Étude comparative des néphridies de *Phoronis psammophila* Cori, *Phoronis hippocrepi* Wright et *Phoronopsis harmeri* Pixell. Bull. Soc. Zool. Fr., 93, 109-114.
- Présence de *Phoronis psammophila* Cori : la biocénose des Sables Fins en Mode Calme. Bull. Soc. Zool. Fr. 93, 115-125.
 - Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* Cori. II. Préestomac et intestin. Arch. Zool. exp. gén., 109, 145-155.
1969. Considérations sur la systématique des phoronidiens. III. *Phoronis psammophila* Cori, 1889, et *Phoronis architecta* Andrevs, 1890. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 41, 312-327.
- Etude de la teneur en gaz d'hydrocarbures des sédiments. II. Etang de Berre. Rec. Trav. Stn mar. Endoume, 45, 359-365.
 - Etude anatomique des néphridies chez divers phoronidiens. Téthys, 1, 477-484.
 - Considérations sur la systématique des phoronidiens. VIII. *Phoronis pallida* (Schneider) Silén, 1952. IX. *Phoronis ovalis* Wright, 1856. Bull. Mus. Rist, nat. Paris, 41, 1531-1542.
1970. Remarks on the systematics of Phoronidea. IV. Notes on the ecology, morphology and taxonomy of *Phoronis mülleri*. Mar. Biol., 5, 62-67.
1971. Remarques sur la systématique des Phoronidea. X. Notes sur l'écologie, la morphologie et la taxonomie de *Phoronis ijimai* et *Phoronis vancouverensis*. Mar. Biol., 8, 154-159.
- Taxonomie et systématique des phoronidiens. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris (Zool.), 8, 469-568.
1972. Reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila*. Mar. Biol., 13, 247-258.
- Régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* Cori. Z. Morph. Tiere, 73, 117-144.

- Phoronidiens de Madagascar. Téthys (suppl.), 5, 9-24.

- Phoronidiens récoltés lors de la campagne « Biaçores » du N/O Jean Charcot. Téthys, 4, 423-428.

1973. Notes sur l'écologie et la taxonomie de *Phoronis muelleri* (Phoronida). Naturaliste canad., 100 (4), 421-426.

1974. The systematics and evolution of the phylum Phoronida. Z. zool. System. Evolut.-forsch., 12 (2), 128-151.

En collaboration avec :

1966. - Lienhart R. : Un nouveau moyen de récolte pour les substrats meubles infralittoraux : l'aspirateur sous-marin. Rec. Trav. Stn mar. Endoume, 42, 115-120.

1968. - Lienhart R. : Principe de l'aspirateur sous-marin automatique pour sédiments meubles. Eur. mar. biol. Symp., Arcachon 1968 : publié dans Vie et Milieu suppl., 22, 573-578 (1971).

1969. - Marche-Marchad I. : Considérations sur la systématique des phoronidiens. VII. *Phoronis australis* Haswell, 1883. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 41, 1244-1251.

- Plante R. : Considérations sur la systématique des phoronidiens. V. *Phoronopsis californica* Hilton-1930. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 41, 894-900.

- Thomassin B. : Considérations sur la systématique des phoronidiens. VI. *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 41, 901-908.

1970. - Béchérini F. : Influence des courants dans l'éthologie alimentaire des phoronidiens. Etude par séries de photographies cycliques. Mar. Biol. 5, 239-244.

1972. - Herberts C. et Thomassin B. A. : Sur l'association de *Phoronis australis* (Phoronida) avec *Cerianthus maua* (Cerantheria) dans les zones récifales de Madagascar. Mar. Biol., 15, 304-315.

1975. - Emig A. : Etude des muscles longitudinaux des phoronidiens. Variations des formules musculaires en fonction du temps chez *Phoronis psammophila*. - sous presse - (*J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 17, 23-31. 1975)

Phoronida: INDEX CHRONOLOGIQUE DES AUTEURS

Cette liste fait suite à celle publiée en 1907 par SELYS-LONGCHAMPS et à laquelle il faut se reporter pour les années précédant 1907. Un auteur ne figure qu'une fois par année même s'il a publié plusieurs travaux durant celle-ci.

1907	Enriques Gilchrist Selys-Longchamps Theel	1952	Becklemischeff Cuénot Silén	1964	Glémarec Sentz-Braconnot Theodor Zimmer	1970	Barnard Brien Brunel Day Dörjes et <i>al.</i> Emig Emig et Béchérini Fishelson Guérin-Ancey Johnson Massé Newell Pearson Tommasi Vandermeulen Ziegelmeier
1908	Poche	1953	Judges Kume Rattenbury	1965	Bullock et Horridge Emig Johnson et Juskevice Picard True-Schlenz	1971	Emig Dörjes Massé Shih et <i>al.</i> Young et Rhoads
1909	Goodrich	1954	Hedgpeth Knight-Jones Lönöy Rattenbury Silén Skramlik	1966	Carlisle Emig Emig et Lienhart Febvre Jørgensen	1972	Arenas Emig Emig et Emig Emig et <i>al.</i> Gage Gruet Lagardère Leung Tak Kit Massé Reys Rosenberg Thomassin
1912	Pixell	1955	Avnimelech Ivanov Silén Uchida et Iwata	1967	Emig Erhardt Ganguly et Majumdar Johnson Koslowski Pichon Siewing Zimmer		
1914	Goodrich	1956	Franzen Jägersten Jones Nair et Shaw Silén	1968	Adams et <i>al.</i> Bullivant De Gaillande Emig Emig et Lienhart Erickson et <i>al.</i> Febvre Gamulin-Brida et <i>al.</i> Gabil et Richards Krause Massé Morton et Miller Naqvi Polson Snyder et Hershey Zelesky et Gilbert		
1915	Willey	1957	Forneris Marsden Stchapova et <i>al.</i>				
1917	Harmer Meek	1958	Becklemischeff Hyman McNae et Kalk Wilson et Bullock	1969	Emig Emig et Marche-M. Emig et Plante Emig et Thomassin Glémarec Iacobescu Jones Le Gall Ollivier Stripp Trueman et Ansell Vandermeulen et Reid Weeb		
1919	Gilchrist Ledig	1959	Balasubrahmanyam Dawidoff et Grassé Forneris Hyman Joysey Marsden Reish				
1922	Hilton	1960	Balasubrahmanyam Gansen Long Nicol				
1927	Bethe Gravelly Menon	1961	Brunel Jones				
1929	Campbell Nikitine	1962	Barnard McNae et Kalk Mankaev Young				
1930	Cori Hilton	1963	Bruce et <i>al.</i> Euzet et Pujol Hadzi Hartman Massé Riedl				
1932	Cori Fraser						
1933	Steuer						
1934	Fenton et Fenton Vatova						
1935	McGinitie						
1936	Gustafson Steuer						
1937	Becker Cori						
1939	Cori						
1940	Dolgopolskaya						
1941	Veillet						
1943	Brattström Ohuye						
1944	Ono						
1945	Goodrich Kosloff						
1948	Galadzhiev						
1949	McGinitie et McGinitie Marcus						
1951	Hyman						

