

## **Biosystématique**

# **RÉFLEXIONS SUR LE POLYPHYLÉTISME PLAUSIBLE DES BRYOZOAIRES CHEILOSTOMES**

par

Jean-Loup D'HONDT<sup>1</sup>

Rappel et réévaluation des caractères larvaires et reproductifs justifiant l'hypothèse du polyphylétisme des Bryozoaires Cheilostomona. Données historiques et actualisation des connaissances sur les Malacostegidea, les Scrupariidea, les Inovicellatidea et les Thalamoporellidae.

**Mots-clés** : Bryozoaires Cheilostomes, polyphylétisme, Malacostèges, *incertae sedis* groups.

### **Considerations on the potential polyphyly of the cheilostomatous Bryozoa**

Larval and reproductive characters justifying the hypothesis of the polyphyly of cheilostomatous Bryozoa are reevaluated. These include historical data and updated knowledge of Malacostegidea, Scrupariidea, Inovicellatidea and Thalamoporellidae.

**Keywords**: Cheilostomatida, Bryozoa, polyphyly, Malacostegidea, *incertae sedis* groups.

### **Introduction historique**

Les Bryozoaires tels qu'ils sont actuellement définis appartenaient naguère aux Zoophytes, collectif créé par Aristote et devenu sans valeur systématique, mais qui avait encore été repris (1558) par Guillaume Rondelet, auteur de la première illustration connue d'un Cheilostome. Il opposait les Zoophyta aux Insecta. Mais la

---

1. Muséum national d'Histoire naturelle, Département « Adaptations du Vivant », F - 55, rue Buffon, 75005 Paris

**Bulletin de la Société zoologique de France 143 (4)**

première définition zoologique des Zoophytes a été proposée par le britannique George JOHNSTON (1847) : « *They were of a "middle nature" , not because of their outward resemblance to plants, but because they were deficient in the more obvious qualities of animals. Almost insensible [...]. Zoophytes are all aquatic, avertebrate, inarticulate, soft, irritable and contractile, without a vascular or separate respiratory or nervous system [...]. Zoophytes are compound animals, viz. each Zoophyte consists of an indefinite number of individuals or polypes organically connected, and placed [...] in cases or cells* ». Pour cet auteur, les Zoophytes constitueraient l'une des divisions primaires du règne animal.

Parmi les classes qu'il distingue à l'intérieur des Zoophytes, JOHNSTON (1847) crée celle des Polyzoa, définie comme suit : « *Body elongate, syphonal, non-contractile, and unsymmetrical ; mouth and anus separate : oviparous* ». Dans les Polyzoa, il identifie le groupe des Polyzoa Infundibulata, dont le corps est contenu dans une cellule, qui n'en vit jamais séparément, et qui sont « *Natives of the sea. Polypes compound, the mouth surrounded with ciliated filiform retractile tentacula, which form an uninterrupted circle ; ova ciliated* ». (N. B. : ce qu'il interprète comme des œufs sont en fait les larves). Il partage ses Polyzoa Infundibulata selon quatre subdivisions, dont trois qu'il crée dans son ouvrage : Tubuliporina, Celleporina, Halcyonellea (reprenant le terme d'Ehrenberg) et Vesicularina.

Les taxons Cyclostomata, Cheilostomata et Ctenostomata ont été créés par BUSK (1852) qui leur a accordé le rang de sous-ordres, substituant les deux premiers aux entités de statut parfois imprécises, et souvent hétérogènes, respectivement désignées par JOHNSTON (1847) sous les noms de Tubuliporina [catégorie probablement déjà reprise de MILNE-EDWARDS (1838)] et de Celleporina, et en créant de *novo* le troisième, conçu pour regrouper plusieurs groupes de « Zoophytes » (taxon déjà défini comme ordre par LINNÉ, 1735), dont les Halcyonacea associés à quelques autres taxons aux affinités auparavant incertaines. En vertu de la loi de priorité, SCHOPF (1967, 1968) a établi que le terme de Bryozoa, créé par EHRENBERG (1831), strictement limité aux seuls Bryozoaires et en excluant les Entoproctes dont le plan d'organisation était nettement différent, devait faire autorité, et WATERS (1880) que le taxon Bryozoa, créée quelques mois après celui de Polyzoa, celui-ci dû à THOMPSON (1830), mais qui englobait également d'autres organismes phylogéniquement éloignés et correspondait donc à une entité hétérogène, devait avoir priorité sur lui.

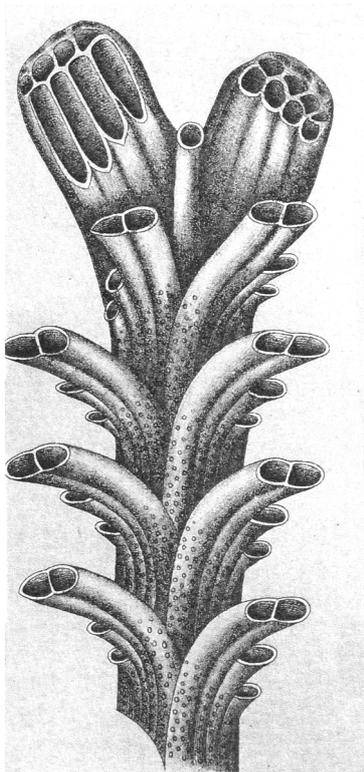
Ces trois sous-ordres ont respectivement été définis par BUSK (1852) comme suit :

- *Cyclostomata* : « *round, simple opening to the cell* » (Figure 1) ;
- *Cheilostomata* : « *opening of the cell filled up by a usually thin, membranaceous or calcareous velum, and with a crescentic mouth provided with a moveable lip* » ;
- *Ctenostomata* : « *including the Halcyonellea of Ehrenberg, as well the Vesiculariadae, distinguished by the existence of a more or less well-marked fringe of setae (sometimes only rudimentary) around the opening of the cell when the animal is protruded* ».

### Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

Ces définitions, à replacer évidemment dans le contexte de l'époque, sont très partielles et ne sont fondées que sur la forme de l'orifice (sans faire mention des dispositifs aperturax que sont les lyrules, les cardelles, etc.) et son mode d'occlusion lorsqu'il existe ; elles ne font aucune mention de la nature, ni des caractères, ni de la structure de l'exosquelette, ni de l'anatomie, ni du mode de reproduction, ni de l'existence de coénozoécies. D'autre part, il existe des genres de Cheilostomes à orifice circulaire (par exemple dans la famille Margarettidae) et ce caractère n'est donc pas exclusif.

Dans le volume qu'il a consacré en 1884 à l'étude des Cheilostomes récoltée de la campagne du « Challenger », BUSK ne donne aucune définition de ce taxon (alors qu'il redéfinira les Cténostomes, en faisant remarquer la nature de leur exosquelette, dans le volume qu'il leur consacra dans le cadre de la même campagne), ce qui signifie sans doute que celle qu'il en avait précédemment donnée était suffisante.



**Figure 1**

Dessin d'une portion de colonie d'un Cyclostome, montrant la forme caractéristique de l'orifice zoécial.

D'après CALVET (1902).

