



Le super-ordre Ctenostomona Busk, 1852 (Bryozoaires), plus de trois demi-siècles après sa définition : quelques questions

Jean-Loup d'HONDT¹

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », CP 51, 55, rue Buffon, 75005 Paris (e-mail : jean-loup.dhondt@mnhn.fr).

Manuscrit reçu le 15/11/2021, accepté le 12/02/2022, mis en ligne le 03/05/2022

Résumé	Redéfinition du super-ordre Ctenostomona (Bryozoaires), et principales interrogations actuelles sur la nature des caractères morphogénétiques utilisés dans sa reconstitution phylogénétique.
Mots-clés	Bryozoaires, Cténostomes, redéfinition, interrogations phylogénétiques.
	Redefinition of the super-order Ctenostomona (Bryozoa) and main present questions on the nature of the morphogenetic characters intervening in their phylogenetical reconstitution
Abstract	In the Bryozoa larvae, main systematical and phylogenetical features are the relative indifferenciation of some cell categories, able to evolve differently according the lineages, with the consequent particularities in the larval structure and the metamorphosis. Some essays of cells dissociations have confirmed that these phenotypical apparently indifferenciated cells are in fact pre-programmed.
Keywords	Bryozoa, Ctenostomona, redefinition, some phylogenetic questions.

Introduction

Les anciens auteurs n'avaient qu'une idée très approximative de ce qu'étaient les Bryozoaires, des caractères permettant de la considérer comme représentant une réelle entité systématique, et quels étaient les plus fondamentaux d'entre eux. Les différentes espèces constituant le super-ordre des Cténostomes (redéfini ci-après par d'HONDT) étaient distribuées en différents points de la classification des « Zoophytes » (LAMARCK, 1816 ; LAMOUREUX, 1816) sans conscience de leur proximité phylogénétique. BUSK (1852) fut le premier auteur à les considérer comme une entité, un groupe systématique authentique qu'il a brièvement défini sur des critères morphologiques et de nature de l'exosquelette, les considérant alors comme un Ordre. Cette classification a été utilisée par la collectivité scientifique pendant plus de 120 ans ; dans l'intervalle, quelques chercheurs, conscients de la pauvreté des caractères morphologiques utilisables dans la taxinomie de ce groupe, ont pris en considération à cet effet des caractères anatomiques ou morphogénétiques adultes et larvaires (SOULE, 1953, 1954 ; PRENANT & BOBIN, 1956) de plus

en plus précis au fur et à mesure que la définition des genres et des espèces a demandé l'emploi de nouveaux caractères, plus fins, de discrimination. JEBRAM (1973), se fondant sur les différences morphologiques et développementales dans le nombre, l'ordre d'apparition et la distribution des muscles, a approfondi la classification des Cténostomes. D'HONDT (1977d, 2016) a utilisé la morphologie et l'anatomie larvaires, ainsi que les modalités du développement et de la métamorphose, incluant les phénomènes ontogénétiques d'apoptoses, de régressions embryonnaires, de suppléances morphogénétiques et d'hyper-développements de divers organes, pour expliquer la diversité de ce groupe. Il a ainsi remanié en conséquence la systématique des Cténostomes et, par extension, celle de l'ensemble des Bryozoaires (d'HONDT, 2016).

Ces dernières années, différents auteurs ont fait plus largement appel que leurs prédécesseurs, dans leurs travaux d'anatomie comparée ou de systématique, ou lors de monographies, aux critères apportés par l'anatomie et l'observation cytologique (tels COOK, BOCK & GORDON, 2018 ; SCHWAHA *et al.*, 2020 ; le remarquable traité de SCHWAHA, 2020).

Généralités

Indépendamment de la classification systématique des Bryozoaires, on peut reconnaître parmi eux quelques grandes lignées ou tendances évolutives : les Phylactolamates (qui regroupent une centaine d'espèces dulcicoles), les Stenolaemates (dont il est difficile de préciser le nombre d'espèces en raison du nombre des cas de polymorphisme qui y ont été recensés ; approximativement et sous toutes réserves : 250), et les Eurystomes. Ces derniers comprennent plus de 85 % de l'ensemble des Bryozoaires connus, et sont subdivisés entre Cheilostomes (85-90 % des espèces, dont presque toutes – à l'exception de quelques familles mineures constituant les Inovicellata, les Scrupariines et les Malacostèges – appartiennent à un même groupe monophylétique) et Cténostomes ; ces derniers constituent un ensemble d'apparence hétérogène, en fait très polyphylétique d'environ 350 espèces identifiées partagées entre 9 ordres bien individualisés (d'HONDT, 2016), et paraphylétique par rapport aux Cheilostomes, donc aucune apomorphie ne le définit. À l'exception des trois groupes précités dont le développement est incomplètement connu ou complètement inconnu, tous les Cheilostomes présentent le même type de développement et une unité monophylétique de plan d'organisation modulé par des variantes d'ampleur limitée (présence ou non de coénozoécies, de rhizoïdes, ovicelle externe ou endozoéciale, modes différents de calcification dont de la face frontale, etc.) autour d'un même modèle (d'HONDT, 1977c). Chez les Cténostomes, le mode de développement est quasiment ou totalement ignoré dans certaines familles, mais il a déjà été distingué neuf directions évolutives dont chacune a justifié la création d'un taxon de rang supérieur à la famille, soit neuf ordres (d'HONDT, 2016). Il en est résulté une classification des Cténostomes nettement plus complexe que celle de BUSK (1852), mais plus conforme à la logique et à la phylogénie, d'autant plus qu'on ne connaît aucun taxon intermédiaire entre ces sous-ordres.