BIBLIOGRAPHIE des PHORONIDIENS

- Adams E., A. L. Allen & C. J. Shank, 1968. Reworking of sediment layers by the adult *Phoronopsis viridis*. Bien. Rep. Pacif. mar. Sta., Univ. Pacific, p. 21.
- Allman G J., 1857. A Monograph of the fresh-water polyzoa, including all the known species, both British and foreign,. Ray society, London, p. 55.
- Andrews E. A., 1890. On a new species of the remarkable animal *Phoronis*. Ann. Mag. nat. Hist., 5, 445-449.
- Arenas J. N., 1972. *Phoronis ovalis* Wright in Chile. Stud. neotropical Fauna, 7 (1), 113-115.
- Avnimelech M., 1955. Occurrence of fossil Phoronidea-like tubes in several geological formation in Israël. Bull. Res. Counc. Israël, 5, 174-177.
- Balasubrahmanyam K., 1959. *Phoronis architecta* Andrews from the Vellar estuary at Porto-Novo. Current Sci., 28 (12), 495-496.
- Balasubrahmanyam K., 1960. Studies in the ecology of the Vellar estuary. I. A preliminary survey of the estuarine bottoms and its fauna conducted on 11-9-59. J. Zool. Soc. India, 12 (2), 209-215.
- Balfour F. M., 1880. Larval forms: their nature, origin and affinities. Q. J. microsc. Sci., 20, 381-407.
- Barnard J. L., 1962. Benthic marine exploration of Bahia de San Quintin, Baja California. Pacif. naturalist, 3 (6), 251-274.
- Barnard J. L., 1970. Benthic ecology of Bahia de San Quintin Baja California. Contr. Smiths. Zool., 44, 1-60.
- Becker G., 1938. Untersuchung über den Darm und die Verdauung von Kamptozoen, Bryozoen und Phoroniden. Z. Morph. Ökol. Tiere, 33, 72-127.
- Beklemischeff V. N., 1952. Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates. [in Russian]. Sovietskaya Nauka, Moscou, 698 p.
- Beklemischeff V. N., 1958. Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. I. Promorphologie. Veb Deutscher verlag der Wissenschaften, Berlin 441 p.
- Beneden P. van, 1858. Note sur un annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de *Crepina*. Ann. Sci. nat., 10, 11-23 et Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, (2) 5, 450-465.
- Benham W. B., 1889. The anatomy of *Phoronis australis*. Q. J. microsc. Sci., 30, 125-158.
- Bethe A., 1927. Eigenthümliche Formen und Mittel der Blutbewegung (*Phoronis*, *Tomopteris*, *Squilla*). Z. vergl. Physiol., 5, 555-576.
- Blochmann F., 1892. Über die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehung der Brachiopoden. Arch. vergl. Freunde Naturgesch. Mecklenburg, 46, 37.
- Brattström H., 1943. *Phoronis ovalis* Wright, eine für die skandinavische Fauna neue Phoronide aus Øresund. Acta Univ. Lund (Unders. Øresund), 39 (2), 1-17.
- Brien P., 1970. Considérations phylogénétiques à propos des Lophophoriens. Bull. Acad. Roy. Belgique, Cl. Sci., (5) 56, 565-579.
- Brooks W. K. & R. P. Cowles, 1905. *Phoronis architecta*: its life history, anatomy and breeding habits. Mem. Nat. Acad. Sci. Washington, 10 (4), 72-113.
- Browne E. T., 1895. On the change in the pelagic fauna of Plymouth during September, 1893 and 1895. J. mar. biol. Ass. UK, 4, 168-173.
- Bruce J. R., J. C. Colman & N. S. Jones, 1963. Phoronida. In: Marine fauna of the Isle of Man, Liverpool Univ. Press, 224 pp.
- Brunel P., 1961. Les phoronides, embranchement animal nouveau pour l'Atlantique canadien. Ann. Ass. can.-franç. Adv. Sci., 27, 64.
- Brunel P., 1970. Catalogue d'invertébrés benthiques du Golfe du Saint-Laurent, recueillis de 1951 à 1966 par la Station de Biologie marine de Grande-Rivière. Trav. Biol. Univ. Montréal, 53, 3-54.
- Brunel P., 1970. Aperçu sur les peuplements d'invertébrés marins des fonds meubles de la baie de Gaspé, 1956-60. Naturalist can., 97, 679-710.
- Bullivant J. S., 1968. The method of feeding of Lophophorates (Bryozoa, Phoronida, Brachiopoda). NZ J. mar. Freshwat. Res., 2 (1), 135-146.
- Bullivant J. S., 1968. A revised classification of suspension feeders. Tuatura, 16 (2), 151-160.
- Bullock T. H. & G. A. Horridge, 1965. Lophophorate phyla. In: Structure and function in the nervous system of Invertebrates, Freeman, San Francisco, pp. 631-648.
- Caldwell W. H., 1882. Preliminary note on the structure, development and affinities of *Phoronis*. Proc. Roy. Soc. London, 34, 371-383.

- Caldwell W. H., 1885. Blastopore, mesoderm and metameric segmentation. *Q. J. microsc. Sci.*, 25, 15-28.
- Campbell M. H., 1929. A preliminary quantitative study of the zooplankton in Strait of Georgia. *Trans. Roy. Soc. Can.*, (3) 23 (5), 1-28.
- Carlisle D. B., 1966. Protochordata together with Pogonophora, Enteropneusta, Graptolithina, Pterobranchia and Phoronidea. *Zool. Rec.* 101 (14), 49 pp.
- Cerfontaine P., 1903. Recherches expérimentales sur la régénération et l'hétéromorphose chez *Asteroides calycularis* et *Pennaria cavolinii*. *Arch. Biol.*, Paris, 19, 245-315.
- Clarapède E., 1861. Beiträge zur Kenntniss der Gephyrea. *Arch. Anat. Physiol.*, 1861, 358-542.
- Clarapède E., 1863. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig,
- Clarapède E., 1868. Les annélides Chétopodes du golfe de Naples. *Mem. Soc. Physiol.*, Genève, 19/20, 409.
- Claus C., 1872. Grundzüge der Zoologie, Elwert, Leipzig,
- Cobbold T. S., 1858. On a probably new species or form of *Actinotrocha* from the Firth of Forth. *Q. J. microsc. Sci.*, 6, 50-52.
- Conn H. W., 1885. Marine larvae, and their relation to adults. *Stud. biol. Lab J. Hopkins Univ.*, 3, 165.
- Cori C. J., 1889. Beitrag zur Anatomie der *Phoronis*. Inaug.-Diss. Prague (Univ. Leipzig), 48 pp.
- Cori C. J., 1890. Untersuchung über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. *Z. wiss. Zool.*, 51, 480-568.
- Cori C. J., 1930. Phoronidea. In: *Die Tierwelt Deutschlands*, Fischer, Jena 17, 14-24.
- Cori C. J., 1932. Phoronidea. In: *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Grimpe & Wragler, 7 (2), 101-132.
- Cori C. J., 1937. Phoronidea. In: *Handbuch der Zoologie*, Eds Kükenthal W. & T. Krumbach, De Gruyter, Berlin, 3 (2), 71-135.
- Cori C. J., 1939. Phoronidea. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches*, 4 (4), 1-183.
- Cowles R. P., 1904. Origin and fate of the blood vassels and blood corpuscles of the *Actinotrocha*. *Zool. Anz.*, 27, 598-606.
- Cowles R. P., 1904. Origin and fate of the body-cavities and the nephridia of the *Actinotrocha*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 14, 69-78.
- Cuénot L., 1952. Phylogénèse du règne animal. *Traité de Zoologie*, Ed. Grassé P. P., 1 (1), 1-33.
- Dalla Torre K. W., 1890. Die Fauna von Helgoland. *Zool. Jb. Syst. (Suppl.)*, 4, 90.
- Dawydoff C., 195*. Conception morphologique du Stomocordé. Les affinités des Stomochordés. In: *Traité de Zoologie*, Ed. Grassé P. P., Masson, Paris, 11, 511-517 & 518-532.
- Day J. H., 1970. The benthic fauna and fishes of False Bay. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 39, 1-108.
- De Gaillande D., 1968. Monographie des peuplements benthiques d'une calanque des côtes de Provence: Port-Miou. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 44 (60), 358-401.
- Delage Y. & E. Herouard, 1897. Les vermidiens. In: *Traité de zoologie concrète*, Schleicher, Paris, 5, 156-164.
- Dolgopolskaya M. A., 1940. Zooplankton de la mer Noire dans la région de Karadag (en russe). *Trud. Karadagskoi biol. Sta.*, 6, 57-111.
- Dörjes J., 1971. Der Golf von Gaeta (Tyrrhenisches Meer). IV. Der Macrobenthos und seine küstenparallele Zonierung. *Senckenb. marit.*, 3, 203-246.
- Dörjes J., S. Gadow, H. E. Reineck & I. Bir Singh, 1970. Sedimentologie und Makrobenthos der Nordgründe aund der Aussenjade (Nordsee). *Senckenb. marit.*, 2, 31-59.
- Dyster F. D., 1859. Note on *Phoronis hippocrepi*. *Trans. Linn. Soc. London*, 22, 251-256.
- Emig C. C., 1965. Contributions à la répartition des Phoronidiens et à la cartographie benthique du golfe de Fos. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 36, 181-183.
- Emig C. C., 1966. Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille; Etang de Berre). *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 40, 161-248
- Emig C. C., 1966. Essai d'étude de la teneur en gaz d'hydrocarbures dans le milieu marin. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 41, 6-16.
- Emig C. C., 1967. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. I. *Phoronis hippocrepi* Wright, 1856. *Acte Soc. linn. Bordeaux*, 104, 1-10.
- Emig C. C., 1967. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. II. *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris*, 39, 984-991.
- Emig C. C., 1967. Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* Cori. I. Estomac (Cellules ciliées). *Arch. Zool. exp. gén.*, 108, 617-632.
- Emig C. C., 1968. Etude comparative des néphridies de *Phoronis psammophila* Cori, *Phoronis hippocrepi* Wright et *Phoronopsis harmeri* Pixell. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 93, 109-114.