*Drawing of part of a cyclostome colony, showing the characteristic form of the zoecial opening. After CALVET (1902).*

Par la suite, la définition des Bryozoaires a été précisée par une succession d'auteurs qui y ont de plus en plus inclus de caractères biologiques. Pour nous limiter aux bryozoologues auteurs de monographies majeures, nous rappellerons celles de :

– HINCKS (1880) qui reste fidèle à la diagnose reposant sur des caractères anatomiques zoéciaux : « *Orifice of the zoecium closed by a movable opercular valve. Ova usually matured in external marsupia. Appendicular organs (avicularia and vibracularia) frequently present* » ;

– LEVINSSEN (1909) qui se limite à une définition des Bryozoaires n'intégrant que les caractères de l'exosquelette, sans mention de l'orifice, mais s'intéressant surtout aux caractères présentés par les hétérozoécies et les pores de communication interzoéciaux (rosettes). Sa définition des Malacostèges incluant des organismes nettement éloignés phylogénétiquement a été légitimement critiquée par PRENANT et BOBIN (1966) ;

– HARMER (1926) qui fournit un glossaire d'une page et demie de terminologie concernant les Cheilostomes, mais n'y joint aucune définition. Sa conception des Malacostèges, très améliorée par rapport à celle de Levinsen, a été légèrement remaniée par SILEN (1941) ;

– BASSLER (1953) qui donne une définition reposant presque exclusivement sur les caractères apportés par l'exosquelette, n'intégrant aucun caractère portant sur l'orifice, à l'exception de l'opercule ;

**Bulletin de la Société zoologique de France 143 (4)**

- PRENANT et BOBIN (1966) qui ne proposent aucune définition des Cheilostomes, mais détaillent en 48 pages (dont 14 sur la reproduction et l'incubation, suivies d'un glossaire de 7 pages) les caractères généraux des Cheilostomes. Ils en avaient antérieurement présenté (1956) quelques-uns des caractères biologiques ;
- HAYWARD & RYLAND (1998) qui proposent une définition, p. 7, longuement commentée dans « parties molles » et à la reproduction : « *Zooids calcified, typically box-shaped. Orifice frontal or subterminal, closed by a hinged flap, the operculum. Heterozooids commonly present, often polymorphic within a species. Embryos brooded in a specialised brood chamber (ovicells), in membranous internal ovisacs, in modified gonozooids, within the tentacle sheath, or frontally beneath a lattice of overarched spines. Almost exclusively marine* ».

Une redéfinition générale réactualisée des Bryozoaires a été proposée par d'HONDT, sous deux versions, l'une détaillée (2005), l'autre abrégée (2003), en mettant l'accent sur les caractères biologiques et morphogénétiques les plus ancestraux et les plus significatifs, mais néanmoins sans oublier les caractères apomorphes portant sur la morphologie et l'exosquelette ; ceci bien que cette dernière n'apporte que des informations fragmentaires et, dans quelques cas, fallacieuses. Dans la continuité de cette redéfinition, il a ensuite (1997) fait le choix de caractériser les Cheilostomes de la façon la plus concise possible, en une douzaine de lignes, en ne se limitant qu'aux critères fondamentaux qui les caractérisent au sein des Bryozoaires (tant sur l'orifice que sur les caractères zoariaux et zoéciaux, la biologie et le développement). Reconsidérant l'importance relative à apporter à tel ou tel caractère discriminatif (d'HONDT, 2001, 2010, 2012, 2015), il a enfin reconsidéré le niveau systématique des taxons de façon à aboutir à une classification la plus logique possible de l'embranchement, élevant les Cheilostomes au rang de sous-classe sous le nom de Cheilostomona (d'HONDT, 2001, 2016). JEBRAM (1973) avait essayé de son côté, à partir des caractères biologiques, mais encore incomplètement, de débroussailler la classification évolutive des Cténostomes.

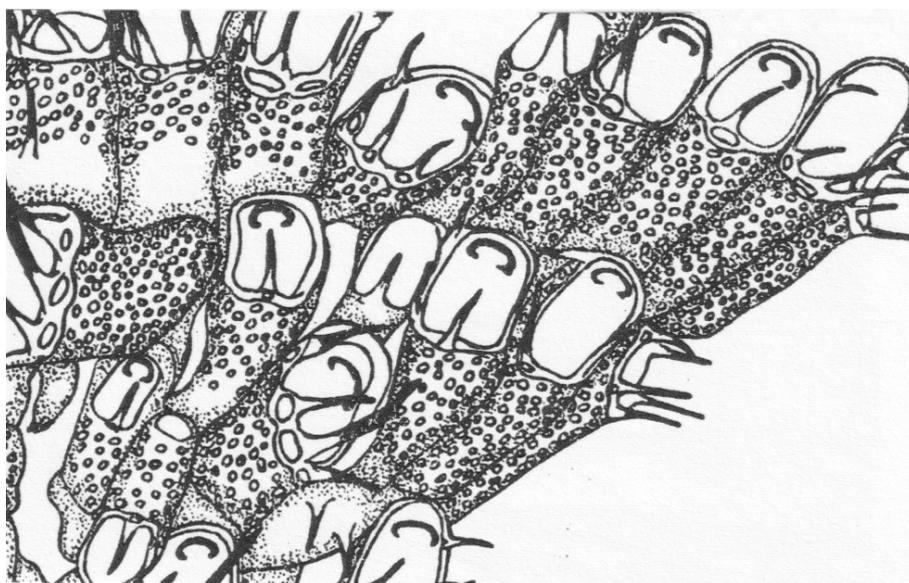
Depuis une vingtaine d'années, depuis la première note de d'HONDT (1997) introduisant l'ontogenèse dans la classification des Bryozoaires, la systématique des Cheilostomes a commencé à évoluer et à reposer essentiellement sur des caractères ultrastructuraux (d'HONDT, 1979) et biologiques : embryologie, homologies entre lignées cellulaires de larves différentes, structures respectives des larves, métamorphose, morphogenèse post-larvaire, correspondant à un ensemble de paramètres à considérer en corrélation les uns avec les autres et en synergie ; donc des caractères ontogénétiques plésiomorphes, mais sans omettre néanmoins ceux qui permettent l'identification de taxons subordonnés identifiables caractérisant les fins de lignées évolutives. Les Malacostèges (appartenant autrefois au groupe hétérogène et sans valeur systématique des Anascina) sont maintenant opposées aux Néocheilostomes Pseudomalacostèges (la plupart des Anascina et la totalité des Ascophorina). Quelques incertitudes demeurent néanmoins encore, comme celles concernant les familles Aeteidae, et Scrupariidae, au développement presque inconnu.

### Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

Récemment, OSTROWSKY (2013) a créé de nouvelles subdivisions au sein des Cheilostomes « ex-Anascina » (= tous les Cheilostomes, à l'exception des Ascophorida), suite au démembrement de ce dernier taxon, mais sur la seule base de caractères morphologiques zoariaux ou zoéciaux ; des subdivisions que nous admettons, et en fonction desquelles nous avons remanié la classification d'ensemble des Bryozoaires (d'HONDT, 2016). Une réflexion ultérieure serait à entreprendre sur la nécessité d'améliorer cette classification phylogénétique des Bryozoaires en tenant compte des caractères génétiquement programmés qui sont propres à chaque lignée, en modelant tant la structure de la larve que les modalités de sa métamorphose dans chacune d'entre elles.

