

Biologie

LES BRYOZOAIRES D'EAU DOUCE

par

Jean-Loup d'HONDT¹

Rappel des caractères généraux des Bryozoaires d'eau douce et notamment des Phylactolaemates, ainsi que des principales particularités de leur biologie : cycles polypidiens respectifs, anatomie, dispositifs d'occlusion, reproductions sexuée et asexuée, distribution, écologie, espèce envahissante.

Mots-clés : Bryozoaires, eau douce.

The freshwater Bryozoa

The general characteristics of freshwater Bryozoa are reviewed, particularly those of Phylactolaemates, along with the main features of their biology: polypidian cycles, anatomy, occlusion mechanisms, sexual and asexual reproduction, distribution, ecology and invasive species.

Keywords: Bryozoa, freshwater.

Introduction

Les Bryozoaires constituent un embranchement d'invertébrés microscopiques et benthiques microphages, très généralement fixés, regroupant environ 6500 espèces actuelles, en majorité marines, puisqu'on ne dénombre actuellement que 200 espèces d'eau saumâtre et environ 90 d'eau douce. Ce sont des organismes coelomates deutérostomiens coloniaux, chaque colonie ou zoarium regroupant de quelques unités à plusieurs milliers d'individus, appelés zoïdes ou zoécies, bourgeonnés les uns par les autres, communiquant entre eux par l'intermédiaire de structures complexes inter-

1. Muséum National d'Histoire Naturelle, USM 403, Département « Milieux et peuplements aquatiques », 55, rue Buffon, F-75005 Paris. e-mail : dhondt@mnhn.fr.

zoéciales, les rosettes, qui assurent la coordination des réactions d'ensemble de la colonie.

Anatomie générale (Fig. 1)

Chaque individu se présente comme une petite logette close dont la paroi ou cystide constitue l'exosquelette, entrant en communication avec l'extérieur grâce un orifice antérieur par lequel s'effectue la dévagination du panache de tentacules (lophophore) lorsque l'animal veut se nourrir, celui-ci se rétractant à l'intérieur durant les périodes de repos. Cette logette, la zoécie, peut être obturée soit par un opercule, soit par resserrement d'un sphincter musculaire, ce qui est le cas chez les divers groupes de Bryozoaires d'eau douce. Le cystide contient et protège la partie viscérale ou polypide, qui comprend successivement les tentacules entourant la bouche, un pharynx, un œsophage parfois localement différencié en gésier masticateur, un estomac pourvu d'un volumineux cæcum digestif, un intestin, un pylore et un rectum ; ce dernier débouche à l'extérieur à côté de l'orifice buccal. Le muscle grand rétracteur polypidien permet l'invagination du polypide à l'intérieur du cystide en dehors des périodes de prise de nourriture. Il n'existe chez ces organismes aucun

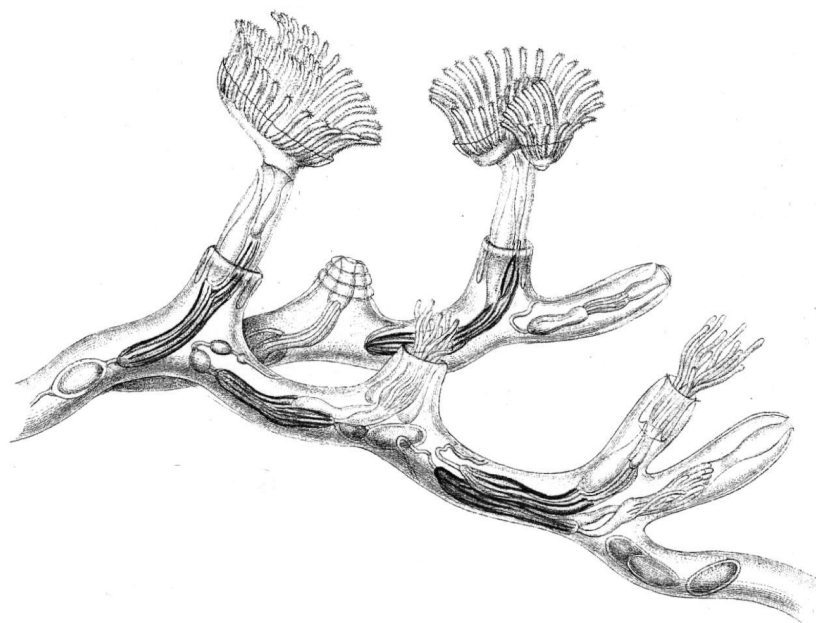


Figure 1

Portion d'une colonie de Phylactolaemates (d'après ALLMAN, 1856, schématique), montrant différentes étapes de la dévagination des tentacules ; l'anatomie polypidienne est visible par transparence.