- Emig C. C., 1968. Présence de *Phoronis psammophila* Cori : la biocoenose des Sables Fins en mode Calme. Bull. Soc. zool. Fr., 93, 115-125.
- Emig C. C., 1968. Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* Cori. II. Pré-estomac et intestin. Arch. Zool. exp. gén., 109, 145-155.
- Emig C. C., 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. III. *Phoronis psammophila* Cori, 1889, et *Phoronis architecta* Andrews, 1890. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris, 41, 312-327.
- Emig C. C., 1969. Etude anatomique des néphridies chez divers Phoronidiens. Téthys, 1, 477-484.
- Emig C. C., 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VIII. *Phoronis pallida* (Schneider) Silén, 1952. IX. *Phoronis ovalis* Wrigth, 1856. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris, 41, 1531-1542.
- Emig C. C., 1970. Remarks on the systematics of phoronidea. IV. Notes on the ecology, morphology and taxonomy of *Phoronis mülleri*. Mar. Biol., 5, 62-67.
- Emig C. C., 1971. Remarques sur la systématique des Phoronidiens. X. Note sur l'écologie, la morphologie et la taxonomie de *Phoronis ijimai* et *Phoronis vancouverensis*. Mar. Biol., 8, 154-159.
- Emig C. C., 1971. Taxonomie et systématique des Phoronidiens. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris, (Zool.) 8, 469-568.
- Emig C. C., 1972. Reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila* Cori. Mar. Biol., 13, 247-258.
- Emig C. C., 1972. Régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* Cori (Phoronida). Z. Morph. Tiere, 73, 117-144.
- Emig C. C., 1972. Phoronidiens récoltés lors de la campagne "Biaçores" du N/O Jean Charcot (3 octobre-20 novembre 1971). Téthys, 4, 423-428.
- Emig C. C., 1973. Phoronidiens de Madagascar. Téthys, suppl. 5, 9-24.
- Emig C. C., 1973. Notes sur l'écologie et la taxonomie de *Phoronis muelleri* (Phoronida). Naturalist can., 100 (4), 421-426.
- Emig C. C., 1974. The systematics and evolution of the phylum Phoronida. Z. zool. System. Evolut.-forsch., 12 (2), 128-151.
- Emig C. C. & A. Emig, 1975. Etude des variations du nombre et de la répartition des muscles longitudinaux chez *Phoronis psammophila* Cori. J. exp. mar. Biol. Ecol., 17, 23-31.
- Emig C. C. & B. Thomassin, 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. II. *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris, 41, 901-908.
- Emig C. C. & I. Marche-Marchad, 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VII. *Phoronis australis* Haswell, 1883. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris, 41, 1244-1251.
- Emig C. C. & R. Lienhart, 1966. Un nouveau moyen de récolte pour les substrats meubles infralittoraux: l'aspirateur sous-marin. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 42, 115-120.
- Emig C. C. & R. Lienhart, 1971. Principe de l'aspirateur sous-marin automatique pour sédiments meubles. Vie Milieu, suppl. 22, 573-578.
- Emig C. C. & R. Plante, 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. V. *Phoronopsis californica* Hilton, 1930. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris, 41, 894-900.
- Emig C. C., C. Herberts & B. A. Thomassin, 1972. Sur l'association de *Phoronis australis* (Phoronida) avec *Cerianthus maua* (Ceriantharia) dans les zones récifales de Madagascar. Mar. Biol., 15, 304-315.
- Enriques P., 1905. Della circolazione oscillante nelle *Phoronis psammophila*. Atti Acad. Lincei Rend., 14, 451-454.
- Enriques P., 1907. Della circolazione oscillante nelle *Phoronis psammophila*. Monit. Zool. It., 18, 201-205.
- Erhardt J. P., 1967. Contribution à l'étude du plancton superficiel et sub-superficiel du Canal de Sardaigne et de la mer sud-tyrrhénienne. Cah. océanogr., Paris, 19 (9), 729-781.
- Euzet L. & M. Poujol, 1963. La faune associée à *Mercierella enigmatica* Fauvel (Annélide Serpudidae) dans quelques stations des environs de Sète. Rap. P.-V. CIESM, 17 (3), 833-842.
- Febvre J., 1966. Aperçu sur les peuplements benthiques de l'étang de Berre. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 41 (57), 123-132.
- Febvre J., 1968. Etude bionomique des substrats meubles de l'Etang de Berre. Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, 60, 297-355.
- Fenton M. A. & C. L. Fenton, 1934. *Skolithos* as a fossil phoronid. Amer. Geol., 61, 341-348.
- Fishelson L., 1970. Littoral fauna of the Red Sea: the population of non-scleractinian Anthozoans of shallow waters of the Red Sea (Eilat). Mar. Biol., 6, 106-116.
- Fornieris L., 1957. Phoronidea: *Actinotrocha* larvae. Cons. int. Expl. Mer, Zooplankton, 69, 1-4.
- Fornieris L., 1959. Phoronidea from Brazil. Bolm. Inst. oceanogr. S Paulo, 10 (2), 1-105.
- Foettinger A., 1882. Note sur la formation du mésoderme dans la larve de *Phoronis hippocrepi*. Arch. Biol., 3, 679-686.

- Franzén A., 1956. On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon and biology of fertilization among invertebrates. Zool. Bid. Uppsala, 31, 439-441.
- Fraser C. M., 1932. A comparison of the marine fauna of the Nanaimo region with that of the San Juan Archipelago. Trans. Roy. Soc. Can., (3) 26 (Sect. 5), 49-70.
- Gabil M. P. & R. P. Richards, 1968. Predators of *Phoronopsis viridis* on Lawson's flat, Dillon beach, California. Bien. Rep. Pacif. mar. Sta., Univ. Pacific, p. 22.
- Gage J., 1972. Community structure of the benthos in Scottish sea-lochs. I. Introduction and species diversity. Mar. Biol., 14 (4), 281-297.
- Gage J., 1972. A preliminary survey of benthic macrofauna and sediments in lochs Etive and Creran, sea-lochs along the West coast of Scotland. J. mar. biol. Ass. UK, 52 (1), 237-276.
- Galadzhiev M. A., 1948. Composition, répartition et distribution quantitative du zooplancton du Golfe de Karkinitzki et dans quelques secteurs de la côte sud de Crimée (en russe). Trud. Sebastopol biol. St., 6, 173-223.
- Gamulin-Brida H., A. Pozar & D. Zavodnik, 1968. Contributions aux recherches sur la bionomie benthique des fonds meubles de l'Adriatique du Nord. Bioloski Glasnik Yougos., 21, 157-201.
- Ganguly D. N. & N. Majumdar, 1967. On a new species of *Phoronis* (Phoronida) from India. J. Zool. Soc. India, 19, 7-11.
- Gansen P. van, 1960. Adaptations structurales des animaux filtrants. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, 90, 161-321.
- Gegenbauer C., 1854. Bemerkungen über *Pilidium gyrans*, *Actinotrocha branchiata* und *Appendicularia*. Z. wiss. Zool., 5, 344
- Giard A., 1878. Classification du règne animal. Bull. Sci. Dept. Nord, 10, 2-3.
- Giard A., 1879. *Phoronis hippocrepia*. Bull. Sci. Dept Nord, 10, p. 24.
- Giard A., 1887. L'autotomie dans la série animale. Rev. Sci., 12, (20), 629-630.
- Giard A., 1904. L'autotomie dans la série animale. In: Controverses transformistes, Naud, Paris, pp. 154-156.
- Gilchrist J. D., 1907. New forms of the Hemichordates from South Africa. Trans. S Afr. Phil. Soc., 17, 151-176.
- Gilchrist J. D., 1919. Reproductive by transverse fission in *Phoronopsis*. Q. J. microsc. Sci., 63, 493-507.
- Glemarec M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. Cah. Biol. mar., 5, 33-96.
- Glemarec M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Dr. Sci. nat., Univ. Paris, (CNRS AO 3422), 167 pp.
- Goodrich E. S., 1895. On the coelom, genital ducts and nephridia. Q. J. microsc. Sci., 37, 499.
- Goodrich E. S., 1903. On the body-cavities and nephridia of the actinotrocha larvae. Q. J. microsc. Sci., 47, 103-121.
- Goodrich E. S., 1909. Notes on the nephridia of *Dinophilus* and of the larvae of *Polygordius*, *Echiurus*, and *Phoronis*. Q. J. microsc. Sci., 54, 111-118.
- Goodrich E. S., 1914. Metameric segmentation and homology. Q. J. microsc. Sci., 59, 227-248.
- Goodrich E. S., 1945. The study of nephridia and genital ducts since 1895. Q. J. microsc. Sci., 86, 113-392.
- Gravely F. H., 1927. *Gephyrea* and *Phoronis*. Bull. Madras Mus., 1, 87-88.
- Gruet Y., 1972. Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire Atlantique). Téthys, 3, 321-380.
- Guérin-Ancey O., 1970. Etude des intrusions terrigènes fluviales dans les complexes récifaux : délimitation et dynamique des peuplements de vases et des sables vaseux du chenal postrécifal de Tuléar (S. W. de Madagascar). Rec. Trav. St. mar. Endoume, suppl. 10, 3-46.
- Gustafson G., 1936. The distribution of *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps on the Swedish west coast. Ark. Zool., 28 (11), 1-6.
- Häckel E., 1896. Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere (Invertebrata).. Bd 2, Berlin, 720 p.
- Hadzi J., 1963. The evolution of the Metazoa. Pergamon Press,
- Harmer S. F., 1917. On *Phoronis ovalis*. Q. J. microsc. Sci., 62, 115-148.
- Hartlaub C., 1904. Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Großbritannien und Norwegen, 1902. Wiss. Meeresunt. Abt. Helgoland, 5, 97-106.
- Hartman O., 1963. Submarine canyons of Southern California. II. Biology. Allan Hancock Pacif. Exp., 27 (2), 1-424.
- Haswell W. A., 1883. Preliminary note on an Australian species of *Phoronis* (*Gephyrea tubicola*). Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 7, 606-608.

