

Systematique et taxinomie

NOUVEAUX COMPLÉMENTS AUX « TABULAR KEYS FOR IDENTIFICATION OF THE RECENT CTENOSTOMATOUS BRYOZOA » ET REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE DES CTÉNOSTOMES

par

Jean-Loup d'HONDT

Les « Tabular keys for identification of the Recent ctenostomatous Bryozoa » (d'HONDT, 1983, 2014) ont été actualisées avec la prise en compte d'espèces récemment décrites pour lesquelles une clé tabulaire spécifique de détermination a été établie. L'application des méthodes de la phylogénie moléculaire pour la classification de ces organismes, avec des résultats contradictoires, est également commentée.

Les nouvelles espèces récemment décrites de Bryozoaires Cténostomes sont insérées dans la systématique du groupe après établissement de leur clé tabulaire spécifique de détermination. Remarques sur l'application parfois hasardeuse des méthodes de la phylogénie moléculaire dans la classification de ces organismes.

Mots-clés : Bryozoaires, Cténostomes, Clés tabulaires, identification.

New addenda to the “Tabular keys for identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa”, with remarks on the systematics of Ctenostomatous Bryozoa

The ‘Tabular keys for identification of the recent ctenostomatous Bryozoa’ (d'HONDT, 1983, 2014) are updated to take into account recently described species, for which a specific tabular identification key is established. The application of molecular phylogeny methods for the classification of these organisms, with contradictory results, is critically discussed.

Keywords: Bryozoa, Ctenostomata, tabular keys, identification.

Introduction

Les classifications, animale comme végétale, évoluent avec le temps (pour les Bryozoaires : d'HONDT, 1997), ceci pour différentes raisons : la découverte de nouveaux types d'organisation, la mise en évidence d'espèces cryptiques à l'intérieur de taxons jusqu'alors présumés bien connus ou considérés comme ayant une large distribution géographique, ou encore la reconnaissance d'une variabilité interspécifique plus large que prévue, ou l'identification de taxons de transition entre deux autres distincts. Aussi les auteurs sont-ils amenés à publier de nouvelles classifications en tenant compte de ces évolutions. Les Cténostomes (*Ctenostomona* Busk, 1852), dont le niveau hiérarchique dans la classification a varié au cours des temps, et que nous avons jugé opportun pour des raisons pratiques d'élever au rang de sous-classe (d'HONDT, 2016), avaient été isolés des autres Bryozoaires par BUSK (1852) pour des caractères de morphologie zoariale et plus secondairement d'anatomie. Les critères embryologiques, d'anatomie larvaire et de morphogenèse post-larvaire ont conduit d'HONDT (1977) à en proposer une classification phylogénétique réactualisée, confirmée par de nouveaux critères (d'HONDT, 1997, 2001, 2014, 2018).

La difficulté d'étude des Bryozoaires Cténostomes tient d'abord à l'impossibilité de faire un simple examen de l'exosquelette d'un individu pour le situer immédiatement dans la systématique et parfois de l'identifier presque instantanément (du moins dès lors que l'on dispose de matériel complet et présentant au moins presque toutes les structures dures ou fossilisables permettant l'identification), ce qui est le cas des Cheilostomes et des Cyclostomes. De ce fait, les Cténostomes sont souvent délaissés par les chercheurs. Leur identification nécessite en effet l'étude de caractères périssables, notamment l'anatomie des parties « molles », l'embryogenèse, la structure larvaire, les particularités de la métamorphose, complétés parfois par des traits écologiques ou comportementaux. Néanmoins, quelques nouvelles espèces continuent à être découvertes de temps en temps de par le monde.

Le seul ouvrage complet permettant de déterminer l'ensemble des espèces alors décrites depuis les origines (d'HONDT, 1983) avait été réactualisé (d'HONDT, 2014) par la prise en compte, d'une part des nouvelles espèces décrites depuis lors, d'autre part de travaux parus ultérieurement qui nous ont permis de rectifier des synonymies erronées ou de préciser les aires de distribution des espèces. Le présent travail constitue une deuxième réactualisation du mémoire initial de 1983. Il inclut quelques espèces décrites ces toutes dernières années, mais également quelques remarques critiques sur des prises de position hasardeuses et injustifiées rencontrées dans la littérature récente et qu'il conviendrait selon nous de rejeter.

