

## **Systematique**

# **CLÉS TABULAIRES DE DÉTERMINATION DES LIGNÉES PHYLOGÉNÉTIQUES MAJEURES CHEZ LES BRYOZOAIRES ACTUELS**

par

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

Présentation, selon le principe des clés tabulaires de détermination, des caractères diagnostiques fondamentaux qui permettent de définir les principales lignées phylogénétiques de Bryozoaires.

**Mots-clés** : Bryozoaires, Clés Tabulaires, Phylogénie, Systématique.

### **Tabular keys for identifying the main phylogenetic lineages of extant Bryozoa**

The fundamental diagnostic characters allowing the definition of the main phylogenetic lineages of Bryozoa are presented in the form of tabular identification keys.

**Keywords**: Bryozoans, Tabular keys, Phylogeny, Systematics.

---

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

### **Introduction**

Ce travail s'inscrit dans les phases finales d'un programme de recherche entrepris depuis plus d'une cinquantaine d'années sur l'embryologie, l'anatomie et la cytologie larvaires, la métamorphose et la morphogenèse ancestrulaire des Bryozoaires, en en présentant certaines des conclusions, et sur lequel se superpose depuis 1976 une tentative de reconstitution phylogénétique de cet embranchement y incluant les caractères ontogénétiques et d'une façon générale l'étude des « parties molles ». En effet, la systématique évolutive des Bryozoaires actuelles repose presque exclusivement sur l'anatomie comparée de l'exosquelette et les différents états de son évolution – donc a été largement influencée par les paléontologues qui n'ont pourtant accès qu'à une faible partie des informations –, et sur seulement quelques caractères anatomiques très apparents. Cet ensemble de données se révèle en fait très insuffisant si l'on veut établir une classification de ces organismes la plus proche possible de la réalité de leur évolution, donc fondée sur les caractères significatifs les plus plésiomorphes manifestés au cours de leur phylogénèse.

L'état d'avancée de ce programme de travail, à son point actuel, n'a pas répondu à toutes nos ambitions, puisque le développement des Bryozoaires reste inconnu ou très insuffisamment étudié dans certains groupes essentiels, et ne peut alors faire l'objet que de supputations, avec toutes les approximations et sources d'erreurs que cela implique. C'est sur ces bases que repose néanmoins l'impressionnant travail de GORDON (1989), qui reconstitue au mieux la classification des Bryozoaires à partir des complications de l'exosquelette, correspondant à des degrés qui marquent un certain nombre de paliers évolutifs dans l'évolution du groupe ; mais rien de dit que des animaux présentant une certaine ressemblance à l'état adulte aient connu les mêmes modalités développementales, et qu'une structure analogue au stade imaginal a été acquise selon les lignées par les mêmes processus morphogénétiques survenant au cours de l'organogenèse embryonnaire. Or, ce sont bien les différents types de développement, propres à chacune des grandes lignées originelles, avec leurs phénomènes d'apoptose, de disparition différentielle de l'ébauche de tel ou tel organe larvaire au cours de l'embryogenèse, la présence ou non de cellules souches pluripotentes dans telle ou telle lignée, ou l'évolution différente de telle ou telle catégorie cellulaire en autant de structures différenciées distinctes selon les directions phylogénétiques, qui modèlent et caractérisent chaque type de développement et sont déterminantes pour la compréhension de l'évolution des Bryozoaires.

Malheureusement et sauf imprévu, notre programme de recherche va incessamment prendre fin, l'auteur achevant une carrière scientifique débutée précocement et devenue ensuite institutionnelle depuis plus d'un demi-siècle.