- Haswell W. A., 1885. On a new instance of symbiosis. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 9, 1019-1021.
- Haswell W. A., 1893. The occurrence of a second species of *Phoronis* in Port-Jackson. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (2) 7, 340-341.
- Hatschek B., 1888. Lehrbuch der Zoologie, eine morphologische Übersicht des Thierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft.- Fischer, Jena, 432 p.
- Hedgpeth J. W., 1954. Phoronida. In: Gulf of Mexico, its origin, waters and marine life. Fish. Bull. US Fish Wildlife Serv., 89, p. 367.
- Herdman W. A., 1886. *Actinotrocha* on the British coasts. Nature, London, 34, 387.
- Hilton W. A., 1922. Nervous system and sense organs. X. Phoronida and *Actinotrocha*. J. Entomol. Zool., Claremont, 14, 65-72.
- Hilton W. A., 1922. Nervous system of Phoronida. J. comp. Neurol., 34, 381-389.
- Hilton W. A., 1930. A new *Phoronopsis* from California. Trans. Amer. microsc. Soc., 49, 154-159.
- Hilton W. A., 1930. Phoronida from the coast of Southern California. J. Entomol. Zool., Claremont, 22 (1), 33-35.
- Hyman L. H., 1951. The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta, the pseudocoelomate Bilateria McGraw-Hill 3, 572 p.
- Hyman L. H., 1958. The occurrence of chitin in the Lophophorate-phyta. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 114, 106-112.
- Hyman L. H., 1959. Phoronidea. In: The Invertebrates, vol. 5: Smaller Coelomate Groupes, McGraw-Hill, New-York, 783 pp.
- Iacobescu I., 1969. Considérations sur la présence de l'espèce *Phoronis hippocrepia* Wright (Phoronidea) dans les eaux marines roumaines de la Mer Noire. Rev. Roum. Biol. Zool., 14 (1), 3-7.
- Ikeda I., 1901. Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. J. Coll. Sci. Tokyo, 13, 507-592.
- Ikeda I., 1902. On the occurrence of *Phoronis australis* Haswell near Misaki. Ann. Zool. japon., 4, 115-118.
- Ikeda I., 1903. On the development of the sexual organs and their products in *Phoronis*. Ann. Zool. japon., 3, 141-153.
- Ivanov A. V., 1955. Classe des Phoronidiens (en russe). In: Atlas des Invertébrés des mers russes d'Extrême-Orient, Ed. Ushakov, Nauka, Moscou-Leningrad, p. 99.
- Jägersten G., 1955. The early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastraea theory. Zool. Bidrag Uppsala, 30, 321-354.
- Johnson R. G., 1967. The vertical distribution of the infauna of the sand flat. Ecology, 48, 571-578.
- Johnson R. G., 1970. Variations in diversity within benthic marine communities. Amer. Naturalist, 104 (937), 285-300.
- Johnson R. G. & J. A. Juskevics, 1965. Check list of marine invertebrates of Tomales Bay region, marine county, California. Pacif. mar. St. Res. Rep., 5, 1-78.
- Jones G. F., 1969. The benthic macrofauna of the mainland shelf of Southern California Allan Hancock Monogr. mar. Biol., 4, 1-219.
- Jones M. L., 1961. A quantitative evaluation of the benthic fauna off Point Richmond, California. Publ. Zool. Univ. Calif., 67 (3), 219-320.
- Jones N. S., 1956. The fauna and biomass of a muddy sand deposit off Port Erin, I. O. M. J. animal Ecol., 25, 217-252.
- Jørgensen C. B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford.
- Joysey K. A., 1959. Probable cirriped, phoronid, and echiuroid burrow within a Cretaceous echinoid test. Palaeontology, 1 (4), 397-400.
- Judges E. C., 1953. Occurrence of *Phoronis mülleri* in the Irish sea. Nature, London, 172, 409.
- Knight-Jones E. W., 1954. Relations between metachronism and the direction of ciliary beat in Metazoa. Q. J. microsc. Sci., 95 (4), 503-521.
- Kölliker A., 1864. Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Würb. nat. Z., 5, 232-250.
- Kosloff E. N., 1945. Heterocineta phoronopsidis sp. nov., a ciliate from the tentacles of *Phoronopsis viridis* Hilton. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 89, 180-183.
- Kosłowski R., 1967. Sur certains fossiles ordoviciens à test organique. Acta Palaeont. pol., 12 (2), 99-130.
- Kowalevsky A., 1867. Anatomie et développement de *Phoronis* (en russe). [Analyse dans Leuckart, 1867] Thèse St-Petersburg,
- Krohn A., 1857. Metamorphose der *Actinotrocha*. In: Leuckart (1858), Arch. nat., 24, 101-103. Tagesblatt bonner Naturforsch., **, 52-55.