Espèces additionnelles

Depuis la parution de la précédente mise au point (d'HONDT, 2014), douze nouvelles espèces et un nouveau genre ont été décrits par VIEIRA *et al.* (2014) des côtes du Brésil et une treizième par WAESCHENBACH *et al.* (2015). Ces auteurs

Compléments à la systématique des Cténostomes

ont en outre complété la distribution géographique d'autres Cténostomes préalablement connus.

Pour chacune de ces nouvelles espèces, nous avons établi une clé tabulaire de détermination suivant les normes que nous avons préalablement publiées, en fonction des caractères significatifs que nous avons identifiés dans chacun des genres où ces espèces doivent trouver place. La liste des caractères spécifiques propres à chacun de ces genres et la codification des différentes alternatives présentées par chaque caractère sont données dans nos travaux antérieurs (d'HONDT, 1983, 2014).

Nouveaux taxons

KG 390

Alcyonidium pulvinatum Vieira, Migotto & Winston, 2014 (ex - *A. mamillatum*, pars) : 17-18 ; 300-400 ; c ? ; t ; 2 ; 1.

KG 410

Alcyonidium exiguum Vieira, Migotto & Winston, 2014 : 11-13 ; 300 ; ? ; a ; 1 ; a ; 1 ; 1 ; 2. Substrat : *Amathia* (Bryozoaires Cténostomes).

Alcyonidium torquatium Vieira, Migotto & Winston, 2014 : 14-17 ; variable (?) ; a ; b ; 1 ; a ; 2 ; 1 ; 2-3. Colonie émettant de courtes pousses dressées. Très longue colerette sétigère. Espèce assez proche de l'*A. mytili* européenne, mais, contrairement à elle, émettant de petits lobes. Substrat : gorgones.

Alcyonidium vitreum Vieira, Migotto & Winston, 2014 : 14-16 ; 300-550 ; ? ; a ; 1 ; a ; 1 ; 2 ; 2 ? ; 3. Espèce ressemblant à *A. polyoum* caractérisée par la petite taille (quelques millimètres) et la transparence des colonies ; œufs oranges. Substrat : rochers, Bryozoaires, Cirripèdes.

KG 490

Alcyonidium pulvinatum (ex - *A. mamillatum*, pars) Vieira, Migotto & Winston, 2014 : s ? ; 17-18 ; 2. Zoécies grisâtres ou brunâtres. Substrat : stolons de Bryozoaires et d'Hydres ; coquilles de Mollusques.

KG 940

Jebramella Vieira, Migotto & Winston, 2014 (espèce unique : *Jebramella angusta* Vieira, Migotto & Winston, 2014). Se différencie du genre *Valkeria* par son mode d'incubation : externe chez *Jebramella*, interne chez *Valkeria*. Tentacules rectilignes. Substrat : cailloux.

KG 770

Amathia dhondti Waeschenbach Vieira, Reverter-Gil, Souto-Derungs, Nascimento & Fehlauer-Ale, 2015 (ex - *A. vidovici*, pars) : Brésil. Stolons beaucoup plus longs chez les spécimens du Brésil que pour ceux de *A. vidovici* de Floride. Même formule que celle donnée par d'HONDT (1983) pour la cosmopolite *A. vidovici*.

Bulletin de la Société zoologique de France 142 (2)

KG 760

Bowerbankia ernsti (ex – *B. gracilis*, pars) Vieira, Migotto & Winston, 2014 : - ; e ; g ; i ; i - ; 8 ; 400-600 ; 140-200. Espèce sub-américaine se différenciant de *B. gracilis* par le port des colonies, formant des réseaux, et la couleur jaune des embryons.

Bowerbankia evelinae (ex – *B. maxima*, pars) Vieira, Migotto & Winston, 2014 : - ; r ; i ; n ; 8 ; 760-1400 ; 300-320. Diffère de *B. maxima* par un stolon beaucoup plus grêle et un diamètre moindre des zoécies.