Faisant suite à une première classification des modèles larvaires et de morphogenèse post-larvaire (d'HONDT, 1974, 1977), nous avons pu mettre en évidence le polyphylétisme des Cténostomes (d'HONDT, 1997, 2019b) et celui probable des Cheilostomes (d'HONDT, 2015, 2016, 2018a et b, 2019a). Dans le cas des Sténolaemates, les informations que nous possédons sont encore trop incomplètes

### Clés tabulaires des Bryozoaires actuels

pour faire intervenir des critères développementaux dans la systématique phylogénétique du groupe, qui repose donc toujours pour le moment sur des caractères squelettiques. Ceci se comprend d'autant mieux chez ces derniers que les divers groupes de Sténolaemates sont presque tous éteints, à l'exception des Cyclostomes – chez lesquels on peut néanmoins distinguer entre deux ensembles, ceux dont l'embryon reste cohérent en permanence et ceux chez lesquels la blastula se dissocie temporairement avant de se reconstituer. Quant aux Phylactolaemates, ils constituent un groupe phylogénétiquement distinct, caractérisé entre autres par l'absence de larves et une reproduction vivipare. Chez les Cheilostomes, les lignées phylogénétiques majeures, dont le développement n'est pas toujours connu, ne regroupent que quelques espèces ; il n'a été bien étudié que chez une seule d'entre elles, les Neocheilostomidea, qui regroupent plus des 9/10<sup>e</sup> des Cheilostomes connus, dont le développement est parfaitement homogène, et qui constituent donc une lignée phylétique indiscutable dans laquelle les différences de types structuraux de l'exosquelette et les paliers dans l'évolution de celui-ci permettent d'établir une classification. Mais ceux-ci ne concernent que les adultes et ne sont utilisables qu'aux stades tardifs de la morphogénèse, lorsque l'ancestrula a commencé à bourgeonner la colonie qui en procède ; ces caractères relèvent donc d'apomorphies visibles en fin de lignées évolutives et n'affectent souvent qu'une ou quelques familles, alors que les caractères ontogéniques, embryonnaires, larvaires et morphogénétiques post-larvaires, qui affectent de plus vastes ensembles d'organismes, relèvent plutôt alors de plésiomorphies.

Nous avons ainsi admis dans notre raisonnement que plus un caractère affectait un nombre élevé de taxons et plus il était général et fondamental, notamment s'il s'exprimait au tout début du développement, plus il devait être plésiomorphe. Et d'autre part, que plus un caractère n'apparaissait que tardivement dans l'évolution et au bout d'une lignée phylogénétique, et seulement chez les adultes, dans une famille ou dans un genre, et présentait une alternative entre plusieurs variantes au niveau des catégories systématiques les plus inférieures, plus il avait dû faire l'objet d'un phénomène évolutif récent et d'une apomorphie.

Sur ces bases, nous avons choisi de présenter les caractères distinctifs des différentes grandes lignées de Bryozoaires selon le principe des clés tabulaires de détermination que nous avons autrefois (d'HONDT, 1983) utilisé pour la distinction des espèces à l'intérieur des familles et des genres de Cténostomes. Chacun des caractères significatifs présente plusieurs variantes, dont chacune est symbolisée par une lettre ou un chiffre codés ; chaque taxon est donc ainsi défini par une formule spécifique comprenant une suite de ces éléments de code qui correspondent ainsi à une présentation schématisée de l'ensemble des caractères distinctifs du taxon correspondant. Le polymorphisme des Cténostomes a été par ailleurs mis en évidence à partir d'observations d'anatomie polypidienne par JEBRAM (1973, 1986) et par des techniques de biologie moléculaire par WAESCHENBACH *et al.* (2012).

**Clé tabulaire des lignées phylogénétiques majeures  
chez les bryozoaires actuels****Caractères adultes** (Tableau A)

Signification des codes

**I – Composition de l'exosquelette :**

- Uniquement chitineux : 1
- Composé de deux couches, une chitineuse externe, une calcaire interne : 2

**II – Dispositif d'occlusion zoécial :**

- Resserrement d'un sphincter : S
- Lèvres chitineuses : L
- Opercule : 0
- Lèvre différenciée en pseudo-opercule : P

**III – Dispositifs d'incubation embryonnaire et larvaire**

- À l'intérieur de l'ooécie, dans la gaine tentaculaire : 0
- Dans un ovisac externe : S
- Dans une ovicelle (indépendamment de son mode de formation) : V
- Sous un bouclier frontal : T
- Dans une ooécie : C
- Rejet dans le milieu au stade d'embryon émis in vivo : E

**IV – Présence de formes de quiescence**

- Non : 0
- Par statoblastes : S
- Par hibernacles (*sensu lato*) : H

**V – Capacité de bourgeonnement stolonial ou coenzoécial**

- Oui : 1
- Non : 0

**VI – Capacité de bourgeonnement autozoécial frontal**

- Oui : 2
- Non : 0

**VII – Présence de stolons**

- Oui : 1
- Non : 0

**VIII : Présence parfois de radicales**

- Oui : 1
- Non : 0

**IX – Capacité de régénération polypidienne**

- Oui : 1
- Non : 2

## Clés tabulaires des Bryozoaires actuels

### Tableau A

Caractères adultes des groupes de Bryozoaires.