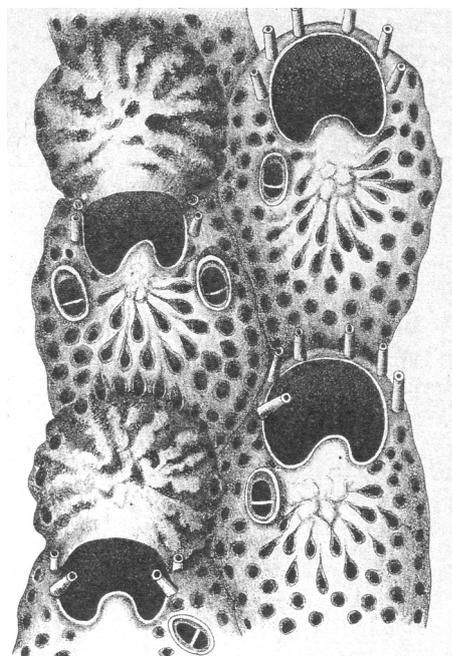
### Le diphylétisme fondamental des Cheilostomes

Dans le cadre d'une ré-évaluation du statut taxinomique relatif des grandes subdivisions systématiques des Bryozoaires, fondée à la fois sur des caractères morphogénétiques et structuraux, les Eurystomes ont été élevés (d'HONDT, 2016) au rang de classe, les Cténostomes et les Cheilostomes à celui de sous-classe, ces derniers scindés en six super-ordres dont les Inovicellatidea, les Malacostegidea (Figure 2), les Scrupariidea et les Neocheilostomidea, ceux-ci partagés entre deux ordres, Flustrida (quatre sous-ordres, dont les Pseudomalacostegina et les



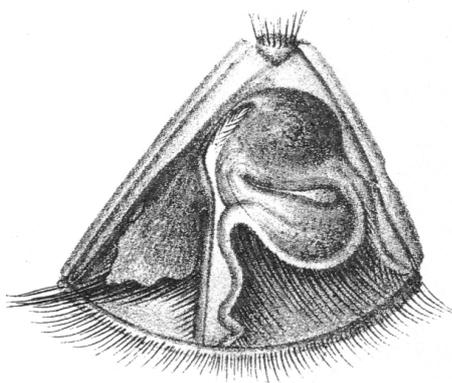
**Figure 2**

Portion d'une colonie d'un Cheilostome Malacostège. D'après BOBIN & PRENANT (1960, modifié).  
*Part of a malacostegous cheilostome colony. After BOBIN & PRENANT (1960, modified).*



**Figure 3**

Portion d'une colonie d'un Cheilostome  
Ascophorida. D'après CALVET (1902).  
*Part of an ascophorid cheilostome colony.*  
After CALVET (1902).



**Figure 4**

Larve cyphonaute d'un Malacostège.  
D'après BARROIS (1877).  
*Cyphonaut larva of a Malacostegidea.*  
After BARROIS (1877).

Thalamoporellina) et Ascophorida (quatre sous-ordres) (Figure 3). Cette nouvelle classification intègre différents nouveaux taxons ou élevés à un rang plus élevé, notamment en se fondant sur leurs dispositifs d'incubation respectifs.

PRENANT & BOBIN (1966) ont défini les Malacostèges par des caractères négatifs, comme les taxons restants après que l'on ait extrait des Cheilostomes les groupes d'espèces indéniablement apparentées et bien caractérisés et après soustraction des taxons homogènes facilement identifiables et délimitables. À notre avis, la scission de ce groupe peut être poursuivie, puisque les genres *Conopeum*, *Membranipora* et *Electra* constituent trois directions évolutives indépendantes bien qu'apparentées, ce qui implique d'isoler chacun d'entre eux dans une famille distincte (voir plus loin).

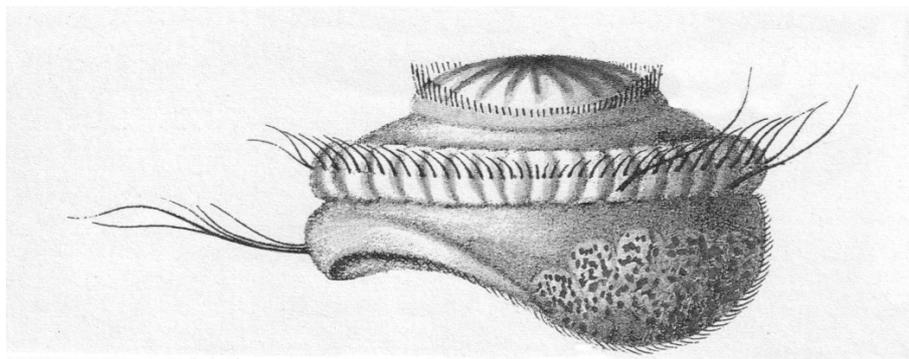
### 1. Le cas des Malacostèges

Outre la possession d'une capacité de bourgeonnement frontal, interprétée comme un caractère primitif, et l'absence de toute coenozoécie (aviculaires, ovicelles, etc.) à l'exception des *Conopeum*, les Malacostèges sont fondamentalement caractérisés par leurs morphologie et anatomie larvaires qui les différencient des autres Cheilostomes : la larve est planctonique (Figure 4), recouverte d'une coquille bivalve, les deux valves étant calcifiées et reliées entre elles par une musculature transversale qui assure leur coordination, mais leur crochet n'est que très incomplètement différencié et non co-adapté ; elles sont aplaties dans le sens latéro-latéral,

### Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

pourvues d'un tube digestif fonctionnel, ce qui a permis de conclure qu'elles étaient planctotrophes contrairement à celles des autres Cheilostomes (lécittotrophes) (Figure 5) ; le zoarium est encroûtant, la frontale souvent peu calcifiée, et il n'existe le plus souvent pas d'hétérozoécies. Les jeunes embryons sont incubés dans la loge-mère, qui les émet à une taille inférieure à leurs dimensions définitives et à un stade morphologiquement indifférencié. Au cours de leur croissance, susceptible *a priori* de s'étendre sur quelques mois, les embryons se transforment en larves, acquièrent leur forme et leurs dimensions définitives, tandis que la différenciation de l'anatomie interne (dont le tube digestif) s'achève. Elles poursuivront leur développement dans le plancton, où elles sont présumées pouvoir survivre pendant plusieurs semaines grâce à leur capacité à se nourrir, et seront emportées par les courants ; leur déplacement est apparemment moins rapide que celui des Neocheilostomidea. Comme les autres larves de Bryozoaires, y compris la plupart des autres espèces de Cheilostomes (corps nu, forme cylindrique, métamorphose devant subvenir rapidement en raison de leur lécithotrophie, nage active) dont la durée de vie larvaire sera courte, réduite à quelques heures, sans doute devront-elles acquérir une maturité physiologique (ce qui, dans le cas présent, est sans doute un phénomène relativement rapide), les rendant aptes à se métamorphoser sous une influence neuro-hormonale dont le déclenchement est inconnu.