Part of a phylactolaemate colony (after ALLMAN, 1856, schematic), showing the different stages of evagination of the tentacles; the polypidian anatomy is visible by transparency.

Les Bryozoaires d'eau douce

appareil respiratoire, circulatoire ou excréteur. Le tégument présente, selon les lignées de Bryozoaires, soit un exosquelette bistratifié formé d'une couche chitineuse externe et d'une couche calcaire externe, ce qui constitue le cas général, soit seulement une couche de nature chitineuse, parfois très épaisse, ce qui est le cas présenté par tous les Bryozoaires dulcicoles, qu'il s'agisse des représentants de la sous-classe de Cténostomes (Classe des Eurystomes) ou de la Classe des Phylactolaemates. Un certain nombre de muscles, dont le grand rétracteur polypidien, relie le polypide au cystide. Les Phylactolaemates se reconnaissent par leur panache tentaculaire disposé selon un double fer à cheval et la présence à l'intérieur de la zoécie de formes de dispersion et de reproduction asexuée, les statoblastes, tandis que les Cténostomes (comme tous les Eurystomes) ont un lophophore de section circulaire et n'élaborent pas de statoblastes.

Nous rappellerons que les Bryozoaires actuels sont partagés entre trois classes, les Sténolaemates (larves simplifiées, zooécies tubulaires, lophophore circulaire, pas d'opercule, polyembryonie possible avant la ponte larvaire), les Eurystomes (larves et métamorphoses complexes, lophophore circulaire, jamais de polyembryonie, zooécies de formes variables) subdivisés en Cténostomes (tégument chitineux, fermeture zoéciale par resserrement d'un sphincter) et Cheilostomes (tégument en partie calcifiés, fermeture de la zoécie par rabattement d'un opercule) et en Phylactolaemates (tégument chitineux, fermeture de la zoécie par resserrement d'un sphincter, lophophore en forme de double fer à cheval, jamais de polyembryonie).

Diversité des Bryozoaires d'eau douce

On connaît approximativement 90 espèces de Bryozoaires d'eau douce : 20 de Cténostomes sur un total d'environ 395, et la totalité des Phylactolaemates, soit 70 espèces. Quelques travaux synthétiques, principalement dévolus aux Phylactolaemates, leur ont été consacrés ces dernières années (PRENANT & BOBIN, 1956 ; LACOURT, 1968 ; MUNDY, 1980 ; GEIMER & MASSARD, 1986 ; WOOD & OKAMURA, 2005). Ils se caractérisent respectivement par un certain nombre de caractères :

1. Le cycle polypidien

Chez les Cténostomes d'eau douce comme chez tous les autres Eurystomes et les Sténolaemates, il existe un phénomène particulier, la dégénérescence périodique et cyclique, à intervalle assez régulier, de leur partie viscérale (polypide) affectant leur tractus digestif, leur système nerveux central et une grande partie de leur musculature. En raison de l'absence d'un appareil excréteur, les déchets du métabolisme sont en partie rejetés par l'orifice anal, en partie accumulés dans les parois des différents segments du tube digestif. Celles-ci finissent par se déformer, se boursoufler, se rigidifier ; les différents segments sont à la fois victimes d'une intoxication et d'une impossibilité mécanique et physiologique d'exercer leur fonction digestive et

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

péristaltique ; ils finissent enfin par dégénérer et se nécroser. Une prolifération de cellules épidermiques vers l'intérieur conduira à la formation d'un bourgeon polypidien qui se différenciera progressivement en polypide fonctionnel formé d'une double composante, un centre nerveux néoformé et donc d'origine logiquement épidermique, et un tractus digestif complet, appareil qui devrait normalement être d'origine endodermique. Ceci signifie que certaines au moins des cellules épidermiques de l'individu adulte du Bryzoaire ont conservé la capacité morphogénétique d'une gastrula ; et ce phénomène, qui constitue une infraction ou une exception à la théorie traditionnelle des feuilletts embryonnaires, se reproduira plusieurs fois, sinon plusieurs dizaines de fois, tout au long de la vie de l'individu.