*Adult characters of the bryozoan groups.*

Groupes	Caractères								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Phylactolaemates	1	S	E	S	1	0	1	0	2
Cyclostomes	2	S	C	0	1	0	1	1	1
Alcyoniidiidae	1	S	0	0	1	0	0	1	1
Alcyonidooidesidae	1	S	0	0	0	0	0	0	1
Protocténostomes	1	S	0	0	0	0	0	0	1
Penetrantiidae	1	S, 0	?	0	1	0	1	0	1
Flustrellidridae	1	L	0	0	0	0	0	0	1
Hislopiidae	1	L	0	H ?	0	0	0	0	1
Victorellidae et Valkeriidae	1	S	0	H	1 ?	0	1	1	1
Stoloniférines	1	S	0	0	1	0	1	0	1
Vesiculariida	1	S	0	0	1	0	1	1	1
Inovicellatidea	2	0	S	0	1	0	1	0	1
Scrupariidea	2	0	V	0	1	2	1	0	1
Malacostèges	2	0	V, 0	0	0	2	1, 0	0	1
Conopeidae	2	P	0	0	0	0	0	0	1
Belluloporoida	2	S	T	0	0	0	0	0	1
Tendridea	2	P	T	0	0	0	0	0	1
Thalamoporellidae	2	0	V	0	0	0	0	?	1
Pseudomalacostèges en général	2	0	V, 0	0	0, 1	0	0	0, 1	1
Neocheilostomidea	2	0	V	0	0	0	0	0, 1	1

**Bulletin de la Société zoologique de France 145 (2)**

**Caractères embryonnaires, larvaires et de métamorphose (Tableau B)**

Signification des codes

**I – Forme générale de la larve :**

- Absente : 0
- Plus ou moins globuleuse : G
- Comprimée latéro-latéralement : L
- Columniforme : F

**II – Présence d'une coquille larvaire bivalve**

- Oui : 1
- Non : 2

**III – Concrétisation des apoptoses embryonnaires**

- Absence d'organe piriforme : P
- Disparition de l'endoderme durant l'embryogenèse : E
- Dégénérescence du tissu du sac interne : S
- Aucune des précédentes : 0

**IV – Évolution des cellules souches**

- Tissu infracoronal présentant des caractères d'indifférenciation : I
- Tissu infracoronal devenant un épiderme banal : E
- Tissu infracoronal absent : A

**V – Sériation de la corona**

- Toujours monosériée : M
- Bisériée seulement à l'avant et à l'arrière de la larve : B
- Plurisériée sur toute la hauteur de la larve : P
- Absente : A

**VI – Capacité de polyembryonie**

- Oui : 1
- Non : 2

**VII - Existence de suppléances morphogénétiques**

- En cas d'absence du sac interne : I
- En cas d'absence, ou de réduction au moins en partie, du tissu palléal : P
- Impliquant l'hyper-développement d'un autre tissu : sac interne (S) ou tissu palléal (T)
- Inconnues : 0

**VIII – Origine de l'épiderme ancestrulaire**

- Tissu palléal : P
- Intervention simultanée des tissus palléal et du sac interne : Z
- Aucun tissu larvaire : 0

## Clés tabulaires des Bryozoaires actuels

### Tableau B

Caractères embryonnaires, larvaires et de métamorphose des groupes de Bryozoaires.  
*Embryonic, larval and metamorphic characters of the bryozoan groups.*