Les Scrupariines présentent des caractères intermédiaires entre les Malacostèges et les Pseudomalacostèges. Mais certains de ces caractères entrant spécifiquement dans la définition de chacun de ces deux groupes empêchent de les fusionner avec l'un ou l'autre, et particulièrement avec les Malacostèges dont ils seraient apparemment les plus affines. Malacostèges et Scrupariines présentent en commun la capacité du bourgeonnement frontal, ce qui est à l'origine de rameaux dressés à partir d'une base ; les rameaux sont souvent unisériés et, en cas de bisériation, les zoécies sont situées dos à dos au même niveau (Eucrateidae) ; mais selon les genres il existe ou non (comme chez les Malacostèges) une oviceille mais, dans les genres chez lesquels elle se forme, elle est à l'origine bivalve et se forme donc diffé-



**Figure 5**

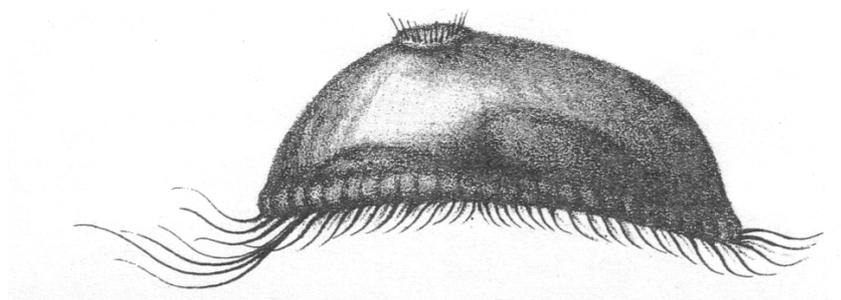
Larve d'un Cheilostome Neocheilostomidea. D'après BARROIS (1877).  
*Larva of a neocheilostomid cheilostome. After BARROIS (1877).*

**Bulletin de la Société zoologique de France 143 (4)**

remment. Les Scrupariines sont toujours unisériées, alors que les colonies des Malacostèges peuvent être monosériées ou plurisériées. Les Scrupariines constituent donc une lignée indépendante présentant à la fois des caractères de Malacostèges et des analogies fonctionnelles avec les Pseudomalacostèges (il n'est pas impossible que des processus évolutifs aient conduit chez les Scrupariines ovicellés au dédoublement du *primordium* ovicellien, à sa disparition dans une seconde lignée non ovicellée, ou au contraire que l'ovicelle des Pseudomalacostèges soit issu de la fusion de deux *primordia* originaux, tels que ceux des Scrupariines ?). Les larves des Scrupariines (Figure 6) sont mal connues : elles ressemblent extérieurement à des pseudocyphonautes : leur forme est allongée, mais elles sont dépourvues de valves, avec une corona déplacée vers la face ventrale et une calotte de dimensions réduites ; nous ignorons si elles possèdent un tube digestif ou si – ce qui nous semble plus probable – celui-ci est abortif ou même ne se différencie pas. Il nous paraît très probable que les Scrupariines constitueraient un taxon artificiel et que les Eucrateidae, dépourvues d'aviculaires et d'ovicelles, dont les larves sont inconnues, doivent en être exclues ; mais il est objectivement prématuré de leur assigner une place dans la classification.

Dans les Malacostèges ont été regroupées cinq familles dépourvues d'ovicelles et à zoarium membraniporiforme (GORDON, 2014), deux actuelles dont les larves et le développement sont connus (Electridae et Membraniporidae) et que nous commenterons ci-après, deux fossiles (Corynostylidae Vigneaux, 1949 et Wawalliidae Dzik, 1975) et une actuelle (Sinoflustridae Gordon, 2009) dont la larve et la métamorphose sont inconnues.

Les caractères communs aux Electridae et aux Membraniporidae sont la réduction du gymnocyste (plus développé et souvent poré chez les Electridae, non perforé chez les Membraniporidae), et l'absence fréquente d'épines de type « normal ». Les épines sont le plus souvent (mais pas toujours) distribuées aux angles du gymnocyste ou à la partie proximale de celui-ci (plus fréquemment chez les Electridae) ; dans le genre *Conopeum* (Electridae d'après GORDON, 2014, Membraniporidae



**Figure 6**

Larve d'un cheilostome Scrupariidae. D'après BARROIS (1877).  
*Larva of a scrupariid cheilostome. After BARROIS (1877).*

### Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

selon HAYWARD & RYLAND, 1998), les bords du cryptocyste peuvent porter des denticules. L'opercule des *Membranipora* (Membraniporidae) ressemble à celui de presque tous les Cheilostomes, avec un sclérite régulier et peu chitinisé bordant sa marge antérieure, et articulé aux angles avec la paroi frontale ; chez les *Conopeum*, l'opercule chitineux prolonge la partie pré-aperturale de l'ectocyste frontal, et le sclérite operculaire porte une fine membrane souple plissée de fins épaissements circulaires concentriques, en continuité avec la frontale, mais néanmoins délimité par rapport à elle, formant ainsi une sorte de voile. Les opercules des *Electra* et des *Membranipora* sont donc similaires. Il peut arriver exceptionnellement que l'opercule soit calcifié (cas d'*Electra crustulenta*).

Comme nous l'avons indiqué plus haut, il nous paraît logique d'isoler les *Conopeum* dans une famille distincte tant des Membraniporidae que des Electridae (où ils sont classiquement rangés) :

– Famille Membraniporidae Busk, 1852 : Malacostèges à cryptocyste réduit à assez développé, non poré, surtout différencié dans la partie proximale de l'autozoécie. Présence souvent de tubercules aux angles autozoéciaux. Pas d'épines vraies, mais des denticules cryptocystidiens possibles. Opercule chitineux mal délimité par rapport à la frontale autozoéciale ; sclérite normal et simple. Zoarium encroûtant ou foliacé. Pas de bourgeonnement frontal. Calcification des parois peu épaisse. Cyphonaute très dissymétrique par rapport à un plan transversal passant par la calotte, le côté postérieur étant nettement plus court que le côté antérieur (ATKINS, 1955a & b) ;

– Famille Electridae Stach, 1937 : Malacostèges à cryptocyste cystidien bien développé, recouvrant parfois une grande partie de la face frontale (parfois plus de la moitié), le plus souvent poré (exceptionnellement non poré). Zoarium encroûtant ou dressé. Souvent une épine implantée à la partie proximale de l'opésie, et parfois des épines en périphérie de celle-ci. Pas de tubercules aux angles de la zoécie. Possibilité de bourgeonnement frontal émettant parfois de longs rameaux. Opercule articulé bien différencié, parfois calcifié, et à sclérite marginal bien différencié. Cyphonaute faiblement dissymétrique par rapport à un plan transversal passant par la calotte, et dont la coquille porte des côtes dorso-ventrales incurvées (RYLAND, 1964) ;

– Famille Conopeidae, fam. nov. : Malacostèges à cryptocyste réduit, sauf dans la région proximale, et non poré. Présence éventuelle de coénozoécies. Pas de tubercules aux angles zoéciaux, mais souvent des cavités interopésiales portées par les deux angles distaux de l'autozoécie. Zoarium encroûtant. Calcification des parois souvent épaisse. Des épines véritables, concomitantes ou non avec des denticules cryptocystidiens. Opercule chitineux à bord fibreux, non différencié par rapport à la membrane frontale, porté par deux fins arceaux, non articulé, sans sclérite, constitué par une membrane souple et plissée, fonçant avec l'âge. Zoarium encroûtant. Pas de bourgeonnement frontal. Cyphonaute de forme presque symétrique de part et d'autre d'un plan passant par la calotte (COOK, 1962). Genre-type : *Conopeum*.

N. B. : Taxon à ne pas confondre avec les Conopidae (Diptères), taxon dont l'orthographe est proche. C'est dans le but d'éviter de tels types de confusions, des fautes dactylographiques ou des « *lapsus calami* » inopportuns (dans ce cas avec les

### Bulletin de la Société zoologique de France 143 (4)

Alcyonidiidae) que nous avons créé la famille des Alcyonidioidesidae, alors que la création d'un taxon du nom d'Alcyonidioidae aurait été grammaticalement plus orthodoxe !

