

Biosystématique

BIOSYSTÉMATIQUE ACTUALISÉE DES BRYOZOAIRES EURYSTOMES

par

Jean-Loup d'HONDT¹

Différents taxons de rang élevé ont récemment été introduits dans la systématique des Bryozoaires. Ce travail les récapitule, discute les niveaux taxinomiques qu'il convient de leur attribuer, et les situe dans la classification générale de l'Embranchement. Deux ordres nouveaux, Hislopiida et Penetrantiida, sont proposés dans la sous-classe Ctenostomona.

Mots-clés : Bryozoaires, Eurystomes, Biosystématique, classification, Rangs hiérarchiques.

Updates to the classification of eurystome Bryozoa

Various taxa of high rank have recently been added to the classification of Bryozoa. The present work summarizes the names involved, discusses their hierarchical ranks and places them in the general classification of the phylum. Two new orders, Hislopiida and Penetrantiida, are proposed in the subclass Ctenostomona.

Keywords: Bryozoa, Eurystoma, systematics, classification, taxonomic ranks.

Introduction

Comme celles de tous les groupes zoologiques, notamment des invertébrés, la classification des Bryozoaires a évolué au cours du temps. D'abord considérés comme des animaux par les deux premiers auteurs qui s'y soient intéressés, RONDELET (1555, version française 1558) qui les a découverts et GESNER (1558)

1. Muséum National d'Histoire Naturelle. Département « Milieux et peuplements aquatiques ». 55, rue Buffon, 75005 Paris. E-mail : dhondt@mnhn.fr.

Bulletin de la Société zoologique de France 141 (1)

qui les a repris dans un manuel de vulgarisation de l'époque, ils ont ensuite été considérés comme des algues pendant deux siècles par leurs successeurs, jusqu'à ce qu'ils soient réintégrés dans le règne animal par ELLIS (1756) et DONATI (1758). Ces organismes constituent actuellement l'un des 37 embranchements du règne animal, et également un phylum. Rappelons que le terme d'Embranchement a été créé par Cuvier pour définir le rang systématique immédiatement inférieur au Règne, et qu'il constitue donc une unité systématique, tandis que le mot de Phylum a été défini par Haeckel pour désigner une grande lignée monophylétique et constitue donc une unité évolutive ; l'utilisation du mot Phylum pour désigner un niveau taxinomique dans la hiérarchie animale est donc fautive (d'HONDT, 1989a & b) même si dans certains cas comme celui des Bryozoaires les deux notions s'appliquent, ces animaux constituant – ce qui n'est donc pas toujours le cas – à la fois un Embranchement et un Phylum. En revanche, désigner sous le nom de Phylum des ensembles animaux ne regroupant qu'une ou deux espèces et dont il est impossible de reconstituer la phylogénie comme les Xenoturbellida, les Cycliophora ou les Monoplacozoa est de la plus complète absurdité, et non seulement parce qu'un zoologiste n'est pas obligatoirement un linguiste...

Au fur et à mesure de l'affinement des méthodes d'étude et de l'emploi de nouvelles approches nées de la réflexion des chercheurs, des caractères diagnostiques nouveaux et auxquels on n'avait parfois pas songé préalablement ont été mis en pratique (notamment des caractères biologiques, portant sur les « parties molles » des organismes), ce qui a permis de dissocier certains taxons préexistants, et de mettre ainsi en évidence des groupes-frères auparavant confondus. Des caractères ainsi révélés ont porté sur des particularités structurelles fondamentales, ou des événements ontogénétiques majeurs, jusqu'alors passés inaperçus et d'importance capitale. Parmi ces caractères, il faut souligner ceux qui relèvent de la morphologie, de l'anatomie, de la structure et de l'ultrastructure, notamment de l'embryon, de la larve et de la métamorphose qui en résulte, ou des modalités de formation des différents types de dispositifs d'incubation des larves. Outre la scission de certains taxons et la création de nouvelles subdivisions, se pose la question du niveau hiérarchique à accorder dans la classification aux nouveaux groupes ainsi définis, et de l'opportunité de considérer quelques-uns d'entre eux comme des taxons-frères, étant donné dans certains cas qu'il s'agit d'entités qu'il peut être justifié de situer à la base de certaines lignées évolutives. Ceci légitime leur discussion et de reconsidérer dans son ensemble la systématique des Bryozoaires Eurystomes.

