

CYCLIOPHORA

MATTEO DAL ZOTTO & M. ANTONIO TODARO

Dipartimento di Biologia Animale, Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia, Via Campi, 213/d - 41100 Modena, Italia.
todaro.antonio@unimore.it

I *Cycliophora* Funch & Kristensen, 1995, sono un phylum di microscopici (<1 mm) metazoi aceolomati dal corpo sacciforme. Il nome deriva dal greco antico κύκλιον (*cyclion*), ruota, cerchio, e φόρος (*phoros*), portante, in riferimento all'anello cigliato che circonda la bocca.

I ciclofori vivono come commensali sulle appendici boccali di crostacei decapodi appartenenti alla famiglia Nephropidae; il tasso d'infestazione è specie specifico, mentre la densità può aumentare con le dimensioni dell'ospite, raggiungendo valori fino a 1200 individui per ospite (Obst e Funch, 2006).

L'aspetto degli individui 'feeding', che rappresentano lo stadio dominante nel ciclo biologico, ricorda quello dei rotiferi sessili o degli entoprotti. In questo caso però l'epidermide è cellularizzata e ricoperta da una 'vera' cuticola. Il corpo comprende un imbuto boccale anteriore seguito dal tronco sacciforme che continua in un breve peduncolo dotato di disco adesivo terminale per mezzo del quale l'animale aderisce all'ospite.

Il ciclo biologico dei ciclofori è sorprendente: vi sono sei diversi stadi che originano da fasi alternate di riproduzione asessuale e sessuale (Funch e Kristensen 1995, 1997, 1999). L'unico stadio del ciclo in cui è presente un apparato digerente funzionale è quello dell'individuo 'feeding'. In questo stadio gli organismi vivono fissati alle appendici boccali del crostaceo e si alimentano filtrando attivamente i rimasugli del pasto dell'ospite (Riisgard *et al.*, 2000). È verosimile che gli individui 'feeding' abbiano sviluppato meccanismi sensoriali per sincronizzare la propria richiesta di cibo con l'attività di alimentazione dell'ospite (Funch *et al.*, 2008).

Giovani individui in stadio 'feeding' si riproducono asessualmente generando le cosiddette larve Pandora, che si sviluppano all'interno di una singolare camera incubatrice (Funch e Kristensen, 1995). Una volta raggiunta la maturità la larva Pandora abbandona la madre per stabilirsi sullo stesso ospite dove si trasforma in un organismo del tutto simili a quello parentale. Per contro, individui 'feeding' in tarda età danno origine agli stadi sessuati: alcuni generano larve maschili immature, dette larve Prometeo (*Prometheus larvae*) altri sviluppano delle femmine mature (Funch e Kristensen, 1999; Obst e Funch, 2003). La larva Prometeo, dopo essere emersa dal genitore, si insedia sul tronco di un'altro individuo in stadio 'feeding' presente nelle vicinanze; qui va incontro a degenerazione ma contestualmente comincia a svilupparsi al suo interno da 1 a 3 maschi maturi. Dopo essere emerso dal corpo in disfacimento dell'individuo parentale, ciascun maschio nuota verso un differente individuo in stadio 'feeding', potenziale generatore

Cycliophora Funch & Kristensen, 1995, is a phylum of microscopic (<1 mm), sac-like bodied, aceolomate metazoans. The name derives from ancient Greek *cyclion* (wheel) and *phoros* (carrying), referring to the circular mouth ring these animals bear (Funch and Kristensen, 1995).

Cycliophorans live as commensals on mouthparts of clawed lobsters of the family Nephropidae; the infestation rate is species-specific while density may increase with host size, reaching values of up to 1200 individuals per host (Obst and Funch, 2006).

The body of the dominant feeding stage resembles that of sessile rotifers or entoprocts. It is formed by a buccal funnel and an ovoid trunk; the animal is attached to the host through a stalk bearing an adhesive disc at the end. The epidermis is cellularized and there is a true cuticle.

The life cycle of cycliophorans is puzzling, with six different stages that originate through alternate cycles of asexual and sexual reproduction (Funch and Kristensen 1995, 1997, 1999). The only stage in the life cycle with a functional digestive system is the so-called asexual feeding individual. Animals in this stage are attached to the mouthparts of the lobster and receive food from the leftovers from the lobster's own feeding by active filtering (Riisgard *et al.*, 2000). It is likely that cycliophoran feeding individuals have developed sensory mechanisms to synchronize their food supply with the feeding activity of the host (Funch *et al.*, 2008).