- Krohn A., 1858. Über *Pilidium* und *Actinotrocha*. Arch. Anat. Physiol., 25, 289-301.
- Kume N., 1954. Some observations on the fertilization and early development of *Phoronis australis*. Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ., 4 (2), 253-256.
- Lagardère F., 1972. Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. II. Remarques systématiques, biologiques et écologiques. Téthys, 3, 265-281.
- Lang A., 1902. Fünfundneuzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Centralteile des Blutgefäßsystems der Tiere. Réédité in: Beiträge zur einer Trophocöltheorie, Z. Naturwiss., 38 (1903). Vierteljahrschr. nat. Ges. Zürich, 47, **.
- Lankester E. R., 1873. A contribution to the knowledge of haemoglobin. Proc. Roy. Soc. London, 21, 70-81.
- Lankester E. R., 1877. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers. Q. J. microsc. Sci., 17, 399-454.
- Lankester E. R., 1885. Polyzoa. Encyclopedia Britannica, vol. 19 (9e ed.), 429 p.
- Le Gall J. Y., 1969. Etude de l'endofaune des pelouses de *Zostéracées* superficielles de la Baie de Castiglione (Côtes d'Algérie). Téthys, 1, 395-420.
- Ledig R., 1919. General structure of *Phoronis pacifica*. J. ENTomol. Zool. Claremont, 11, 55-57.
- Leuckart R., 1859. Bericht über die Leistungen in der Natur geschichte der niederen Thiere während des Jahres 1858. Arch. Naturgesch., 25 (2), 116-118
- Leuckart R., 1867. Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1866-1867. Arch. Naturgesch., 2, 235-244.
- Leuckart R. & A. Pagenstecher, 1858. Untersuchungen über niedere Seethiere. Arch. Anat. Physiol., p. 573.
- Leung Tack Kit D., 1971. Etude du milieu pollué: le Vieux-Port de Marseille. Influence des conditions physiques et chimiques sur la physionomie du peuplement de quai. Téthys, 3 (4), 767-826.
- Long C., 1960. A phoronid from the gulf of Mexico. Bull. mar. Sci. Gulf Carabbean, 10 (2), 204-207.
- Lönöy N., 1954. Comparative anatomical study on *Phoronis ovalis* Wright from Norwegian, Swedish and Brazilian waters. Univ. Bergen Årb. (nat. Rek.), 2, 1-23.
- Mamkaev I. V., 1962. Sur des Phoronidiens d'Extrême-Orient (en russe. Issled. Daln. Mor. SSR, 8, 219-237.
- Marcus E., 1949. *Phoronis ovalis* from Brazil. Zoologia, Sao Paulo, 14, 157-170.
- Marsden J. C. R., 1957. Regeneration in *Phoronis vancouverensis*. J. morph., 101 (2), 307-323.
- Marsden J. R., 1959. Phoronidea from the Pacific coast of North America. Can. J. Zool., 37 (2), 87-111.
- Massé H., 1963. Quelques données sur l'économie alimentaire d'une biocoenose infralittorale. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 31 (47), 153-166.
- Massé H., 1970. Contribution à l'étude de la macrofaune des peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. I. La baie de Bandol. Téthys, 2 (4), 783-820.
- Massé H., 1971. Etude quantitative de la macrofaune d'un peuplement des sables fins infralittoraux de l'Etang de Berre. Evaluation de la production de quelques espèces. Vie Milieu, suppl., 22, 329-346.
- Massé H., 1971. Etude quantitative de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux. II. La baie du Prado (Golfe de Masreille). Téthys, 3 (1), 113-158.
- Massé H., 1972. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des Côtes de Provence. III. L'anse de Verdon. IV. L'anse de Saint-Gervais (Golfe de Fos). Téthys, 3, 283-319.
- Massé H., 1972. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. V. La côte de Camargue. Téthys, 3, 539-568.
- Masterman A. T., 1896. Preliminary note on the structure and affinities of *Phoronis*. Proc. Roy. Soc. Edinburg, 21, 59-71.
- Masterman A. T., 1896. On the structure of *Actinotrocha* considered in relation to suggested chordate affinities of *Phoronis*. Proc. Roy. Soc. Edinburg, 21, 129-136.
- Masterman A. T., 1896. Preliminary note on the anatomy of *Actinotrocha* and its bearing upon suggested chordate affinities of *Phoronis*. Zool. Anz., 19, 266-268.
- Masterman A. T., 1897. On the Diplochorda. 1. The structure of *Actinotrocha*. 2. The structure of Cephalodiscus. Q. J. microsc. Sci., 40, 281-339.
- Masterman A. T., 1900. On the Diplochorda. III. The early development and anatomy of *Phoronis buskii*, McL. Q. J. microsc. Sci., 43, 375-418.
- Masterman A. T., 1900. On the Diplochorda. III. The early development and anatomy of *Phoronis buskii*, McL. Q. J. microsc. Sci., 43, 375-418.
- Masterman A. T., 1901. Professor Roule upon the Phoronidea. Zool. Anz., 24, 228-233.

- Masterman A. T., 1902. Review of Mr. Iwaji Ikeda's observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. Q. J. microsc. Sci., 45 (3), 485-492.
- McGinitie G. E., 1935. Ecological aspects of a California marine estuary. Amer. Midland naturalist Indiana, 16 (5), 629-765.
- McGinitie G. E. & N. McGinitie, 1949. Phoronidea. In: Natural history of marine animals, McGraw-Hill, New-York, pp. 169-170.
- McInstosh W. C., 1881. Note on a *Phoronis* dredged in HMS Challenger. Proc. Roy. Soc. Edimburg, 11, 211-217.
- McIntosh W. C., 1886. *Actinotrocha* of the British coasts. Nature, London, 34, p. 468.
- McIntosh W. C., 1888. Report on *Phoronis buskii* n. sp., dredged during the voyage of HMS Challenger, 1873-76. Voyage HMS Challenger, Zool., 27 (75), 1-27.
- McIntosh W. C., 1889. On the pelagic fauna of the Bay of St Andrews during the months of 1888. Ann. Rep. Fish. Bd Scotland, 7 (3), 270-**.
- McIntosh W. C., 1901. The coloration of marine animals. Ann. Mag. nat. Hist., 7, 221-240.
- McNae W. & M. Kalk, 1958. A natural history of Inhaca Island, Moçambique. Witwatersrand Univ. Press, Johannesburg, 163 pp.
- McNae W. & M. Kalk, 1962. The fauna and flora of sand flats at Inhaca Island, Moçambique. J. animal Ecol., 31, 93-128.
- Meek A., 1917. On the Phoronidea. Rep. Dove mar. Lab. Cullercoast, 6, 33-48.
- Menon K. R., 1902. Notes on *Actinotrocha*. Q. J. microsc. Sci., 45 (3), 473-484.
- Menon K. R., 1927. The littoral fauna of Krusadai Island in the Gulf of Manaar. Subclass Zoantharia (except Scleractinia). Bull. Madras Govern. Mus. nat. Hist., 1 (1), 31-40.
- Metschnikoff E., 1869. Über die Metamorphose einiger Seethiere (Cyphonautes, Mitraria, *Actinotrocha*). Nachr. Ges. wiss. Göttingen, pp. 232-233.
- Metschnikoff E., 1871. Über die Metamorphose einiger Seethiere. III. Über *Actinotrocha*. Z. wiss. Zool., 21, 244-252.
- Metschnikoff E., 1882. Vergleichend Embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoa. Z. wiss. Zool., 37, 286-313.
- Morton J. & M. Miller, 1968. The New Zealand shore. Collins, London, 638 pp.
- Müller J., 1846. Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. Arch. Anat. Physiol., 13, 101-104.
- Müller J., 1847. Fortsetzung des Berichtes über einige neue Thierformen der Nordsee. Arch. Anat. Physiol., p. 157.
- Müller J., 1854. Über verschiedene Formen von Seethieren. Arch. Anat. Physiol., 21, 84-88.
- Murray J., 1895. A summary of the scientific results obtained at the sounding, dredging and trawling stations of the HMS Challenger. Rep. Sci. Results Voyage HMS Challenger, 2, 817-822.
- Nair K. K. & J. S. Shaw, 1956. The occurrence of *Phoronis australis*, off the coast of Port Okha (Okhamandal, India). J. Univ. Bombay, 25, 66-69.
- Naqvi S. M., 1968. Effect of predation on infaunal invertebrates of Alligator Harbor, Florida. Gulf Res. Rep., 2 (3), 313-321.
- Newell R. C., 1970. Biology of intertidal animals. Logos Press, London, 555 pp. (voir p. 26 90 306).
- Nicol J. A. C., 1960. The biology of marine animals. Pitman & sons, London, 707 pp.
- Nielsen C., 1971. Entoproct life cycles and the Entoproct/Ectoproct relationship. Ophelia, 9 (2), 209-341.
- Nikitine V. N., 1929. Répartition verticale du plancton de la mer Noire (Zooplancton, Copépodes et Cladocères) (en russe). Trud. Sebastopol biol. St., 1, 27-152.
- Ohuye T., 1943. On the blood corpuscles and the blood formation in *Phoronis*. Sci. Rep. Univ. Tôhoku, Biol., 17, 167-185.
- Oka A., 1897. Sur une nouvelle espèce du genre *Phoronis*. Ann. Zool. japon., Tokyo, 1, 147-150.
- Ollivier M. T., 1969. Etude des peuplements de Zostères, Lanice et sabelles de la région dinardaise. Téthys, 1 (4), 1097-1138.
- Ono K., 1944. Physiological studies of stimuli in *Phoronis* (in Japanese). Physiol. Ecol. Contr, Otsu Hydrobiol. exp. St., Tokyo, 10, 1-11.
- Pearson T. H., 1970. The benthic ecology of loch Linnhe and loch Eil, a sea-loch system on the West coast of Scotland. I. The physical environment and distribution of the macrobenthic fauna. J. exp. mar. Biol. Ecol., 5 (1), 1-34.
- Picard J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 52 (36), 1-160.

