

Développement, Phylogénie

LES BRYOZOAIRES EURYSTOMES : UNE MOSAÏQUE DE CARACTÈRES STRUCTURAUX ET ONTOGÉNÉTIQUES

par

Jean-Loup d'HONDT¹

La classification phylogénétique des Bryozoaires nécessite la prise en considération aussi bien des caractères embryonnaires, larvaires et morphogénétiques que de ceux de l'adulte. Chacun des 25 caractères significatifs que nous avons retenus ici comme pertinents comporte de 2 à 12 variantes, qui se présentent donc selon des alternatives différentes selon la lignée phylogénétique, et dont chacune est symbolisée par un sigle. Ainsi chaque lignée phylogénétique de Bryozoaires pourrait-elle être symbolisée par une formule composée de 25 sigles successifs, chacune d'entre elles étant différente des autres. Si certains de ces caractères sont toujours corrélés, d'autres sont répartis sans logique apparente à l'intérieur du groupe, seulement dans certaines lignées. Les Bryozoaires se présentent donc comme un ensemble de directions évolutives indépendantes, chacune correspondant à une mosaïque de recombinaisons de caractères adultes et développementaux.

Mots-clés.- Bryozoaires ; caractères adultes et développementaux ; distribution indépendante ; mosaïque de caractères.

Eurystome Bryozoans: a mosaic of structural and ontogenetic characters

The phylogenetic classification of Bryozoa requires consideration of embryonic, larval and morphogenetic characters, as well as those of the adult. Each of the 25 significant characters selected here comprises 2 to 12 states, which appear in different combinations according to the phylogenetic line, and each of which is symbolized by a notation. Thus each phylogenetic lineage of Bryozoa can be symbolized by a unique

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

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (3)

formula, composed of 25 sequential notations. While some of the characters are always correlated, others are distributed without apparent logic between lineages. Bryozoa therefore present a set of independent evolutionary directions, each corresponding to a mosaic of recombinations of adult and developmental characters.

Keywords.- Bryozoa; characters, ontogeny; independent distribution; mosaic.

Introduction

La classification actuelle traditionnelle des Bryozoaires Eurystomes repose essentiellement sur la nature chimique de l'exosquelette, chitineux ou chitino-calcaire, et sur la forme de l'orifice des autozoécies, puis aux niveaux un peu inférieurs de la hiérarchie systématique sur d'autres caractères tels par exemple que la présence de l'asque ou la diversité des hétérozoécies. Cette classification, qui fait le bonheur des paléontologues puisqu'elle ne tient pas compte des critères apportés par les « tissus mous », la dynamique et les phases anatomiques et cytologiques de la métamorphose auxquels ils n'ont pas accès, reste en usage depuis plus d'un siècle et demi, faute de mieux, puisqu'elle est utilisable par tous et qu'aucune de celles que l'on pourrait lui substituer sur des critères autres que morphogénétiques ne serait plus satisfaisante. Néanmoins, il est évident qu'une telle systématique, qui ne s'appuie que sur seulement une partie des caractères diagnostiques, ceux qui sont fossilisables, s'avère très incomplète et insuffisante, et peut même être par défaut à l'origine d'interprétations erronées ; la possession d'un même ectocyste ne permet de présumer en rien de la structure générale, de la reproduction sexuée, des modalités d'une métamorphose impliquant des remaniements anatomiques et fonctionnels importants, des altérations de la morphogenèse sous l'influence d'événements génétiquement pré-programmés apparaissant sous de multiples expressions différentes et déterminés par une action hormonale.

Aussi, une étude histologique et cytologique de ces types larvaires entreprise en 1968 (d'HONDT, 1974, 1975, 1976, 1977a) a-t-elle conduit à dresser à partir des larves, de leur métamorphose et de leur morphogénèse post-larvaires spécifiques à chacun de ces modèles larvaires, une nouvelle systématique des Bryozoaires (d'HONDT, 1977d, 2016) et a révélé à quel point la nomenclature traditionnelle des Bryozoaires Eurystomes était déficiente vu l'hétérogénéité de la classification foncièrement « exosquelettique ».