Groupes	Caractères										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Phylactolaemates	0	2	0	A	A	2	0	0	0	2	2
Cyclostomes	G	2	P, E	A	P	1	P	Z	2	2	2
Alcyoniidiidae	G	2	E	I	M	2	S	Z	2	3	1
Alcyonidooidesidae	L	1	?	?	M	2	0	Z	1	1?	3
Protocténostomes	?	?	?	?	M	2	0	?	?	?	3
Penetrantiidae	L	?	?	?	M	2	0	?	?	?	3
Flustrellidridae	L	1	E	I	M	2	0	Z	1	4	1
Hislopiidae	L	1?	E?	E?	B	2	0	Z	?	?	3
Victorellidae et Valkeriidae	L	1?	?	?	M	2	0	?	?	1?	3
Stoloniférines	F	1	E?	?	M	2	0	?	?	2	1
Vesiculariida	G	2	S	A	M	2	T, I	P	?	2	1
Inovicellatidea	L	1?	?	?	M	2	0	?	?	?	3
Scrupariidea	L	1	0	?	M	2	0	?	1	1?	3
Malacostèges	L	1	0	E	M	2	0	Z	1	1	1
Conopeidae	L?	1	0	E	M	2	0	Z	1	1	3
Belluloporoida	L	2?	?	?	M	2	0	Z	?	?	3
Tendridea	L	2?	?	?	M	2	0	Z	?	?	3
Thalamoporellidae	L?	2?	?	?	M	2	0	Z	?	?	3
Pseudomalacostèges en général	G	2	E?	E	M	2	0	Z	2	2	1
Neocheilostomidea	G	2	E	E	M	2	0	Z	2	2	1

#### IX – Dévagination précoce du tissu palléal

- Oui : 1
- Non : 2
- Pas de tissu palléal larvaire : 0

#### X – Présence d'un tube digestif larvaire

- Complet, et selon toutes vraisemblances, toujours fonctionnel : 1
- Absent avant même le début de l'embryogenèse : 2
- Dégénéralant durant l'embryogenèse : 3
- Se transformant en réserve énergétique de glycogène durant l'embryogenèse : 4

#### XI – Présence d'un ganglion nerveux central différencié

- Oui : 1
- Non : 2

**Remarque : caractères présumés ataviques  
pouvant résulter de l'intervention de gènes régulateurs**

Certains caractères n'ont pas été pris en compte dans les tableaux précédents puisqu'ils se présentent indifféremment et sans raison apparente aussi bien dans quelques familles isolées de Cheilostomes et de Cténostomes. Nous les supposons donc, mais ce n'est qu'une hypothèse, inscrites dans le génome des Bryozoaires, mais ne se matérialisant qu'en présence de l'intervention d'un gène régulateur ou homéotique, qui peut n'être présent que dans certaines familles de Bryozoaires.

**1) Le gésier** : il n'existe que dans quelques familles stoloniales de Cténostomes (Vesiculariidae, Terebriporidae, Buskiidae et Penatrantidae), mais aussi dans un seul des différents genres (*Plesiothoa*) d'une famille de Cheilostomes, les Hippothoidae, dont les autres genres sont dépourvus. Les Hippothoidae ne présentent aucune autre particularité morphologique, anatomique ou développementale spécialement digne d'attention, et on peut se demander pourquoi un gésier s'y différencie dans un genre déterminé. On peut aussi d'ailleurs se demander si cette spécialisation anatomique ne serait pas un caractère suffisant pour isoler les *Plesiothoa* dans une famille distincte.

**2) Les joints chitineux** séparant des entre-nœuds calcaires : ils se rencontrent aussi bien chez les Cyclostomes (Crisiidae) que dans des familles présentes aussi bien dans les différentes subdivisions de Neocheilostomidea, les Flustrina (Candidae, Bugulidae, Thalamoporellidae, Cellariidae) comme les Ascophorina (Margarettidae). Nous proposons la même explication que dans le cas précédent.

**3) Le velum larvaire** : Cette structure n'existe que chez les larves planctoniques, qu'elles soient celles de Cheilostomes Malacostèges (Electridae, Conopidae, Membraniporidae), ou de Cténostomes (Flustrellidridae et vraisemblablement Hislopiidae). S'agit-il d'une adaptation génétiquement corrélée au développement d'une coquille bivalve, lui-même correspondant à une acquisition précoce des capacités du tissu palléal chez ces différentes familles, et à la rétroflexion de l'épiderme infracoronal vers l'intérieur des valves ? On peut supposer que les cas des Cheilostomes et des Cténostomes ont été acquis indépendamment au cours de l'évolution, d'une part, parce que la nature chimique et la morphologie des coquilles sont fondamentalement différentes, d'autre part, vu qu'il existe chez les Flustrellidridae une co-adaptation des parties supérieures des deux valves avec présence d'un crochet, ce qui n'est pas le cas chez les Cyphonautes de Malacostèges.

