

BULLETIN MENSUEL

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE
DE LYON

SOCIÉTÉ DE SCIENCES NATURELLES, RECONNUE D'UTILITÉ PUBLIQUE



33 rue Bossuet, F 69006 LYON

SOMMAIRE

HONDT J.-L. d' — Sur les affinités des Cyclophora Funch et Kristensen, 1995, un nouvel Embranchement d'invertébrés marins, ectoparasite ou commensal des Crustacés Décapodes	12
HENRY J.-P. et MAGNIEZ G. — Réflexions sur les Asellotes d'eau douce de Majorque (Crustacea, Isopoda)	23
POPINET J. — Les migrations des oiseaux	3
DARDILLAC M. — L'Islande, terre de glace et de feu	8

CONTENTS

HONDT J.-L. d' — On the affinities of the Cyclophora Funch and Kristensen, 1995, a new embranchment of marine invertebrates, ectoparasite or commensal of crustaceans (Decapoda)	12
HENRY J.-P. et MAGNIEZ G. — Reflections upon some freshwater Asellota from Majorca Island (Crustacea, Isopoda)	23

Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 1997, 66 (1) : 12-22.

Sur les affinités des *Cycliophora* Funch et Kristensen, 1995, un nouvel Embranchement d'invertébrés marins, ectoparasite ou commensal des Crustacés Décapodes

Jean-Loup d'Hondt

*Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie,
Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, F - 75231 Paris Cedex 05.*

Résumé. — Après un rappel des caractéristiques fondamentales des *Cycliophora*, taxon récemment décrit comme phylum et qu'il est plus justifié de considérer comme un embranchement, l'auteur analyse caractère par caractère leurs affinités avec les deux embranchements qui en paraissent les plus affines, les Bryozoaires et les Kamptozoaires.

Mots-clés : *Cycliophora* ; description ; affinités ; position phylogénétique ; rang taxinomique ; Bryozoaires ; Kamptozoaires.

On the affinities of the *Cycliophora* Funch and Kristensen, 1995, a new embranchment of marine invertebrates, ectoparasite or commensal of crustaceans (Decapoda)

Summary. — After recall of the main characteristics of the *Cycliophora*, taxon recently described as phylum but probably constituting in fact an embranchment, the author analyses, character after character, their affinities with the most neighbouring embranchments, the Bryozoa and the Kamptozoa.

INTRODUCTION

Les inventaires faunistiques étant loin d'être achevés, il est logique que la prospection de milieux écologiques, d'aires géographiques ou de niches écologiques jusqu'alors délaissés par les chercheurs permette la découverte de types d'organismes originaux et inconnus. Ce fut le cas ces dernières années des expéditions océanographiques dans la zone subantarctique ou sur les grands fonds bathyaux et abyssaux de l'océan Atlantique ou des régions indo-pacifiques, qui ont par exemple révélé au monde scientifique l'existence de la biodiversité liée à l'hydrothermalisme sous-marin, des Crinoïdes du genre *Guillecrinus*, des Bryozoaires claviformes profonds des genres *Metalcyonidium* et *Pseudalcyonidium*, ou en coussinets du genre *Pachyzoön*. Mais il s'agit là de familles ou de genres spécialisés, qui trouvent néanmoins place

Accepté pour publication le 21 mai 1996.

dans l'un ou l'autre des plans d'organisation déjà connus dans le règne animal. L'appartenance d'un genre tel que *Xenoturbella* à un embranchement donné n'est pas encore établie. La découverte d'un nouveau plan d'organisation, permettant la création d'une nouvelle catégorie systématique supérieure dans la classification animale (ordre, classe ou embranchement), demeure toutefois un fait rare, même si l'affinement des études réalisées en particulier dans le milieu marin, d'une particulière richesse quant à la diversité des types structuraux, a été à l'origine depuis quelques années de l'identification d'un certain nombre de types d'organismes fondamentalement différents de ceux jusqu'alors connus.

Ce fut par exemple le cas des Loricifera, décrits par KRISTENSEN (1983) comme phylum nouveau, et qui trouvent en fait parfaitement place (D'HONDT, 1989) dans l'embranchement des Céphalorhynques décrit quelques années auparavant (1980) par MALAKHOV. Un autre exemple est celui des Vestimentifères, également considérés lors de leur description par JONES (1985) comme constituant un nouveau phylum, et qui sont actuellement considérés sous le nom d'Obturata comme l'un des deux sous-ordres de l'embranchement des Pogonophores (SOUTHWARD, 1988) ; ce dernier, longtemps classé parmi les Deutérostomiens, est maintenant inclus dans la lignée des Protostomiens et considéré comme phylogénétiquement proche des Annélides (CALLSEN-CENTIC et FLÜGEL, 1995). Lors d'une récente révision systématique des Orthoconnectides, ils ont été considérés comme « phylum » (KOZLOFF, 1992), c'est-à-dire disjoints des Dicyémides qui constituaient avec eux jusqu'alors l'embranchement des Mésozoaires. Les Gnathostomulides, initialement classés parmi les Turbellariés, constituent pour les systématiciens actuels un embranchement distinct (Ax, 1985), tandis que l'on tend à isoler les Caténulides et les Nematodermatida des autres Turbellariés (EHLERS, 1985 ; WATSON et ROHDE, 1995).