La classe des Phylactolaemates, distincte de celle des Eurystomes, n'est pas traitée ici, vu qu'elle se caractérise par une reproduction vivipare et une absence de régénération polypidienne périodique. Celle des Cyclostomes (seule classe actuelle de la superclasse des Sténolaemes), à l'ectocyste calcaréo-chitineux, ne retiendra que peu notre attention, puisque ce groupe semble se révéler homogène, sur la foi il est vrai des seules données obtenues sur les larves des deux espèces, d'ailleurs congénériques, qui ont jusqu'à présent été étudiées (NIELSEN, 1970 ; d'HONDT, 1977c). En revanche, les Cténostomes (ectocyste chitineux) surtout, et les Cheilostomes (ectocyste calcaréo-chitineux) à un moindre degré, les deux sous-classes qui constituent les Eurystomes, sont ostensiblement polyphylétiques, ce qui a justifié pour actualiser

Les Bryozoaires, une mosaïque de caractères

les connaissances l'introduction de nouvelles subdivisions systématiques (d'HONDT, 2016) et de mettre en évidence la diversité des larves bivalves (d'HONDT, 2012).

Dans deux précédentes études (d'HONDT, 2019, 2020), nous avons dressé une liste des lignées phylogénétiques majeures de Bryozoaires, qu'elles soient bien connues ou qu'elles le soient de façon très imparfaite, définies soit par des caractères adultes, soit morphogénétiques, soit les deux. Pour chacune d'entre elles, nous avons considéré l'état de 19 caractères adultes ou développementaux variables d'une lignée à une autre, ce qui nous a permis de définir chacune d'entre elles par une formule chiffrée de 19 symboles dont chacun peut lui-même être susceptible de présenter différentes alternatives selon les lignées phylogénétiques. Cette première étude a servi de point de départ à celle que nous présentons ici, mais selon une démarche et une logique différentes. Tout d'abord, elle est limitée aux groupes de Bryozoaires dont le développement peut être considéré comme assez bien connu ; la non-prise en compte de ceux qui ne le sont que par trop incomplètement permet d'éliminer une source de flou, et de mieux faire ressortir les conclusions majeures de cette étude d'un « bruit de fond » qui les masquait un peu trop. Ensuite, elle a été étendue à un nombre de caractères plus important (25), mais qui sont ainsi les plus significatifs compte-tenu de l'ensemble plus restreint des taxons considérés.

Ce travail a confirmé ou révélé certaines associations de caractères, dont parfois des régressions, et dont certaines peuvent correspondre à la possession d'une même structure ou fonction, tandis que d'autres peuvent avoir une signification systématique, et que d'autres encore peuvent être interprétés comme indépendants les uns des autres et n'apparaissant alors parfois que dans quelques taxons génériques ou supra-génériques isolés de Cténostomes et de Cheilostomes, et distribués dans l'ensemble des grandes subdivisions des Bryozoaires. Certains sont significatifs d'une lignée ou d'un groupe phylogénétiques, d'autres non, ne pouvant que représenter des caractères spécifiques. La présence de certains caractères ou leur différenciation, plus ou moins prononcée dans telle ou telle lignée, ne semble parfois relever d'aucune logique apparente. Un même tissu embryonnaire, correspondant à des cellules-souches, peut parfois exprimer des potentialités différentes et ainsi évoluer dans plusieurs directions elles aussi différentes en fonction du type larvaire ; et elles peuvent alors jouer un rôle tout à fait distinct dans les processus morphogénétiques ultérieurs. Une influence de facteurs épigénétiques peut aussi s'y superposer. En définitive, le produit de cette diversité de facteurs et de leurs interventions mutuelles se traduit par une multiplicité des combinaisons entre ces différents caractères.

L'ensemble des Bryozoaires se présente donc finalement comme mosaïque des différentes formes d'expression des divers caractères retenus, parfois associées, parfois indépendantes, et souvent sans fil conducteur apparent. C'est en fonction des combinaisons et de ces jeux de caractères qu'il convient d'établir la classification de ce groupe. Un travail ultérieur sera consacré à l'analyse plus précise d'un caractère structurel discriminatif parmi les plus spectaculaires, le tissu infracoronal, qui est susceptible d'évoluer d'une demi-douzaine de façons différentes, histologiques,

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (3)

histologiques et fonctionnelles, ce à partir d'une même catégorie topographiquement bien caractérisée et bien délimitée de cellules-souches.