Remarques :

1. La famille Leiosalpingidae (d'HONDT & GORDON, 1996), qui développe ses embryons dans un sac externe (comme chez les Inovicellatidea) et possède une capacité de bourgeonnement frontal, est de ce fait logiquement classée dans les Scrupariines (GORDON, 2014), mais ce placement ne peut être indiscutablement confirmé puisque ses larves sont encore inconnues.
2. Les Tendridea et les Belluloporidea ont essentiellement été définis (OSTROWSKY, 2013) par le mode d'incubation très original de leurs larves et des particularités des relations exosquelette-prolongements coelomiques. Mais les larves de la seconde sont inconnues, et celles de la première, apparemment de section sensiblement circulaire mais un peu aplatie, sont insuffisamment décrites pour permettre des comparaisons fiables ; leur possession d'un tractus digestif est à confirmer.

#### 2. Le problème des Thalamoporellidae

Les larves de Thalamoporellidae, morphologiquement décrites par MARCUS (1939) sont tellement aberrantes que leur description nécessite d'être reconfirmée ; si elles sont effectivement conformes à leur description originale et dans la mesure où leur étude anatomique sera effectuée, elles pourront être interprétées et intégrées dans le système et les reconstitutions phylogénétiques. La famille a été extraite des Pseudomalacostèges par OSTROWSKY (2013) en raison de son ovicelle bilobée issue de la coalescence de deux ébauches latérales (comme chez les Scrupariidae) ; elle est caractérisée par l'existence de zoécies élaborant de nombreux sclérites de forme variée selon les espèces, aciculaires ou sigmoïdes, les remplissant parfois complètement. Dans l'état actuel de nos connaissances, ce taxon, que nous classons provisoirement et faute d'informations complémentaires comme sous-ordre des Flustrida, est en fait *incertae sedis*.

Les larves ont été décrites par MARCUS (1939). Morphologiquement, elles ressemblent beaucoup à celles des Scrupariines. Elles sont allongées, comprimées transversalement, dépourvues de valves, la corona est rejetée vers la face ventrale, la calotte semble assez petite. Marcus ne figure aucune démarcation entre les différents tissus compris entre la corona et la calotte, comme s'il n'en existait qu'un seul (le tissu palléal ?). Ce tissu serait uniformément papilleux ; mais les papilles sont-elles bien réelles, ou s'agit-il de sécrétions en cours de déversement (puisque s'il s'agit du tissu palléal, il serait alors dévaginé et apte à sécréter une cuticule) ? En ce qui concerne la calotte, l'illustration ne permet pas de préciser si elle est complètement recouverte par la ciliature, ou si celle-ci n'est distribuée qu'en périphérie. Enfin, l'illustration de la corona la présente sous un aspect inhabituel, puisqu'alterneraient de grands cils isolés et de petites touffes de cils plus courts. Rien enfin, outre le fait que l'illustration soit insuffisamment détaillée, ne prouve que le dessin représente une larve en excellent état de conservation.

## Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

### 3. Le problème des Inovicellatidea

La morphologie de ces organismes calcifiés est tout à fait particulière, en ce sens que les autozoécies sont composées de deux parties distinctes, l'une encroûtante ou parfois rampante et équivalente à un stolon, sur laquelle vient s'implanter une partie tubulaire et cylindrique dressée portant l'orifice sur l'une des faces de son apex. Il ne s'agit donc pas d'un bourgeonnement frontal, puisque ce processus fait partie intégrante de la zoécie elle-même. Le polypide occupe l'ensemble de la zoécie, à la fois les portions horizontale et verticale. Les colonies ne portent ni aviculaires, ni vibraculaires, ni ovicelles ; les embryons sont incubés dans un ovisac externe (COOK, 1977), mais les larves n'ont jamais été décrites. Les opercules sont de structure normale. L'orifice ouvert est entouré par un cercle de petites indentations dont on ignore si elles sont ou non homologues aux soies présentes au même niveau chez les Cténostomes.

Ces organismes, que nous rappelons ici pour mémoire, présentent donc une mosaïque de caractères présents dans les autres groupes de Bryozoaires, en plus de leurs traits propres. Leur mode d'incubation les rapproche par exemple des Leiosalpingidae, dont les colonies sont également monosériées, mais il ne s'agit peut-être que d'une homoplasie. Leurs affinités avec les autres Cheilostomes demeureront énigmatiques tant que leurs larves resteront inconnues.

### *Quid des arguments moléculaires ?*

VOIGT (1991, et pers. comm.) avait estimé légitime la séparation, en deux taxons différents, des Malacostèges et de Pseudomalacostèges, fondée sur des critères morphogénétiques. Mais, en tant que paléontologue, il était conscient de la difficulté à laquelle il se trouverait désormais confronté pour situer dans la classification certaines familles de Bryozoaires fossiles en l'absence d'informations sur leurs larves et leurs métamorphoses.

Peu de travaux en biologie moléculaire ont encore été consacrés à la phylogénie interne des Bryozoaires. En presque totalité, ceux-ci ont concerné soit les affinités à l'intérieur des Phylactolaemates, soit la position des Bryozoaires dans l'arbre phylogénétique du règne animal, soit les affinités entre Bryozoaires et Kamptozoaires. Les Entoproctes constituent des Pseudocoelomates protostomiens à segmentation spirale et sans cavité coelomique, alors que les Bryozoaires, les Phoronidiens et les Brachiopodes sont des coelomates deutérostomiens, mais contrairement aux Phoronidiens et aux Brachiopodes qui sont des organismes archimères.

À un niveau inférieur dans la classification, le rang intragénérique, DICK *et al.* (2000) se sont intéressés au polyphylétisme à l'intérieur du genre *Electra*, un taxon demeuré dans les Malacostèges stricts. Ils voient (si l'on se réfère à leur figure 2) dans les *Electra* le groupe-frère des actuelles Flustrida. L'existence de telles affinités est plausible, puisque ces dernières sont présumées assez primitives ; probablement est-ce à partir de certaines familles de Flustrida que se sont différenciées ultérieure-

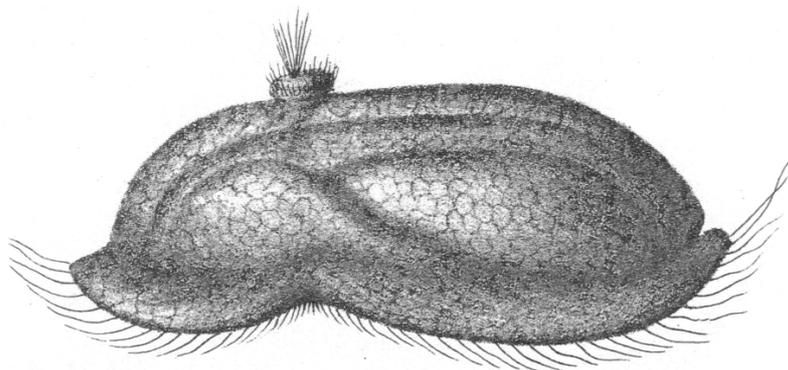
**Bulletin de la Société zoologique de France 143 (4)**

ment, au cours de l'évolution, certaines lignées d'Ascophorina. Nous considérerons néanmoins certains de leurs résultats avec prudence car, selon leur figure 1, les *Amathia* (Cténostomes) ressortent de leurs reconstitutions comme le groupe-frère des Crisiidae (Cyclostomes) et les *Farrella* (Cténostomes) comme celui des *Plagioecia* (Cyclostomes), ce qui serait hautement surprenant.