Ces quelques exemples montrent que même au niveau des catégories supérieures dans le règne animal (l'embranchement étant le niveau hiérarchique juste inférieur au règne), la classification et les affinités d'un certain nombre de taxons de rang élevé sont incomplètement élucidées et de ce fait périodiquement remises en question. Certains auteurs continuent même encore à considérer certains prétendus embranchements, tels que les « Aschelminthes » et les « Lophophorates », dont l'hétérogénéité et le caractère artificiel sont maintenant démontrés sur des arguments embryologiques et morphogénétiques, comme des entités systématiques. Les apports de la biologie moléculaire confirmeraient la dichotomie entre les Brachiopodes Articulés (qui seraient à rapprocher des Phoronidiens) et Inarticulés, et l'isolement phylogénétique des Bryozoaires (HALANYCH *et al.*, 1995). Si la création des Céphalorhynques, qui regroupent dans l'état actuel de nos connaissances quatre classes (Nématomorphes, Priapulien, Kinorhynques et Loricifères) est maintenant admise par un nombre croissant d'auteurs, et si les Acanthocéphales et les Rotifères sont les uns et les autres considérés comme représentant des embranchements indépendants, un doute persiste toutefois encore sur la réunion des Gastrotriches et des Nématodes dans un même embranchement des Némathelminthes, et un autre sur l'étroitesse des affinités entre les Priapulien et les autres Céphalorhynques. Nombre de ces points ont été abordés lors du congrès sur l'évolution récente des catégories supérieures en systématique zoologique qui a été organisé en juin 1996 par la Société Zoologique de France.

C'est dans ce contexte que vient d'être décrit un nouveau plan d'organisation, d'apparence composite car réunissant les caractères discriminatifs de différents embranchements, les Cyclophora (FUNCH et KRISTENSEN, 1995), rapproché par ses descripteurs de deux embranchements phylogénétiquement éloignés l'un de l'autre mais dont des caractères de convergence avaient motivé le rapprochement par les anciens auteurs, les Bryozoaires et les Kamptozoaires.

CARACTÈRES FONDAMENTAUX DES CYCLOPHORA

L'embranchement des Cyclophora est encore monospécifique, ayant été défini pour l'espèce *Symbion pandora* (avec création des niveaux systématiques intermédiaires : Famille Symbiidae, Ordre Symbiida, Classe Eucyclophora), dont les individus fonctionnels, aptes à se nourrir, vivent fixés sur les pièces buccales de la langoustine *Nephrops norvegicus*, prélevant probablement au passage pour leur propre subsistance une fraction de la nourriture du Crustacé. *Symbion pandora* a été récolté dans la région de Frederikshavn (Kattegat, Danemark), dans l'une des régions du globe les plus étudiées, le Gullmarfjord (côte occidentale de la Norvège) et aux îles Feroe dans le Kaldbak Fjord. La femelle mesure environ 0,35 mm de long et le mâle 0,085 mm.

Les individus fonctionnels sont des animaux sessiles, solitaires, à symétrie bilatérale, culticularisés, fixés à leur substrat par un pédoncule cylindrique s'achevant par un disque adhésif cuticulaire. Ils sont constitués à l'état adulte de trois parties : un cône buccal en forme de cloche renversée, un tronc ovoïde, et le pédoncule. Ils présentent un double cycle de développement, l'un asexué (1), l'autre sexué (2).

1) L'individu fonctionnel, issu d'une larve dite « chordoïde » (voir plus loin) s'accroît puis, par bourgeonnement interne (très probablement épidermique) différencie une unique larve, appelée *pandora*, qui subit une maturation dans une chambre incubatrice, et élabore à l'intérieur d'elle-même un nouveau bourgeon. Après libération, la *pandora* se fixe pour donner un nouvel individu fonctionnel, tandis que celui qui lui a donné naissance élabore lui-même un nouveau bourgeon ; le cycle peut se poursuivre un certain nombre de fois, mais on ignore encore combien et pendant quelle durée.