Chez les Phylactolaemates, au contraire, le polypide ne dégénère jamais et le même persistera de l'origine à la mort de l'individu. On ignore si le mécanisme ancestral ou originel est celui de la persistance continue ou celui de la dégénérescence périodique du polypide. Il nous paraît plus vraisemblable qu'il s'agisse de cette dernière éventualité ; en effet, chez les Phylactolaemates qui apparaissent par ailleurs comme les plus évolués des Bryozoaires, les logettes ne sont pas entièrement closes comme chez les Eurystomes et les Sténolaemates, mais confluent largement en profondeur, ce qui permet une meilleure circulation des métabolites à l'intérieur de la colonie, évite une accumulation des déchets du métabolisme dans un espace confiné, et empêche l'intoxication et la perte des fonctions mécaniques du polypide. Les facteurs nocifs au polypide sont donc dilués puis rejetés vers l'intérieur de la colonie et n'affectent donc pas sa survie.

Cette hypothèse est renforcée par le fait que le nouveau bourgeon de remplacement d'un polypide de Cténostome ne commence à se différencier que lorsque le polypide précédent est entré en nécrose, processus paraissant provoquer la levée d'une inhibition ; la présence d'un polypide fonctionnel semble empêcher le développement d'un autre dans la même zooécie, et ce n'est que lorsque le premier cité est entré en dégénérescence et n'émettrait donc plus un facteur inhibiteur que le nouveau polypide de remplacement commencera à se développer ; ce facteur est peut-être une neurosécrétion émise par le ganglion central du polypide fonctionnel. Or, on connaît précisément une autre espèce de Cténostome, marine (*Alcyonidium duplex*) chez laquelle les zooécies sont incomplètement cloisonnées entre elles, ce qui permet une diffusion des substances chimiques à l'intérieur de la colonie ; *Alcyonidium duplex* est la seule espèce de Bryozoaires chez laquelle deux polypides peuvent précisément cohabiter dans un même individu, le produit « bloquant » étant alors vraisemblablement trop peu concentré pour être efficace.

2. L'épistome

Chez les Phylactolaemates, il existe une petite languette qui fait défaut chez les autres Bryozoaires, l'épistome ; celui-ci se rabat au-dessus de l'orifice quand les tentacules sont invaginés ; il fait défaut chez les Cténostomes et constitue donc un caractère diagnostique des premiers. Il paraît être une adaptation corrélée aux grandes dimensions des zooécies.

Les Bryozoaires d'eau douce

Différents auteurs ont suggéré que l'épistome des Phylactolaemates soit homologue du prosome des lophophorates, et la cavité interne épistomiale d'un protocoele. Cette assimilation est très discutable puisque l'étude embryologique des Bryozoaires révèle que ces organismes ne sont aucunement des organismes de structure trimère, qu'ils sont dépourvus de prosome, de mésosome et de métasome. Si l'épistome était l'équivalent d'un prosome, cela conduirait à exclure les Phylactolaemates des Bryozoaires et à les placer phylogénétiquement au voisinage des Phoronidiens qui sont, quant à eux, de réels organismes trimères à coelome archimère alors que l'ensemble de leurs caractères ontogénétiques et structuraux permettent indiscutablement de les intégrer dans les Bryozoaires dont le coelome se forme par schizocœlie.

GRUHL *et al.* (2009) ont montré que, contrairement à une opinion longtemps admise, certaines espèces de Phylactolaemates ne possédaient pas d'épistome, celui-ci étant alors remplacé par une plage ciliée ; aussi cette structure, si elle est bien caractéristique des Phylactolaemates, n'en constitue pas un caractère général ni constant. Ils ont en outre constaté que la cavité interne de l'épistome communiquait avec la cavité générale de l'organisme et en constituait une ramification, au même titre que les diverticules coelomiques qui pénètrent à l'intérieur des tentacules. L'épistome ne leur paraît pas homologue à un prosome.