Ce n'est que depuis l'intensification des recherches sur la morphogenèse et l'ontogenèse que la systématique phylogénétique des Bryozoaires a pu commencer à être débroussaillée, même si elle est parfois incomplète ou imprécise concernant les affinités de certaines familles encore insuffisamment étudiées. Si la définition générale des Bryozoaires est maintenant facile à établir (d'HONDT, 2004-2005), celle des Cténostomes, qui ne repose que très partiellement sur la prise en compte du squelette mais sur l'étude des parties molles, larvaires, morphogénétiques et adultes, nécessite souvent la considération d'un ensemble, ou d'un puzzle, de caractères larvaires et imaginaux, de nombreux caractères s'excluant parfois mutuellement, sans règle apparente et paraissant parfois arbitraire. Elle repose sur une mosaïque de caractères différant d'une famille à une autre et dont chaque ensemble caractérise et définit une famille donnée. La classification proposée par d'HONDT (2016) repose sur le plus petit dénominateur commun de l'ensemble des Cténostomes.

Contrairement aux Phylactolamates (d'eau douce), aux Cyclostomes et aux Cheilostomes (tous deux marins), la lignée des Cténostomes est à la fois présente dans les milieux marins et d'eau douce, même si la plupart de ces

familles ne colonise que l'un ou l'autre d'entre eux. La reproduction asexuée, qui se déroule (néanmoins à partir des tissus mésodermiques) chez les Cténostomes selon des modalités spécifiques, en fonction des groupes où elle est connue (hibernacles, nautozoïdes), a un équivalent fonctionnel mais non homologue ontogénétiquement chez les Phylactolamates, les statoblastes. Il faut aussi remarquer que près des deux tiers des espèces de Cténostomes actuellement décrites ne relèvent que de deux genres comptant chacun environ une centaine d'espèces, *Alcyonidium* Lamouroux, 1813 et *Amathia* Lamouroux, 1812. La détermination des *Alcyonidium* nécessite souvent la dissection (souvent malaisée) des zoécies, l'utilisation des caractères cytologiques, ou des études électrophorétiques enzymatiques ou moléculaires ; dans ce genre (MARCUS & d'HONDT, 1998), il existe des variations clinales géographiques intraspécifiques dont la régularité est altérée par l'existence de barrières topographiques ou écologiques (insularité, bras de mer, écoulement d'eau douce) dont certaines permettent en outre de délimiter des isolats génétiques spécifiques. Il existe aussi dans ce même genre *Alcyonidium*, ou entre celui-ci et des genres morphologiquement similaires, des espèces cryptiques [*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) et *A. gelatinosum* (Linnaeus, 1761) ; *Alcyonidium rylandi* d'Hondt & Goyffon, 2005 et *Alcyonidioides mytili* (Dalyell, 1848), etc.] différant essentiellement par leur biologie ou leur développement.

Le genre *Amathia*, quant à lui, a périodiquement fait l'objet de révisions partielles et critiques (d'HONDT, 1983 ; CHIMONIDES, 1987 ; WAESCHENBACH *et al.*, 2015 ; HIROSE, GORDON & d'HONDT, 2019). Chaque espèce fait à présent l'objet d'une formule caractéristique, pouvant comporter parfois une très longue séquence de l'expression, chez elle, de la modulation spécifique de tel ou tel d'un caractère déterminé, et dont le nombre peut atteindre une quinzaine. Chaque genre et chaque espèce peuvent donc être définis par une séquence de paramètres spécifiques qui lui sont propres. Chaque espèce d'*Alcyonidium* ou d'*Amathia* a généralement par ailleurs une aire de distribution géographique plus ou moins délimitée, mais les espèces à répartition polaire ou abyssale semblent coloniser des surfaces plus vastes. Seules quelques-unes d'entre elles paraissent relativement cosmopolites, comme par exemple les Clavoporididae bathyales et abyssales (DAVID & POUYET, 1986) ou peut-être *A. polyoum* (cf. KLUGE, 1975).

Définition

Depuis la définition initiale des Cténostomes, que nous devons à BUSK (1852), chacun des auteurs d'une révision plus importante d'une partie ou de la totalité de ce groupe, ou d'une faune locale, en a donné sa propre définition. Celle-ci inclut un certain nombre de caractères fondamentaux, identiques et communs à l'ensemble des spécialistes, notamment les systématiciens, d'autres fluctuent en fonctions de l'importance relative que leur accordent les chercheurs. Un consensus (BUSK, 1886 ; HARMER, 1915 ; PRENANT et BOBIN, 1956 ; d'HONDT, 1983 ; HAYWARD, 1985 ; DE BLAUWE, 2009 ; REVERTER-GIL *et al.*, 2016) s'est établi en faveur de la priorité des caractères suivants : compo-

tion de l'exosquelette (chitineux), le mode de bourgeonnement de l'autozoécie, la présence dans certaines familles de coenozoécies et de rhizoïdes, l'absence d'opercule ou l'élaboration d'un opercule primitif ou encore d'un orifice bilabié, l'anatomie et la métamorphose larvaires et l'ontogénèse dans son ensemble, la distribution et l'ordre d'apparition des muscles.

Une nouvelle définition des Bryozoaires Cténostomes peut, en fonction des connaissances les plus récentes sur ce taxon, s'établir comme suit (une définition prenant en compte la diversité morpho-anatomique du groupe et tenant compte de sa variabilité intergénérique) :

