

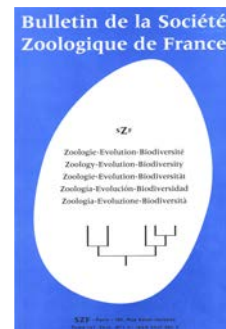


Bulletin de la Société Zoologique de France

2022, volume 147 (1), pages 9 à 15

ISSN : 0037-962X

<http://societe-zoologique.fr/>



Considérations sur les différentes évolutions des cellules-souches chez les Bryozoaires. Quelques interprétations complémentaires

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 08/03/2021, accepté le 10/01/2022, mis en ligne le 03/05/2022

Résumé Chez les larves de Bryozoaires, des caractères systématiques et phylogénétiques importants résident dans l'indifférenciation relative de quelques catégories cellulaires susceptibles d'évoluer différemment selon les lignées, avec les particularités dans la structure larvaire et la métamorphose qui en découlent. Des essais de dissociations cellulaires ont confirmé que ces cellules, phénotypiquement indifférenciées en apparence, sont néanmoins préprogrammées.

Mots-clés Bryozoaires, larves, cellules indifférenciées, dissociations cellulaires.

Considerations on the divergent evolution of stem cells in Bryozoans:
the case of the larval infracoronal cells. Some further interpretations

Abstract In the Bryozoa larvae, main systematical and phylogenetical features are the relative indifferentiation 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 indifferentiated cells are in fact pre-programmed.

Keywords Bryozoa, larvae, indifferentiated cells, cells dissociations.

Avant-propos

Nous rappellerons en premier lieu et pour mémoire que les Bryozoaires sont des organismes coelomates, à segmentation radiaire, deutérostomiens, monomères, triploblastiques, coloniaux, dont les individus (zoécies) sont bourgeonnés les uns par les autres, des zoécies-mères donnant naissance à des zoécies-filles. Ceci représente pour l'ensemble de chaque colonie la possibilité de continuer à s'alimenter dans le temps et dans l'espace et donc à s'accroître, puisque certains individus conservent la capacité à se nourrir, tandis qu'en alternance et en permanence, par roulement, d'autres présentent au même moment celle de régénérer leur partie viscérale et en sont donc inaptes. Les nutriments ingérés sont donc par la suite disséminés dans l'ensemble de la colonie par les soins du funicule qui se poursuit d'un individu dans un autre. La colonie fonctionne dans une certaine mesure comme un organisme unique et intégré dont certaines parties suppléent constamment à d'autres, et inversement par la suite. L'exosquelette est uniquement chitineux chez environ 500

espèces (Cténostomes et Phylactolaemates), chitino-calcaire chez entre 5500 et 6000 espèces, les Cyclostomes et les Cheilostomes (mais plus de 9000 chez les Cheilostomes selon le Catalogue of Life Checklist, un nombre apparemment surévalué), ces derniers étant donc de beaucoup les plus nombreux.

Actuellement, la biologie des Bryozoaires est un domaine d'investigation hautement négligé par ceux des chercheurs qui se consacrent à l'étude de ces organismes ; leur nombre se réduit pour le moment à une bonne demi-douzaine. À la période actuelle, les Bryozoologues sont, pour une immense majorité d'entre eux, essentiellement des systématiciens s'intéressant les uns au matériel actuel, les autres aux fossiles, exceptionnellement aux deux. Un certain nombre d'entre eux sont des phylogénéticiens qui tentent de reconstituer l'évolution de ce groupe (ou à l'intérieur de celui-ci) en ne se fondant le plus souvent que sur la seule étude de l'exosquelette, leur constituant le mieux préservé au cours des temps géologiques, mais qui n'est que partiellement significatif.

Nous avons consacré un précédent travail (d'HONDT, 2020) aux cellules-souches existant chez les Bryozoaires ; nous y avons décrit la cytologie, le rôle fonctionnel de certaines catégories d'entre elles et tout particulièrement les cellules infra-coronales larvaires. Depuis lors, notre réflexion s'est poursuivie et les remarques ci-après prenant en compte d'autres données encore partiellement inédites, qui viennent en complément et modulent certaines des conclusions figurant dans notre précédente étude.