Nous rappellerons pour finir que la diversité structurale et fonctionnelle des Bryozoaires, et tout particulièrement de leurs larves, est sans doute liée avec leur position dans l'arbre phylogénétique du vivant. Ce sont des organismes cœlomates triploblastiques, deutérostomiens (probablement le groupe-frère des autres Deutérostomiens) mais sans axe nerveux longitudinal, dont le cœlome monomère ne se creuse que lors de la métamorphose larvaire et par schizocœlie au sein de la masse mésodermique jusqu'alors compacte. Une partie des cellules épidermiques conserve toute sa vie et transmet par bourgeonnement de génération en génération certaines capacités organogénétiques. Parmi celles-ci, un groupe de cellules épidermiques de l'individu adulte conserve les potentialités d'une gastrula : la possibilité, lorsque les viscères ont dégénéré, d'émettre par multiplication cellulaire une hernie de cellules épidermiques qui se développera vers l'intérieur. Lorsque cette hernie aura atteint un certain volume, elle se partagera en deux parties (qui resteront cohérentes) par pincement, la boucle externe restant épidermique et produisant les tentacules et le centre nerveux, la boucle interne se subdivisant en éléments successifs qui se différencieront pour donner les différents segments du tube digestif ; ce phénomène se reproduit à plusieurs reprises dans la vie d'un individu. La formation d'un tissu endodermique par prolifération épidermique correspond à une exception dans la théorie de l'évolution des feuillettes épidermiques embryonnaires et est la caractéristique fondamentale des Bryozoaires. La conservation d'un tel caractère permet donc de situer les Bryozoaires très bas dans l'évolution des Deutérostomiens.

Dans les paragraphes qui suivent, nous n'avons pas tenu compte de la larve des Cheilostomes Thalamoporellidae dont la description est tellement déconcertante qu'elle repose peut-être sur des erreurs d'observation, et qui demande de toute façon à être redécrite. Pas plus que de celle des Tendridae, l'estimant insuffisamment connue.

Nos connaissances essentielles sur les larves d'Hislopiidae sont dues à NIELSEN & WORSAAE (1970), sur celles des Néocheilostomes à CALVET (1900), WOOLLACOTT & ZIMMER (1971,1977), sur celles des Malacostèges à KUPELWIESER (1906) et à STRICKER, REED & ZIMMER (1988a & b), sur celles des Vesiculariida à d'HONDT (1977b) et REED (1977), à d'HONDT (1973, 1974) sur celle des Alcyonidiidae, sur celle des Flustrellidridae à d'HONDT (1977c).

Méthodes

Les différentes lignées phylogénétiques de Bryozoaires que nous avons prises en considération dans ce travail seront symbolisées comme suit. Ces lignées n'ont pas toutes le même niveau taxinomique dans la classification (humaine) du groupe, mais correspondent à des plans évolutifs différenciés et indépendants de toute conception systématique.

Les Bryozoaires, une mosaïque de caractères

CTÉNOSTOMES :

- Alcyonidiidae : A
- Alcyonidioidesidae : L
- Flustrellidridae : F
- Vesiculariidae : V
- Hislopiidae : H
- Paludicellidae : P
- Victorellidae et petites familles de Cténostomes (Hypophorellidae, Triticellidae, Farrellidae) : T

CHEILOSTOMES :

- Inovicellatidea : I
- Scrupariidea : S
- Malacostegidea : M
- Neocheilostomidea : N

CYCLOSTOMES : C

Nous avons fait suivre la désignation de chacun des caractères choisis de la lettre correspondant au groupe zoologique correspondant. Lorsque l'un ou l'autre d'entre eux n'est pas mentionné, c'est parce que l'état d'expression de ce caractère y est inconnu.

Caractères retenus et leurs alternatives

1. Morphologie zoariale

- Encroûtant : A L F H P
- Arborescent : A F
- Rampant (stolon) : V T
- Perforant : P
- Discoïde et souvent mobile : N

N.B. Les espèces à zoariums dressés constitués de joints chitineux séparés par des entre-nœuds calcifiés sont distribués et épars dans l'ensemble de la classification des Bryozoaires Cheilostomes, et ce caractère n'est spécifique que pour définir les familles correspondantes sans qu'il soit possible de lui donner une interprétation générale.

2. Morphologie zoéciale

- Orifice porté à l'extrémité d'une longue tubulure péristomiale cylindrique et souvent annelée : I ;
- Orifice situé dans le plan de la surface zoéciale ou, s'il existe un péristome, il n'a jamais l'aspect précédent : A L F V H P T S M N C.