Nous ne nous intéresserons en effet ici qu'à la seule classification des Eurystomes, que nous considérons dans le contexte actuel comme une Classe (Eurystomatoda Marcus, 1938). Nous ne traiterons pas des deux autres Classes :
 – les Stenolaematoda Borg, 1926, calcifiés, qui ne sont plus représentés que par quelques dizaines d'espèces qui correspondent à des fins de lignées paraphylétiques (?), appartenant à l'Ordre Cyclostomida Busk, 1852, et dont la classification est fondée sur l'étude de l'exosquelette et implique la prise en compte d'une composante paléontologique ;

Biosystématique actualisée des bryozoaires eurystomes

– les Phylactolaematoda Allman, 1856, chitineux, dont l'évolution est encore imprécise, et qui ne regroupent qu'environ 70 espèces. Nous ignorons si les espèces les plus primitives sont ou non celles d'entre elles qui présentent une languette épistomiale.

Les Eurystomatoda sont eux-mêmes partagés en deux Sous-Classes, Ctenostomona Busk, 1852 (supposé le plus primitif) et Cheilostomona Busk, 1852, dont les méthodes d'étude sont différentes. La systématique des Cténostomes, sans exosquelette calcaire, repose en très grande partie sur l'étude des structures organiques : le mode de ramification, les stades successifs du développement de l'embryon à l'adulte *via* la larve et la métamorphose, le bourgeonnement, ceci même si l'aspect des colonies et la présence de structures cuticulaires est aussi prise en considération. Au contraire, les Cheilostomes ont un tégument en très grande partie calcifié et donc fossilisable ; la systématique et la phylogénie du groupe reposent en priorité sur des arguments fournis par l'étude de l'exosquelette, les processus qu'il émet, l'ornementation des loges, la différenciation de structures spécialisées, même si l'embryologie comparée, l'étude des larves et de la métamorphose, la répartition de la calcification interviennent également. Les subdivisions des Cheilostomes sont fondées sur des études morphologiques et anatomiques couplées avec les premiers apports de la biologie moléculaire, les deux approches étant largement congruentes.

Le systématicien des Bryozoaires n'est pas uniquement un praticien de la détermination pour elle-même, mais un chercheur pluricompétent qu'interpelle la connaissance générale et intégrative des organismes, les « sauts » évolutifs, les hétérochronies ; il est un morphologiste autant qu'un anatomiste, se sentant concerné par l'étude histologique et cytologique, celle de l'embryologie comme de la morphogénèse, l'éthologie et l'écologie, la biochimie et la physiologie. Il doit être doté des esprits d'analyse et de synthèse nécessaires pour concilier les apports des informations multiples qui lui sont apportées et dont il doit savoir faire tant la critique que la hiérarchisation en parfaite objectivité.

Dans la classification réactualisée des Bryozoaires Eurystomes que nous proposons ci-après, nous ne donnerons pas une définition complète et exhaustive des différents taxons abordés, nous bornant à énoncer leurs caractères majeurs.

Dans le cas des taxons déjà admis en 2001, nous nous contenterons de renvoyer à la récapitulation de leurs principales caractéristiques parue dans un travail précédent (d'HONDT, 1997), lui-même consécutif à une première tentative de classification phylogénétique (d'HONDT, 1985), et qui a lui-même depuis lors fait l'objet de précisions ultérieures (d'HONDT, 2001). Les noms de ces taxons seront suivis d'un astérisque (*). Seuls seront plus largement commentés ceux qui ont été définis depuis lors.

N.B. Pour établir une systématique cohérente (ou cartésienne) en fonction des catégories taxinomiques « classiques » et pour respecter leur hiérarchie et l'emboîtement de leurs subdivisions respectives, nous avons jugé utile de modifier (en *nom. transl.*) le rang et le statut de certains taxons préexistants, par rapport aux propositions formulées par GORDON (1989), puis modifiées par cet auteur (2014), de

Bulletin de la Société zoologique de France 141 (1)

corriger en conséquence les désinences, puisque chacune d'entre elles témoigne traditionnellement du rang qu'elles occupent dans la classification.