Bowerbankia mobilis (ex – *B. caudata*, pars) Vieira, Migotto & Winston, 2014 : - ; r ; i ; - ; ! ; 550 ; 70-120. Cette espèce se caractérise par le fait que le polypide porte des marques blanches et présente une considérable variabilité dans le diamètre du stolon. Autozoécies mobiles sur leur base flexible, orthogonales au substrat pour leur prise de nourriture.

KG 545

Palonicella brasiliensis Vieira, Migotto & Winston, 2014 : e ; r ; a ; c ; c ? ; z ; ? , ; ? ; ? ; ? . Diffère de *P. nutans* par le nombre des tentacules (7-9 pour *P. nutans*, 18-20 pour *P. brasiliensis*). Intertidale. Substrat : Cirripèdes, coquilles de Mollusques, Bryozoaires Cténostomes.

KG 580

Nolella elizae Vieira, Migotto & Winston, 2014 : i ; e ; o ; 20-220 ; 600 ? ; - ; c. Très proche de *N. dilatata*, diffère de *N. gigantea*. Se caractérise par la couleur orange et la grande longueur de ses tentacules (0,6 mm).

KG 620

Sundanella rosea Vieira, Migotto & Winston, 2014 (ex – *Victorella sibogae*, pars): se différencie de *V. sibogae* par le nombre de ses tentacules (31), contre une vingtaine chez *V. sibogae*.

KG 655

Victorella araceae Vieira, Migotto & Winston, 2014 : 800-1200 ; a ; q ? ; r ? ; n ; ? ; b. Substrats : rochers, coquilles, supports artificiels.

Compléments de description

Alcyonidium polypylum Marcus, 1941 : orange à brun-rouge.

Alcyonidium hauffi Marcus, 1939 : de nombreuses petites coenozoécies entre les autozoécies.

Bantariella firmata (Marcus, 1938) (ex – *Mimosella*) : transféré par VIEIRA *et al.* (2014) dans le genre *Bantariella* en raison de l'existence de chaînettes de zoécies stoloniales impaires.

Compléments à la systématique des Cténostomes

Nouvelles récoltes

- Aeverrilia setigera* (Hincks, 1887) : Brésil
Alcyonidium hauffi Marcus, 1939 : Brésil
Alcyonidium polypylum Marcus, 1941 : Brésil
Anguinella palmata van Beneden, 1845 : Brésil
Arachnoidella evelinae (Marcus, 1937) : Sao Paulo (Brésil)
Nolella sawayai Marcus, 1938 : Sao Paulo (Brésil)
Nolella stipata Gosse, 1855 : Brésil.
Zoobotryon verticillatum (Delle Chiage, 1822) : Brésil

Remarques systématiques

WAESCHENBACH *et al.* (2015) ont proposé de réunir les genres *Amathia*, *Bowerbankia* et *Zoobotryon* en un genre unique, *Amathia* Lamouroux, 1812. Leur prise de position repose sur des arguments de biologie moléculaire, montrant qu'ils seraient eux-mêmes paraphylétiques et que certaines espèces à prétendue large répartition géographique pourraient en fait constituer des espèces cryptiques (les spécimens d'*Amathia vidovici* de Floride et du Brésil ont été reconnus comme appartenant à deux espèces différentes, dont la plus méridionale a été nommée *A. dhondti* par WAESCHENBACH *et al.*, 2015). Pourtant, ces trois genres sont morphologiquement bien individualisés et bien circonscrits et ils ne peuvent être confondus, à l'exception de rarissimes cas de colonies juvéniles d'une ou deux des espèces incriminées, et qu'il est impossible d'assigner à un autre genre aucune des espèces rangées dans l'un quelconque d'entre eux.