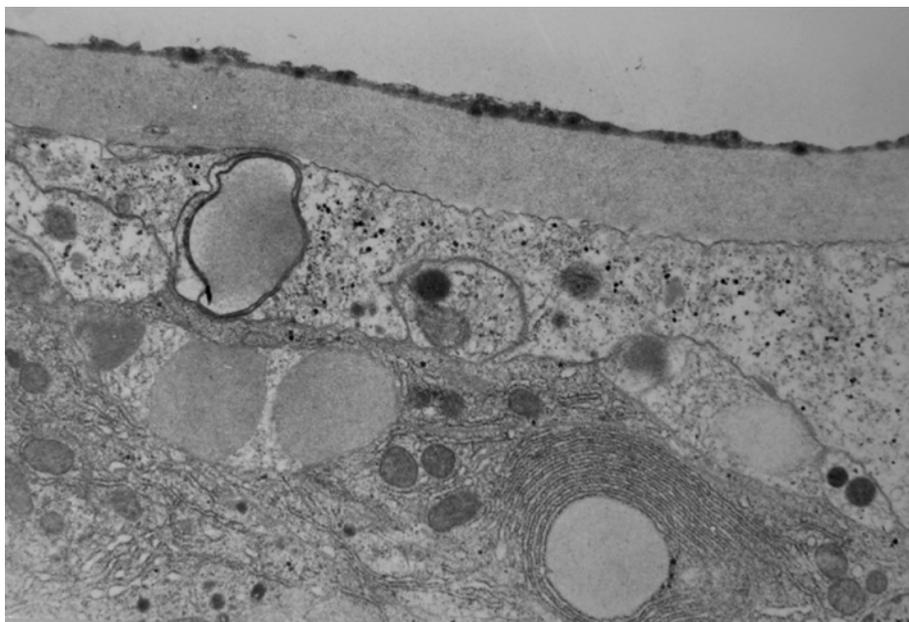


Figure 1

Exemple de cuticule uniquement chitineuse (*Flustrellidra hispida*). X 15200.
Example of an exclusively chitinous cuticle (*Flustrellidra hispida*). X 15200.

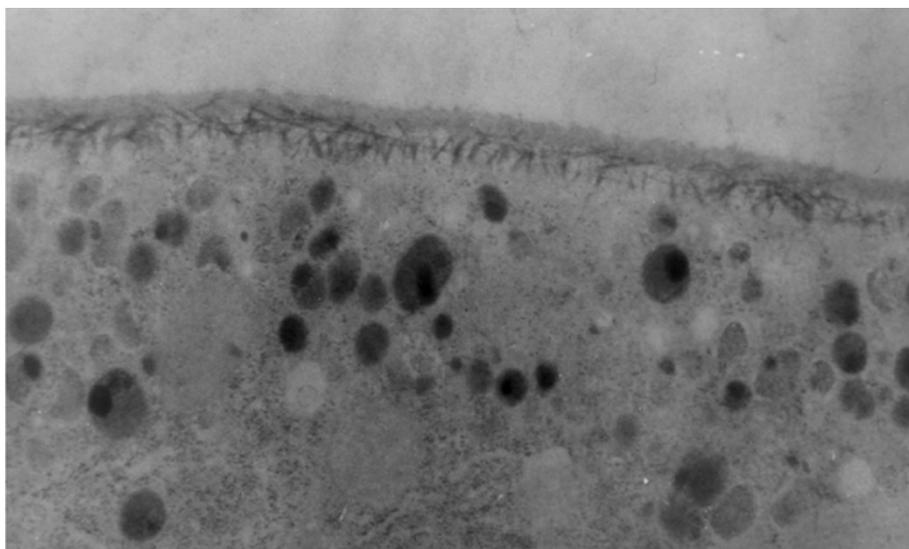


Figure 2

Exemple de cuticule calcaréo-chitineuse chez les Cheilostomes (*Microporella ciliata*).
Début de la formation de la couche calcaire. X 36000.
Example of a calcareochitinous cuticle in a cheilostome (*Microporella ciliata*).
Start of formation of calcareous layer. X 36000.

Les Bryozoaires, une mosaïque de caractères

3. Composition de l'exosquelette

- Chitineux : A L F H P V T (Figure 1)
- Calcaréo-chitineux : I S M N C (Figure 2)

4. Présence de coénozoécies fonctionnelles (aviculaires, vibraculaires, stolons, racines)

- Oui : F V T N C
- Non : A L H P I S M T

5. Structure de l'opercule

- Imparfait et partiellement membraneux : M
- Calcifié : M N I S
- Chitineux : A F L V H P
- Absent : C

6. Bourgeonnement autozoécial

- Latéral et frontal : M S
- Uniquement latéral : A L F V H P T I N C

7. Mode de reproduction

- Par reproduction sexuée et par bourgeons dormants : P, V
- Par reproduction sexuée : A L F V H P T I S M N C

8. Morphologie larvaire

- Bivalve à coquille chitineuse : F H L (Figure 3)
- Bivalve à coquille calcaréo-chitineuse : M S