- Pichon M., 1967. Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés dans la région de Tuléar. Ann. Fac. Sci. Univ. Madagascar, 5, 171-214.
- Poche F., 1903. Über den richtigen Namen der Gattung *Phoronis* Wright. Zool. Anz., 26, 466-467.
- Poche F., 1908. Synonymische Uebersicht der bisher bekannten Actinotrochidae. Arch. Naturges., 74, 373-388.
- Polson R. L., 1968. A histological study of *Phoronis viridis* morphology. Bien. Rep. Pacif. mar. Sta., Univ. Pacific, p. 25.
- Rattenbury J. C., 1953. Reproduction in *Phoronopsis viridis*. The annual cycle in the gonads, maturation and fertilization of the ovum. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 104 (2), 182-196.
- Rattenbury J. C., 1954. The embryology of *Phoronopsis viridis*. J. Morphol., 95 (2), 289-349.
- Riedl R., 1963. Fauna und Flora der Adria. Parey, Berlin & Hamburg 640 p.
- Reish D. J., 1959. An ecological study of pollution in Los Angeles - Long Beach Harbors, California. Allan Hancock Found. Publ., 22, 1-119.
- Reys J. P., 1972. Analyses statistiques de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. Téthys, 3, 381-403.
- Rosenberg R., 1972. Benthic faunal recovery in a Swedish fjord following the closure of a sulphite pulp mill. Oikos, 23, 92-108.
- Roule L., 1889. Sur une nouvelle espèce méditerranéenne du genre *Phoronis*. C. R. Acad. Sci. Paris, 109, 195-196.
- Roule L., 1890. Sur le développement des feuilletts blastodermiques chez les Géphyriens tubicoles (*Phoronis sabatieri*, nov. sp.). C. R. Acad. Sci. Paris, 110, 1147-1149.
- Roule L., 1891. Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires. Ann. Sci. nat., 11, 121.
- Roule L., 1893. L'embryologie générale, Paris, pp. 127-128 & 421-422.
- Roule L., 1896. Sur les métamorphoses larvaires du *Phoronis sabatieri*. C. R. Acad. Sci. Paris, 122, 1343-1345.
- Roule L., 1898. Sur la place des Phoronidiens dans la classification des animaux et sur leurs relations avec les Vertébrés. C. R. Acad. Sci. Paris, 127, 633-636.
- Roule L., 1899. Considérations sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Bull. Acad. Sci. Toulouse, 2 (3), 159-160.
- Roule L., 1899. Structure de la larve actinotroque des Phoronidiens. Proc. 4^o int. Congr. Zool., Cambridge, pp. 230-231.
- Roule L., 1900. Remarques sur un travail récent de M. Masterman concernant le développement embryonnaire des Phoronidiens. Zool. Anz., 23, 425-427.
- Roule L., 1900. Les Théories de l'évolution et la métamorphose du *Phoronis*. La Nature, 1426, 257-259.
- Roule L., 1900. Le *Phoronis* et l'Actinotroque. La Nature, 1423, 212-213.
- Roule L., 1900. Sur les affinités zoologiques des Phoronidiens et des Némertines. C. R. Acad. Sci. Paris, 130 (14), 927-930.
- Roule L., 1900. Sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Ann. Sci. nat., 11, 51-247.
- Schepotieff A., 1906. Über einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde. Z. wiss. Zool., 84, 79-94.
- Schimkevitch W., 1893. Sur les relations génétiques des Métazoaires. Congr. int. Zool., Moscou, 2, 215-240.
- Schneider A., 1861. Mittheilungen über die Weitereentwicklung der *Actinotrocha branchiata*. Monatber. Acad. Berlin, 24, **.
- Schneider A., 1862. Über die Metamorphose der *Actinotrocha branchiata*. Arch. Anat. Physiol., 1862, 47-65.
- Schneider K. C., 1902. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Fischer, Jena, 988 pp.
- Schultz E., 1897. Über Mesodermbildung bei *Phoronis*. Trav. Soc. nat. St-Petersburg, 28 (1), 1-7.
- Schultz E., 1903. Aus dem Gebiete der Regeneration. III. Über Regenerationserscheinungen bei *Phoronis mülleri* Sel. Long. Z. wiss. Zool., 75, 391-420.
- Schultz E., 1903. Aus dem Gebiete der Regeneration. IV. Über Regenerationserscheinungen bei *Actinotrocha branchiata* Müller. Z. wiss. Zool., 75, 473-494.
- Selys-Longchamps M. de, 1902. Recherches sur le développement des *Phoronis*. Arch. Biol., 18, 495-597.
- Selys-Longchamps M. de, 1903. Über *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland. Wiss. Meeresunters., Helgoland, 6, 1-55.
- Selys-Longchamps M. de, 1907. *Phoronis*. Fauna Flora Neapel, 30, 1-280.
- Selys-Longchamps M. de, 1907. Développement post-embryonnaire et affinités des *Phoronis*. Mem. Sci. Acad. Roy. Belgique, 1, 1-150 (1904).

- Sentz-Braconnot E., 1964. Données écologiques sur quelques groupes de larves planctoniques de la rade de Villefranche-sur-mer. *Vie Milieu*, 15 (3), 530-531.
- Shearer C., 1906. Studies on the development of larval nephridia. Part 1. *Phoronis*. *Mitt. zool. St. Neapel*, 17, 487-514.
- Shih C. T., A. J. G. Figueira & E. H. Grainger, 1971. A synopsis of Canadian marine Zooplankton. *Fish. Res. Bd Canada*, 176, 1-264.
- Shiple A. E., 1896. *Phoronis*. *Cambridge nat. Hist.*, Macmillan, London, vol. 2, pp. 450-464.
- Shrubsole W. H., 1886. *Actinotrocha* of the British coasts. *Nature*, London, 34, 439.
- Siebold C. T., 1850. Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der Würmer, Zoophyten und Protozoen, während der Jahre 1845, 1846 und 1847. *Arch. Naturgesch.*, 16 (2), 407-408.
- Siewing R., 1967. Diskussionsbeitrag zur Phylogenie der Coelomaten. *Zool. Anz.*, 179, 132-176.
- Silén L., 1952. Researches on Phoronida of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden). *Ark. Zool.*, 4 (4), 95-140.
- Silén L., 1954. On the nervous system of *Phoronis*. *Ark. Zool.*, 6 (1), 1-40.
- Silén L., 1954. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden). *Act. Zool.*, 35, 215-257.
- Silén L., 1955. Autotomized tentacle crowns as propagative bodies in *Phoronis*. *Acta Zool.*, 36, 159-165.
- Silén L., 1956. On shell-burrowing Bryozoa and *Phoronis* from New-Zealand. *Trans. Roy. Soc. N. Z.*, 84 (1), 93-96.
- Skramlík E. von, 1954. Die Regelung der Strömsrichtung des Blutes. *Experientia*, 10 (11), 441-480.
- Snyder J. E. & J. R. Hershey, 1968. Sediment analysis and organic content in an area of phoronid distribution on Lawson's flat. *Bien. Rep. Pacif. mar. Sta., Univ. Pacific*, p. 25.
- Spaulding M. H., 1906. Note on the occurrence of *Phoronis* larvae (*Actinotrocha*) at Monterey bay, California. *Zool. Anz.*, 30, 184-185.
- Stchapova T. F., O. B. Mokievskii & F. A. Pasternak, 1957. Flore et faune de la zone littorale de l'île Putietina, mer du Japon (en russe). *Trud. Inst. Okeanol., Moscow*, 23, 67-101.
- Steuer A., 1933. Zur Fauna des Canal di Leme bei Rovigno. *Thalassia*, 1 (4), 1-40.
- Steuer A., 1936. Sipunculoidea, Phoronidea, Brachiopoda, Enteropneusta und Acrania von Alexandrien in Ägypten. *Note Ist. It.-germ. Biol. mar. Rovigno*, 23, p. 1618.
- Stripp K., 1969. Die Assoziationen des Benthos in der Helgoländer Bucht. *Ver. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 12, 95-147.
- Theel H., 1907. Om utvecklingen af Sveriges zoologiske hafstation Kristineberg och om djurlifvet i angränsande färd och fjordar. *Ark. Zool.*, 4 (5), 1-123.
- Theodor J., 1964. *Phoronis ovalis* Wright, phoronidien récolté pour la première fois en Méditerranée. *Vie Milieu*, 15 (3), 807-808.
- Thomassin B. A., 1973. Peuplements des sables fins sur les pentes internes des récifs coralliens de Tuléar (S.-W. de Madagascar). *Essai d'interprétation dynamique des peuplements de sables mobiles infralittoraux dans un complexe récifal soumis ou non aux influences terrigènes. Téthys suppl.*, 5, 157-220.
- Tommasi L. R., 1970. Observações sobre a fauna benthica do complexo esturino-lagunar de Cananéia. *Bolm. Inst. oceanogr. S Paulo*, 19 (1), 43-56.
- Torrey H. B., 1901. On *Phoronis pacifica* n. sp. *Biol. Bull. mar. biol. Lab, Woods Hole*, 2, 282-288.
- True-Schlenz R., 1965. Données sur les peuplements des sédiments à petites phanérogames marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparée à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation (Côtes de Provence). *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 39 (55), 97-125.
- Trueman E. R. & A. D. Ansell, 1969. The mechanism of burrowing into soft substrata by marine animals. *Oceanogr. mar. biol. ann. Rev.*, 7, 315-366.
- Uchida T. & F. Iwata, 1955. The fauna of Akkeshi Bay. XXII. Phoronidea. *Publ. Akkeshi mar. biol. St.*, 5, 1-3.
- Vandermeulen J. H., 1970. Functional morphology of the digestive tract epithelium in *Phoronis vancouverensis* (Pixell): an ultrastructural and histochemical study. *J. Morph.*, 130, 271-286.
- Vandermeulen J. H. & R. G. Reid, 1969. Digestive tract enzymes in Phoronida. *Comp. Biochem. Physiol.*, 28, 443-448.
- Vatova A., 1934. Ricerche quantitative sul benthos del Golfo di Rovigno. *Note Ist. It.-germ. mar. Biol. Rovigno*, 12, 1-12.
- Vatova A., 1943. Le zoocenosi dell'Alto Adriatico presso Rovigno e loro variazioni nello spazio e nel tempo. *Thalassia*, 5 (6), 1-61.