Nous utiliserons ici la plus récente classification, biosystématique, des Bryozoaires (d'HONDT, 2016). En effet, la systématique traditionnelle de cet embranchement est essentiellement basée depuis BUSK (1852) sur la morphologie zoariale et zoéciale, ainsi que sur l'ultrastructure et la composition chimique de l'exosquelette. Ceci en faisant pratiquement abstraction de la masse considérable des caractères diagnostiques et ontogénétiques apportés par l'anatomie, l'embryologie, la larve et la métamorphose, soit de quasiment toutes les connaissances portant sur les tissus, les « parties molles » et les structures non fossilisables des Bryozoaires. Cette classification, devenue désuète et même partiellement obsolète, demandait donc à être actualisée.

Rappel des connaissances antérieures

Les diverses lignées phylogénétiques majeures regroupées dans l'embranchement des Bryozoaires, telles qu'elles ont été redéfinies (d'HONDT, 2016) – ou du moins dans celles dont l'embryologie et les modèles larvaires et morphogénétiques sont connus – présentent logiquement, du pôle oral au pôle aboral, les mêmes catégories cellulaires larvaires constantes, successives et bien définies, même si certaines peuvent quelquefois manquer (d'HONDT, 1974b, 1982, 2018). Ces catégories de cellules diffèrent néanmoins d'une lignée à une autre par des caractéristiques phénotypiques larvaires (et donc génétiquement déterminés), en particulier par des caractères cytologiques et fonctionnels particuliers (d'HONDT, 2019c) qui ne sont généralement pas encore reconnaissables chez les jeunes embryons où les macromères n'expriment pas encore toutes leurs caractéristiques finales. Les caractères des cellules de certains de ces modèles sont constants, mais quelques-unes de ces catégories cellulaires présentent chez certains d'entre eux des caractères particuliers (ou font défaut), cytologiques, morphogénétiques et fonctionnels, variables d'une lignée à l'autre (sac interne, cellules infracoronales, tissu palléal, collet) ; ceux-ci caractérisent spécifiquement le type larvaire auquel elles appartiennent et donc la lignée évolutive dans laquelle se situent ces taxons. Ces caractères spécifiques sont plus ou moins rapidement identifiables durant les phases tardives du développement embryonnaire ; les premiers à être reconnaissables sont ceux de la corona, de la calotte et du sac interne.

Les événements morphogénétiques ultérieurs qui leur sont corollaires continuent à intensifier ces différences au cours de l'embryogenèse tardive. Dans certains cas, les cellules présentent phénotypiquement des caractères cytologiques d'indifférenciation (cellules infracoronales larvaires des *Alcyonidium* et des *Bowerbankia* (Figures 1-4) ; cellules supra-

palléales des Cheilostomes *Neocheilostomidea* et *Flustrellidridae* (Figure 5). Selon les cas, les cellules infracoronales larvaires (d'HONDT, 1973, 1977a, 2020) peuvent ainsi constituer ou encore un épiderme banal (*Flustrellidra*, d'HONDT, 1977b ; *Neocheilostomidea* ; Malacostèges), d'autre part, un épithélium indifférencié doté de capacités morphogénétiques (*Alcyonidium*, *Bowerbankia*) ou, troisième possibilité, être absentes (Cyclostomes) (N.B. : cette terminologie renvoie à d'HONDT, 2016). Ces considérations déterminent à la fois les stratégies de reproduction et la systématique phylogénétique de ces organismes (d'HONDT, 2019b). Les caractères cytologiques des cellules-infracoronales ont été décrits dans notre précédente étude (d'HONDT, 2020) à laquelle nous renvoyons, n'estimant pas nécessaire de les reprendre ici.

Concernant ceux de ces types de cellules qui, au début de l'embryogenèse, présentent des caractères cytologiques d'indifférenciation persistant ensuite chez la larve, leur évolution dans le temps se caractérise par un devenir différent en fonction des lignées phylogénétiques ; cette évolution diverge alors selon plusieurs directions morpho-fonctionnelles, une telle différenciation procédant de l'expression d'événements génétiques préprogrammés qui caractérisent la catégorie de cellules correspondantes.