Pour NIKULINA & SCHÄFER (2008), le genre *Electra* est lui-même polyphylétique, une analyse moléculaire montrant que certaines lignées de ce genre présenteraient des affinités avec les Scrupariines (*Eucratea*). Cette conclusion est en faveur de la nôtre selon laquelle les Scrupariines, à larves bivalves comme les Malacostèges, pourraient y être intégrées. Récemment, WAESCHENBACH *et al.* (2012) ont cherché à concilier chez les Cheilostomes les caractères squelettiques et les caractères moléculaires, isolant les Malacostèges, suggérant une origine de la plupart des grandes lignées à partir des Pseudomalacostèges, mais sans aborder, sans doute par insuffisance de matériel biologique, la situation phylogénétique des groupes litigieux.

**Remarques**

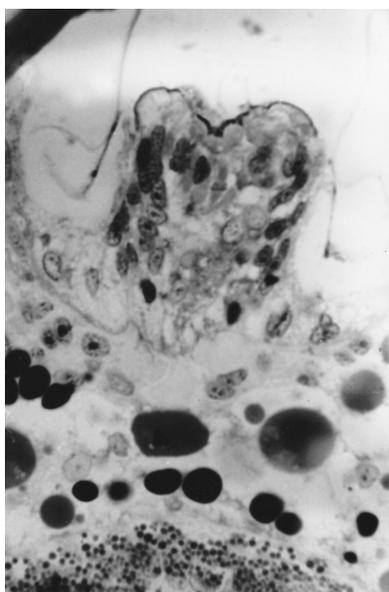
1. Il nous paraît légitime d'attirer l'attention sur un caractère systématique jusqu'à présent insuffisamment pris en considération par les taxinomistes des Bryozoaires : la structure de la calotte larvaire. Celle-ci doit être envisagée à différents points de vue : morphologie, diversité des catégories cellulaires qui la constituent (en corrélation avec la signification fonctionnelle de l'architecture correspondante), connections avec le centre nerveux sous-jacent, distribution des cellules sensorielles ciliées. Ces dernières ont par exemple une disposition en forme de raquette chez les Alcyonidiidae (d'HONDT, 1976), située au centre d'une large calotte circulaire ; chez les Flustrellidridae (d'HONDT, 1977b) (Figure 7), elles occupent toute la partie supérieure d'une très petite calotte en forme de champignon (ou de languette)



**Figure 7**

Larve immature de *Flustrellidra hispida* (Cténostomes, Flustrellidrida).  
La calotte est en saillie sur la face dorsale. D'après BARROIS (1877).  
*Immature larva of Flustrellidra hispida* (Ctenostomona, Flustrellidrida).  
*The apical disk projects from the dorsal face. After BARROIS (1877).*

### Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

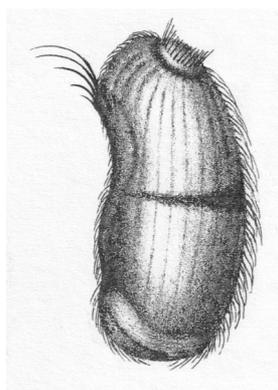


**Figure 8**

Coupe transversale de la calotte d'une larve mûre de *Flustrellidra hispida* (Cténostomes, Flustrellidrida). x 13000.

*Transverse section of apical disk of a mature larva of Flustrellidra hispida (Ctenostomona, Flustrellidrida). x 13000.*

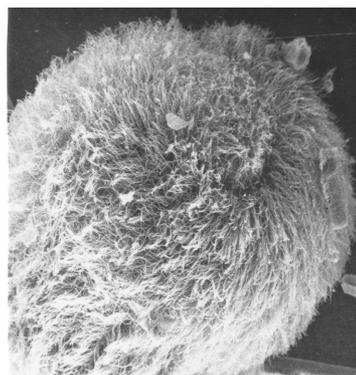
déprimée en son centre et un peu plus longue que large (Figures 7, 8) ; elles occupent la partie centrale et la presque totalité de la surface (sauf en périphérie) d'une calotte circulaire de dimensions réduites chez les Vesiculariidae (d'HONDT, 1977b) (Figures 9 et 10) ; chez les Malacostèges, elles occupent le fond d'une petite dépression du centre de la calotte (d'HONDT, 1976) ; au centre d'une large calotte circulaire (mais avec apparemment, au moins chez certaines espèces, une ligne de cellules axiales non ciliée) chez les Pseudomalacostèges et les Ascophorida (d'HONDT, 1976) (Figure 11) ; elles ne sont pas discernables chez les Cyclostomes (d'HONDT, 1977c) où la calotte est anatomiquement et histologiquement non différenciée. Il s'agit là d'un caractère systématique en soi et de par son implication phylogénétique, mais également en raison de sa signification fonctionnelle, dont l'étude mériterait d'être entreprise en l'élargissant évidemment dès que les connaissances le permettront aux groupes de Bryozoaires dont la larve est insuffisamment ou non connue.



**Figure 9**

Larve d'un Cheilostome Vesiculariidae. D'après BARROIS (1877).

*Larva of a vesiculariid cheilostome. After BARROIS (1877).*

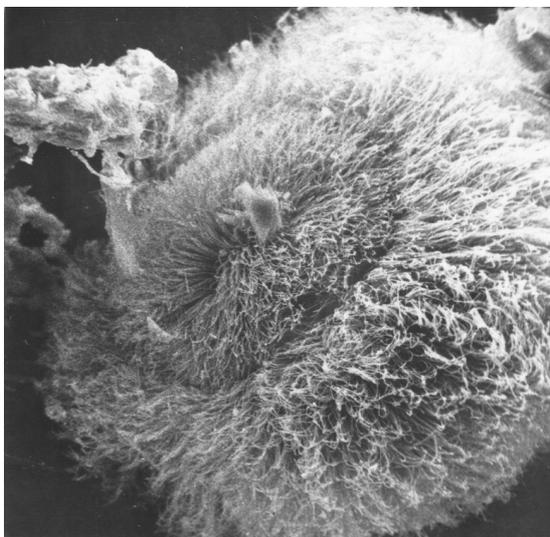


**Figure 10**

Calotte d'une larve de *Bowerbankia imbricata* (Cténostomes, Vesiculariida). x 400.

*Apical disk of a larva of Bowerbankia imbricata (Ctenostomona, Vesiculariida). x 400.*

2. Dans certaines lignées de Bryozoaires, les embryons sont ontogénétiquement pré-programmés selon deux modèles divergents d'évolution des micromères qui seront à l'origine du tissu palléal. Dans le premier cas, ce tissu palléal sera refermé en gouttière chez la larve, affectant en coupe transversale une forme de V, et entourant la base de la calotte ; il ne se dévaginera qu'au moment de la métamorphose pour produire une partie ou la totalité de l'épiderme et de l'exosquelette de l'ancestrula (Pseudomalacosteges, Alcyonidiidae, Vésicularines). Dans le second, brièvement refermé, il se dévaginera ensuite précocement, dès le début de



**Figure 11**

Calotte d'une larve de Cheilostomes *Pseudomalacostegina* (*Callopora lineata*). x 400.

*Apical disk of a larva of Callopora lineata (Cheilostoma, Pseudomalacostegina). x 400.*

l'embryogenèse, et s'étendra pour recouvrir les flancs de la larve encore immature et sécréter l'exosquelette – dont les valves – avant la ponte de celle-ci ; ce phénomène a été acquis indépendamment dans plusieurs lignées phylogénétiquement éloignées : Malacosteges (larves Cyphonantes), Flustrellidridae (larves Pseudocyphonantes), Hislopiidae (larves Paracyphonantes). Le tissu palléal, sa mise en place et la chronologie du phénomène évoluent donc selon plusieurs directions morpho-fonctionnelles distinctes en fonction des lignées phylogénétiques. Aussi, l'influence de gènes homéotiques exprimée par les différentes voies de différenciation de l'ébauche embryonnaire du tissu palléal, et en en déterminant l'avenir durant la suite du cycle de développement dont l'activation précoce chez certaines d'entre elles de la cuticulogenèse, n'est-elle donc pas à exclure dans ce domaine.