Nous rappellerons aussi que la prise en considération de l'ancienne classe des Gymnolaemata est à proscrire, ce terme s'appliquant à une entité systématique et phylogénétique qui s'est révélée hétérogène et artificielle, regroupant des taxons de Bryozoaires paraphylétiques, en fait sans affinités entre eux.

**Systématique actualisée des taxons de rang élevé
chez les Bryozoaires Eurystomes
(Classe Eurystomatoda Marcus, 1938)**

SOUS-CLASSE CTENOSTOMONA Busk, 1852*

ORDRES :

Hislopiida, nov.

Protoctenostomatida Jebram, 1973*

Alcyonidiida Johnston, 1847*

Flustrellidrida d'Hondt, 1975*

Alcyonidioidesida, nov.

Victorellida Jebram, 1973*

Vesiculariida Johnston, 1847*

Stoloniferida Johnston, 1847*

Penetrantiida, nov.

SOUS-CLASSE CHEILOSTOMONA Busk, 1852*

SUPER-ORDRES :

Inovicellatidea Jullien, 1888*

Scrupariidea Silen, 1941*

Malacostegidea Levinsen, 1902*

Tendridea Ostrowsky, 2013

Belluloporidea Ostrowsky, 2013

Neocheilostomidea d'Hondt, 1985*

ORDRES :

Flustrida Smitt, 1867*

Sous-Ordre Pseudomalacostegina d'Hondt, 1977*

Sous-Ordre Cellulariina Smitt, 1867*

Sous-Ordre Cryptocystina Silén, 1942*

Sous-Ordre Thalamoporellina Ostrowsky, 2013 (*incertae sedis*)

Ascophorida Levinsen, 1909*

Sous-Ordre Acanthostegina Levinsen, 1902*

Sous-Ordre Hippothooina Gordon, 1989*

Sous-Ordre Umbonulina Gordon, 1989*

Sous-Ordre Lepraliina Gordon, 1989*

Biosystématique actualisée des bryozoaires eurystomes

Remarques : La larve, chez les Stoloniferida, n'est connue que dans trois familles (Farrellidae, Triticellidae et Hypophorellidae) ; aussi nous paraît-il prématuré, même si cela est très probable, de généraliser et de considérer le type larvaire correspondant (aplatissement latéro-latéral, morphologie « cyphonaute » *sensu lato*, mais anatomie et métamorphose mal connues) comme un caractère général de cet Ordre.

La classification que nous proposons ici est évolutive, en ce sens qu'elle laisse libre le niveau taxinomique d'Infra-Ordre, pour le cas où des auteurs ultérieurs considéreraient comme légitime d'introduire des subdivisions intermédiaires mais de rang plus élevé que la Superfamille. Ceci éviterait d'introduire des catégories non reconnues par le Code de Nomenclature Zoologique, comme les « grades » introduits par TILBROOK (2006) et auxquels elles pourraient être substituées.

Caractères fondamentaux des nouveaux taxons introduits

Sous-Classe Ctenostomona

Ordre HISLOPIIDA :

Zoarium chitineux, encroûtant, formé d'autozoécies étroitement cohérentes par toutes leurs faces latérales. Orifice frontal de forme quadrangulaire, aux lèvres épaisses et renforcé aux quatre angles par des épaissements ou des épines ; il est porté par l'extrémité d'une papille. Pas de dispositif d'occlusion aperturale. Un gésier. Pas d'hétérozoécies ni de stolons. Larves d'un type « cyphonaute » primitif, supposées planctotrophes, à conona plurisériée aux extrémités antérieure et postérieure, et à sac interne sans cavité interne.

Famille Hislopiidae, Jebram, 1973 ; genre *Hislopia* Carter, 1858. La Superfamille Hislopioidea, Jebram, 1973, créée pour homogénéiser la classification, considérée comme *incertae sedis* par d'HONDT (1997), est ici réintroduite au sein de la classification.