In the asexual phase, young feeding individuals reproduce by means of the so-called Pandora larva that develops inside their brood chamber (Funch and Kristensen, 1995). After liberation, the Pandora larva settles nearby on the same host and becomes a new feeding individual. Later in the life cycle these feeding individuals give rise to sexual stages: a male larva, named *Prometheus* larva, or a female (Funch and Kristensen, 1999; Obst and Funch, 2003). The *Prometheus* larva settles on the trunk of a feeding individual and develops one to three dwarf males inside. These males then fertilise females, which settle on the same host lobster and encyst. Inside the cyst, the embryo grows and plunges into the tissue of the mother animal. The embryo develops into a chordoid larva, resting inside the chordoid cyst until freed. Once liberated the chordoid larva is able to swim to a new host; this is the only stage able to colonise a new host (Funch, 1996; Obst and Funch, 2003). This stage may recolonise its host lobster or nearby individuals after each moulting event, consequently it is considered the main dispersal stage of cycliophorans, even though its lec-

di femmine; una volta raggiunto, si insedia su di esso per mezzo di un disco adesivo ed aspetta che la partner emerga. Una volta che la femmina viene liberata, il maschio la raggiunge e la insemina utilizzando il suo pene cuticolare. La femmina fecondata va ad insediarsi nelle vicinanze dell'individuo che l'ha generata dove attende che dall'unico zigote, trattenuto al suo interno, si sviluppi un altro tipo di larva, la cosiddetta larva cordoide (chordoid larva) la quale, una volta liberata, è in grado di nuotare attivamente (Funch, 1996; Obst e Funch, 2003). Cicliofori allo stadio di larva cordoide possono ricolonizzare sia l'ospite iniziale dopo ogni muta sia altri individui ad esso prossimi; in effetti si tratta dell'unico stadio in grado di colonizzare nuovi ospiti. Per questo motivo la larva cordoide viene considerata il principale stadio di dispersione dei cicliofori, sebbene la diffusione sia limitata dalla sua natura lecitotrofica. Le dinamiche di popolazione dei crostacei ospiti possono contribuire in misura maggiore alla dispersione dei cicliofori.

La posizione filogenetica dei Cyclophora è ancora incerta (Kristensen, 2002; Sørensen e Kristensen, 2004; Funch *et al.*, 2005). Inizialmente questi metazoi erano stati considerati affini agli Entoprocta (Funch e Kristensen, 1995; Zrzavý *et al.*, 1998; Sørensen *et al.*, 2000; Obst, 2003), ma ulteriori analisi hanno evidenziato possibili relazioni con i Syndermata, all'interno del clade Gnathifera (Winnepenninckx *et al.*, 1998; Giribet *et al.*, 2000; Peterson e Eernisse, 2001; Zrzavý *et al.*, 2001). Gli studi più recenti sostengono l'ipotesi secondo cui Cyclophora ed Entoprocta sarebbero 'sister group', ascrivibili al clade dei Bryozoa *sensu lato* (Passamanek e Halanych, 2006; Hausdorf *et al.*, 2007).

Il phylum Cyclophora annovera al momento un unico genere, *Symbion*, con due sole specie: *Symbion pandora* Funch & Kristensen, 1995, (specie tipo) scoperta sulle appendici boccali dello scampo, *Nephrops norvegicus*, e *S. americanus* Obst, Funch & Kristensen, 2006, rinvenuta sull'astice americano, *Homarus americanus* (cf. Funch e Kristensen, 1995; Kristensen e Funch, 2002; Obst *et al.*, 2006). Alcuni cicliofori erano stati osservati durante gli anni '60 del secolo scorso su crostacei provenienti dalla Danimarca e dall'Italia (Napoli), ma all'epoca la loro importanza e unicità tassonomica non fu riconosciuta (cf. Nedvěd, 2004).

Symbion pandora è stata segnalata in Svezia, Norvegia, Danimarca, Isole Faroe, Scozia, Francia (Bretagna), lungo la costa atlantica e mediterranea della Spagna e di recente anche in Croazia (Obst *et al.*, 2005; Baker e Giribet, 2006). Cicliofori morfologicamente simili a *Symbion pandora* sono stati rinvenuti sulle appendici boccali dell'astice europeo, *Homarus gammarus*, proveniente dall'Adriatico settentrionale (costa croata, Nedvěd, 2004), ma è molto probabile che questi esemplari appartengano però ad un'altra specie (Obst *et al.*, 2005; Baker e Giribet, 2006).