Si, en fonction de leurs caractères cytologiques d'indifférenciation, ces cellules pourraient être interprétées comme

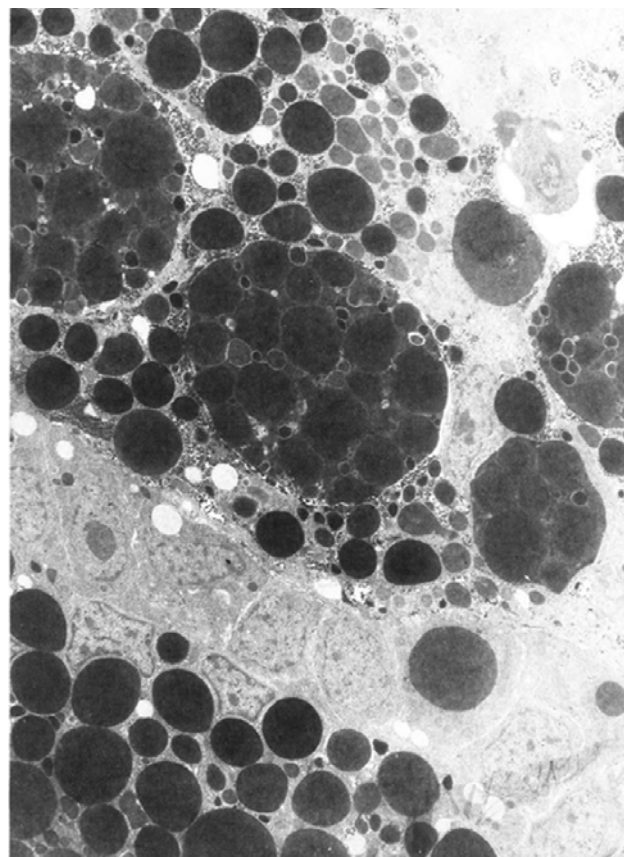


Figure 1

Bowerbankia imbricata. x 4400. Assise de cellules infracoronales larvaires, *in situ*, entre les cellules du sac interne (en bas) et des cellules mésodermiques à « inclusions en poudingue » (cf. d'HONDT, 1977a).

Bowerbankia imbricata. x 4400. Sub-coronal larval cells layer *in situ* between cells of the inner sac (bottom) and mesodermal cells with “pudding inclusions” (cf. d'HONDT, 1977a).

totipotentes, il convient toutefois d'être plus nuancé car si elles présentent en apparence des caractères de polyvalence, surtout au début de l'embryogenèse, elles sont néanmoins déjà conditionnées pour devenir une catégorie cellulaire spéciale devant remplir plus tard une fonction déterminée. Si elles ne sont pas phénotypiquement spécialisées chez l'embryon tout en constituant une même lignée cellulaire, elles sont déjà identifiables par leur position sur des coupes histologiques et ultrastructurales. Leurs potentialités et leur pluripotence sont donc limitées, même si elles ne sont pas phénotypiquement apparentes. Les cellules infracoronaux larvaires des *Alcyonidium* et des *Bowerbankia* donnent ainsi naissance, durant la métamorphose, au tube digestif ancestrulaire, alors qu'elles resteront toutes strictement ectodermiques chez les *Flustrellidra*, et au moins parmi une partie des Cheilostomes (les Neoecheilostomidea). Chez les Neoecheilostomidea, cette morphogenèse des tissus à vocation endodermique de l'ancestrula s'effectuera à partir du tissu suprapalléal (un phénomène affectant