« Bryozoaires à exosquelette uniquement chitineux, jamais calcifié, peu rigide, dont les zoariums peuvent présenter une certaine variabilité individuelle en fonction des familles, et parfois une variabilité zoariale importante au sein d'une même espèce et parfois d'une même colonie ; mais en revanche un même mode de port colonial (encroûtant, arbustif, incrustant, flabelliforme, claviforme, cylindrique, columniforme, linéaire, ramifié ou non, disjoint ou non). Tégument lisse parfois porteur d'épines ou de verrues. Zoécies, soit dressées de section généralement circulaire, soit encroûtantes de section généralement parallélépipédique, parfois plus ou moins arrondie ; toutes présentent un orifice sur la face ou à l'extrémité supérieure, le plus souvent plus ou moins distalement, très rarement dans la région centrale, quasiment toujours porté un péristome. Les autozoécies, isolées ou groupées, sont portées dans certains cas à l'extrémité (généralement distale) de stolons primaires, directement ou séparés de ceux-ci par de courts stolons secondaires, tous ces stolons étant coénozoéciaux. Autres coénozoécies rares, les plus fréquentes étant les rhizoïdes fixant des colonies dressées ou cupuliformes au substrat. Orifice de sortie des tentacules généralement circulaire, quelquefois quadrangulaire (dans certains cas alors avec une protubérance spiniforme à chaque angle), très exceptionnellement pentagulaire, parfois plus large que long, pouvant alors différencier une ébauche de lèvres proximale. Tube digestif normal, pouvant différencier dans des genres éparés un gésier inséré dans le parcours de l'œsophage. Colonies formées en général par un grand nombre d'autozoécies, mais dans de rares cas de seulement deux, l'une fonctionnelle, l'autre de remplacement et ne se développant que lors de l'entrée en régression de la précédente. La collerette est généralement bien différenciée, mais elle est très réduite dans certains genres. Incubation des œufs dans la gaine tentaculaire, localement différenciée en une sorte de placenta. Longévité de la larve libre (larves nues) réduite en général à quelques heures, à l'exception des larves de type pseudocyphonautes (porteuses d'une coquille) où elle atteint deux à trois jours, grâce à la transformation du tube digestif en réserve énergétique (accumulation de glycogène). Chez les espèces dont le tissu palléal larvaire se dévagine précocement, au cours de l'embryogenèse, ou chez celles dont la structure est la plus primitive, ce tube digestif larvaire dégénère au cours de l'embryogenèse. Dans certaines lignées, la structure larvaire peut se modifier considérablement au cours de l'évolution. Le premier polypide de l'ancestrula dérive selon les cas du tissu palléal ou du tissu infracoronal larvaires, ou exceptionnellement de la participation des deux.

Les colonies pouvant selon les familles être sessiles, psammiques, pélagiques, flabelliformes, rampantes ou encroûtantes, et se rencontrent selon les cas en zone intercotidale, sublittorale, bathyale, abyssale, ou en pleine mer et en pleine eau. »

Il est habituellement impossible, tant les types d'organisation sont différents, de reconstituer une phylogénie des genres et des familles de Cténostomes. WAESCHENBACH *et al.* (2012) l'ont tentée par des méthodes de biologie moléculaire, mais leurs premiers résultats – qui confirment, et avec moins de précision, ceux auxquels ont abouti depuis déjà de nombreuses années les zoologistes – demeurent encore très partiels. Il est toutefois vraisemblable que les Flustrellidridae (dont la très lointaine parenté avec les Alcyonididae est tout à fait possible) dérivent des Hislopiidae (d'HONDT, 1986) et que les *Monobryozoon* Remane, 1936, les Clavoporidae et les Pachyzoidae dérivent indépendamment, les uns comme les autres, des Alcyonidiidae (d'HONDT, 2021a). Les Vesiculariidae constituent un ensemble monophylétique, tout comme les Arachnidiidae. Les Benedeniporidae présentent un mode de ramification en « godets » très primitif et qui permet de supposer qu'ils se placent, certes dans une ramification paraphylétique, vers la base de l'évolution des Cténostomes (d'HONDT, 1986) ; toutefois la méconnaissance de leurs larves et de leur métamorphose ne nous permet pas de confirmer cette hypothèse (d'HONDT & GERACI, 1975). Le modèle « *Alcyonidium* encroûtants » est simultanément représenté par une à quatre espèces cryptiques dans chaque partie du monde, occupant parfois la même niche écologique, cohabitant dans une même localité sur un même substrat, mais il semble que deux de ces espèces ne colonisent pas, par exemple, la même touffe d'algues ou la même coquille ; en revanche, deux espèces d'*Alcyonidium* nettement distinctes peuvent cohabiter sur le même substrat et ne s'excluent pas mutuellement [par exemple *A. polyoum* et *A. hirsutum* (Fleming, 1828)]. Une convergence morphologique existe entre *Alcyonidium rylandi* d'Hondt & Goyffon, 2005 et *Alcyonidioides mytili* (Dalyell, 1847), indifférenciables par leurs caractères morphologiques, leur biologie, leur période de reproduction et leur substrat de prédilection, mais faciles à distinguer par leurs modèles structuraux larvaires respectifs. D'un point de vue paléontologique, quelques genres ont disparu, beaucoup ne sont pas connus à l'état fossile, et les traces les plus anciennes remontent au Jurassique (pour des espèces encroûtantes) et à l'Ordovicien (espèces perforantes) ; mais il est vrai que, non calcifiés, les Cténostomes sont difficilement préservés ; le mieux par immuration.

Le problème des reconstitutions phylogénétiques

Les Cténostomes correspondent à un modèle évolutif du plus haut intérêt puisqu'à partir d'un archétype présomptif (et inconnu) (cf. d'HONDT, 1977c), mais qu'il est logique de situer au voisinage des Alcyonidiidae, se sont différenciées différentes lignées phylogénétiques distinctes qui n'ont pu prendre naissance qu'à partir d'« accidents » génétiques – indifféremment de leur déterminisme et de nature – et devenus héréditaires. Les uns sont apparemment simples, d'autres plus complexes et qui ne peuvent être

débrouillés que par des études génomiques ; leur nombre et leur diversité à l'intérieur d'un même modèle biologique en font un matériel de laboratoire propice au développement d'un programme expérimental spécifique. Le premier de ces « accidents » résulte dans l'apparition d'apoptoses, dégénérescences cellulaires génétiquement pré-programmées et qui se traduisent chez l'animal ou chez l'embryon par la non-formation ou la nécrose de lignées cellulaires déterminées. Et par suite la non-apparition des organes auxquelles elles auraient dû donner naissance ; soit on n'en trouve aucune trace chez l'embryon, soit ils commencent leur différenciation mais celle-ci avorte, et l'ébauche devient un organe d'accumulation ou de réserve. Ces « accidents » peuvent consister en :