2) Certains individus fonctionnels bourgeonnent intérieurement des individus mâles nains, incapables de s'alimenter, libérés à maturité sexuelle (présence d'un pénis et de spermatozoïdes) pour se fixer sur un individu fonctionnel en train lui-même de bourgeonner intérieurement une femelle ; celle-ci est rejetée contenant un gros et unique ovocyte ; le lieu et le moment de la fécondation ne semblent pas avoir été précisément déterminés. L'anatomie des mâles comme des femelles est encore mal connue. Après une période de vie libre et indépendante, la femelle se fixe sur la région buccale d'un *Nephrops* et subit un certain nombre de transformations et de phénomènes de dégénérescence (non décrits dans le détail). L'œuf se segmente pour donner une larve « chitinoïde » ciliée et lécitotrophe, pourvue de deux protonéphridies ; l'embryologie est inconnue. Cette larve sera rejetée,

se métamorphosera et donnera un individu fonctionnel. Les descripteurs de l'espèce n'indiquent pas si l'individu femelle meurt après l'émission larvaire ; ils ne décrivent que sommairement le mode de rejet des larves.

La partie viscérale des individus fonctionnels (tube digestif et ganglion nerveux notamment) entre périodiquement en dégénérescence ; elle est simultanément remplacée par une partie viscérale néoformée, bourgeonnée à l'intérieur de l'organisme et différenciant précocement une bouche et la ciliature des cellules de l'épithélium digestif. Plusieurs cycles de dégénérescence et de régénération viscérales peuvent ainsi se succéder à l'intérieur d'un même individu.

Acoelomate, des cellules mésenchymateuses séparant les viscères de l'épithélium pariétal, *Symbion pandora* serait un organisme filtreur, donc microphage (la nature des aliments n'est pas décrite dans la publication originale). La bouche, dépourvue de tentacules, est circulaire et entourée de cils vibratiles ; elle est formée d'une alternance de cellules ciliées et de cellules myoépithéliales, et close par deux sphincters musculieux successifs. Il s'agit d'un animal ectoprocte : le tube digestif, recourbé en U, se termine par un orifice anal dorsal porté par une papille immédiatement postérieure à la bouche. Ce tractus débute par une longue cavité buccale conique et ciliée, à laquelle font suite un estomac et un intestin, apparemment sans différenciation anatomique d'un pharynx et d'un oesophage ; leur font suite l'intestin, puis le rectum. L'estomac et l'intestin sont intérieurement recouverts de cils (les cellules sont multiciliées) brassant les particules alimentaires en cours de digestion, d'un mouvement rotatif. La paroi de l'estomac contient en outre des cellules glandulaires non ciliées. Deux grands muscles latéraux, un de chaque côté, relie le cône buccal à la région pré-pédonculaire du tronc. Le ganglion nerveux est situé à la partie antérieure du tronc, au niveau du pore anal et de la limite du cône buccal et de l'estomac. L'excrétion est assurée par deux protonéphridies multiciliées à leur extrémité, dont la structure n'a été que rapidement décrite, et qui sont déjà présentes chez la larve.

LES AFFINITÉS DES CYCLIOPHORA

La description actuellement publiée de *Symbion pandora* est limitée aux caractères diagnostiques essentiels, morphologiques et anatomiques ; il est probable que les auteurs ont surtout voulu publier une note préliminaire afin de prendre date pour leur découverte et de s'assurer la « paternité » d'un nouveau groupe d'organismes. Aussi une discussion des affinités de ces organismes avec les groupes zoologiques qui co-partagent avec eux certains caractères morphologiques ou biologiques sera-t-elle forcément incomplète. Les éléments dont nous disposons actuellement permettent déjà d'établir de fructueuses comparaisons, et d'affirmer dès à présent que les Cycliophora, en dépit de leurs affinités avec d'autres embranchements animaux, constituent un modèle d'organisation original ; nous discuterons plus loin du niveau systématique à leur attribuer dans la classification animale.