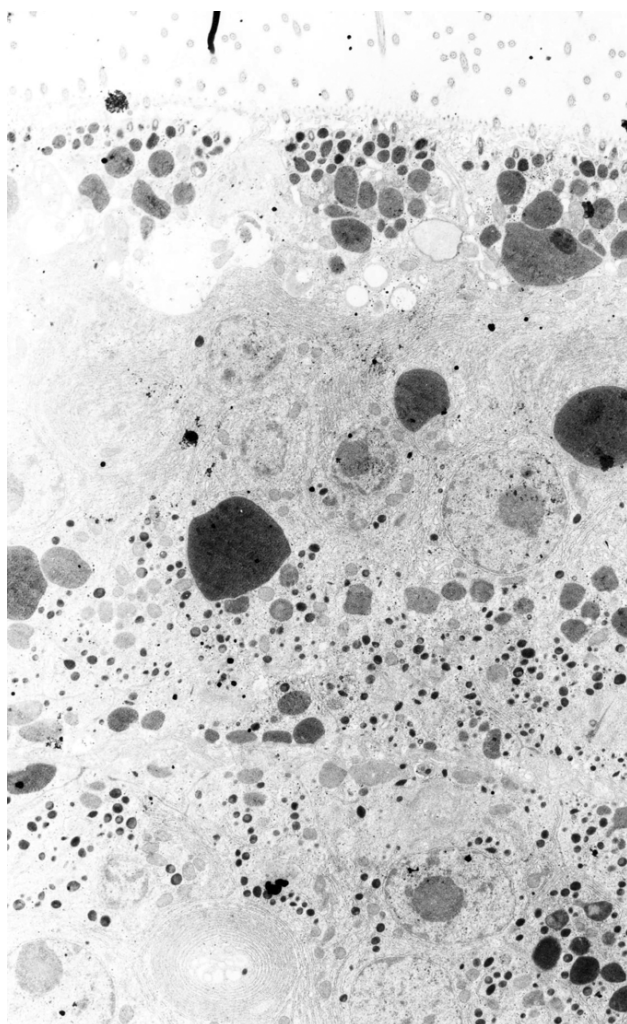


Figure 2

Bowerbankia imbricata. x 3800. Coupe transversale de la face ventrale d'une larve. De haut en bas : cellules coronales (ciliées), cellules infracoronaux (macronucléolées), les deux parois affrontées du sillon palléal (macronucléolées et avec de nombreuses petites vacuoles chromaffines).

Bowerbankia imbricata. x 3800. Cross section of the ventral surface of a larva. From top to bottom: coronal cells (ciliate), infracoronal cells (macronucleolate), the two facing walls of the palléal sulcus (macronucleolate and with many small chromaffin vacuoles).

donc deux lignées phylogénétiques très éloignées et distinctes l'une de l'autre : s'agit-il d'une convergence ?).

Ces observations ne peuvent déjà que susciter des interrogations, auxquelles les connaissances actuelles ne permettent pas de répondre ; elles concernent la complexité des phénomènes de prédétermination de ces cellules, l'éventail de leurs compétences respectives, la richesse de leurs capacités présomptives originelles, et les voies par lesquelles celles-ci ont été acquises puis orientées dans les diverses directions évolutives. Des problèmes qui ne pourront être résolus que par une étude génétique spécifique, nécessitant une collaboration entre spécialistes de différentes disciplines, qu'un naturaliste ne peut lui-même approfondir seul, faute d'avoir la formation et la spécialisation nécessaires. Un travail qui serait prioritairement à entreprendre, dans la mesure du possible, à partir d'œufs d'espèces de Bryozoaires appartenant à celles des grandes lignées phylogénétiques de cet embranchement qui seront les plus aisées à obtenir ; ceci par élevage dans une station de biologie marine à partir de pontes ou par dissection élémentaire.