– absence dès l'origine de formation chez l'embryon, avant dégénérescence, de l'ébauche du tractus digestif. Au mieux, il régresse au cours du développement embryonnaire pour devenir une simple poche épithéliale banale constituée d'une catégorie cellulaire unique, au cytoplasme dense et au noyau de forme relativement irrégulière devenant une réserve de glycogène (Flustrellidridae) (d'HONDT, 1977a). Dans le cas des Alcyonidiidae, dans l'intérieur de cette poche s'accumule une concrétion, sous forme d'une sécrétion organique de consistance dure (rayant la lame du rasoir) (d'HONDT, 1973), mais qui se ramollit à la fin de la vie larvaire, présentant alors des images de lyse ; elle est interprétée comme un métabolite utilisable lors de la métamorphose. Chez les *Bowerbankia* Farre, 1837, on observe la dégénérescence en début de l'embryogenèse d'un groupe relativement important de cellules nécrotiques, et qui est interprétée comme l'ébauche dégénérescente des cellules endodermiques. Il s'agit là typiquement de phénomènes d'apoptose ;

– absence de formation de sac interne (d'HONDT, 1977b) chez les *Bowerbankia* (et sans doute chez les autres Vésicularines), également par apoptose, corrélée à un hyperdéveloppement dissymétrique (d'HONDT, 1977b ; REED, 1977) du tissu palléal, le tissu du collet étant par ailleurs rejeté en position sous-épidermique. En conséquence, le sac interne ne contribue pas à la formation de l'épiderme au pôle végétatif de la larve au moment de la métamorphose, qui est alors totalement assurée par le tissu palléal ;

– formation incomplète de l'organe piriforme chez les Hislopiidae, concomitante d'une pluri-sériation de la corona aux extrémités antérieure et postérieure de la larve ; elle est monosériée chez les larves des autres familles. Ce phénomène est plutôt interprété comme un niveau évolutif plus primitif (la corona est multisériée chez les Cyclostomes) par rapport aux Flustrellidridae avec lesquelles elle présente une convergence au moins morphologique, que comme une régression évolutive ;

– le tissu infracoronal participe, chez les Alcyonidiidae et les Flustrellidridae, conjointement avec le tissu palléal, à la formation de l'épiderme de l'ancestrula ; chez les autres larves, il ne constitue qu'un épiderme tout à fait banal sans différenciation cytologique particulière. Dans un tel cas, notre hypothèse est celle de l'existence d'un gène régulateur ou homéotique, peut-être accompagnée d'un effet de position, déterminant eux-mêmes l'apparition d'une vocation physiologique et morphogénétique de ce tissu, ou au contraire sa régression. Rappelons que l'ancestrula est l'individu fondateur d'une colonie de Bryozoaires, lui-même

directement issu de la complexe métamorphose larvaire. Une métamorphose au cours de laquelle certaines des lignées cellulaires de la larve dégèrent au début de la métamorphose, d'autres au cours et d'autres à la fin de celle-ci, tandis que seulement un petit nombre d'entre elles est directement transmis à l'adulte après parfois une différenciation cytologique suivie d'une re-différenciation des cellules en prévision des nécessités de l'adulte.

Les différents modèles de larves coquillères ont été définis sous les appellations de pseudocyphonautes dans le cas des Flustrellidridae, de Paracyphonautes dans celui des Hislopiidae, et de cyphonautes chez les Cheilostomes. D'autre part, les larves de Cténostomes chez lesquelles on a signalé un tube digestif (dont on ne sait s'il est réellement fonctionnel, ou abortif) telles que les Triticellidae, les Victorellidae et les Vesiculariidae (d'HONDT, 1977d), des familles dont les relations phylogénétiques demeurent mal connues et constituent peut-être, c'est encore à établir, un modèle de topographie larvaire indépendant et non décrit. On ignore par ailleurs tout du développement et des larves des Cténostomes, les uns perforants, les autres bathyo-abysaux. Par ailleurs, il a été mis en évidence des phénomènes de régulation dans certains des cas d'apoptoses au sein de plusieurs tissus donnés (d'HONDT, 2018) ; un autre tissu présentant des caractères cytologiques communs avec celui qui se montre défaillant peut alors exercer, en plus de son propre rôle morphogénétique, celui du tissu manquant. Ainsi finalement, dans la plupart des lignées phylogénétiques cténostomiennes qui ont été étudiées, le tissu palléal est-il totalement à l'origine de l'épiderme ancestrulaire chez les *Bowerbankia*, et c'est en son sein que se creusera l'orifice buccal de la zoécie ; alors que c'est l'inverse qui se produit chez la plupart des Cheilostomes, et ce phénomène pourrait être interprété comme un caractère systématique. Enfin, ces changements structuraux interviennent sur la biologie des larves elles-mêmes, puisque celles dont l'endoderme devient une réserve de glycogène (Flustrellidridae) ont une existence libre nettement plus longue que les espèces à larves non coquillères ; les sécrétions emprisonnées dans le tube digestif larvaire des *Alcyonidium* ne contiennent pratiquement pas de réserves énergétiques, et par suite n'interviennent en rien sur leur longévité.