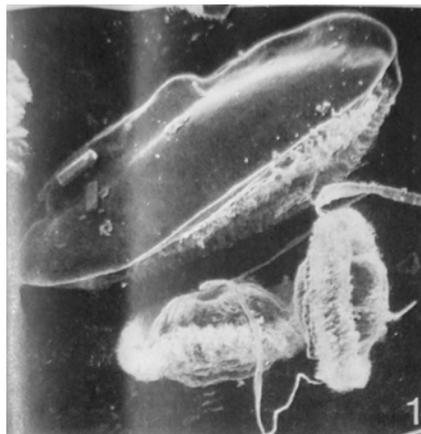


Figure 3

Une larve bivalve de *Flustrellidra hispida* et deux larves nues d'*Alcyonidium polyoum*. X 140.
 A bivalve larva of *Flustrellidra hispida* and two naked larvae of *Alcyonidium polyoum*. X 140

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (3)

- Nue et columniforme : V (Figure 4)
- Nue et plus ou moins sphérique : A N C (Figures 4, 5, 6)

9. Tube digestif larvaire

- Présent et fonctionnel : L M
- Dégénère et se transforme en réserve de glycogène : F
- Dégénère en se transformant en concrétion solide : A
- Ne se différencie pas : V H P T I S N C

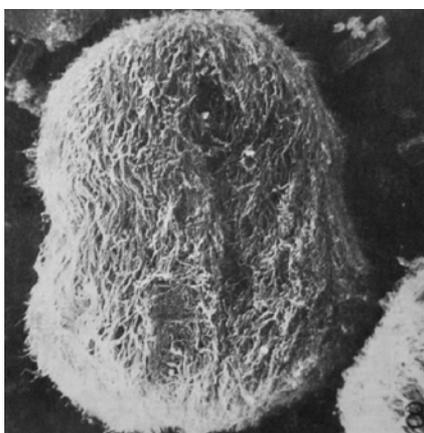


Figure 4

Larve columniforme de *Bowerbankia imbricata*. X 255.
Columniform larva of Bowerbankia imbricata. X 255.

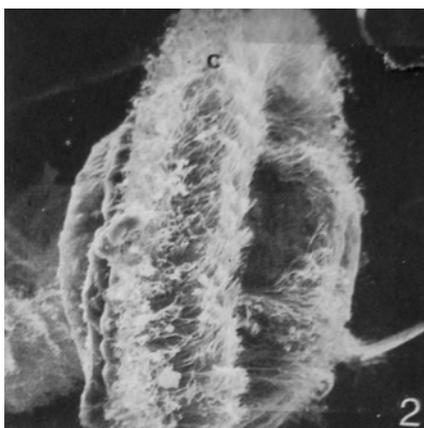


Figure 5

Larve globuleuse d'*Alcyonidium polyoum*, vue par la face supérieure (remarquer la disposition en raquette des cellules sensorielles). X 300.
Globular larva of Alcyonidium polyoum,
seen from upper side (note racket-like arrangement of sensory cells). X 300.

Les Bryozoaires, une mosaïque de caractères

10. Origine cytologique larvaire de l'épiderme ancestrulaire (au moins du pôle aboral)

- Tissu palléal + sac interne : A
- Tissu palléal seul : F V N C
- Sac interne seul : M

11. Nombre des catégories cellulaires larvaires

- Une demi-douzaine : C
- Une trentaine : A F V M N

12. Origine du polypide ancestrulaire

- Tissu-infracoronal + tissu suprapalléal : A
- Tissu infracoronal seul : V
- Tissu suprapalléal seul : F M C

13. Présence d'asque

- Oui : N (*pars*)
- Non : A L F V H P T I S M N (*pars*) C

14. Présence d'un muscle adducteur des valves

- Oui : A L F M
- Non : V H P T I S N C

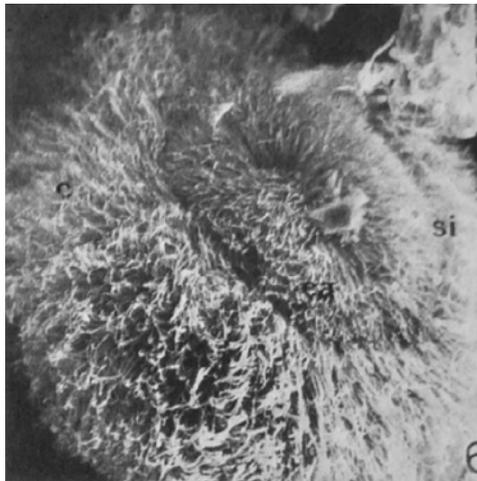


Figure 6

Apex d'une larve globuleuse de *Callopora lineata* (Cheilostomes) ;
 les cellules sensorielles occupent la totalité de la surface de la calotte. X 400.
Apex of a globose larva of Callopora lineata (Cheilostomata);
the sensory cells occupy the entire surface of the cap. X 400.