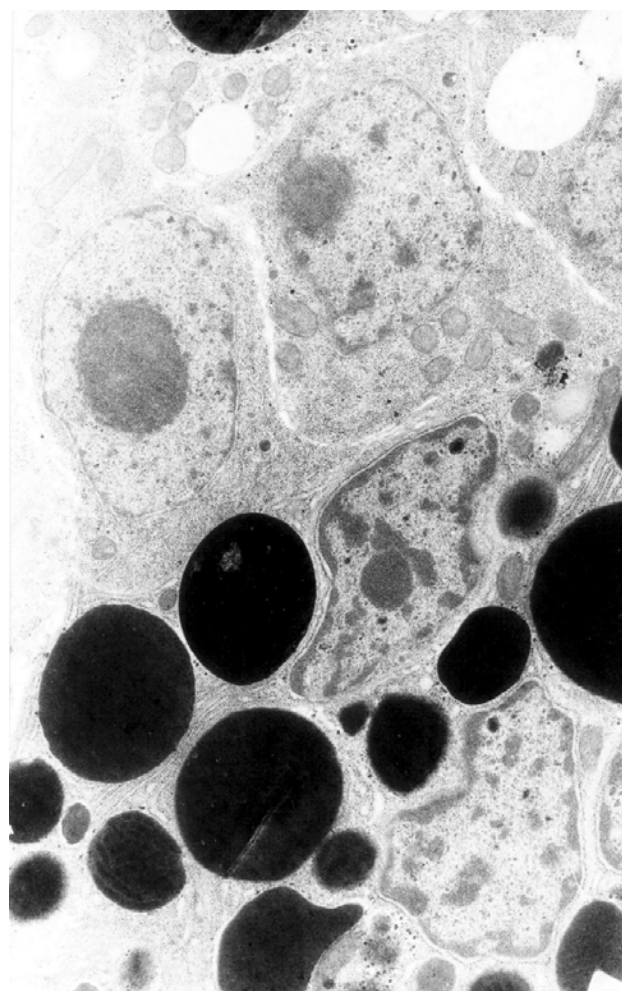


Figure 3

Bowerbankia imbricata. x 8800. Deux cellules infracoronaux macronucléolées *in situ* (en haut) et deux cellules du mésenchyme-doublure sous-épidermique (noyaux de forme irrégulière).

Bowerbankia imbricata. x 8800. Two sub-coronal macronucleolate cells *in situ* (top) and two subepidermal mesenchyme-lining cells (irregularly shaped nuclei).

Différentes lignées phylogénétiques des Bryozoaires adultes se différencient à la suite de modulations (mutations ?) à partir et autour d'un modèle larvaire initial (archétype ?), qui aurait alors été sujet à un certain nombre de variantes induites génétiquement. Celles-ci peuvent être par exemple, pour certaines d'entre elles, la disparition ou au contraire l'accroissement d'un organe embryonnaire puis larvaire, ou encore l'anatomie digestive, le tractus correspondant pouvant selon les cas être présent et fonctionnel, ou inexistant sans la moindre trace de différenciation au cours du développement embryonnaire, soit abortif selon diverses modalités. La partie vestigiale qui en demeure peut alors acquérir, selon les lignées, différentes fonctions se différenciant soit au début ou soit à la fin de l'embryogenèse. Mais comment de telles mutations ont-elles pu apparaître et devenir héréditaires ? Sont-elles la conséquence d'erreurs de transcriptions, d'inversions, de délétions ou d'autres « accidents » affectant les chromosomes ? Faut-il incriminer l'intervention de gènes de régulation infléchissant sélectivement le « choix » de telle ou telle option au détriment d'une autre au cours de la morphogenèse ? Et déterminant par suite un mode de développement particulier, caractéristique de la voie évolutive adoptée par chacune des lignées phylogénétiques ? C'est là une hypothèse qui nous paraît tout à fait plausible.

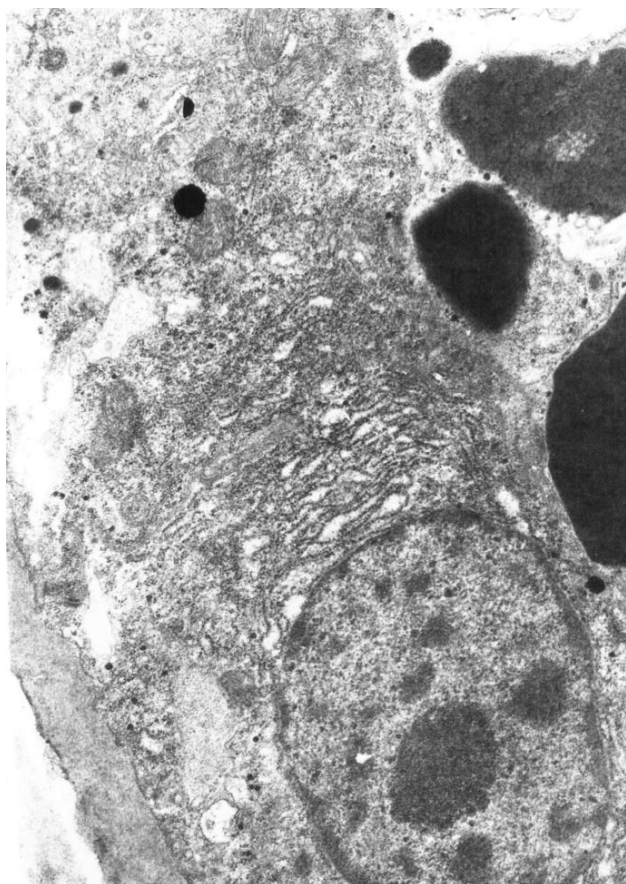


Figure 4

Bowerbankia imbricata. x 7200. Aspect des cellules infracoronaux juste après le commencement de la métamorphose, juste après le début de la sécrétion de la cuticule (par les cellules palléales).
Bowerbankia imbricata. x 7200. Appearance of infracoronar cells just after the onset of metamorphosis, just after the onset of cuticle secretion (by pallegal cells).