Ordre ALCYONIDIODESIDA :

Zoarium chitineux, encroûtant, formé d'autozoécies étroitement cohérentes par toutes leurs faces latérales, d'aspect gélatineux, recouvrant essentiellement des coquilles de Mollusques Mytilidae. Orifice non porté par une papille aperturale ; il est de forme circulaire, sans dispositif d'occlusion. Pas d'hétérozoécies, ni de stolons, ni de gésier. Larves planctoniques triangulaires aplaties latéro-latéralement, de morphologie et anatomie de type « cyphonaute », probablement planctotrophes.

Famille Alcyonidioidesidae d'Hondt, 2015 ; genre *Alcyonidioides* d'Hondt, 2001, monospécifique pour l'espèce *A. mytili* (Dalyell, 1847). Représenterait le groupe-frère des Alcyonidiidae, dont il ne peut être distingué en dehors de la période de reproduction, chacune de ces deux familles étant à la base la plus inférieure d'un rameau évolutif (d'HONDT, 2014, 2015).

Bulletin de la Société zoologique de France 141 (1)

Remarque : Le nom de cette famille, selon une recommandation (mais non pas une règle) du Code International de Nomenclature Zoologique (articles 29.3 et 29.9), aurait pu être lors de sa création simplifié en « Alcyonidioidae ». Nous avons choisi l'orthographe « Alcyonidioidesida », la plus grande longueur du mot nous ayant paru de nature à limiter, sinon à éviter, le nombre de confusions possibles avec la famille « Alcyonidiidae ».

Ordre PENETRANTIIDA :

Zoarium perforant des coquilles de Mollusques morts, les zoécies, isolées les unes des autres, orthogonales par rapport au plan de la coquille, étant reliées entre elles par un système de stolons, cloisonnés ou non, s'implantant au niveau de la région aperturale. Présence d'une chambre incubatrice close, annexée à l'autozoécie, et qui dérive elle-même d'une autozoécie dont le polypide a dégénéré mais qui persiste à l'état vestigial ; ces chambres incubatrices sont également les gonozoécies, les autres loges ne produisant pas de gamètes. Un opercule lisse ou présentant un tubercule central. Tégument bistratifié formé de deux assises superposées, la plus externe formant un collier autour de la partie supérieure de la plus interne. Larves inconnues.

Famille Penetrantiidae Silén, 1946 ; genre *Penetrantia* Silén, 1946. Cette famille n'avait pas été prise en considération par d'HONDT (1997) en raison de son rang taxinomique incertain, puisqu'elle est caractérisée, bien que non calcifiée, par des caractères co-partagés avec les Cheilostomes (opercule, chambre incubatrice). Nous la considérons ici comme appartenant bien aux Cténostomes.

Sous-Classe Cheilostomona

Super-Ordre TENDRIDEA :

Zoarium encroûtant, monosérié mais pouvant être localement plurisérié, sans ovicelles, et dont la maturation des embryons se déroule dans une zoécie incubante acanthostège, formant une corbeille dont la concavité est délimitée par des épines très serrées et issues du cadre zoécial. Larves de type columniforme, mais assez aplaties.

Famille Tendridae Vigneaux, 1949 ; genre *Tendra* Nordman, 1839.

Super-Ordre BELLUPOROIDEA :

Zoarium encroûtant plurisérié portant de petits aviculaires adventices pédonculés latéraux à l'orifice ; face frontale membraneuse de l'autozoécie recouverte par des épines coénozoéciales, articulées ou non, issus du cadre zoécial et contenant chacune un diverticule coelomique en relation avec le coelome général autozoécial. Orifice cleithridate (en forme de trou de serrure). Les épines ménagent entre elles des lacunes intercostales très fines et sont brièvement coalescentes à leurs régions distales. Aviculaire hypostégial formé de côtes abritant l'embryon. Larves inconnues.

Famille Belluloporidae Ostrowsky, 2013 ; genre *Bellulopora* Lagaij, 1963.