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (3)

15. Présence d'un sac interne

- Absent : V
- Présent, mais peu ou non fonctionnel : C
- Présent et fonctionnel : A L F H S M N

16. Présence du collet

- Absent : C
- Hyperdéveloppé : V
- Normal : A F M N ?H

17. Aspect des cellules infracoronales

- Différenciées en ayant l'aspect de cellules embryonnaires : A V
- Formant un épiderme banal : N
- Constituant un velum : F M
- Absentes : C

18. Tissu palléal

- Bien développé, formant un sillon périphérique autour de la calotte : A N
- Formant un sillon quasiment virtuel à l'avant, profond à l'arrière : V
- Forme un sillon en V sur les côtés de la larve, se dévaginant durant l'embryogenèse pour former des valves : L F H S M
- Forme une poche apicale débouchant vers l'extérieur par un pore : C

19. Origine de l'exosquelette

- Cellules palléales : L (seul ?) V S (seul ?) C
- Sac interne : N
- Cellules palléales + sac interne : A F M

20. Aspect de la calotte

- Large ; cellules sensorielles disposées selon les contours d'une raquette : A (Fig. 5)
- Petite, les cellules sensorielles formant une touffe en son centre : V F M S(?)
- Large, occupée en grande partie par les cellules sensorielles : N
- Absente : C

21. Hauteur de la corona

- Équatoriale : A N
- Rejetée à la partie tout à fait inférieure : L F H S M
- Occupe toute la hauteur de la larve : V C

Les Bryozoaires, une mosaïque de caractères

22. Histologie de la corona

- Épithélium occupant toute la hauteur de la larve : C
- Monosériée, annulaire, circulaire : A N
- Monosériée, orale, à symétrie bilatérale : L F S M
- Monosériée sur sa plus grande longueur, plurisériée aux extrémités : H
- Monosériée, occupant toute la hauteur, circulaire : V

23. Incubation des embryons

- Dans la zoécie parentale : A F L V H P T
- Dans une autozoécie spécialisée, sans polyembryonie : S N
- Dans une autozoécie spécialisée, avec polyembryonie : C
- Dans un sac incubateur externe : I

24. Possibilité de polyembryonie

- Oui : C
- Non : A L F V H P T S M N

25. Organe piriforme larvaire

- Absent : C
- Incomplet : H
- Complet : A F V M N

Discussion et interrogations

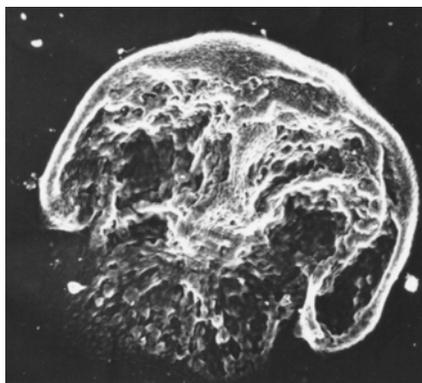
L'interprétation de ces observations sera incomplète en raison de l'absence d'observations suffisantes sur certains modèles larvaires.

1 – Certains caractères sont indépendants ; ainsi, si la présence de valves et le rejet de la corona en position ventrale sont constamment associés, cette dernière peut exister en l'absence des valves ; le velum n'a été observé qu'en présence de ces deux caractères.

2 – Une musculature adductrice des valves existe chez les Alcyoniidae, pourtant dépourvus de valves. Est-ce la persistance d'un caractère ancestral, signifie-t-elle une parenté phylogénétique, ou le caractère est-il totalement indépendant ?

3 – Le tissu infracoronal a une fonction morphogène uniquement dans deux lignées de Cténostomes, les Alcyoniidae et le Vésicularines, deux groupes pourtant très éloignés phylogénétiquement. Mais cette fonction est inconnue chez les autres Cténostomes.

4 – Le tissu palléal et le sac interne participent sensiblement à équivalence à l'élaboration de l'exosquelette de l'ancestrula (Fig. 7) chez les seules Alcyoniidae. On peut s'étonner qu'il n'en soit pas de même dans d'autres groupes, au moins de

**Figure 7**

Jeune ancestrula d'*Alcyonidium polyoum* vue par la face supérieure. X 450.
Young ancestrula of Alcyonidium polyoum seen from upper side. X 450.

Cténostomes.

5 – L'organe piriforme fait défaut chez les Cyclostomes, ce qui n'est pas surprenant vu qu'ils constituent un groupe, d'une part très éloigné des Eurystomes ; d'autre part présentant des caractères qu'on peut présumer être primitifs (faible nombre de catégories cellulaires, absence d'organe piriforme, tissu palléal disposé selon une poche ne s'ouvrant à l'extérieur que par un perthuis). Mais il est de structure simplifiée chez les Hislopiidae, dont la multi-sériation de la corona aux deux extrémités du corps est probablement lui-même un caractère primitif. La complexité croissante de l'organe piriforme complet témoigne-t-elle d'une évolution de plus en plus poussée des groupes de Bryozoaires correspondants ? Il serait selon nous illogique qu'elle constitue au contraire une simplification évolutive.