Expériences de dissociations cellulaires : données complémentaires

Étant donné la pluripotence apparente de certaines catégories de cellules larvaires, nous nous sommes interrogé sur leur comportement potentiel si nous parvenions à les dissocier, et sur leurs capacités éventuelles de réagrégation et de reconstituer une larve capable de se métamorphoser normalement. Le but de la manipulation était de voir si chaque catégorie cellulaire était alors capable d'exercer le rôle qui lui était normalement imparti, éventuellement après une réorganisation d'ensemble lui permettant de retrouver son emplacement normal. Les résultats de ces expériences n'ont encore été que partiellement publiés (d'HONDT, 1982, 2015), et nos données inédites seront donc exposées ci-après.

1. *Alcyonidium polyoum*

Celles des larves d'*Alcyonidium* sont facilement dissociables les unes des autres par immersion dans une eau de mer artificielle sans calcium ni magnésium ; ce qui les différencie de leurs homologues chez les genres *Bowerbankia* et *Flustrellidra*, aux cellules très interdigitées, et chez lesquelles aucune dissociation cellulaire complète n'a pu être obtenue.

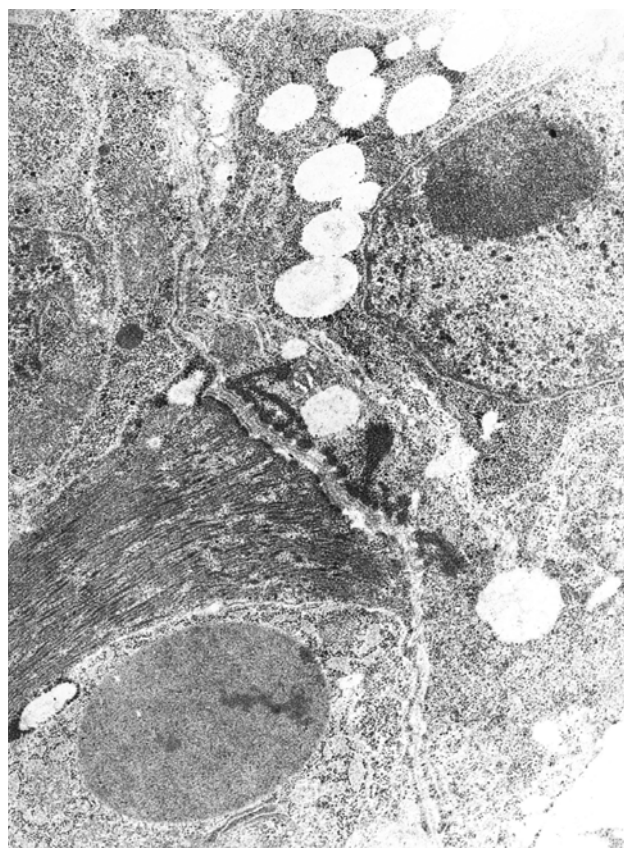


Figure 5

Flustrellidra hispida. x 8050. Une cellule suprapalléale (macronucléolée), à proximité immédiate de l'implantation d'une fibre musculaire, par l'intermédiaire d'un desmosome, sur une cellule épidermique spécialisée (elle-même plaquée contre la paroi d'une valve).

Flustrellidra hispida x 8050. A suprapalléal cell (macronucleolate), in the immediate vicinity of the implantation of a muscle fiber, via a desmosome, on a specialized epidermal cell (itself pressed against the wall of a valve).