Les Cycliophora présentent différentes homologues avec deux classes de l'embranchement des Bryozoaires, les Eurystomes (évolués) et les Sténolaemates (primitifs), tous deux essentiellement marins (la troisième, les Phylactolaemates, étant exclusivement d'eau douce). La plus caractéristique

en est la dégénérescence périodique du « polypide » (terme général désignant l'ensemble des viscères) et son remplacement à partir d'un bourgeon issu de l'épiderme et se développant vers l'intérieur du corps (un tel cycle n'existe pas chez les Phylactolaemates, qui conservent toute leur vie le même polypide). Chez le Bryozoaire Eurystome adulte (où les individus fonctionnels sont également les individus reproducteurs, qu'il y ait hermaphrodisme ou que les sexes soient séparés), le polypide a une durée de vie d'environ 3 semaines ; en l'absence d'organes excréteurs, les résidus du métabolisme s'accumulent dans les cellules de l'épithélium digestif, ce dernier se nécrosant lorsque la surcharge en déchets devient trop importante ; il n'est pas sûr que le processus soit le même chez les Cycliophora, puisque ceux-ci possèdent déjà des organes excréteurs, les néphridies. L'épiderme des Eurystomes bourgeonne vers l'intérieur du corps une hernie, qui s'organise en tentacules, tube digestif et ganglion nerveux ; ceci signifie que les cellules épithéliales de la paroi du corps sont directement à l'origine de la formation d'un appareil digestif, ce qui est une infraction à la théorie classique des « feuillets » puisque le tractus digestif est, chez tous les autres animaux, d'origine endodermique. Il en résulte que l'individu adulte d'un Eurystome présente les mêmes capacités morphogénétiques qu'une gastrula embryonnaire. Cette particularité du développement semble donc partagée par les Bryozoaires et les Cycliophora. Chez les Eurystomes, au fur et à mesure de sa croissance, la hernie épidermique se double d'un péritoine ; chez la larve du Bryozoaire, il n'existe pas de cavité coelomique, l'épiderme étant recouvert vers l'intérieur par une assise de cellules mésodermiques, puis plus intérieurement encore par une couche moins cohérente de cellules mésenchymateuses ; le coelome ne se creuse que durant la métamorphose (D'HONDT, 1982) par schizocoelie, et n'est constitué que par une seule cavité dont une partie se trouve piégée à l'intérieur des tentacules lors de la formation de ceux-ci (D'HONDT, 1974 et 1982).

La larve des *Symbion* n'ayant pas été décrite, ni d'un point de vue anatomique, ni cytologique, il n'est pas possible de la comparer complètement avec celles des embranchements dont on pourrait logiquement les rapprocher, les Bryozoaires, les Brachiopodes, les Phoronidiens (chez ces deux derniers, le coelome de l'adulte est issu de la fusion de plusieurs poches coelomiques embryonnaires) et les Kamptozoaires (sans cavité coelomique). Néanmoins, elle possède une structure particulière, l'organe « chordoïde » ventral, présumé mésodermique, dont les auteurs comparent la structure et l'ultrastructure avec celles d'un organe décrit par SCHÖPFER-STERRER (1969) chez *Chordodasys*, un nouveau genre de Gastrotriches (les Gastrotriches constituant un ensemble de vers marins tout à fait différents par ailleurs). Cette structure « chordoïde », d'aspect cartilagineux, n'a pas chez les Gastrotriches un intérêt phylogénétique fondamental ; si elle a justifié (D'HONDT, 1971) la création d'une nouvelle famille, les Chordodasyidae, elle n'est probablement qu'un caractère adaptatif apparu dans une lignée très évoluée, et SCHÖPFER-STERRER a émis l'hypothèse de son intervention dans le comportement reproducteur. Aucune information précise sur cet organe « chordoïde » n'étant apportée par FUNCH et KRISTENSEN, toute déduction phylogénétique fondée sur cet organe serait pure spéculation. Aucune structure évoquant cet organe « chordoïde » n'existe en tout cas chez les Bryozoaires ou les Kamptozoaires.

D'autre part, les Bryozoaires présentent avec les Cyclophora un certain nombre de caractères en commun, mais dont certains seulement peuvent être homologues :

1 — L'anus est indépendant de la bouche ; chez les Bryozoaires, celle-ci est seule à être entourée par les tentacules du lophophore, absents chez *Symbion* ; chez les Kamptozoaires, un anneau de tentacules issus par l'épiderme du manteau réunit dans un même cercle la bouche et l'anus (organismes entoproctes).

2 — Le centre nerveux central est accolé à la partie supérieure du corps ; chez les Bryozoaires, il semble plus complexe que chez les Cyclophora, formant un anneau péripharyngien dont le ganglion se présente comme un épaissement ; les données possédées sur le système nerveux de *Symbion* sont néanmoins trop sommaires pour qu'on puisse dire s'il en est de même.

3 — Les larves sont ciliées dans les deux cas ; selon les familles de Bryozoaires, l'extension de la ciliature larvaire varie beaucoup. Les connaissances très réduites sur la larve de *Symbion* excluent toute comparaison plus approfondie.

4 — Les deux grands muscles latéraux des Cyclophora, reliant le cône buccal à la face opposée, font penser au muscle rétracteur du polypide des Bryozoaires, mais celui-ci est pair, et il n'y a donc probablement pas homologie.