- Veillet A., 1941. Description et mécanisme de la métamorphose de la larve actinotroque de *Phoronis sabatieri* Roule. Bull. Inst. océanogr. Monaco, 810, 1-11.
- Wagener R., 1847. Über den Bau der *Actinotrocha branchiata*. Arch. Anat. Physiol., 14, 202-206.
- Webb M., 1969. An evolutionary concept of some sessile and tubicolous animals. Sarsia, 38, 1-8.
- Willey A., 1899. Enteropneusta from the South Pacific, with notes on the West-Indian species. Willey's zool. Res., Cambridge, 3, **.
- Willey A., 1915. Le plancton de la baie St-André. Contr. Can. Biol., 396, 1-10.
- Wilson D. M. & T. H. Bullock, 1958. Electrical recording from giant fiber and muscle in phoronids. Anat. Rec., 132, 518-519.
- Wilson E. B., 1880. The metamorphosis of *Actinotrocha*. Amer. Naturalist, 14, **.
- Wilson E. B., 1881. The origin and significance of the metamorphosis of *Actinotrocha*. Q. J. microsc. Sci., 21, 202-218.
- Wright T. S., 1856. Description of two tubicolous animals. Edinburgh new Phil. J., 4, 313-316.
- Wright T. S., 1856. Description of two tubicolous animals. Proc. Roy. Phys. Soc., 1, 165-167.
- Wright T. S., 1859. Note sur la *Crepina* de van Beneden. Ann. Sci. nat. (Zool.), 11, p. 150.
- Young D. K. & D. C. Rhoads, 1971. Animal-sediment relationb in Cape Cod bay, Massachussettes. I. A transect study. Mar. Biol., 11 (3), 242-254.
- Young J. Z., 1962. The life of vertebrates. Oxford Univ. Press, New-York 820 p. (*Phoronis* : p. 49, 58, 75)
- Zelesky B. & B. Gilbert, 1968. Substrate selection of *Phoronopsis viridis*. Pacif. mar. St. Rep., p.24.
- Ziegelmeier E., 1970. Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch "katastrophale" Umwelteinflüsse. Helg. wiss. Meeresunt., 21, 9-20.
- Zimmer R. L., 1964. Reproductive biology and development of Phoronida. PhD Thesis, Univ. Microfilm, 416 PP.
- Zimmer R. L., 1967. The morphology and function of accessory reproductive glands in the lophophores of *Phoronis vancouverensis* and *Phoronopsis harmeri*. J. Morp., 121 (2), 159-178.

L I T T E R A T U R E C I T E E ¹

- ABELLOOS, M., 1932. La régénération et les problèmes de la morphogénèse. 253 pp. Paris: Gauthier-Villars.
- AIZU, S., 1969a. Regeneration of the ectoderm and endoderm in hydroids. Bull. mar. biol. Stn Asamushi, Tohoku Univ. 13, 161-167.
- 1969b. Transformation of the epithelio-muscular cells to the endodermal cells in *Aurelia*. Sci. Rep. Tohoku Univ., ser. 4 (Biol.) 34, 101-107.
- AVEL, M., 1950. Les problèmes des inductions dans la régénération de la tête chez les Lombriciens. Année biol. 26, 241-256.
- 1961. L'influence du système nerveux sur la régénération chez les Urodèles et les Oligochètes. Bull. Soc. zool. Fr. 86, 464-483.
- BOILLY, B., 1967a. Etude histologique des premiers stades de l'histogénèse dans la régénération caudale et céphalique chez une annélide polychète (*Syllis amica* Quatrefages). Considérations sur l'origine des cellules de régénération. Arch. Anat. microsc. 56, 167-204.
- 1967b. Sur la régénération d'un intestin dans la zone pharyngienne chez *Syllis amica* Quatrefages (Annélide polychète). Cah. Biol. mar. 8, 221-231.
- 1967c. Rôle du mésoderme dans la différenciation du blastème de régénération chez une annélide polychète (*Syllis amica* Quatrefages). Bull. Soc. zool. Fr. 92, 331-335.
- 1968a. Etude ultrastructurale de l'évolution des tissus impliqués dans la régénération céphalique et caudale de *Syllis amica* Q. (Annélide Polychète). I. La différenciation. J. Microsc. 7, 865-876.
- 1968b. Etude ultrastructurale de l'évolution des tissus impliqués dans la régénération céphalique et caudale de *Syllis amica* Q. (Annélide Polychète). II. L'activation et la différenciation. J. Microsc. 7, 877-894.
- 1969. Sur l'origine des cellules régénératrices chez les Annélides Polychètes. Arch. Zool. exp. gén. 110, 125-144.
- BRIEN, P., 1956. Les enseignements qu'apporte à la biologie l'étude de la reproduction asexuée. Bull. Acad. r. Belg., Cl. Sci. 42, 1226-1240.
- 1958. La reproduction asexuée. Année biol. 34, 241-297.
- 1960. Le bourgeonnement et la phylogénèse des Endoproctes et des Ectoproctes. Réflexion sur les processus de l'Evolution animale. Bull. Acad. r. Belg., Cl. Sci. 46, 748-766.
- BUONGIORNO-NARDELLI, M. et Y. THOUVENY 1966. Données histochimiques et enzymologiques sur la régénération antérieure de l'Annélide Polychète *Owenia fusiformis* (Delle Chiaje). Bull. Biol. Fr. Belg. 100, 487-517.
- CHAPRON, C., 1969. Contribution à l'étude histologique et infrastructurale de la régénération céphalique chez le Lombricien *Eisenia foetida* (Sav.). Thèse Dr. Sci. 198 pp. Univ. Bordeaux.
- 1970a. Régénération céphalique chez le lombricien *Eisenia foetida unicolor*: structure, origine et rôle du bouchon cicatriciel. Arch. Zool. exp. gén. 111, 217-227.

¹ Références autres que celles figurant dans la Bibliographie des phoronidiens (p.133).