Le but de la systématique est d'ordonner nos connaissances de façon à faciliter et de rendre cohérente la classification des organismes. On peut se demander en quoi le fait de regrouper trois genres en un seul genre simplifiera la classification, puisqu'il faudra alors regrouper dans un nouveau taxon intermédiaire, du rang de sous-genre, chacun des trois genres naturels actuellement existants, définis par des critères morphologiques (et impossibles à confondre). Et si l'on admet effectivement que chacun de ces trois genres n'est pas génétiquement naturel mais para- ou paraphylétique, il faudra en plus, logiquement, définir à l'intérieur de chacun d'entre eux un taxon de rang subordonné, un taxon infra-générique, qui pourra ne pas obligatoirement être identifié morphologiquement ou anatomiquement, mais seulement par une analyse génétique de biologie moléculaire, ce qui reviendrait à demander à chaque naturaliste d'être lui-même en plus un généticien maîtrisant les techniques correspondantes et ayant accès au laboratoire adéquat, dès lors qu'il voudra identifier le moindre spécimen d'*Amathia* ou de *Bowerbankia*, genres très répandus dans la nature, et dont plusieurs espèces parfois faciles à confondre cohabitent déjà parfois dans une même localité. Or, tout naturaliste n'est pas obligatoirement un biolo-

Bulletin de la Société zoologique de France 142 (2)

giste moléculaire, et cela reviendrait en outre à obliger *de facto* les zoologistes amateurs à limiter leurs activités. Surtout que ces genres présentent parfois une forte diversité spécifique (on connaît actuellement de par le monde 93 espèces valides d'*Amathia*).

Une telle dérive témoigne de la conception qui envahit de plus en plus de chercheurs des jeunes générations, et qui veut que la biologie moléculaire soit une panacée imparable et d'une fiabilité indiscutable devant laquelle il faut s'incliner aveuglément, résolvant tous les problèmes phylogénétiques et systématiques. Alors qu'elle ne constitue qu'un outil parmi d'autres, et que la possession de gènes en commun ne signifie pas obligatoirement une parenté phylogénétique, mais peut simplement indiquer que des organismes très différents peuvent posséder et exprimer des mécanismes physiologiques ou des structures en commun, mais acquis indépendamment. La possession par plusieurs organismes différents de séquences génétiques en commun peut effectivement, dans de nombreux cas d'alignement, permettre de confirmer leur proximité phylogénétique, surtout si d'autres caractères le laissent déjà supposer. Dans une telle opportunité, l'étude de biologie moléculaire permet de confirmer un apparentement phylogénétique. C'est effectivement la situation présentée par les trois genres de Cténostomes Vésicularines incriminés, mais c'est outrepasser les capacités de la technique que de l'utiliser pour fusionner des genres parfaitement bien individualisés morphologiquement. En revanche, l'outil que constitue la biologie moléculaire peut être d'une très grande utilité pour différencier de potentielles espèces cryptiques, sympatriques ou allopatriques, qu'aucun caractère externe, même biologique ou morphogénétique, ne permet de différencier avec certitude. Ce travail a aussi le mérite de confirmer la difficulté d'étude des Cténostomes Vésicularines, une complexité qui peut ainsi inciter des auteurs à rechercher d'autres méthodes de compréhension de la systématique de ce groupe, sans toujours avoir conscience des limites de celles-ci.

S'il est effectivement possible que les *Amathia* et les *Bowerbankia* soient malgré tout des genres artificiels et polyphylétiques (le genre *Zoobotryon* est monospécifique), c'est également à ce niveau que la systématique phylogénétique peut être utile, à la condition évidente de ne pas vouloir lui faire donner des interprétations qu'elle est incapable de fournir. Si l'on présente pour étude deux extraits, provenant chacun d'un organisme différent, à un phylogéniste moléculaire, il en extraira les ARN et les ADN, alignera les séquences supposées homologues, analysera leurs différences, les quantifiera, établira leur quotient ou leur pourcentage d'affinités, recherchera les éventuelles séquences communes, et pourra peut-être ainsi indiquer à quelles grandes lignées phylogénétiques ils appartiennent respectivement, mais sera objectivement incapable de dire s'ils relèvent de deux espèces, de deux genres ou de deux familles de la classification animale ; qui, celle-ci, rappelons-le, est établie par des humains, les systématiciens, en fonction de leur expérience personnelle des groupes d'animaux correspondants, qui est elle-même subjective et variable d'un individu à l'autre.