### Conclusion

Bien que les Cheilostomes apparaissent au moins diphyllétiques, sinon polyphylétiques – ce qui ne pourra être certifié que lorsque les larves et le développement post-larvaire seront connus (ou mieux connus) dans un certain nombre de superordres et chez les Thalamoporellina (groupe de statut incertain provisoirement considéré comme sous-ordre de l'ordre des Flustrida) –, et qu'ils constituent *de facto* un taxon artificiel, et si la calcification tégumentaire a pu être acquise indépendamment dans au moins deux lignées différentes, la calcification de l'exosquelette, la nature du dispositif d'occlusion et, dans la majorité des cas, le mode d'incubation des

### Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

embryons, (ne) sont conjointement significatifs (que) d'une unité structurale – à défaut de procéder d'une monophylie. Par souci de commodité et d'un point de vue pratique, mais en toute conscience de son caractère artificiel ou illusoire, le taxon « Cheilostomona » peut-continuer à exister en tant que tel, en tant que « tiroir de rangement », même s'il est dépourvu de signification systématique et phylogénétique. Autant la suppression du taxon « Gymnolaemates » s'était-elle avérée légitime puisque fondée sur des arguments très ostensibles et faciles à mettre en évidence, autant la scission des Cheilostomes est-elle plus délicate à mettre en application puisque le caractère reproductif déterminant ne peut pas être révélé et donc employé par le systématicien à tous les stades du cycle biologique de certains taxons. Aussi peut-on actuellement et d'un point de vue pratique conserver ce taxon « Cheilostomona » comme tel, mais sans se faire d'illusion puisqu'il est, selon toute vraisemblance, phylogénétiquement artificiel : au moins diphylétique, sinon polyphylétique ou paraphylétique.

Si l'on peut supposer que par exemple les Membraniporidae, les Electridae et les Conopeidae constitueraient ensemble un groupe monophylétique, les Inovicellatidea, les Scrupariidea – qui sont peut-être à regrouper avec les Malacostegidea – et les Pseudomalacostegina constituent trois lignées indépendantes et para- (ou poly-)phylétiques. Le problème des affinités phylogénétiques des Thalamoporellina ne pourra être résolu que quand les larves en seront mieux caractérisées. Les Cheilostomes et les Cténostomes présumés les plus primitifs partagent des caractères co-partagés. Notre hypothèse selon laquelle la calcification de l'exosquelette des Cheilostomes avait été acquise indépendamment dans plusieurs lignées paraphylétiques (d'HONDT, 2010) ou au moins deux – les Malacostèges et les Pseudomalacostèges – reste possible et rien ne permet actuellement de l'invalider.

Un tel travail confirme qu'une classification se construit progressivement et par étapes, de génération en génération, et se précise pour un même chercheur tout au long de son parcours professionnel grâce à une évolution générale des connaissances. La systématique actuelle des Bryozoaires ne doit plus exclusivement reposer que sur l'étude de l'exosquelette de l'adulte, mais doit s'appuyer sur celle des différentes phases morphogénétiques du cycle biologique d'une espèce ou d'un taxon plus large. Les définitions primitives, comme celle des Bryozoaires et de leurs subdivisions majeures, à l'origine fondées sur l'orifice zoécial, ont été profondément reconsidérées au cours du temps au point de ne pratiquement plus s'appuyer sur les mêmes critères diagnostiques. Enfin, d'une façon générale, une systématique fiable ne peut plus seulement reposer sur les caractères statiques présentés par des organismes morts ou de collection, mais doit de plus en plus se fonder sur les caractères biologiques considérés d'un point de vue dynamique. Ceci en tenant donc compte de l'organogenèse, qui est elle-même sous la dépendance de phénomènes génétiques préprogrammés, parmi lesquels les effets de position, les apostoses ou l'évolution différentielle de cellules-souches (que ces phénomènes soient apparents ou non, aux regards de l'observateur) chez ces organismes à une phase ou une autre de leur vie.

## Bulletin de la Société zoologique de France 143 (4)

### Remerciements

Si les photographies en microscopie électronique à transmission qui illustrent ce travail ont été réalisées par l'auteur en 1972 sur le microscope du Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie (Muséum National d'Histoire Naturelle), celles en microscopie électronique à balayage ont été l'œuvre à la même période de Mme Dehli Guillaumin au Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés de l'Université Pierre et Marie Curie, à Paris.

### RÉFÉRENCES

- ATKINS, D. (1955a).- The Cyphonauts larvae of the Plymouth area and the metamorphosis of *Membranipora membranacea* (L.). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **34**, 441-449.
- ATKINS, D. (1955b).- The ciliary feeding mechanism of the Cyphonauts larva (Polyzoa Ectoprocta). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **34**, 451-466.
- BARROIS, J. (1877).- Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. *Trav. Stn. St. Zool. Wimereux*, **1**, 305 p.
- BASSLER, R.S. (1953).- Bryozoa. In : G.R.C. MOORE (éd.), *Treatise of Invertebrate Paleontology*, Geological Society of America and University Kansas Press, New York, 253 p.
- BOBIN, G. & PRENANT, M. (1960).- *Electra verticillata* (Ellis et Solander, 1786) Lamouroux (1816) (Bryzoaire Chilostome). *Cah. Biol. Mar.*, **1960** (1), 121-156.
- BUSK, G. (1852).- An account of the Polyzoan, and Sertularian Zoophytes, collected in the voyage of the Rattlesnake, on the coasts of Australia and the Louisiade Archipelago. In : MACGILLIVRAY, J. (éd.) *Narrative of the voyage of H.M.S. Rattlesnake, commanded by the late Captain Owen Stanley during the years 1846-50*. Tome I. Boone, London, 343-402.
- BUSK, G. (1852-1854).- *Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British Museum. Cheilostomata*. Trustees of the British Museum, **I** : 1-54 ; **II** : 55-120.
- BUSK, G. (1884).- Report on the Polyzoa collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. « Challenger »*, Zoology, **10** (30), 216 p.
- CALVET, L. (1902).- Bryozoaires marins de la région de Cette. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, Mémoire 1, 106 p.
- COOK, P.L. (1962).- The early development of *Membranipora seurati* (Canu) and *Electra crustulenta* (Pallas), Polyzoa. *Cah. Biol. Mar.*, **III**, 57-60.
- COOK, P.L. (1977).- Early colony development in *Aetea* (Bryozoa). *Amer. Zool.*, **17**, 55-61.
- DICK, M. H., FREELAND, J.R., WILLIAMS, L. & COGESTHALL-BURR, M. (2000). Use of the 16S Mitochondrial ribosomal DNA sequences to investigate sister-group relationships among Gymnolaemate Bryozoa. In : A.H. CUBILLA & J.B.C. JACKSON (eds.), *Proceedings of the 11<sup>th</sup> International Bryozoology Association Conference*, Smithsonian Tropical Research Institute, Panama : 197-210.
- EHRENBERG, G.C. (1831).- *Symbolae Physicae. Pars Zoologica*. Berlin, Museum für Naturkunde, fol.
- GORDON, D.P. (1975).- The occurrence of a gizzard in a Bryozoan of the Order Cheilostomata. *Acta Zool.*, **56**, 279-282.
- GORDON, D.P. (2014).- *Genera and subgenera of Cheilostome Bryozoa*. Workinglist for Treatise. 33 p. (ronéotypées).
- HARMER, S.F. (1926).- The Polyzoa of the Siboga Expedition Part 2. Cheilostomata Anasca. *Siboga Expeditie*, **28b**, 181-501.