Symbion americanus è stato segnalato in svariate località della costa atlantica degli Stati Uniti e del Canada (Obst *et al.*, 2005); tuttavia, recenti indagini

ithotrophic nature limits its dispersal. However, the population dynamics of the host lobster may contribute to cyclophoran dispersal to a much higher degree.

The phylogenetic position of Cyclophora is still unclear (Kristensen, 2002; Sørensen and Kristensen, 2004; Funch *et al.*, 2005). They were originally thought to be linked to Entoprocta (Funch and Kristensen, 1995; Zrzavý *et al.*, 1998; Sørensen *et al.*, 2000; Obst, 2003), but further analyses suggested relations to Syndermata, within Gnathifera (Winnepenninckx *et al.*, 1998; Giribet *et al.*, 2000; Peterson and Eernisse, 2001; Zrzavý *et al.*, 2001). Recent studies support the hypothesis that Entoprocta and Cyclophora are sister groups, belonging to Bryozoa *sensu lato* (Passamanek and Halanych, 2006; Hausdorf *et al.*, 2007).

The phylum includes a single genus, *Symbion*, so named because of the commensal relationship of its representatives with clawed lobsters. Two species have been described to date: *Symbion pandora* Funch and Kristensen, 1995 from the Norway lobster *Nephrops norvegicus* and *S. americanus* Obst, Funch and Kristensen, 2006 from the American lobster, *Homarus americanus* (see Funch and Kristensen, 1995; Kristensen and Funch, 2002; Obst *et al.*, 2006). Cyclophorans were observed in the 1960s on lobsters from Denmark and Italy (Naples), but their uniqueness was not recognized that time (see Nedvěd, 2004).

Symbion pandora has been recorded in Sweden, Norway, Denmark, Faeroe Islands, Scotland, France (Brittany), the Atlantic and Mediterranean coast of Spain and in Croatia (Obst *et al.*, 2005; Baker and Giribet, 2006). Cyclophorans similar in shape and size to *Symbion pandora* have been found on the mouthparts of the European lobster *Homarus gammarus* from the Croatian coast (Adriatic Sea; Nedvěd, 2004); however, it is likely that these specimens belong to a different species (Obst *et al.*, 2005; Baker and Giribet, 2006).

Symbion americanus has been observed along the Atlantic coast of United States and Canada (Obst *et al.*, 2005); however, latest studies have shown that individuals living on American lobsters, collected in different localities, represent three cryptic species (Obst *et al.*, 2005; Baker *et al.*, 2007).

Regarding Italy there are no written reports of cyclophorans; however, in 1998, one of us found *S. pandora* on the mouthparts of specimens of *N. norvegicus* caught in the Ligurian Sea, between the islands of Capraia and Corsica (M.A. Todaro, unpublished data).

The check-list below includes taxa from Italy and Croatia.

molecolari fanno ritenere che individui commensali di astici americani provenienti da località geografiche diverse appartengano in realtà ad un complesso di specie criptiche costituito da almeno tre diversi taxa (Obst *et al.*, 2005; Baker *et al.*, 2007).

Per quanto riguarda il nostro Paese, non ci sono segnalazioni ufficiali di ciclofori nei mari italiani; tuttavia, nel 1998 uno di noi ha rinvenuto *Symbion pandora* sulle appendici boccali di esemplari di *Nephrops norvegicus* pescati nel Mar Ligure, tra la Corsica e l'Isola di Capraia (M.A. Todaro, dati non pubblicati).

La seguente check-list include taxa noti per l'Italia e per la Croazia.