Compléments à la systématique des Cténostomes

L'aveuglement des « molécularistes » est parfois tel qu'ils en viennent à invoquer, pour justifier la suprématie et l'infailibilité de leur outil biologique sur la totalité des observations accumulées durant les générations par les naturalistes, qu'ils aient été des zoologistes descriptifs ou expérimentaux, que toutes les approches autres que la leur sont « plastiques » et, de ce fait, non fiables. De toute façon, il apparaît comme prématuré pour un systématicien de fonder une classification sur des arguments moléculaires, qui ne sont pas fiables dans tous les cas (ce qu'ignorent peut-être certains des co-auteurs de la publication citée en référence), au détriment ou au mépris de la totalité et de la convergence des observations qui conduisent à des conclusions différentes des siennes. Et le fait (d'HONDT, 2015) de voir des biologistes moléculaires faire ressortir côte-à-côte des espèces que tout oppose, sans même être conscients de l'absurdité de leurs résultats, ni sans souligner en quoi ces derniers sont aussi « originaux », souligne la fiabilité toute relative de leurs interprétations, à laquelle pourtant ils contribuent ainsi à donner une légitimité injustifiée, et parfois pour certains d'entre eux par une connaissance insuffisante de leur matériel biologique d'étude. N.B. : Extrait de WAESCHENBACH *et al.* (2015) : « The respective monophyletic status for *Amathia* and *Bowerbankia* has recently been put into question by molecular evidence (Waeschenbach *et al.* 2012a). Furthermore, morphological examination of adult colonies (Souto *et al.*, 2011; Gordon & Spencer Jones, 2013) and larvae (Zimmer & Woollacott, 1993; Santagata, 2008a, b) has revealed a number of shared features, demonstrating their close relationship ».

Les autres critères permettant une approche fiable de la systématique de Vésicularines concernent tant les adultes que les larves, aussi bien les dimensions et l'ornementation cystidienne que des stolons, les sites de bourgeonnement zoéciaux, ou que l'anatomie et la couleur des larves – l'attention sur ce dernier caractère ayant été apportée par RYLAND (1958) et REDIER (1972) –, la couleur des stolons pouvant être de son côté sujette à une relative variabilité, notamment en fonction de l'âge. La longueur et l'emplacement de la portion du stolon présentant les compétences au bourgeonnement autozoécial, ou le mode de bifurcation ou de trifurcation du stolon, sont également des critères d'identification très utiles.

RÉFÉRENCES

- BUSK, G. (1852).- *Catalogue of marine Bryozoa in the collections of the British Museum. Trustees of the British Museum*, I, 1-54, II, 55-120.
- HONDT, J.-L. d' (1977).- Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogénèse 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' (2001).- *Flustrina versus Neocheilostomina* (Bryozoaires). Remarques sur la biosystématique aux niveaux supraspécifiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **126** (4), 391-406.

Bulletin de la Société zoologique de France 142 (2)

- HONDT, J.-L. d' (2014).- *Addendum et Corrigendum* aux « Tabular keys for identification of the recent ctenostomatous Bryozoa ». *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. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **45**, 1-141.
- HONDT, J.-L. d' 2016.- Biosystématique actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **141** (1), 15-23.
- HONDT, J.-L. d' (2018).- Réflexions sur le polyphylétisme plausible des Bryozoaires Cheilostomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **143** (4), 227-244.
- REDIER, L. (1972).- Color – An aid to identification of Cheilostomatous Bryozoa (Polyzoa Ectoprocta). *J. scient. Labs Denison Univ.*, **53** (4), 41-49.
- RYLAND, J.S. (1958).- Embryo colour as a diagnostic character in Polyzoa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **1**, 552-556.
- VIEIRA, L.M., MIGOTTO, A.E. & WINSTON, J.E. (2014).- Ctenostomatous Bryozoa from Sao Paulo, Brazil, with descriptions of twelve new species. *Zootaxa*, **3889** (4), 485-524.
- WAESCHENBACH, A., VIEIRA, L.M., REVERTER-GIL, O., SOUTO-DERUNGS, J., NASCIMENTO, K.B. & FEHLAUER-ALE, K.H. (2015).- A phylogeny of Vesiculariidae (Bryozoa, Ctenostomata) support synonymization of three genera and reveals possible cryptic diversity. *Zool. Scr.*, **44** (6), 667-683.

(reçu le 18/12/2018 ; accepté le 06/04/2019)
mis en ligne le 29/06/2019