6 – L'absence du sac interne des Vésicularines est corrélée avec un hyperdéveloppement du collet et avec une forte dissymétrie du tissu palléal. Ces caractères sont-ils liés ?

7 – Le devenir du tractus digestif est très différent selon les lignées. Chez certaines, il ne se forme pas et n'est même pas discernable à l'état d'ébauche chez l'embryon ; chez d'autres, il est fonctionnel ; chez d'autres encore, il dégénère mais acquiert alors un rôle fonctionnel qui varie selon les lignées. Peut-on considérer les initiales des cellules endodermiques comme des cellules-souches, évoluant différemment selon les lignées, ou s'agit-il d'un phénomène évolutif naturel, bien que peut-être déterminé par des gènes régulateurs ?

8 – Les différents modèles d'opercules ne se rencontrent que chez les Malacostèges et pourraient ne consister qu'en un buissonnement d'un caractère particulier et différentiel dans l'évolution de ce groupe.

9 – La différenciation de l'asque est un phénomène adaptatif qui s'accroît et se complexifie au fur et à mesure de l'accroissement de la calcification frontale des

Les Bryozoaires, une mosaïque de caractères

Cheilostomes. Il s'agirait donc de la manifestation graduelle d'un phénomène évolutif corrélé avec d'autres qui interviennent au cours de la phylogénie du groupe.

10 – L'absence de coénozoécies fonctionnelles ne concerne que les Cténostomes et doit constituer un caractère phylogénétique propre au groupe et l'individualisant.

11 – La capacité de bourgeonnement frontal est selon nous un caractère partagé par les Cheilostomes par ailleurs les plus primitifs, Malacostèges et Scrupariines, alors que paradoxalement la larve de Malacostège est d'une structure particulièrement complexe ; on peut se demander si cette complexité ne serait donc pas un caractère primitif.

12 – La présence de valves dans quelques familles de Cheilostomes comme de Cténostomes ne signifie certainement pas qu'elles sont apparentées, mais doit correspondre à un caractère masqué présent dans le génome et qui peut être révélé dans des circonstances particulières.

13 – L'évolution des Bryozoaires se caractérise par une réduction progressive du nombre des cellules coronales, depuis la corona pavimenteuse jusqu'à une corona annulaire, primitivement équatoriale ; le basculement de cette dernière vers le bas est la conséquence de la dévagination précoce du tissu palléal, un phénomène qui peut être apparu indépendamment selon les lignées phylogénétiques concernées.

14 – Au cours de l'évolution, les cellules épidermiques d'abord sécrétrices de l'exosquelette chitineux ont acquis celle de pouvoir émettre, en dessous de lui, une autre couche, calcifiée. Un problème encore irrésolu est alors soulevé : sont-ce les mêmes vacuoles cytoplasmiques qui élaborent successivement les deux couches de l'exosquelette, ou ces précurseurs sont-ils distincts à l'intérieur du cytoplasme ? De toutes façons, les granulations « précuticulaires » des Alcyonidiidae et des Flustrellidridae sont différentes de celles des autres Bryozoaires ; celles des Cyclostomes et des Cheilostomes, bien que présentant certaines analogies, sont elles-mêmes un peu différentes les unes des autres (d'HONDT, 2020).

15 – Les cellules épidermiques qui bourgeonnent vers l'intérieur un nouveau polypide présentent-elles aussi la capacité de bourgeonner vers l'extérieur la cuticule (l'une ou les deux couches), ou constituent-elles un type cellulaire spécialisé dans sa seule fonction morphogénétique et dépourvu d'activité « squelettogène » ?

Conclusion

Ce travail soulève finalement plus de questions qu'il ne permet d'en résoudre. Néanmoins, il révèle des corrélations de caractères et l'isolement d'autres. Les grandes lignées de Bryozoaires ont dû évoluer, sans que nous sachions à telle ou telles époques, pour donner la mosaïque de structures que nous en connaissons aujourd'hui. Certains caractères ancestraux ont pu réapparaître indépendamment dans différentes lignées évolutives, même éloignées, et être ainsi à l'origine des convergences – qui ne sont pas toujours des parentés phylogénétiques – que nous avons à présent. Nous

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (3)