La systématique actuelle des Cténostomes repose fondamentalement sur des critères larvaires et développementaux, mais sans évidemment négliger les critères des anciennes classifications fondées sur des caractères morphologiques adultes. Que ces derniers affectent les colonies ou les individus, même si nous considérons les premiers cités comme plus fondamentalement plésiomorphes, puisque concernant d'une part, des événements intervenus à des stades plus précoces, lors de l'élaboration de l'œuf ou lors du développement embryonnaire, d'autre part, parce qu'ils sont plus généraux et s'appliquent à un nombre plus élevé de taxons principaux. La diversité des caractères morphologiques zoariaux et zoéciaux, au sein des groupes ainsi définis, n'affectant chacun qu'un pourcentage limité des taxons, nous semble plutôt correspondre à des apomorphies. Sur ces bases, la classification générale des Bryozoaires et celle des Cténostomes est à établir telle qu'elle figure dans de précédents travaux (d'HONDT, 1977d, et surtout 2016).

Il n'a sans doute fallu à l'origine, du moins des Cténostomes, que très peu de chose (un très faible déplacement d'une minime ébauche, dans un sens ou dans l'autre, son opposé) pour passer d'un modèle hyponeurien à un modèle épineureurien, ou l'inverse (NIELSEN, 1995). De même, l'origine des « Vésicularines » à partir des « Stoloniférines » peut être tout simplement conçue à partir d'une faible modification anatomique portant sur le lieu de différenciation des cloisons interzoéciales. Nous serions tenté d'accorder une place prépondérante à la famille Arachnidiidae, qui présente elle-même une assez large diversité des types morphologiques, comme étape importante de la diversification des Cténostomes ; il suffirait que se produise un cloisonnement de la partie proximale filiforme de la zoécie, la transformant dès lors en stolon, pour effectuer la transition. En revanche, nous n'avons pas d'hypothèse à proposer, à part l'expression d'un gène normalement masqué, expliquant la transformation d'une partie de l'œsophage en gésier, le phénomène affectant de façon erratique des familles indépendamment distribuées dans l'ensemble des Bryozoaires, Cténostomes, Cheilostomes et Cyclostomes.

Du point de vue des stratégies de reproduction, on observe chez les Cténostomes :

- soit une émission massive de larves à longévité réduite, devant se métamorphoser rapidement après leur émission pour des raisons à déterminisme hormonal, et avant réduction puis épuisement de leurs réserves énergétiques puisqu'elle n'ont pas de tube digestif fonctionnel (modèles *Alcyonidium*, *Bowerbankia*), sinon elles survivront mais seront incapables de se métamorphoser ;
- soit une émission (un peu) plus réduite, mais néanmoins assez conséquente, de larves ayant déjà acquis durant l'embryogenèse certains des caractères morpho-anatomiques de la larve mûre, sans tube digestif fonctionnel ayant déjà accumulé à cet effet un stock de nutriments énergétiques leur permettant de mener une existence libre prolongée (modèle *Flustrellidra* Bassler, 1953).

Pour mémoire, chez les Cheilostomes Malacostèges, les larves sont émises morphologiquement et anatomiquement immatures, en fait sous forme d'embryons âgés qui, pourvus d'un tube digestif fonctionnel, sont aptes à se nourrir, à s'accroître et à se différencier jusqu'à ce qu'elles parviennent, probablement au bout de plusieurs mois de vie libre, à acquérir leurs dimensions et leur structure définitive. Elles sont pondues à une cadence assez rapide (observation faite dans le laboratoire de Russel Zimmer à Friday Harbor en 1977) à partir d'une même colonie (modèles *Electra* Lamouroux, 1816 et *Membranipora* de Blainville, 1830). Les autres Cheilostomes ont des larves à vie courte sans tractus digestif.

La différence majeure entre ces modèles larvaires vient en premier lieu du nombre de catégories cellulaires qu'ils présentent et du devenir programmé de celles-ci. Les larves d'*Alcyonidium* sont les plus complètes et complexes, mais appartiennent à des familles plus primitives que les Vésiculariidae et les Flustrellididae ; en revanche, le premier polypide ancestrulaire dans le genre *Alcyonidium* est issu de complémentarité de deux tissus larvaires, alors que dans les autres lignées étudiées, celles des *Flustrellidra* et des *Bowerbankia*, un seul d'entre eux (l'un ou l'autre) intervient. Pour un certain nombre d'autres caractères rappelés dans

les paragraphes qui précèdent (tube digestif, sac interne, collet, tissu palléal) et dont les combinaisons respectives se distribuent en mosaïques, leurs simultanités constituent trois modèles définissant des lignées évolutives différentes.

Nous rappellerons par ailleurs, que de récentes tentatives de reconstitutions phylogénétiques partielles à l'intérieur de l'embranchement des Bryozoaires ont pris en compte et intégré les « parties molles » de quelques espèces de Cténostomes lors d'études de phylogénie moléculaire, mais sans prendre en considération leurs concordances avec caractères larvaires, morphogénétiques et plus généralement développementaux, ce qui limite leur portée et la discussion correspondante (TODD, 2000 ; FUCHS *et al.*, 2009 ; TSYGANOV-BODOUNOV *et al.*, 2009 ; WAESCHENBACH *et al.*, 2006, 2012 ; TAYLOR & WAESCHENBACH, 2015). Ce qui soulève un problème d'intérêt général.