5 — Lors de la métamorphose comme durant la dégénérescence périodique du polypide, le ganglion nerveux larvaire disparaît chez les Cyclophora comme chez les Bryozoaires Eurystomes, mais aussi comme c'est le cas pour la plupart des ganglions nerveux (car il y en a plusieurs) de la larve des Kamptozoaires (sauf le sous-oesophagien).

6 — Le tube digestif larvaire est précocement formé et probablement fonctionnel chez la larve « chordoïde », comme il l'est chez l'un des types larvaires les plus évolués connus chez les Bryozoaires ; il faut toutefois remarquer que chez ces derniers de telles larves, connues sous le nom de « cyphonautes », ne sont pas caractéristiques de l'ensemble de l'embranchement mais y sont limitées à un très petit nombre d'espèces. Les autres larves de Bryozoaires n'ont pas de tube digestif et ont généralement une morphologie différente.

7 — Certains Bryozoaires (mais pas tous) sont gonochoriques, comme *Symbion*.

En revanche, il n'existe pas de néphridies chez les Bryozoaires ; on n'y trouve pas d'individus sexués libres et solitaires. Leur tube digestif, plus complexe, comprend des segments bien individualisés inexistants chez les Cyclophora (pharynx ; oesophage ; gésier chez certaines espèces ; pylore ; caecum digestif), mais il est recourbé en U dans les deux cas. Les Cyclophora n'ont pas de tentacules contrairement aux Bryozoaires ; le rebord de leur bouche présente une alternance régulière et caractéristique de cellules myoépithéliales et épithéliales ; ces dernières portent des pinces de cils agglomérés susceptibles de fonctionner par analogie comme des tentacules,

par battement, lors de la prise de la nourriture (chez un Bryozoaire en train de se nourrir, les tentacules restent immobiles mais les cils qui les recouvrent battent). Chez les espèces vivipares ou à incubation externe (ovicellienne) de Bryozoaires (et contrairement aux espèces à incubation interne, comme dans le genre *Alcyonidium* où plusieurs embryons au même stade sont incubés simultanément), l'incubation ne concerne qu'un seul œuf ou un seul embryon à la fois, comme chez *Symbion*. Les larves de Cycliophora doivent subir une métamorphose, mais celle-ci n'a pas été décrite ; ils partagent cette viviparité avec entre autres les **Gymnolaemates**, certains Mollusques, et les Brachiopodes Articulés, mais leur métamorphose est trop mal décrite pour qu'il soit possible de la comparer avec celles dans ces différents groupes. Elle ne conduit pas à la formation d'un individu nageur, comme chez les Phylactolaemates ; les Bryozoaires, par ailleurs, ne sont jamais des individus solitaires comme les Cycliophora, mais sont toujours composés au minimum de deux individus (D'HONDT, 1983) et souvent de beaucoup plus.

Contrairement aux Kamptozoaires, avec lesquels ils présentent également des ressemblances (forme générale, absence de cavité coelomique), ainsi qu'à tous les autres groupes d'organismes autrefois réunis sous le terme d'« Aschelminthes », et comme, rappelons-le, chez les Bryozoaires, les Cycliophora présentent une régénération périodique de leur partie viscérale, leur tube digestif n'est pas entièrement contenu dans un calice, et ne possèdent pas de tentacules, remplacés par une structure buccale très particulière (voir alinéa précédent). La genèse et la structure des tentacules de Brachiopodes sont d'ailleurs tout à fait différentes de celles des Bryozoaires. Les Cycliophora comme les Brachiopodes possèdent des protonéphridies (celles-ci sont nombreuses et ont une disposition complexe chez les Kamptozoaires, selon EMSCHERMANN, 1965 et 1982), incubent leurs larves (selon des dispositifs différents dans les deux cas) et présentent le ganglion nerveux central dans la concavité de l'anse digestive. Les deux grands muscles latéraux de *Symbion* évoquent les deux muscles rétracteurs de l'atrium qui relie celui-ci à la zone d'insertion du pédoncule, pairs dans les deux cas. Les Cycliophora sont solitaires, comme certains Kamptozoaires. L'individu fonctionnel de *Symbion* est sessile, comme c'est le cas pour la plupart des Kamptozoaires (à l'exception d'une seule espèce, *Loxosomella vivipara*). Les bourgeons des jeunes individus des Kamptozoaires sont parfois capables de mener une vie libre, comme les larves « chordoïdes » de Cycliophora, et présentent tous deux un tube digestif déjà formé. L'absence d'observations sur l'embryologie des *Symbion* limite la discussion de leurs affinités : les Bryozoaires ont en effet une segmentation égale et radiaire, tandis que celle des Kamptozoaires est spirale, comme chez les Mollusques et les Annélides.