Certaines de ces cellules dissociées sont identifiables à la loupe binoculaire ou sous le microscope en raison de leur volume (cellules coronales), plus difficilement par leur ciliature, ou de la densité de leurs inclusions cytoplasmiques, parfois très réfringentes (cellules du sac interne). Après dissociation, elles acquièrent une forme sphérique et sont dispersées sur le fond de la coupelle dans laquelle le traitement a été effectué. Après remplacement de l'eau de mer artificielle par une eau de mer naturelle et centrifugation à vitesse modérée (30 tours/minute), ces cellules se regroupent au centre du récipient en une petite masse où elles sont apparemment disposées de façon désordonnée, avec apparemment une majorité de cellules volumineuses vers l'intérieur (mais sans ségrégation réellement importante), en forme de dôme et de base circulaire, adhérant au support. Au début, cette masse est sensiblement sphérique et facilement déplaçable par les courants d'eau créés par le remplissage et le vidage d'une pipette, mais ceci devient impossible avec le temps, et elle devient sessile (par suite de la sécrétion des cellules glandulaires ?). L'hypothèse d'un déplacement cellulaire par migration avec déplacement de type amiboïde n'est sans doute pas à exclure complètement, mais il semble être au moins très limité. Au bout d'une période de quelques heures, des images de dégénérescence apparaissent dans la partie centrale de cette masse cellulaire, évoquant par leur coloration les corps bruns qui apparaissent à l'intérieur des zoécies lors de l'entrée en dégénérescence et durant la nécrose des polypides (GORDON, 1988) ; quelques heures plus tard encore, seules les cellules les plus externes ne sont pas affectées par ce phénomène ; le dôme se résorbe ensuite. Sans doute des cellules libres – mésenchymateuses et mésodermiques telles que celles qui interviennent au cours de la nécrose polypidienne mais alors impossibles à différencier – qui occupent l'intérieur de la larve et ont, pour certaines d'entre elles au moins une activité macrophagique, interviennent-elles durant cette lyse.

Ceci semble montrer que les cellules larvaires dissociées n'ont pas (ou quasiment pas) la capacité de se déplacer au point de pouvoir reconstituer l'animal fonctionnel, une larve potentiellement active, libre et capable de se déplacer de façon autonome, telle qu'elle l'était à l'origine ; et qu'il n'existe à ce stade aucune possibilité de suppléance intercellulaire, même si un épiderme de substitution s'est peut-être recréé. À ce moment, la fonction de chaque cellule, qui avait acquis ses caractères cytologiques propres, est définie et ne peut plus être modifiée ; l'ensemble de l'organisme est donc intégré. Ceci confirme la relativité de la totipotence des cellules infrapalléales qui présentent des caractères cytologiques d'indifférenciation.

La notion de pluripotence présomptive demande à être modulée puisque, dès le courant de l'embryogenèse et sans doute bien plus tôt, la cellule infracoronale est déjà « tacitement » engagée dans ce qui deviendra sa fonction et ne semble pas pouvoir en dévier.

2. *Bowerbankia imbricata*

Dans ce modèle, les larves se différencient du « patron » général des larves de Bryozoaires par l'absence du sac interne, dont aucune ébauche n'apparaît, même au cours du développement embryonnaire. Anatomiquement,

l'absence de cet organe se concrétise par une modification spatiale de la disposition des autres. On relève l'hyperdéveloppement du collet, habituellement localisé à l'orifice du sac interne ; un autre est la hauteur spectaculaire de l'anneau cellulaire de la corona dont les dimensions sont telles qu'il occupe toute l'étendue des flancs de la larve, ce qui implique que les interdigitations membranaires sont plus nombreuses que lorsque les cellules de cette corona sont courtes ; le troisième est la dissymétrie du tissu palléal, qui forme un sillon presque superficiel du côté frontal alors qu'il s'enfonce très profondément vers l'intérieur du corps du côté dorsal. D'une façon générale, les cellules de ces différents tissus sont dans leur ensemble plus profondément interdigitées que chez *Alcyonidium*, ce qui n'a jamais permis une dissociation complète des cellules, mais simplement la séparation d'amas pluricellulaires. Aussi ce matériel est-il beaucoup moins favorable à l'expérimentation.

Cytologiquement, l'épithélium que constitue l'ensemble des cellules infracoronales de *Bowerbankia* pénètre plus profondément dans l'animal que chez *Alcyonidium* où elles sont exclusivement en position externe et en surface ; chez *Bowerbankia*, dans la partie intérieure de la larve, elles forment en effet une vaste cupule épithéliale que remplit le tissu du collet (d'HONDT, 1974a), tandis que dans la partie supérieure, elles se prolongent en formant une sorte de lame (REED, 1977, 1984). Aussi ce tissu n'affleure-t-il en surface du corps que dans ses portions supérieure et inférieure.