Le travail de P. Taylor (paléontologue) et A. Waeschenbach (généticienne et biochimiste, ne travaillant en particulier ni sur l'anatomie ni le développement), témoigne de l'insuffisance des collaborations entre ces deux groupes de spécialités – quel que soit le niveau de compétence de leurs praticiens – et la biologie. Il démontre en effet l'existence d'une césure, sinon d'un véritable mur, entre ces disciplines. En premier lieu, la biologie moléculaire, un outil dont nous ne nions aucunement l'utilité, mais qui n'est pourtant pas une panacée infaillible, ne donne pas à ceux qui l'utilisent la vérité infuse et absolue. Ceci au point de considérer comme négligeables ou « plastiques » les observations sérieuses réalisées depuis l'origine de la zoologie par d'innombrables écoles de naturalistes. Il arrive notamment que les biologistes moléculaires soient tellement persuadés de leur prétendue prééminence qu'ils s'abstiennent de soumettre leurs observations à l'épreuve des faits, ou de conforter leurs résultats à l'argumentation des praticiens des autres disciplines ou approches scientifiques. Les Bryozoaires représentent, tant du point de vue de la biologie descriptive que fonctionnelle et expérimentale, un matériel dont la richesse potentielle ne se limite pas aux seules études de l'exosquelette (trop réductrice) et du génome (soumise encore à trop d'arbitraire), ce que les auteurs semblent malheureusement avoir oublié dans ce travail. Ni l'une ni l'autre des spécialités de ces deux auteurs (et dont il convient selon nous de délimiter les apports respectifs) ne permettent à elles seules de comprendre le fonctionnement, la biologie, les affinités et la phylogénie de ces organismes. Ce mur se traduit par la méconnaissance, à la fois par des spécialistes exclusifs des fossiles comme par des molécularistes ultra-spécialisés, des bases du savoir sur les Bryozoaires dans un domaine qu'il convient de ne pas oblitérer : celui des « parties molles », dont viscérales, une masse d'informations antérieures apportées par plusieurs générations de biologistes, dont les données fondamentales fournies par l'embryologie, la segmentation, la biologie du développement et la morphogenèse, le bourgeonnement. Ces auteurs font en effet état et acceptent sans esprit critique, de par un manque de formation dont ils sont les premières victimes, les résultats de travaux d'une fiabilité douteuse ou comportant des omissions manifestes ; ils énumèrent ceux-ci, dus à des molécularistes « purs » et qui ne connaissent apparemment que superficiellement les organismes sur lesquels ils sont

censés travailler, par exemple en rapprochant les Phoronidiens des Bryozoaires et les éloignant des Brachiopodes, ce qui est contraire à l'ensemble des observations des biologistes sur quasiment tous les points, ou en considérant les Bryozoaires et les Brachiopodes comme un ensemble monophylétique, ce qui est sidérant et aberrant (cf. d'HONDT, 2021b). Ces auteurs font visiblement preuve d'imprudence en affirmant témérairement que les « molecular data » sont les « most convincing »...

Problèmes en attente de résolution

Si l'homogénéité du groupe des Cténostomes n'est pas à mettre en cause, différentes questions encore irrésolues se posent à leur propos, notamment concernant leur phylogénie. Nous les énumérerons ci-après :

- Quelle est l'ascendance des Hislopiidae, qui correspondent à un niveau d'évolution primitif et ont une anatomie incomplète ; leurs larves représentent une étape intermédiaire (organe piriforme simple, plurisériation localisée de la corona) entre le modèle larvaire le plus élémentaire, celui des Cyclostomes (pas d'organe piriforme, multisériation de la corona) et les autres larves de Cténostomes (organe piriforme complet, corona unisériée) ?
- Pourquoi les Hislopiidae présentent-elles un mode de reproduction asexuée par nautozoïdes, organismes libres capables de se nourrir, leur tube digestif étant déjà fonctionnel ? Ce caractère doit-il être reconnu comme primitif ou évolué, sachant qu'une reproduction asexuée à vocation comparable, mais apparemment acquise par une autre voie ontogénétique, existe chez les Phylactolaemates ?
- Sachant que dans différentes lignées, et contrairement à d'autres où il a une fonction morphogénétique, le tissu infracoronal demeure au stade de tissu épidermique banal, faut-il considérer ce fait comme un caractère d'évolution ou comme un caractère régressif ?
- Les différentes et multiples altérations structurelles, anatomiques et fonctionnelles des larves de *Bowerbankia* doivent-elles être interprétées comme collectivement déterminées par l'action d'un même déterminant génétique, par exemple un gène régulateur, ou ce phénomène doit-il au contraire dépendre de l'intervention conjointe de plusieurs gènes indépendants ?
- Quelle est l'origine de l'option génétique qui fait intervenir, soit un unique tissu larvaire, soit deux en complémentarité, dans l'élaboration du premier polypide ancestrulaire, selon les lignées ?
- Les larves de Cyclostomes n'ont pas d'organe piriforme, contrairement à la totalité des autres modèles larvaires. Or, on présume habituellement que cet organe sert de gouvernail à la larve en déplacement. Comment expliquer alors que les larves de Cyclostomes nagent rapidement et de façon rectiligne, alors que celles des autres Bryozoaires, quel que soit leur groupe d'appartenance, se déplacent en tournant (plus ou moins rapidement selon les espèces) sur elles-mêmes, celles des *Flustrellidra* étant particulièrement lentes ? Et comment leur organe piriforme partiel influence-t-il sur la nage des Hislopiidae dont l'éthologie larvaire est quasiment inconnue ?

• Chez les *Flustrellidra* comme chez les *Alcyonidium*, le tractus digestif régresse considérablement (d'HONDT, 2015), sans toutefois disparaître, et de deux façons différentes au cours de l'embryogenèse ; il ne se forme pas chez les *Bowerbankia* ; chez les Triticellidae et chez les autres familles où l'on a affirmé la présence d'un tube digestif, son intégralité et la réalité de son rôle fonctionnel sont inconnus. Le début de différenciation d'un tractus fonctionnel chez les larves de Cténostomes (pas dans le modèle *Bowerbankia*) doit-il être interprété comme un phénomène évolutif co-partagé par l'ensemble du groupe, qui a pu être génétiquement « effacé » dans certaines lignées ? Et quelle pourrait être alors sa signification phylogénétique ?