Biosystématique actualisée des bryozoaires eurystomes

Ordre Flustrida

Sous-Ordre THALAMOPORELLINA :

Zoarium bisérié et dressé, entièrement calcifié, le cryptocyste recouvrant la face frontale présentant deux opésiules latérales plus ou moins symétriques. Généralement des aviculaires. L'ovicelle est bilobée et issue de la zoécie parentale, provenant de l'évolution de deux tubercules qui se souderont ensuite pour donner une ovicelle unique, qui présentera une suture longitudinale médiane. Chez les Thalamoporellidae, dans le genre *Thalamoporella*, certaines zoécies présentent l'aptitude d'élaborer des sclérites de tailles et de formes variées, sigmoïdes et aciculaires, disséminés à l'intérieur de la loge ; tandis que dans le genre *Hesychoxenia* existent des faisceaux denses de sclérites aciculaires à peine plus courts que la longueur de la loge. Des larves nues ont été attribuées au genre *Thalamoporella*, mais très particulières, portant de multiples verrues, dont l'anatomie est inconnue, et leur appartenance demande *de facto* confirmation. C'est pour cette raison que sans remettre en cause sa validité nous le considérons comme *incertae sedis*.

Remarque : Le mode de formation de l'ovicelle des Thalamoporellina est, dans l'état actuel de nos connaissances, unique à l'intérieur de la classe des Neocheilostomidea. En effet, l'ébauche ovicellienne est bipartite chez les Thalamoporellina, alors qu'elle est normalement unique dans les autres ordres du superordre, et elle pourrait provenir d'une mutation qui, chez les formes ancestrales du groupe, aurait partagé en deux une ébauche blastogénétique originellement impaire. Deux hypothèses peuvent alors être envisagées : 1°) ce groupe doit être opposé à l'entité Flustrida + Ascophorida en constituant le groupe-frère en raison de son mode particulier de genèse ovicellienne, avec une position systématique demeurant à préciser (Superordre ?) ; 2°) en raison de ses nombreux caractères coprésentés avec une partie des Cryptocystina, le groupe des Coelostega Harmer, 1926, le groupe des Thalamoporellina ne constituerait que le groupe-frère des Cryptocystina, avec le rang de Sous-Ordre ou d'Infra-Ordre. Il n'est pas choquant qu'un groupe systématique issu phylogénétiquement d'un autre soit mis au même rang hiérarchique que lui ; les Ascophorida dérivent eux-mêmes probablement d'une souche parmi les Flustridina, par exemple des Calloporidae par l'intermédiaire des anciennes « Ascophora Imperfecta ». Par ailleurs, les Flustrellidrida pourraient eux-mêmes dériver des Alcyonidiida.

Famille Thalamoporellidae Levinsen 1902 ; genre *Thalamoporella* Hincks, 1887. Famille Steginoporellidae Hinck, 1884 ; genre *Steginoporella* Smitt, 1873.

Remarque sur le Super-Ordre SCRUPARIIDEA

Les familles Eucrateidae et Leiosalpingidae sont regroupées avec les Scrupariidae dans un même Super-Ordre. Les Eucrateidae, contrairement aux Scrupariidae, ne présentent ni ovicelles, ni aviculaires, ni bourgeonnement à partir de la face frontale ; leurs zoécies ne sont pas unisériées mais bisériées, disposées par verticilles de deux (non alternantes), le zoarium est dressé et ramifié dichotomique-

Bulletin de la Société zoologique de France 141 (1)

ment, les loges n'étant pas directement adossées mais adhérentes par leur région latéro-dorsale. Cette famille est selon nous à extraire des Scrupariidea, avec lesquelles elles ne présente en commun le seul fait de ne pas appartenir aux Ascophorida, et à situer ailleurs au sein des Bryozoaires (peut-être parmi les Cellulariina ?). Nous considérons de ce fait la famille Eucrateidae comme *incertae sedis*.

Chez les Leiosalpingidae, le zoarium est dressé et unisérié, et il n'est connu ni ovicelles, ni aviculaires, et des larves n'ont jamais été observées. Les embryons se développent dans un sac incubateur fixé à la surface frontale. Les ramifications stoloniales peuvent être issues de différentes régions de la zoécie, dont la face frontale (caractère de Scrupariines et parfois aussi de Malacostèges). Selon les genres, les autozoécies sont soit directement bourgeonnées par d'autres, soit à partir de stolons et sans le moindre contact les unes avec les autres. En raison de leurs nombreuses similitudes avec les Scrupariines « vraies », nous considérons qu'elles peuvent trouver place à leur voisinage.