Bibliografia/References

- BAKER J., FUNCH P., GIRIBET G., 2007. Cryptic speciation in the recently discovered American cycliophoran *Symbion americanus*; genetic structure and population expansion. *Mar. Biol.*, 181: 2183-2193.
- BAKER J. & GIRIBET G., 2007. A molecular phylogenetic approach to the phylum Cycliophora provides further evidence for cryptic speciation in *Symbion americanus*. *Zool. Scripta*, 36: 353-359.
- FUNCH P. & KRISTENSEN R.M., 1995. Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature*, 378: 711-714.
- FUNCH P., 1996. The chordoid larva of *Symbion pandora* (Cycliophora) is a modified trochophore. *J. Morphol.*, 230: 231-263.
- FUNCH P. & KRISTENSEN R.M., 1997. Cycliophora. In: Harrison F.W., Woollacott R.M. (eds), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 13, Lophophorates, Entoprocta and Cycliophora, Wiley Liss, New York: 409-474.
- FUNCH P. & KRISTENSEN R.M., 1999. Cycliophora. In: Knobil E., Neill J.D. (eds), *Encyclopedia of Reproduction*. Vol. 1, Academic Press, New York: 800-808.
- FUNCH P., SØRENSEN M.V., OBST M., 2005. On the phylogenetic position of Rotifera – have we come any further? *Hydrobiologia*, 546: 1-18.
- FUNCH P., THOR P., OBST M., 2008. Symbiotic relations and feeding biology of *Symbion pandora* (Cycliophora) and *Triticella flava* (Bryozoa). *Vie Milieu Environ.*, 58: 185-188.
- GIRIBET G., DISTEL D.L., POLZ M., STERRER W., WHEELER W.C., 2000. Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: a combined approach of 18S rDNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 49: 539-562.
- GIRIBET G., SØRENSEN M.V., FUNCH P., KRISTENSEN R.M., STERRER W., 2004. Investigations into the phylogenetic position of Micrognathozoa using four molecular loci. *Cladistics*, 20: 1-13.
- HAUSDORF B., HELMKAMPF M., MEYER A., WITEK A., HERLYN H., BRUCHHAUS I., HANKELN T., STRUCK T.H., LIEB B., 2007. Spiralian Phylogenomics Supports the Resurrection of Bryozoa Comprising Ectoprocta and Entoprocta. *Mol. Biol. Evol.*, 24: 2723-2729.
- KRISTENSEN R.M., 2002. An introduction to Loricifera, Cycliophora, and Micrognathozoa. *Integr. Comp. Biol.*, 42: 641-651.
- KRISTENSEN R.M. & FUNCH P., 2002. Cycliophora. In: Young C.M., Sewell M.A., Rice M.E. (eds), *Atlas of Marine Invertebrate Larvae*. Academic Press, London: 199-208.
- NEDVĚD O., 2004. Occurrence of the phylum Cycliophora in the Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 277: 297-299.
- OBST M., 2003. Cycliophoran relationships revisited. *Cladistics*, 19: 159-160.
- OBST M. & FUNCH P., 2003. Dwarf male of *Symbion pandora* (Cycliophora). *J. Morphol.*, 255: 261-278.
- OBST M., FUNCH P., GIRIBET G., 2005. Hidden diversity and host specificity in cycliophorans: a phylogeographic analysis along the North Atlantic and Mediterranean Sea. *Mol. Ecol.*, 14: 4427-4440.
- OBST M. & FUNCH P., 2006. The microhabitat of *Symbion pandora* (Cycliophora) on the mouthparts of *Nephrops norvegicus* (Decapoda: Nephropidae). *Mar. Biol.*, 148: 945-951.
- OBST M., FUNCH P., KRISTENSEN R.M., 2006. A new species of Cycliophora from the mouthparts of the American lobster, *Homarus americanus* (Nephropidae, Decapoda). *Org. Divers. Evol.*, 6: 83-97.
- PASSAMANECK Y. & HALANYCH K.M., 2006. Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: evidence of lophophorate polyphyly. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 40: 20-28.
- PETERSON K.J. & EERNISSE D.J., 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evol. Dev.*, 3: 170-205.
- RIISGARD H.U., NIELSEN C., LARSEN P.S., 2000. Downstream collecting in ciliary suspension feeders: the catch-up principle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 207: 33-51.
- SØRENSEN M.V., FUNCH P., WILLERSLEV E., HANSEN A.J., OLESEN J., 2000. On the phylogeny of the metazoa in the light of Cycliophora and Micrognathozoa. *Zool. Anz.*, 239: 297-318.
- SØRENSEN M.V. & KRISTENSEN R.M., 2004. Cycliophora. In: Schlager N. (ed), *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*. Vol. 1, Lower Metazoans and Lesser Deuterostomes, Schlager Group Inc., Chicago: 351-354.
- WINNENPENNINCKX B.M.H., BACKELJAU T., KRISTENSEN R.M., 1998. Relations of the new phylum Cycliophora. *Nature*, 393: 636-638.
- ZRZAVÝ J., MIHULKA S., KEPKA P., BEZDĚK A., TIETZ D., 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 14: 249-285.
- ZRZAVÝ J., HYPŠA, V., TIETZ D.F., 2001. Myzostomida are not annelids: molecular and morphological support for a clade of animals with anterior sperm flagella. *Cladistics*, 17: 170-198.