- *De facto*, qui se dévouera pour achever, notamment d'un point de vue génétique, l'étude des différents modèles larvaires respectifs connus chez les Bryozoaires et notamment les Cténostomes, sujet captivant et tout particulièrement riche de perspectives, en répondant notamment aux diverses questions posées dans les lignes précédentes ?
- Compte-tenu des différentes espèces cryptiques existant chez les Alcyonidiidae et « semi-cryptiques » chez les *Bowerbankia*, sinon les autres Vesiculariidae, dont on a déjà recensé une centaine d'espèces dans chacun d'entre eux, pourra-t-on déterminer un jour les causes du buissonnement de ces deux genres, déterminer sur quels caractères génétiques repose une telle différenciation (et savoir enfin jusqu'où s'élèvera le nombre de leurs espèces valables respectives) ?

En une quarantaine d'années, l'effectif total connu des espèces de Cténostomes s'est accru d'environ 25 %, et rien ne permet d'affirmer combien de nouvelles espèces d'*Amathia* et surtout d'*Alcyonidium* s'ajouteront à la liste dans l'avenir. La biodiversité des Cténostomes s'est avérée particulièrement riche en Europe, en Arctique et en certains points (ceux qui ont été les mieux étudiés) des côtes pacifiques. Les deux versants du continent américain, nord et sud, apparaîtraient plus pauvres dans l'état actuel de nos connaissances. En revanche, les côtes africaines et de l'Antarctique n'ont été que très peu inventoriées et leur biodiversité en Cténostomes est peut-être plus abondante et plus diversifiée qu'on ne le pense, aussi toute interprétation serait-elle arbitraire. Quant à la Méditerranée, elle semble proportionnellement pauvre. Dans l'état actuel des études, il est néanmoins probable qu'au moins les deux tiers des espèces de Cténostomes sont à présent connues.

Concernant plus précisément les *Amathia* ainsi que les deux genres voisins *Bowerbankia* et *Zoobothryon* Ehrenberg, 1828, très proches mais aisément différenciables par des caractères diagnostiques constants, WAESCHENBACH *et al.* (2015) ont confirmé par de nouvelles observations leur réelle proximité et leur évidente parenté, connues depuis longtemps, mais ont proposé de les fusionner en un genre unique, ce qui n'était aucunement justifié et complique à plaisir le travail du déterminateur au lieu de le faciliter. Ceci puisque cette fusion obligerait alors à la création et à la définition indispensables de nouvelles subdivisions intermédiaires, bien inutiles, pour débrouiller et re-clarifier la nouvelle systématique du groupe qu'ils tentent d'imposer et dont ils rendent plus complexe encore la détermination des espèces (un aspect pratique auquel les auteurs, peut-être persuadés d'une primauté scientifique absolue et

indiscutable des apports moléculaires sur ceux de toutes les autres disciplines biologiques, n'ont peut-être pas songé ?). Aussi rejetons-nous une telle fusion et renvoyons à cet égard à un travail déjà rédigé et prochainement publié, où ce sujet sera discuté (J.-L. d'HONDT : « Troisième complément aux Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa, 1983 »). Des classifications plus traditionnelles – et actualisée lors de leur parution – des *Amathia* ibériques figurent dans la publication de SOUTO et al. (2010), dans l'excellent ouvrage de référence *Fauna Ibérica* publié par REVERTER-GIL et al. (2016) et dans la faune, illustrée d'une riche iconographie en couleur, de Bryozoaires des Pays-Bas (non limitée aux Ctenostomes) de DE BLAUWE (2009).

Bibliographie

- BUSK, G. (1852-1854).- Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British Museum, 1-120.
- BUSK, G. (1886).- Report on the Polyzoa collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Part I. The Cyclostomata, Ctenostomata and Pedicellinea. Report of the Scientific Results of the Voyage of the H.M.S. "Challenger", Zoology, I-VIII + 1-47.
- CHIMONIDES, J. (1987).- Notes on some species of the genus *Amathia* (Bryozoa, Ctenostomata). *Bulletin of the British Museum (Nat. Hist.)*, **32** (8), 307-358.
- COOK, P.L., BOCK, P.E. & GORDON, D.P. (2018).- Class Gymnolaemata, order Ctenostomata. In: Australian Bryozoa, Cook, P.L., Bock, P.E., Gordon, D.P. & Weaver H.J. (eds.), CSIRO Publishing, 2, p. 33-60.
- DAVID, L. & POUYET, S. (1986).- Bryozoaires abyssaux des campagnes SAFARI (Océan Indien). *Annales de l'Institut Océanographique*, **62** (2), 141-191.
- DE BLAUWE, H. (2009).- *Mosdierpjes van de Zuidelijke bocht van de Noordzee: Determinatiewerk voor België en Nederland*. Vlaams Instituut voor de Zee (VLIZ), Oostende, 445 p.
- FUCHS, J., OBST, M. & SUNDBERG, P. (2009).- The first comprehensive molecular phylogeny of Bryozoa (Ectoprocta) based on combined analyses of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogeny and Evolution*, **52** (1), 225-234.
- HARMER, S. (1915).- The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part I : Entoprocta, Ctenostomata and Cyclostomata. Siboga Expeditie, 28a, 1-180.
- HAYWARD, P.J. (1985).- *Ctenostome Bryozoans*. Linnean Society of London & The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association, E. J. Brill, London, 169 p.
- HIROSE, M., GORDON, D.P. & d'HONDT, J.-L. (2019).- Seriated *Amathia* specimens in Japan, with redescription of *A. acervata* Lamouroux, 1824 (Bryozoa : Ctenostomata). *Zootaxa*, 2016 (2019), **4742**, 311-331.
- HONDT, J.-L. d' (1973).- Étude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Ctenostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 1973, **114** (4), 537-602.
- HONDT, J.-L. d' (1977a).- Structure larvaire et organogenèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryozoaires Ctenostomes. *Zoomorphologie*, **87**, 165-189.
- HONDT, J.-L. d' (1977b).- Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryzoaire Ctenostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **118** (2), 211-243.
- HONDT, J.-L. d' (1977c).- Évolution des lignées cellulaires larvaires des Bryozoaires Gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogenèse ancestrulaire. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **102**, Suppl. 5 (Colloque sur les Métamorphoses), 41-47.
- 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' (1983).- Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa. *Mémoires de l'Institut océanographique*, Monaco, **14**, 1-134.
- HONDT, J.-L. d' (1986).- État des connaissances sur la position phylogénétique et l'évolution des Bryozoaires. *Bolletino di Zoologia*, **53**, 247-269.
- HONDT, J.-L. d' (2004-2005).- Revised biological definition of the Bryozoa. In : *Bryozoan Studies 2004-2005*, H.I. Moyano, J.M. Cancino & P.N. Wyse Jackson (éd.), Balkema Publishers, Leiden, pp. 119-131.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- *Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires*, Éditions de la Société zoologique de France (Mémoire 45), Paris, 149 p.
- HONDT, J.-L. d' (2016).- Classification actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **141** (1), 15-23.
- HONDT, J.-L. d' (2018).- Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **87** (3-4), 76-89.
- HONDT, J.-L. d' (2021a).- Quelques considérations sur le genre *Alcyonidium* Lamouroux, 1813, Bryozoa Ctenostomata. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*. 2021, **156**, N.S. 49, 1, 83-98.
- HONDT, J.-L. d' (2021b).- Sur les affinités entre les Bryozoaires et les Brachiopodes. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **90** (5-6), 163-175.
- HONDT, J.-L. d' & GERACI, S. (1975).- *Benedenipora delicatula* n. sp., nouveau Bryzoaire Ctenostome de Méditerranée occidentale. *Annales of Museo Civico di ciencias Naturales di Genova*, **LXXX**, 294-303.
- JEBRAM, D. (1973).- Stolonen-Entwicklung und Systematik bei den Bryozoa Ctenostomata. *Zeitschrift für Zoologisches Systematik and Evolutionforschung*, **11**, 1-48.
- KLUGE, G.A. (1975).- *Bryozoa of the northern seas of the USSR*. Amerind Publishing Co, New Delhi, 711 p.
- LAMARCK, J.B.P.A. de (1816).- *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. 2 : Les Polypes. Verdière, Paris, 568 p.
- LAMOUREUX, J.V.F. (1816).- Histoire des Polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés Zoophytes. Poisson, Caen, LXXXV + 599 p.