Conclusion

La systématique évolue en permanence. Les grandes lignes de la classification des Bryozoaires Eurystomes, telles qu'elles ont été établies par d'HONDT (1983, 1997 et 2001) pour les Cténostomes et par GORDON (1989, 2014) pour les Cheilostomes restent valables, ainsi que la nature des caractères avec lesquels ces taxons ont été définis. Les remaniements présentés ici procèdent de l'importance croissante prise depuis un quart de siècle, et surtout ces toutes dernières années, par les caractères biosystématiques, même si ceux apportés par la systématique morphologique descriptive et traditionnelle n'ont pas démerité pour autant. L'étude des « parties molles » et des caractères systématiques et phylogénétiques apportées par la biologie du développement, corrélée en particulier avec les autres approches modernes, a permis de nuancer et dans un certain nombre de cas de rectifier la classification des Bryozoaires. La biosystématique des Bryozoaires n'en est encore qu'à une première phase de ses apports potentiels, et il est vraisemblable qu'elle continuera encore dans l'avenir à améliorer nos connaissances dans ce domaine.

RÉFÉRENCES

- DONATI, V. (1758).- *Essai sur l'Histoire Naturelle de la Mer Adriatique*. Pierre de Hondt (éd.), La Haye, 73 p.
- ELLIS, J. (1756).- *Essai sur l'histoire naturelle des Corallines et d'autres productions marines du même genre*. Pierre de Hondt, La Haye, 125 p.
- GESNER, C. (1558) *Historiae animalium*, Liber IV. Laurent (éd.), Francfort, 1052 p. (2^e édition, 1620).
- GORDON, D.P. (1989).- The Marine Fauna of New Zealand : Bryozoa : Gymnolaemata (Cheilostomatida, Ascophorina) from the Western South Island Continental Shelf and Slope. *N. Z. Oceanogr. Inst. Mem.*, **97**, 1-158.

Biosystématique actualisée des bryozoaires eurystomes

- GORDON, D.P. (2014).- Genera and subgenera of Cheilostome Bryozoa. Workinglist for Treatise. 33 p. (ronéotypées).
- HONDT, J.-L. d' (1983).- Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, **14**, 134 p.
- HONDT, J.-L. d' (1985).- Contribution à la systématique des Bryozoaires Eurystomes. Apports récents et nouvelles propositions. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13^e sér., **7** (1), 1-12.
- HONDT, J.-L. d' (1989a).- Le concept d'Embranchement dans la systématique des Métazoaires. I : Remarques synonymiques et terminologiques. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13^e sér., **10** (1), 47-59.
- HONDT, J.-L. d' (1989b).- Le concept d'Embranchement dans la systématique des Métazoaires. II : Conceptions actuelles. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 1989, 13^e sér., **10** (2), 61-80.
- HONDT, J.-L. d' (1997).- La classification actuelle des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **122** (3), 289-301.
- 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' (2014).- *Addendum et Corrigendum* aux « Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa » (1983). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **139** (1-4), 143-197.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- Quelques aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires. Société zoologique de France (éd.). 2015. *Mémoires* n°45, 151 p.
- OSTROWSKY, A.N. (2013).- *Evolution of Sexual Reproduction in Marine Invertebrates. Example of gymnolaemate bryozoans*. Springer (Verlag), Dordrecht, Heidelberg, New York & London, 327 p.
- RONDELET, G. (1555, éd. Française 1558).- *L'Histoire entière des poissons*. Macé Bonhomme, Lyon (réédition : CTHS, Paris, 2002), 638 p.
- TILBROOK, K.J. (2006).- Cheilostomatous Bryozoa from the Solomon Islands. *Santa Barbara Museum of Natural History Monographs*, **4** (3), 385 p.

(reçu le 12/12/2015 ; accepté le 09/03/2016)