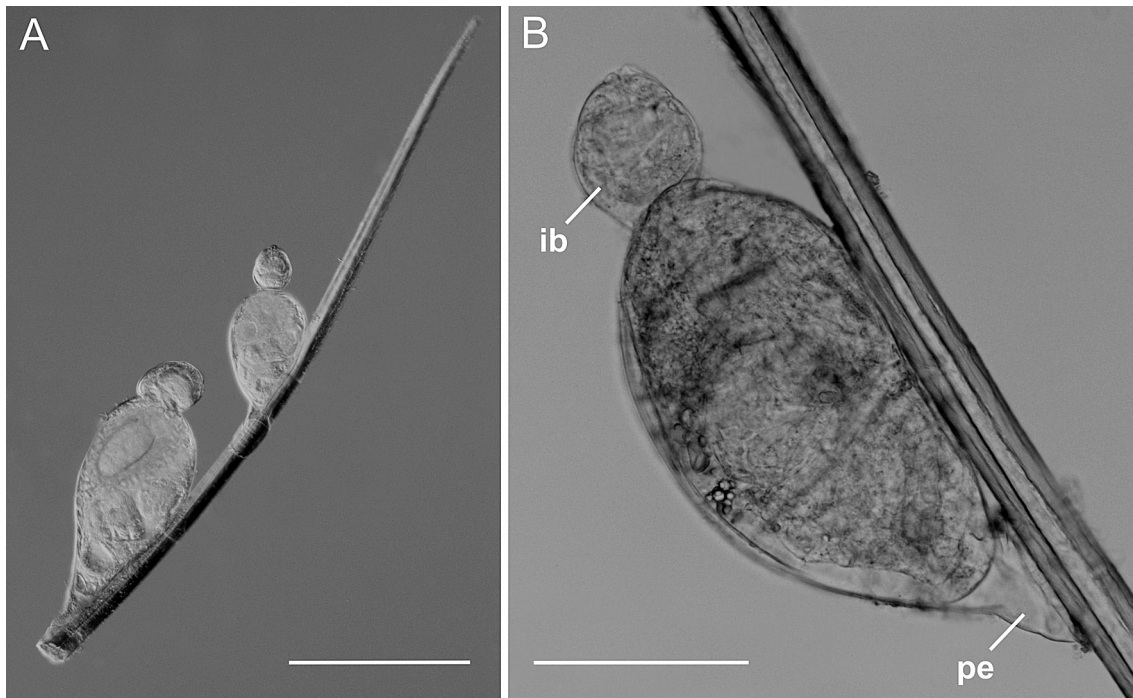
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	CAR	SIN	NOTE
Classe Eucyclophora														
Ordine Symbiida														
Famiglia Symbiidae														
<i>Symbion</i>	4716	Funch & Kristensen, 1995												
<i>Symbion pandora</i>	4717	Funch & Kristensen, 1995	x							x				A1
<i>Symbion</i> sp.	4718										x			A2

Note

- A1: specie rinvenuta per la prima volta in Italia nel 1998 da M.A. Todaro (dati non pubblicati). Segnalata per la Croazia da Obst *et al.* (2005)
- A2: specie segnalata per la prima volta nel Mediterraneo (Mare Adriatico, Croazia) da Nedvĕd (2004)

Remarks

- A1: species found for the first time in Italy during 1998 by M.A. Todaro (unpublished data). It has been reported from Croatia by Obst *et al.* (2005)
- A2: species recorded for the first time in Mediterranean water (Adriatic Sea, Croatia) by Nedvĕd (2004)



Symbion pandora (M.A. Todaro). A: due individui 'feeding' su una setola dell'apparato boccale di *Nephrops norvegicus*; B: particolare di un individuo 'feeding'. ib, imbuto boccale, pe, peduncolo. Scala, A: 200 μ m; B: 100 μ m.
Symbion pandora (M.A. Todaro). A: two feeding individuals on a seta from *Nephrops norvegicus* mouthparts; B: particular of a feeding individual. ib, buccal funnel, pe, stalk. Scale bar, A, 200 μ m; B, 100 μ m.