3. Dimensions et anatomie polypidiennes

Les zoécies des Phylactolaemates sont habituellement de grande taille, pouvant parfois mesurer 3 mm de long ; en revanche, celles des Cténostomes sont souvent plus réduites, généralement comprises entre 0,5 et 1 mm. Le polypide des premiers cités peut dès lors mesurer lui aussi de 1 à 2 mm, tandis que celui des Cténostomes a une longueur le plus souvent inférieure au demi-millimètre. Le tractus digestif des Phylactolaemates ne comporte jamais de région différenciée en gésier masticateur alors qu'elle existe chez au moins la grande majorité des Cténostomes d'eau douce, mais seulement dans quelques genres seulement chez les Cténostomes marins (Vésicularines). Il serait intéressant de rechercher une corrélation possible entre cette différenciation anatomique et un éventuel régime alimentaire particulier. Enfin, le nombre des tentacules est très élevé chez les Phylactolaemates (plusieurs dizaines), alors qu'il ne dépasse que rarement la vingtaine chez les Cténostomes.

4. Occlusion de la zoécie

Aucun opercule réel n'existe tant chez les Cténostomes que chez les Phylactolaemates. En revanche, dans une famille de Cténostomes dulcicoles, les Hislopiidae, le tégument de la région péribuccale est rigidifié, fortement cuticularisé, et constitue un épaississement ; mais celui-ci n'est pas différencié ni individualisé en opercule. Toutefois, s'il n'en a pas la structure, il assure en fait une fonction équivalente, comme chez deux autres familles très évoluées de Cténostomes marins, les Flustrellidridae et les Haywardzoontidae. Aucune explication de peut pour le moment être avancée pour expliquer cette adaptation ou convergence.

5. Reproduction asexuée

Les Cténostomes d'eau douce dans leur majorité, et les Phylactolaemates en totalité, présentent des structures de résistances, différentes dans les deux cas, qui ont donc une signification systématique, et qui contribuent à perpétuer l'espèce en cas de conditions éco-physiologiques défavorables. Chez les Cténostomes d'eau douce, ce sont les hibernacles, nodules aveugles de forme irrégulière et à paroi fortement chitinisée, libres ou sessiles et disposés en chaînes. Au retour du printemps, soit ils bourgeonnent des rhizoïdes sur lesquels se différencient et se développent de nouveaux individus, soit ils s'ouvrent pour constituer directement un cystide qui différenciera un nouveau polypide.

Chez les Phylactolaemates, il se différencie tout au long de l'année à l'intérieur de la zoécie, et en plus grande abondance à l'approche de la mauvaise saison, des structures de résistance auxquelles on donne le nom de statoblastes. Ils se différencient au contact du funicule mésodermique, complexe de filaments qui parcourt la zoécie, et sont libérés le plus souvent par destruction de la paroi zoéciale. Les statoblastes sont constitués d'une coque chitineuse bivalve, ornée de tubercules de morphologie spécifique, entourée par un flotteur localisé en position équatoriale et parfois porteur d'épines en nombre spécifique. Sous cette coque (POURCHER & d'HONDT, 1986-1987) et plaquée contre elle on observe une assise de cellules épidermiques ayant conservé des caractères d'indifférenciation, et entourant elle-même une volumineuse masse de vitellus apparemment syncytiale. Le flotteur est lui-même rempli de nombreuses alvéoles remplies d'air. Les statoblastes sont classés selon leur morphologie et leur fonction, et l'on distingue entre :

- les sessoblastes qui restent emprisonnés sur place, à l'intérieur des tissus de l'individu qui leur a donné naissance, après la mort de celui-ci ; ils ont pour vocation de perpétuer l'espèce localement. Ils s'ouvrent à l'arrivée de la belle saison pour donner naissance à un individu fondateur pourvu d'un polypide qui produira, par bourgeonnement progressif, une nouvelle colonie. Cette dernière s'accroîtra peu à peu par bourgeonnement de nouvelles zoécies et sera constituée des individus issus de plusieurs générations successives qui émettront eux-mêmes des statoblastes. Leur flotteur est incomplètement différencié ;
- les flottoblastes, grâce à leur flotteur bien développé et qui leur permet à la surface de l'eau, sont emportés passivement par les courants et finissent par se fixer sur un substrat, grâce à la substance visqueuse qui recouvre leur coque ou à l'aide des crochets terminaux de leurs épines (Fig. 2). Ils contribuent à la propagation de l'espèce dans l'espace en s'ouvrant pour donner naissance comme les précédents à une nouvelle colonie.
- les leptoblastes constituent un cas particulier de flottoblastes chez lesquels la différenciation du polypide débute avant la fixation au substrat.