- 1970b. Etude histologique, infrastructurale et expérimentale de la régénération céphalique chez le lombricien *Eisenia foetida unicolor* (Sav.). Ann. Embryol. Morphogen. 3, 235-250.
- 1970c. Etude histologique et infrastructurale, chez le lombricien *Eisenia foetida*, de la régression de l'appareil génital au cours de la régénération céphalique. Arch. Anat. micros. 59, 113-124.
- 1971. Etude de l'origine et de la différenciation du pharynx au cours de la régénération chez l'annélide *Eisenia foetida*. J. Embryol. exp. Morph. 25, 439-455
- CLARK, M. E. et R. B. CLARK 1962. Growth and regeneration in *Nephtys*. Zool. Jb. Physiol. 70, 24-90.
- CLARK, R. B., 1964. Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. 313 pp. Oxford: Clarendon Press.
- DAWYDOFF, C., 1909. Beobachtungen über den Regenerationsprozess bei den Enteropneusten. Z. wiss. Zool. 93, 237-305.
- DEHORNE, R., 1949. Les premières phases de la régénération postérieure de *Nereis diversicolor*. Arch. Zool. exp. gén. 86, 97-102.
- DURCHON, M., 1967. Rôle du système nerveux dans la régénération chez les Annélides. Bull. Soc. zool. Fr. 92, 319-331.
- FEJDECKA-BRUNER, B., 1967. Sur quelques conditions du maintien, de la régénération et de la maturation des testicules chez la planaire *Dugesia lugubris*. Bull. Soc. zool. Fr. 92, 287-293.
- FISHELSON, L. et G. KIDRON 1968. Experiments and observations on the histology and mechanism of autotomy and regeneration in *Gena varia* (Prosobranchia, Trochidae). J1 exp. Zool. 169, 93-106.
- FRANC, S., 1970. Les évolutions cellulaires au cours de la régénération du pédoncule de *Veretillum cynomorium* Pall. Vie et Milieu 21, 49-94.
- GOODRICH, E., 1900. On the nephridia of the Polychaeta. Q. Jl microsc. Sci. 43, 699-748.
- HAY, E. D., 1962. Cytological studies of dedifferentiation and differentiation in regenerating amphibian limbs. In: Regeneration, pp.177-210. Ed. par D. Rudnick, New-York: The Ronald Press Co.
- 1968. Dedifferentiation and metaplasia in vertebrate and invertebrate regeneration. In: Results and problems in cell differentiation. Vol. 1. The stability of the differentiated state, pp. 85-108. Ed. par H. Ursprung. Berlin: Springer-Verlag.
- HENNING, W., 1966. Phylogenetic systematics (Trad. de l'allemand par D. Davis et R. Zangerl). 263 pp. Urbana: Univ. Illinois Press.
- HERLANT-MEEWIS, H. et A. NOKIN 1963. Cicatrisation et premiers stades de régénération pygidiale chez *Nereis diversicolor*. Ann. Soc. r. Zool. Belg. 93, 137-154
- HOLME, N. A. et A. D. McINTYRE 1971. Methods for the study of marine benthos. 334pp. IBP Handbook 16. Oxford: Blackwell Sci. Publ.
- IVANOVA-KASAS, O. M., 1967. Reproduction asexuée et cycle évolutif de l'ascidie *Distaplia unigermis*. Cah. Biol. mar. 8, 21-62.
- 1970. Asexual reproduction of animals, its nature and evolutionary tendencies (En russe). Zool. Zhurn. 49, 601-620.
- KOECHLIN, N., 1964. Régénération des néphridies thoraciques de *Sabella pavonina* Savigny (Annélide polychète). Cah. Biol. mar. 5, 367-383.
- LE MOIGNE, A., 1969. Etude du développement et de la régénération embryonnaires de *Polycelis nigra* (Ehr.) et *Polycelis tenuis* (Ijima), Turbellariés triclades Ann. Embryol. Morphogen. 2, 51-69.
- LENDER, T., 1965. La régénération des planaires. In: Regeneration in animals and related problems. pp. 95-111. Ed. par V. Kiortsis et H. A. L. Trampusch. Amsterdam: North Holland Publ. Co.

- 1970. Le rôle de la neurosécrétion au cours de la régénération et de la reproduction asexuée des planaires d'eau douce. *Ann. Endocrin.* 31, 463-466.
- et F. ZGHAL 1969. Influence des conditions d'élevage et de la neurosécrétion sur les rythmes de scissiparité de la race asexuée de *Dugesia gozocéphala*. *Ann. Embryol. Morphogen.* 2, 379-385.
- LIOTTI, F. S. et G. BRUSCHELLI 1968. Rapporti tra sistema nervoso e regenerazione nelle planarie. *Riv. Biol.* 61, 185-222.
- LOWELL, R. D. et A. L. BURNETT 1969. Regeneration of complete hydra from isolated epidermal explants. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 137, 312-320.
- MARCUS, E., 1941. Sôbre Bryozo do Brazil. *Bolm Fac. Filos. Ciênc. Univ. S Paulo (Zool.)* 22, 3-208.
- MARTOJA, R. et M. MARTOJA 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. 345 pp. Paris: Masson.
- NIELSEN, C., 1971. Entoproct life-cycles and entoproct/ectoproct relationship. *Ophe- lia* 2, 209-341.
- OKADA, Y. K., 1927. Etude sur la régénération chez les coelentérés. *Arch. Zool. exp. gén.* 66, 497-551.
- OTTO, F., 1921. Studien über das Regulationsvermögen einiger Süßwasserbryozoen. *Arch. Entw-Mech. Org.* 47, 399-442.
- PACKARD, A., 1968. Asexual reproduction in *Balanoglossus* (Stomochordata). *Proc. r. Soc. (ser. B)* 171, 261-272.
- PETERSEN, J. A. et A. S. F. DITADI 1971. Asexual reproduction in *Glossobalanus cro- sieri* (Ptychoridae, Enteropneusta, Hemichordata). *Mar. Biol.* 2, 78-85.
- REMANE, A., 1950. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. *Zool. Anz. suppl.* 14, 16-23.
- REUTTER, K., 1967. Untersuchungen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung und zum Rege- nérationsvermögen von *Lineus sanguineus* Rathke (Nemertini). *Roux' Arch.* 159, 141-202.
- 1969. Das Verhalten des aminergen Nervensystems während der Regeneration des Vorderdarms von *Lineus sanguineus* Rathke (Nemertini). *Z. Zellforsch.* 102, 283-292.
- RAO, K., 1955. Morphogenesis during regeneration in an enteropneust. *J. animal Morph. Physiol.* 1, 1-7.
- RICE, M. E., 1970. Asexual reproduction in a sipunculan worm. *Science* 167, 1618-1620.
- SCHEPOTIEFF, A., 1907. Die Pterobranchie. Anatomische und histologische Untersuchun- gen über *Rhabdopleura normani* Allman und *Cephalodiscus dodecalophus* M'Int. *Zool. Jb. Abt. Anat.* 24, 193-238.
- SCHLEIP, W., 1935. Der Regenerationsstrang bei *Phascolosoma minutum* Kef. (Sipuncu- lidae). *Z. wiss. Zool.* 146, 105-122.
- 1936. Die Regenerationsvorgänge nach Amputation des Hinterendes von *Phascoloso- ma minutum* Kef. (Sipunculidae). *Z. wiss. Zool.* 147, 59-76.
- SCHMIDT, H., 1970. *Anthopleura stellula* (Actiniara, Actiniidae) and its reproduction by transverse fission. *Mar. Biol.* 5, 245-255.
- SMITH, G. N., 1971a. Regeneration in the sea cucumber *Leptosynapta*. I. The process of regeneration. *Jl exp. Zool.* 177, 319-330.
- 1971b. Regeneration in the sea cucumber *Leptosynapta*. II. The regenerative capacity. *Jl exp. Zool.* 177, 331-342.
- STEPHAN-DUBOIS, F., 1954. Les néoblastes dans la régénération postérieure des Oli- gochètes microdiles. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 88, 181-247.
- 1958. Le rôle des leucocytes dans la régénération caudale de *Nereis diversico- lor*. *Arch. Anat. microsc.* 47, 605-652.

- SUNDARA RAJULU, G. et N. KRISHNAN 1969. Occurrence of asexual reproduction by budding in Sipunculida. Nature GB 223, 186-187.
- THOUVENY, Y., 1958. Sur l'origine des tissus dans la régénération antérieure du Polychète *Polydora flava* (Clap.). Bull. Soc. zool. Fr. 83, 107-111.
- 1967. Les systèmes histogénétiques et la différenciation cellulaire dans la morphogenèse des annélides polychètes. Arch. Zool. exp. gén. 108, 347-520.
- TREVALLION, A., 1971. Studies on *Tellina tenuis* Da Costa. III. Aspects of general biology and energy flow. J. exp. mar. Biol. Ecol. 7, 95-122.
- TWEDEL, K. S., 1961. Regeneration of the enteropneust *Saccoglossus kowalevskii*. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole 120, 118-127.
- WEGENER, F., 1938. Beiträge zur Kenntnis der Rüsselregeneration der Sipunculiden. Z. wiss. Zool. 150, 527-565.
- WOLFF, E., 1967. Les matériaux et les mécanismes de la régénération chez les planaires. Bull. Soc. zool. Fr. 92, 273-286.

oOo