- MARCUS, S. & d'HONDT, J.-L. d' (1998). Expression des micro-facteurs du milieu sur les phénogrammes d'un invertébré marin sessile : *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) (Bryozoaires Ctenostomes). *Bulletin de la Société zoologique de France*, **123** (2), 125-139.
- NIELSEN, C. (1995).- *Animal Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 367 p.
- PRENANT, M. & BOBIN, G. (1956).- *Faune de France : Bryozoaires. I. Entoproctes, Phylactolaemes, Ctenostomes*. Éd. Lechevalier, Paris, **60**, 398 p.
- REED, G.C. (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*, Fu-Shiang Chia & M. C. Rice (eds.), Elsevier, New York, 41-48.
- REVERTER-GIL, O., SOUTO, J. & FERNANDEZ-PULPEIRO, E. (2016).- Bryozoa I. Ctenostomata. *In : Fauna Ibérica*, Vol. 43. M.A. Ramos & al. (eds.), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 308 p.
- SCHWAHA, T. (2020).- 10. Ctenostomata. *In : Phylum Bryozoa*, De Gruyter, Berlin (ed.), pp. 269-315.
- SCHWAHA, T., OSTROVSKY, A.N. & WANNINGER, A. (2020).- Key novelties in the evolution of the aquatic colonial phylum Bryozoa : evidence from soft body morphology. *Biological Reviews*, **95** (3), 696-729.
- SOULE, J.D. (1953).- Post-larval zoarial development in Carnosa (Bryozoa, Ctenostomata). *Bulletin of the South California Academy of Sciences*, **52**, 88-92.
- SOULE, J.D. (1954).- Post-larval development in relation to the classification of the Bryozoa Ctenostomata. *Bulletin of the South California Academy of Sciences*, **53**, 13-34.
- SOUTO, J., REVERTER-GIL, O. & FERNANDEZ-PULPEIRO, E. (2010).- The genus *Amathia* Lamouroux (Bryozoa: Ctenostomata) in Iberian waters. *Cahiers de Biologie Marine*, **51** (2), 181-195.
- TAYLOR, P.D. & WAESCHENBACH, A. (2015).- Phylogeny and diversification of Bryozoans. *Palaeontology*, **58** (4), 585-599.
- TODD, J.A. (2000).- The central role of Ctenostomes in bryozoan phylogeny. *In : Proceedings of the 11th International Bryozoology Association Conference*, A. Herrera-Cubilla. & J.B.C. Jackson (eds.), Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, p. 104-135.
- TSYGANOV-BODOUNOV, A., HAYWARD, P.J., PORTER, J.S. & SKRIBINSKI, D. O.F. (2009).- Bayesian phylogenetics of Bryozoans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **52** (3), 904-910.
- WAESCHENBACH, A. TAYLOR, P.D. & LITTLEWOOD, D.T.J. (2012).- A molecular phylogeny of Bryozoans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **62**, 718-735.
- WAESCHENBACH, A., TELFORD, M.J., PORTER, J.S. & LITTLEWOOD, D.T.J. (2006).- The complete mitochondrial genome of *Flustrellidra hispida* and the phylogenetic clade and the phylogenetic position of Bryozoa among the Metazoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 195-207.
- WAESCHENBACH, A., VIEIRA, L.M., REVERTER-GIL, A., SOUTO-DERUNGS, J., NASCIMENTO, J., FEHLAUER-ALE, K.H. (2015).- A phylogeny of Vesiculariidae (Bryozoa, Ctenostomata) supports synonymization of three genera and reveals possible cryptic diversity. *Zoologica Scripta*, **44**, 667-693.