Le développement des différents types de statoblastes a fait l'objet des études de plusieurs auteurs, notamment BRAEM (1890), BRIEN (1953, 1956) et MUKAI (1982). On a évalué jusqu'à 800 000 le nombre de statoblastes au mètre carré de surface dans le genre *Pectinatella*.

Les Bryozoaires d'eau douce

À partir du mois de mars, on observe au moins en cours d'année deux générations successives de déhiscence des statoblastes. Les colonies ainsi formées doublent de volume de 3,5 à 5 jours pendant l'été, de 4 à 7,5 jours au printemps, par une température optimale de 28-32°C, tandis que la croissance cesse à 12°. On a ainsi collecté au Japon des colonies de *Plumatella fungosa* d'un mètre de diamètre, alors qu'elles ne dépassent guère en Europe les dimensions d'une tête d'enfant, ce qui ne les a pas empêché, à certaines époques, de proliférer au point d'interrompre les conduits d'alimentation des bassins du château de Versailles ou des circuits de refroidissement de la centrale nucléaire de Chinon (d'HONDT, inédit). La longévité d'une colonie peut varier de trois mois à une grande partie de l'année.

6. Reproduction sexuée

Selon les familles de Cténostomes, elle conduit soit à la formation de larves bivalves aplaties latéro-latéralement encore mal connues et qui rappellent morphologiquement les cyphonautes de Cheilostomes, soit à la formation d'une larve cylindrique comme chez la quasi-totalité des autres Eurystomes. Ces larves subissent alors une métamorphose complexe conduisant à la formation de l'individu fondateur d'une nouvelle colonie, l'ancestrula. L'embryologie et l'histologie de ces larves sont encore très incomplètement connues (d'HONDT, 2005).

Chez les Phylactolaemates, les phases du développement larvaire sont télescopées avant la ponte, et l'on observe alors un phénomène de viviparité, l'organisme nageur qui est alors émis ayant déjà différencié un ou deux polypides (BRAEM, 1897) et étant immédiatement apte à se nourrir.

La reproduction sexuée a longtemps été considérée comme secondaire chez les Phylactolaemates. Il semble toutefois qu'elle soit prépondérante chez au moins une espèce, *Plumatella fungosa* (WÖSS, 2008). Les gonades mâles sont accolées au funicule, les gonades femelles se situant en position pariétale.

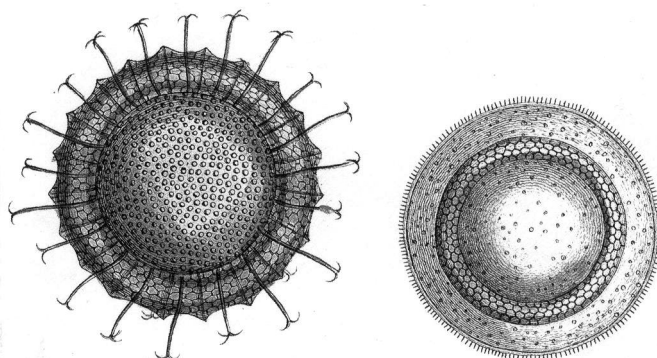


Figure 2

Deux flottoblastes, respectivement inerme et spinigère (d'après ALLMAN, 1856, Schématique).
Two flottoblasts, one unarmed and the other spined (after ALLMAN, 1856, schematic).

Écologie et distribution

Les Bryozoaires d'eau douce affectionnent plutôt les eaux claires et propres, préférant selon les espèces les eaux courantes ou stagnantes, les emplacements ni trop sombres ni trop ensoleillés, et se rencontrent de la surface à quelques mètres de profondeur. Les Cténostomes semblent mieux supporter une certaine variabilité des paramètres écophysologiques – et notamment la turbidité – que les Phylactolaemates. L'écologie de ces derniers et les facteurs limitants de leur distribution a fait l'objet de nombreux travaux, les contributions les plus marquantes ayant été celles de JULLIEN (1885), BUSHNELL (1973), WOOD & OKAMURA (2005) et MASSARD & GEIMER (2007).