Nous ne discuterons pas ici des affinités des Cycliophora ni avec les Brachiopodes, ni avec les Phoronidiens, organismes avec lesquels ils ne présentent que peu de rapports, tant morphologiques qu'anatomiques, dont l'embryologie diffère nettement de celle des Bryozoaires et des Kamptozoaires, qui témoignent d'un niveau d'organisation plus élevé, avec notamment présence d'un péritoine, d'un appareil circulatoire, une coélomogenèse complexe (archimérie) et des tentacules. La fixation des individus fonctionnels

solitaires par un pédoncule au substrat s'observe aussi chez certains Rotifères, tels que les *Season*, qui sont aussi phorétiques sur la carapace de crustacés, mais qui sont capables de se libérer, mais aussi dans de nombreux autres groupes (Ascidies, Brachiopodes, etc.) et n'est sans doute qu'un caractère de convergence.

Les *Cycliophora* partagent la possession d'un mâle nain avec les Echiuriens et les Rotifères, ceux-ci présentant aussi une grande capacité de reproduction asexuée.

Les cellules larvaires de *Symbion* ont été décrites comme uniquement multiciliées, comme chez les Rotifères et les Spiralia (FUNCH et KRISTENSEN, 1995). Chez les larves de Bryozoaires, organismes ectoproctes et protostomiens à l'état larvaire mais devenant deutérostomiens après la métamorphose, elles sont selon les tissus multiciliées ou monociliées (D'HONDT, 1973) ; il en est de même chez celles des Kamptozoaires, typiquement entoproctes et protostomiens (SEGENSBOUGH, 1987). Les cellules des Bryozoaires adultes sont multiciliées (NIELSEN, 1987). Aussi ce caractère est-il en faveur du classement des *Cycliophora* parmi les protostomiens, mais n'apporte aucun argument en faveur de leur rapprochement plutôt avec les Bryozoaires que les Kamptozoaires.

La discussion des caractères diagnostiques des *Cycliophora* révèle effectivement des affinités avec les Bryozoaires et à un moindre degré avec les Kamptozoaires ; mais ils en diffèrent par des critères déterminants qui ne permettent de les inclure ni dans l'un, ni dans l'autre. Leur cycle de développement est tout à fait original ; les protonéphridies multiciliées à leur extrémité, la simplicité de l'appareil digestif, l'absence de tentacules, l'alternance des deux types cellulaires buccaux, la présence de l'énigmatique organe chordoïde larvaire, l'existence de phases sexuées libres, sont autant de caractères qui attestent de l'originalité du groupe.

Les affinités entre les Bryozoaires et les Kamptozoaires sont beaucoup plus lointaines que les auteurs l'avaient supposé pendant longtemps (D'HONDT, 1986), même si certains chercheurs demeurent plus réservés que les autres sur ce point (NIELSEN, 1995). Les Bryozoaires, coelomates à l'état adulte, à segmentation égale et radiaire, présentent un panache tentaculaire issu de la région péribuccale, sont dépourvus de néphridies, ont une métamorphose très complexe ; leurs tentacules sont invaginables à l'intérieur du corps. Les Kamptozoaires, pseudocoelomates à segmentation spirale, ont des tentacules bourgeonnés par les bords du manteau, présentent des néphridies, ont une métamorphose surtout caractérisée par un déplacement relatif des organes, ont des tentacules non rétractiles à l'intérieur des animaux ; les organes larvaires remplissant la même fonction dans les deux groupes ne dérivent pas des mêmes ébauches embryonnaires, et ne constituent donc que des analogies ; l'histologie des tentacules et l'anatomie nerveuse des adultes, ainsi que le devenir du ganglion principal diffèrent dans les deux cas. Dans ces conditions, les documents actuellement publiés par FUNCH et KRISTENSEN sur les *Cycliophora* ne permettent pas encore de confirmer s'ils seraient phylogénétiquement plus proches des Bryozoaires que des Kamptozoaires, bien que leurs particularités justifient leur isolement des uns comme des autres.

LES CYCLOPHORA CONSTITUENT-ILS UN PHYLUM OU UN EMBRANCHEMENT ?

A tort, différents zoologistes continuent à confondre les significations des termes de « phylum » et d'« embranchement ». Ce dernier a été créé par CUVIER en 1812 comme désignant une catégorie taxinomique de rang supérieure à la classe, et correspondant donc selon lui à un niveau hiérarchique dans la classification. Le mot de « phylum » a pour la première fois été utilisé par HAECKEL (1874), et mis par lui en 1894 en équivalence avec celui de « Stamm », pour désigner des organismes appartenant à une même grande lignée évolutive descendant d'une forme ancestrale commune (donc monophylétique pour reprendre la terminologie actuelle). Contrairement à l'embranchement, le phylum n'est pas une unité systématique, mais évolutive (D'HONDT, 1989 a).