émettons l'hypothèse que la calcification d'une part, des Malacostèges (et peut-être des Scrupariines) et celle des Pseudomalacostèges d'autre part, puissent procéder d'une convergence évolutive conduisant au même résultat, la différenciation d'un exosquelette partiellement calcifié. Conduisant alors ainsi à ce que des organismes très éloignés partagent certaines structures. Les Bryozoaires actuels, notamment les Cténostomes, pourraient être des fins de lignées appartenant à plusieurs séries de séries évolutives parallèles. Selon nous, la diversité des Bryozoaires doit être interprétée comme un complexe de lignées phylogénétiques différenciées par un ensemble de caractères génétiques dont certains sont co-partagés par plusieurs groupes indépendants de ces organismes. La compréhension en est compliquée par de probables phénomènes épigénétiques ou par l'intervention de gènes régulateurs, qui ont pu d'autant plus facilement intervenir que les Bryozoaires doivent se situer très bas dans l'échelle de l'arbre évolutif et donc plus sensibles ou vulnérables aux influences de facteurs morphogènes.

RÉFÉRENCES

- CALVET, L. (1900).- Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. Trav. Stat. Zool. Univ. Montpellier, N. S., **8**, 1-458.
- HONDT, J.-L. d' (1973).- Étude 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), 577-606.
- HONDT, J.-L. d' (1975).- Étude anatomique et cytologique comparée de quelques larves de Bryozoaires cténostomes. « Bryozoa 1974 ». *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, H. S. **3** (1), 125-134.
- HONDT, J.-L. d' (1976, paru 1977).- Évolution des lignées cellulaires larvaires des Bryozoaires Gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogenèse ancestrulaire. *Bull. Soc. zool. France*, **102**, Suppl. 5 (Colloque sur les Métamorphoses), 41-47.
- HONDT, J.-L. d' (1977a).- Structure larvaire et organogenèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryozoaires Cténostomes. *Zoomorphologie*, **87**, 165-189.
- HONDT, J.-L. d' (1977b).- Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816), Bryzoaire Cyclostome (Articulata). *Zoologica Scripta*, **6** (1), 55-60.
- HONDT, J.-L. d' (1977c).- Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryzoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, **118** (2), 211-243.
- HONDT, J.-L. d' (1977d).- Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, **123** (3), 463-483.
- 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' (2016).- Biosystématique actualisée des Bryozoaires Cténostomes. *Bull. Soc. zool. France*, **141** (1), 15-23.
- HONDT, J.-L. d' (2018).- Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **87** (3-4), 76-89.
- HONDT, J.-L. d' (2019).- Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **88** (3-4), 71-88.

Les Bryozoaires, une mosaïque de caractères

- HONDT, J.-L. d' (2020).- Clés tabulaires de détermination des lignées phylogénétiques majeures chez les bryozoaires actuels. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **145** (2), 169-177.
- KUPELWIESER, H. (1906).- Untersuchungen über des feineren Bau and die Metamorphose of Cyphonautes. *Zoologica* (Stutt.), **97**, 1-50.
- NIELSEN, C. (1970).- On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans. *Ophelia*, **7**, 217-256.
- NIELSEN, C. & WORSAAE, K. (2010).- Structure and occurrence of Cyphonautes larvae (Bryozoa, Ectoprocta). *J. Morphol.*, **271** (9), 1094-1109.
- REED, C.G. (1977).- Larval morphology and settlement of the bryozoan, *Bowerbankia gracilis* (Vesicularioidea, Ctenostomata): structure and eversion of the internal sac. *In: Settlement and Metamorphosis of marine Invertebrate Larvae*. Chia and Rice (éd.), Elsevier, North Holland Medical Press, Amsterdam, 41-48.
- STRICKER, S.A., REED, C.G. & ZIMMER, R.L. (1988a).- The cyphonautes larvae of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. I. General morphology, body wall and gut. *Can. J. Zoology*, **66**, 363-383.
- STRICKER, S.A., REED, C.G. & ZIMMER, R.L. (1988b).- The cyphonautes larvae of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. II. Internal sac, musculature and pyriform organ. *Can. J. Zoology*, **66**, 384-398.
- WOOLLACOTT R.M. & ZIMMER, R.L. (1971).- Attachment and metamorphosis of the cheilo-ctenostome bryozoan *Bugula neritina* (Linné). *J. Morphol.*, **34**, 351-382.
- WOOLLACOTT R.M. & ZIMMER, R.L. (1977).- Morphogenesis of Cellurioid Bryozoa. *In: Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*. Chia, F.U. and Rice, M.E. (éds), Elsevier, North Holland Medical Press, Amsterdam, 234-245.

(reçu le 13/01/2019 ; accepté le 26/04/2020)

mis en ligne le 30/09/2020