La discontinuité de leur distribution géographique et leur apparition dans des pièces d'eau isolées suggèrent que leur dispersion est assurée par les oiseaux migrateurs. Les statoblastes peuvent ainsi adhérer, dans un étang, à la boue qui imprègne leurs pattes lorsqu'ils y pataugent et s'en libérer dans un autre étang ; leur transport de pièce d'eau en pièce d'eau s'explique aussi par le fait que des statoblastes ingérés par des oiseaux dans une localité résistaient aux sucs digestifs de ceux-ci et étaient rejetés par les voies naturelles dans d'autres stations plus ou moins éloignées de leur lieu d'origine. Certaines espèces sont cosmopolites et présentes sur plusieurs conti-



Figure 3

Le bras mort de l'Isle (Dordogne), seule localité actuellement connue de *Plumatella geimermassardi* en France. Cliché J.-L. d'HONDT.

*Oxbow lake of the river Isle (Dordogne), currently the only known French locality for *Plumatella geimermassardi*. Photograph by J.-L. d'HONDT.*

Les Bryozoaires d'eau douce

nents, comme par exemple les Phylactolaemates *Plumatella repens*, *P. fungosa* ou *Cristatella mucedo*. Une autre espèce, *Plumatella geimermassardi*, présente dans plusieurs pays d'Europe occidentale, n'est actuellement connue en France que d'une seule localité à quelques kilomètres de Périgueux, sur le cours de la rivière l'Isle, en Dordogne (Fig. 3). D'une façon générale, la distribution géographique des différentes espèces de la faune française demeure mal connue et demeure à être précisée, ce qui implique de nouvelles prospections.

Une espèce envahissante, *Pectinatella magnifica*, colonise actuellement l'Europe occidentale. Cette espèce nord-américaine est apparue à l'extrême fin du XIX^e siècle dans les estuaires de plusieurs grands fleuves du nord de l'Allemagne. Elle s'est propagée vers l'Est, et jusqu'à la Turquie, au XX^e siècle, mais sans franchir le Rhin du côté ouest (d'HONDT & MIGNOT, 2010). Sa première découverte en France, dans les Vosges, remonte à une quinzaine d'années (d'HONDT & CONDÉ, 1996). Depuis cette date, elle a gagné l'ensemble des bassins versants du Rhône et de la Saône, une grande partie de celui de la Seine, une partie de celui de la Garonne, le Massif Central, et a été rencontrée en Bretagne, dans le Lot-et-Garonne et en Corse (d'HONDT, 2009, 2010 ; d'HONDT & MIGNOT, 2010 ; NOTTEGHEM, 2009). Elle présente la particularité de constituer des colonies denses qui, à partir d'une certaine taille (une quinzaine de centimètres de diamètre), se détachent du substrat, viennent flotter à la surface de l'eau avant d'émettre leurs statoblastes et de venir s'échouer en épaves malodorantes, parfois en abondance, sur le bord des lacs. Cette espèce se reconnaît par le faible nombre des épines (de 12 à 14), terminées chacune par deux ergots, que portent les flotteurs. Les plus grandes colonies connues mesurent 2,5 m de long sur 0,5 m de large (Fig. 2, gauche).

Conclusion

Cette note constitue un plaidoyer en faveur de la recherche sur les Bryozoaires d'eau douce sur le territoire français et une incitation à combler nos lacunes dans la connaissance de leur distribution géographique en vue de l'établissement d'un catalogue actualisé des espèces et de leur répartition ; le problème est d'ailleurs identique pour nombre d'autres groupes zoologiques de la macrofaune d'eau douce (Hirudinées, Planaires, Cnidaires, Spongiaires, etc.). Ces organismes sont par ailleurs des bio-indicateurs de la qualité des eaux et de la santé des biotopes et méritent à ce titre un effort de prospection.

RÉFÉRENCES

- ALLMAN, G. J. (1856).- *Monograph of the Fresh-Water Polyzoa*. Ray Society, London, 121 p., 11 pl.
 BRAEM, F. (1890).- Untersuchungen über die Bryozoen des süßsen Wassers. *Zoologica* (Stuttgart), **2**, 1-134.