### Polymorphisme des Bryozoaires Cheilostomes

- HAYWARD, P. J. & RYLAND, J. S. (1998).- *Cheilostomatous Bryozoa*. Part I. *Aetoidea-Cribrilinoidea*. Synopses of the British Fauna, Linnean Society of London & Estuarine and Brackish-Water Sciences Association, Dorchester, Dorchester Press, 366 p.
- HINCKS, T. (1880).- *A history of the British marine Polyzoa*. London, John Van Voorst, 2 vol., 601 p., 83 pl.
- HONDT, J.-L. d' (1976).- *Les larves, la métamorphose larvaire et la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates (Étude anatomique et ultrastructurale)*. Thèse de Doctorat d'État, Université Pierre et Marie Curie, Paris. Vol. 1 : 192 p. ; Vol. 2 : 55 pl.
- HONDT, J.-L. d' (1977a).- Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryozoaires Cténostomes (Vésicularines). *Arch. Zool. Exp. gén.*, **118**, 211-243.
- HONDT, J.-L. d' (1977b).- Structure larvaire et organogenèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryozoaire, Cténostome. *Zoomorphologie*, **87**, 165-189.
- HONDT, J.-L. d' (1977c).- Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck) (Bryozoa, Cyclostomata, Articulata). *Zoologica Scripta*, **6**, 55-60.
- HONDT, J.-L. d' (1979).- Ultrastructural characteristics of the various larval cell categories of the gymnolaematus Bryozoa. In : *Advances in Bryozoology*, G. P. LARWOOD & M. B. ABBOTT (éd.), London & New York, Academic Press, 47-58.
- HONDT, J.-L. d' (1997).- Les Bryozoaires sont-ils des Protostomiens ou des Deutérostomiens ? *Bull. Soc. zool. Fr.*, **122** (3), 261-268.
- HONDT, J.-L. d' (2001).- *Flustrina versus Neocheilostomina* (Bryozoaires). Remarques sur la biosystématique aux niveaux supraspécifiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **126** (4), 391-406.
- HONDT, J.-L. d' (2003).- Actualized biological definition of the Bryozoa. *Bol. Soc. Biol. Concepcion*, **74**, 48.
- HONDT, J.-L. d' (2005).- Revised biological definition of the Bryozoa. In : *Bryozoan Studies 2004 (2005)*, H.I. MOYANO, J.M. CANCINO & P.N. WYSE JACKSON (éd.), Balkema Publishers, Leiden, 119-131.
- HONDT, J.-L. d' (2010).- De l'œuf à l'ancestrula : phases, péripéties et stades critiques de l'élaboration d'une colonie de Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **137** (1-4), 163-204.
- HONDT, J.-L. d' (2012).- Morphologie, anatomie et diversité fonctionnelle des larves « Cyphonautes » (Bryozoaires). Interprétations phylogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **137** (1-4), 259-290.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- Aspects mal connus ou ignorés de la biologie de Bryozoaires. Éditions de la Société zoologique de France (*Mém.* 45), 149 p.
- HONDT, J.-L. d' (2016).- Biosystématique actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **141** (1), 15-23.
- HONDT, J.-L. d' & GORDON, D.P. (1996).- Bryozoa : Cténostomes et Cheilostomes (Cellularines, Scrupariines et Malacostèges) des campagnes MUSORSTOM autour de la Nouvelle-Calédonie. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **168**, 55-123.
- JEBRAM, D. (1973).- Stolonen-Entwicklung und Systematik bei den Bryozoa Ctenostomata. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **11** (1), 1-48.
- JOHNSTON, G.J. (1847).- *A history of the British Zoophytes*. Deuxième édition. Volume 1, John van Voorst, Londres, 488 p.
- LEVINSEN, G.M.R. (1909).- *Morphological and systematic studies on the Cheilostomatous Bryozoa*. Copenhague, Nationale Forfatteres Forlag, 491 p.
- LINNÉ, C. (1735).- *Systema Naturae*. Holmiae, Laurentii Salvii, première édition.
- MARCUS, E. (1939).- Briozoários Marinhos Brasileiros, III. *Bol. Fac. Phil. Cien. Let. Sao Paulo, Zoologia*, **2**, 111-299.

**Bulletin de la Société zoologique de France 143 (4)**

- MILNE-EDWARDS, H. (1838).- Mémoire sur les crises, les hornères et plusieurs autres polypes vivants et fossiles dont l'organisation est analogue à celle des Tubulipores. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, II sér., **9**, 193-238.
- NIKULINA, E.A. & SCHÄFER, P. (2008).- An evolution of the morphology of the genus *Electra* Lamouroux 1816 (Bryozoa, Cheilostomata) with phylogenetic analyses of ribosomal genes. *In : Bryozoan Studies 2007*, HAGEMAN S. J., KEY M. M. & WINSTON, J. E. (eds.), Virginia Museum of Natural History, Special Publication 15, Martinsville, 177-185.
- OSTROWSKY, A.N. (2013).- *Evolution of Sexual Reproduction in Marine Invertebrates. Example of gymnolaemate bryozoans*. Springer (Verlag), Dordrecht, Heidelberg, New York & London, 327 p.
- PRENANT, M. & BOBIN, G. (1966).- *Bryozoaires. Deuxième partie. Chilostomes Anasca*. Faune de France, **68**, Fédération Française des Sociétés de Sciences naturelles, 647 p.
- RONDELET, G. (1558, réédition 2002).- *L'Histoire Entière des Poissons*. Macé Bonhomme, Lyon. Réédition : Paris, Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, 638 p.
- RYLAND, J.S. (1964).- The identity of some Cyphonautes larvae (Polyzoa). *J. mar. Biol. Ass. U. K.*, **44**, 645-654.
- SCHOPF, T.J.M. (1967).- Names of Phyla : Ectoprocta and Entoptocta, Bryozoa. *Syst. Zool.*, **16** (3), 276-278.
- SCHOPF, T.J.M. (1968).- Ectoprocta, Entoptocta, and Bryozoa. *Syst. Zool.*, **17** (4), 470-472.
- SILEN, L. (1941).- Cheilostomata Anasca (Bryozoa) collected by Prof. Dr. Sixten Bock's expedition to Japan and the Bonin Islands 1914. *Ark. Zool.*, **33A** (12), 1-130.
- THOMPSON, J.V. (1830).- *Zoological researches and illustrations : On Polyzoa, a new animal discovered as an inhabitant of some Zoophytes, with the description of the newly instituted genera Pedicellaria, Vesicularia and their species*. Memoire n° V, Cork, 89-102.
- VOIGT, E. (1991).- *Mono- or polyphyletic evolution of Cheilostomatous Bryozoans divisions. Bryozoaires fossiles et actuels : Bryozoa living and fossils*. F. P. BIGEY & J.-L. d'HONDT (eds.), Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, H. S. 1, 505-522.
- WAESCHENBACH, A., TAYLOR, P.D. & LITTLEWOOD, D.T.J. (2012).- A molecular phylogeny of Bryozoans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **62**, 718-735.
- WATERS, A.H. (1880).- On the terms Bryozoa and Polyzoa. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **5** (5), 34-36.

(reçu le 13/11/2017 ; accepté le 13/10/2018)  
mis en ligne le 09/12/2018