Les travaux de HAECKEL ont ensuite fait l'objet d'une large diffusion dans les pays anglo-saxons, qui adoptèrent facilement un mot que venait de créer un auteur qui leur était familier, à cette époque correspondant historiquement à la fin du Second Empire français et où les œuvres de DARWIN connaissaient par ailleurs la célébrité outre-Manche. Dans ce contexte, le terme créé par CUVIER s'estompa donc dans la mémoire des auteurs non francophones, et ceci encore plus au lendemain de la seconde guerre mondiale ; durant cette période, en effet, seules les recherches zoologiques américaines et à un moindre degré britanniques avaient alors continué à se développer normalement, tandis qu'elles étaient interrompues dans les autres pays scientifiquement très actifs. Aussi, l'appellation de phylum s'est-elle imposée durant les années qui ont suivi, sous l'influence de la littérature anglo-saxonne d'après-guerre, au détriment de celle d'embranchement qui n'avait pourtant pas la même signification, même si les deux mots pouvaient dans certains cas s'appliquer à un même groupe zoologique.

Il est en effet évident que les mots de phylum et d'embranchement peuvent correspondre à une même entité zoologique, dès lors que les animaux qu'elle renferme correspondent à un ensemble homogène d'organismes que l'on peut classer rationnellement, et dont on peut au moins en partie retracer l'évolution. Ainsi, les Bryozoaires, les Kamptozoaires, les Brachiopodes, les Chaetognathes ou les Vertébrés, par exemple, constituent-ils à la fois un embranchement et un phylum. Un phylum correspondant à une grande lignée évolutive, il est logique d'admettre qu'un embranchement puisse regrouper plusieurs phylums dont les affinités sont imprécises, mais qui sont indiscutablement apparentés. Lorsque l'on a affaire à un plan d'organisation fondamental correspondant à un « groupe » zoologique qui ne comporte qu'une seule espèce, comme c'est le cas pour les Placozoaires ou pour les Cycliophora, il est illogique et illégitime d'employer le mot de phylum qui implique la connaissance de l'évolution interne de ce groupe ; dans un tel cas, l'emploi du terme d'embranchement est le seul qui se justifie. Les Cycliophora, décrits comme phylum par FUNCH et KRISTENSEN, constituent en fait un embranchement, même si l'on ne peut exclure que la future découverte de nombreuses autres espèces permette aussi de le considérer ultérieurement comme un phylum.

Dans un commentaire relatif à la création du « phylum » Cycliophora, CONWAY MORRIS (1995) a considéré que ces animaux constituaient le 36^e phylum du Règne Animal, sans préciser s'il admettait ou non les Protozoaires

comme partie intégrante de ce Règne et s'il considérait ou non — comme un certain nombre d'auteurs récents — les Protistes dans leur ensemble comme un Règne indépendant. Dans la pratique, si nous admettons les Cycliophora comme embranchement, ceux-ci constituent le 33^e embranchement des Métazoaires, le 34^e si l'on n'admet pas l'insertion des Gastrotriches dans les Némathelminthes et le 35^e si l'on isole les Priapulien. En 1989 (D'HONDT, 1989 b) on reconnaissait l'existence de 31 embranchements chez les Métazoaires, le 32^e étant constitué par les Orthonectides, élevés par KOZLOFF (1992) au rang de « phylum » (il aurait été plus exact d'en faire un embranchement). En revanche, le nombre des « phylums » *sensu stricto* reconnaissables dépasse lui-même très largement la trentaine, puisque par exemple les 4 classes de l'embranchement des Céphalorhynques correspondent à 4 grandes lignées indépendantes, mais qui se rapprochent davantage des unes des autres que chacune d'entre elles de tout autre groupe zoologique ; constituant 4 lignées phylogénétiques majeures, ces 4 classes constitueraient en fait 4 phylums selon la définition même de HAECKEL (1874)...