Bulletin de la Société zoologique de France 139 (1-4)

- BRAEM, F. (1897).- Die geschleschliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. *Zoologica* (Stuttgart), **10**, 1-96.
- BRIEN, P. (1936).- Contribution à l'étude de la reproduction sexuée des Phylactolaemates. *Mém. R. Hist. Nat. Belg.*, sér. 2, 3, 569-625.
- BRIEN, P. (1953).- Études sur les Phylactolaemates. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, **84**, 301-440.
- BUSHNELL, J.H. (1973).- The freshwater Ectoprocta : a zoogeographical discussion. In : G.P. Larwood (ed.), *Living and Fossil Bryozoa*, Academic Press, London, 503-521.
- G. GEIMER & J.A. MASSARD (1986).- Les Bryozoaires du Grand-Duché de Luxembourg et des régions limitrophes. *Trav. Sc. Mus. Hist. Nat. Luxembourg*, VII, 188 p.
- GRUHL, A., WEGENER, I. & BARTOLOMAEUS, T. (2009).- Ultrastructure of the Body Cavities in Phylactolaemata (Bryozoa). *J. Morph.*, **270**, 306-318.
- HONDT, J.-L. d' (2006).- État des connaissances sur le développement embryonnaire des Bryozoaires Phylactolaemates. *Denisia*, **16**, N. S. 28, 59-68.
- HONDT, J.-L. d' (2009).- Bryozoaires invasifs : quelques exemples. *Bull. Soc. Hist. Nat. Corse*, **726-727**, 67-79.
- HONDT, J.-L. d' (2010).- Les introductions et transplantations de Bryozoaires exotiques. In : *Plantes et Animaux voyageurs*, M.-F. Diot & B. de Foucault (ed.), Éditions du CTHS, Paris, 12-21.
- HONDT, J.-L. d' & B. CONDÉ (1996).- Une espèce de Bryozoaires d'eau douce (Phylactolaemates) nouvelle pour la faune française, *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851). *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon*, **65** (10), 322-426.
- HONDT, J.-L. d' & J.-P. MIGNOT (2010).- À propos de l'introduction du bryzoaire phylactolaemate *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) dans le lac de Vassivière en Limousin. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **135**, 1-2, 63-78.
- JULLIEN, J. (1885).- Monographie des Bryozoaires d'eau douce. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **10**, 91-207.
- LACOURT, A.W. (1968).- A monograph of the freshwater Bryozoa : Phylactolaemata. *Zool. Verhandl.*, **93**, 1-151.
- MASSARD, J.A. & G. GEIMER (2008).- Global diversity of Bryozoans (Bryozoa or Ectoprocta) in Freshwater : an update. *Bull. Soc. Nat. Luxembourg*, **109**, 139-148.
- MUKAI, H. (1982).- Development of Freshwater Bryozoans (Phylactolaemata). In : *Developmental Biology of Freshwater Invertebrates*, Allan R. Liss Inc., New York, 535-576.
- MUNDY, S.P. (1980).- A key to the British and European Freshwater Bryozoans. *Freshwat. And Biol. Ass. Scien. Publ.*, **41**, 1-32.
- NOTTEGHEM, P. (2009).- Évolution de la distribution de la Pectinatelle, *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851), Bryzoaire d'eau douce, en France et en Europe. *Rev. Sci. Bourgogne-Nature*, **9-10**, 188-197.
- POURCHER, A.-M. & J.-L. d'HONDT (1986-1987).- Étude ultrastructurale et microstructurale des flot-toblastes et des sessoblastes chez *Plumatella fungosa* (Pallas, 1768) (Bryozoaires, Phylactolaemates). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13^e sér., **8** (3), 209-216.
- PRENANT, M. & G. BOBIN (1956).- Bryozoaires. Première Partie : Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes. *Faune de France*, 60, Lechevalier, Paris, 398 p.
- WOOD, T.S. & B. OKAMURA (2005).- A new key of the freshwater Bryozoans in Britain, Ireland and Central Europe, with notes on their Ecology. *Freshwater Biol. Ass. Sc. Publ.*, **63**, 1-113.
- WÖSS, E. R. (2008).- The relative importance of different modes of reproduction and dispersal in *Plumatella fungosa* (Phylactolaemata : Pectinetellidae). In : *Bryozoa Studies 2007*, Virginia Museum of Natural History, S. P. 15, 329-338.