### Discussion et conclusion

Les Bryozoaires, groupe zoologique dit « mineur » situé près de la disjonction des Protostomiens et des Deutérostomiens et qui sont supposés constituer le groupe-frère des autres Deutérostomiens en raison de son anatomie nerveuse sans axe longitudinal (d'HONDT, 2015), se révèlent constituer un passionnant matériel d'étude en raison de la diversité de ses types larvaires et parce qu'ils présentent un certain nom-



### Clés tabulaires des Bryozoaires actuels

bre de particularités biologiques. Ces dernières font de ces organismes pour le chercheur un exceptionnel matériel descriptif et expérimental dans un certain nombre de domaines à la pointe de l'actualité. Ils sont très variés : phénomènes adaptatifs, d'apoptose, de suppléances morphogénétiques, de cellules souches présentant plusieurs types d'évolution possibles, de polyembryonie, de régulation, de genèse épidermique d'un tractus digestif, de régénération viscérale. À cette accumulation s'ajoute la diversité des processus ontogénétiques selon les lignées phylogénétiques de Bryozoaires, pour aboutir à une structure standard quelle que soit la morphogenèse par laquelle elle a été obtenue, l'ancestrula, et dont les mécanismes profonds demeurent à élucider. Ce matériel biologique est riche d'avenir et ouvre au scientifique, et tout particulièrement à celui dont les travaux succéderont à ceux de l'auteur de ces lignes avec des technologies plus modernes, des voies de recherche multiples et prometteuses.

### RÉFÉRENCES

- GORDON, D. P. (1989).- The marine fauna of New Zealand : Bryozoa : Gymnolaemata from the Kermadec Ridge. *N. Z. oceanogr. Inst. Mém.* **97**, 1-158.
- HONDT, J.-L. d' (1974).- Étude anatomique et cytologique comparée de quelques larves de Bryozoaires Ctenostomes. *In* : Bryozoa 1974, *Docum. Lab. Géol. Lyon Fac. Sci. Lyon*, N. S. **3** (1), 125-134.
- HONDT, J.-L. d' (1977).- Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenbaurs Morph.. Jahrb.*, **123** (3), 463-483.
- HONDT, J.-L. d' (1983).- Tabular keys for identification of the Recent ctenostomatous Bryozoa. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, **14**, 1-134.
- HONDT, J.-L. d' (1997).- La classification actuelle des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **122** (3), 289-301.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- *Aspects mal connus ou ignorés de la Biologie des Bryozoaires*. Éditions de la Société zoologique de France, Mém. 45, 151 p.
- HONDT, J.-L. d' (2016).- Biosystématique actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **141** (1), 15-23.
- HONDT, J.-L. d' (2018a).- Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de la classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, **87** (3-4), 76-89.
- HONDT, J.-L. d' (2018b).- Réflexions sur le polyphylétisme plausible des Bryozoaires Cheilostomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **143** (4), 227-244.
- HONDT, J.-L. d' (2019a).- Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversité morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Bull. Mus. reg. Sc. Nat. Torino*, **144** (2), 79-88.
- HONDT, J.-L. d' (2019b).- Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, **88** (3-4), 71-88.
- JEBRAM, D. (1973).- Stolonen-Entwicklung und Systematik bei den Bryozoa Ctenostomata. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.* **11** (1), 1-48.
- JEBRAM, D. (1986).- The astogenical and supposed phylogenetical fate of the parietal muscles in the Ctenostomata (Bryozoa). *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.* **24** (1), 58-82.
- WAESCHENBACH, A., TAYLOR, P.D. & LITTLEWOOD, D.T.S. (2012).- A molecular phylogeny of Bryozoans. *Mol. Phyl. Evol.*, **62** (2), 718-735.

(reçu le 18/12/2018 ; accepté le 21/03/2020)

mis en ligne le 02/04/2020