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AX P., 1956. — The position of the Gnathostomulida and Platyhelminthes in the phylogenetic System of the Bilateria. *The Origins and Relationships of Lower Invertebrates*, S. Conway Morris, J. D. George, R. Gibson & H. M. Platt (eds.), Systematic Association, Clarendon Press, Oxford : 78-100.
- CALLSEN-CENTIC P. et FLÜGEL H. J., 1995. — Larval development and the formation of the gut of *Siboglinum poseidoni*. Evidence of protostomian affinities. *Sarsia*, 80 (2) : 73-89.
- CONWAY MORRIS S., 1995. — A new phylum from the lobster's lips. *Nature*, 378 : 661-662.
- CUVIER G., 1812. — Sur un nouveau rapprochement à établir entre les Classes qui composent le Règne Animal. *Ann. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, XIX : 73-84.
- EMSCHERMANN P., 1965. — Das Protonephridiensystem von *Urnatella gracilis* Leidy (Kamptozoa). Bau, Entwicklung und Funktion. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 55 : 859-914.
- EMSCHERMANN P., 1982. — Les Kamptozoa. Etat actuel de nos connaissances sur leur anatomie, leur développement, leur biologie et leur position phylogénétique. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107 (2) : 317-344.
- EHLERS U., 1985. — Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes. *The Origins and Relationships of Lower Invertebrates*, S. Conway Morris, J. D. George, R. Gibson & H. M. Platt (eds.), Systematic Association, Clarendon Press, Oxford : 143-158.
- FUNCH P. et KRISTENSEN R. M., 1995. — Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature*, 378 : 711-714.
- HAECKEL E., 1874. — *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*. Traduction allemande par C. Letourneau de la 4^e édition de l'ouvrage original *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, Reimer ed., Berlin, 1868 : 680 p.
- HAECKEL E., 1894. — *Systematische Phylogenie*. I. Georg Reimer, Berlin : 400 p.
- HALANYCH K. M. *et al.*, 1995. — Evidence from 18 S Ribosomal DNA that the Lophophorate are Protostome Animals. *Science*, 267, 17 mars 1995 : 1641-1643.
- HONDT J.-L. D', 1971. — Gastrotricha. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, H. Barnes ed., George Allen & Unwin Ltd, 9 : 141-192.
- HONDT J.-L. D', 1973. — Etude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 114 (4) : 537-602.
- HONDT J.-L. D', 1974. — La métamorphose larvaire et la formation du « cystide » chez *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 (4) : 577-605.
- HONDT J.-L. D', 1982. — Développement et morphogénèse chez les Bryzoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107 (2) : 267-289.
- HONDT J.-L. D', 1983. — Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, 14 : 134 p.
- Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 1997, 66 (1).

- HONDT J.-L. d', 1986. — Etat des connaissances sur la position phylogénétique et l'évolution des Bryozoaires. *Boll. Zool.*, 54 : 247-269.
- HONDT J.-L. d', 1989 a. — Le concept d'Embranchement dans la systématique des Méta-zoaires. I : Revue historico-critique du concept d'Embranchement. Problèmes terminologiques et synonymiques. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 13^e sér., 10 : 47-59.
- HONDT J.-L. d', 1989 b. — Le concept d'Embranchement dans la systématique des Méta-zoaires. II : Conceptions actuelles. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 13^e sér., 10 : 61-80.
- JONES M.L., 1989. — On the Vestimentifera, new phylum : six new species, and other taxa, from hydrothermal vent and elsewhere. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 117-158.
- KOZLOFF E., 1992. — The genera of the phylum Orthonectida. *Cah. Biol. Mar.*, 33 (3) : 377-406.
- KRISTENSEN R.M., 1983. — Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 21 : 163-180.
- MALAKHOV V.V., 1980. — Cephalorhyncha, a new type of animal kingdom uniting Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, and a sister of Aschelminthes worms. *Zool. Zh.*, 59 (4) : 489-499.
- NIELSEN C., 1987. — Structure and function of metazoan ciliary bands and their phylo-genetic significance. *Acta Zool.*, 68 : 205-262.
- NIELSEN C., 1995. — *Animal Evolution*. Oxford University Press, Oxford : 467 p.
- SCHÖPFER-STERRER C., 1969. — *Chordodasys riedli* gen. nov., spec. nov., a Macrodasysoid Gastrotrich with a chordoid organ. *Cah. Biol. Mar.*, 10 : 391-404.
- SENSEBOUGH T., 1987. — Ultrastructural observations on the larva of *Loxosoma pectina-ricola* Franzén (Entoprocta, Loxosomatidae). *Acta Zool.*, 68 : 135-145.
- SOUTHWARD E.C., 1988. — Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera) : implications for relationship between Vesti-mentifera and Pogonophora. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 68 : 465-487.
- WATSON N.A. et RÖHDE K., 1995. — Sperm and Spermiogenesis of the « Turbellaria » and Implications for the Phylogeny of the Phylum Platyhelminthes. *Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy*, B.G. Jamieson, J. Ausio & J.L. Justine (eds.), *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 166 : 37-54.