Ainsi, dans deux cas rappelés ici (*Alcyonidium*, *Bowerbankia*), ces cellules présentent des caractères d'indifférenciation – contrairement aux autres modèles larvaires étudiés (d'HONDT, 2020) – et qui sont matérialisés par la possession de gros noyaux et de nucléoles volumineux, tandis que les éléments figurés du cytoplasme témoignent d'une activité intense. Les noyaux restent volumineux dans les deux autres modèles biologiques étudiés (*Flustrellidra*, *Néoecheilostomes*), mais le nucléole est de taille plus réduite, le cytoplasme est moins dense, sinon clairsemé, mais se caractérise surtout par une faible quantité tant de mitochondries que d'appareils golgiens. Ces dernières cellules présentent donc un aspect épithélial plus traditionnel. En apparence, chez les larves respectivement présentes dans ces deux couples de genres, les images cellulaires sont nettement distinctes, tant du point de vue cytologique que fonctionnel. Leur examen ne permet même pas d'affirmer que les clichés qui en ont été réalisés en microscopie électronique à transmission concernent des tissus embryologiquement et ontologiquement homologues ; ce qui est pourtant le cas.

Discussion et conclusion

La plupart des catégories cellulaires des larves de Bryozoaires sont destinées à se différencier ultérieurement de façon identique et uniformément, indépendamment de la lignée phylogénétique à laquelle appartient l'espèce considérée. En revanche, d'autres de ces catégories cellulaires évoluent différemment selon les lignées, étant génétiquement programmées ; mais nous ignorons à quelle phase ontogénétique cette pré-programmation s'effectue, mais

probablement est-elle déjà inscrite dans le génome. Nous ignorons aussi si elle s'est exprimée sous l'influence d'un gène régulateur ou homéotique. La même catégorie cellulaire embryonnaire pourra ainsi présenter selon les modèles larvaires des caractères cytologiques et fonctionnels distincts ; c'est notamment le cas pour les cellules infracoronales. La destinée de ces cellules larvaires dans une lignée phylogénétique donnée ne pourra pas être infléchie.

Nous pouvons admettre sans grand risque d'erreur que les cellules larvaires des Bryozoaires sont trop spécialisées, cytologiquement, physiologiquement et fonctionnellement – même si cela reste une hypothèse dans l'état actuel de nos connaissances – pour pouvoir être détournées de leur pré-programmation. Elles ne pourront pas se différencier et acquérir les caractères d'une autre lignée de cellules. En revanche, lorsque surviendra la métamorphose, il n'en sera plus tout à fait de même ; dans le cas des cellules infracoronales des *Alcyonidium* et des *Bowerbankia*, ou dans celui des cellules suprapalléales chez les Néomalacostèges, une différenciation partielle se produira et ces cellules épidermiques se redifférencieront pour acquérir de nouveaux caractères cytologiques et fonctionnels. Nous rappellerons que certaines des cellules ectodermiques qui en sont issues par division cellulaire sont, chez les Bryozoaires à vocation partiellement endodermique (ce qui est inattendu), chez les *Alcyonidium* et les *Bowerbankia*, alors que leurs homologues resteront strictement ectodermiques avant d'être lysées durant la métamorphose chez les *Flustrellidra* et les Néocheilostomes. Il ne faut pas oublier, en effet, que les polypides de remplacement sont issus d'une prolifération tissulaire vers l'intérieur d'un secteur limité de l'ex-tissu épidermique palléal larvaire (par ailleurs elles-mêmes sécrétrices vers l'extérieur – de par leur richesse en granulations précuticulaires – de l'exosquelette).

Les cellules infracoronales des larves de Bryozoaires sont originellement des cellules-souches, en ce sens qu'elles peuvent suivre plusieurs voies évolutives possibles ; mais lorsque l'une d'entre elles est engagée dans une lignée phylogénétique donnée, leur déprogrammation se révèle impossible ; elles sont alors intégrées sans autre alternative dans l'architecture et dans la dynamique morphogénétique de la lignée évolutive correspondante. La pluripotence concerne en apparence, phénotypiquement, quelques catégories cellulaires embryonnaires données, mais cette pluripotence n'est qu'apparente vu que leur différenciation sélective est déjà préprogrammée.

Remarque : les tentatives de greffes monospécifiques comme hétérotypiques entre larves de Bryozoaires ont été jusqu'à présent des échecs et demanderaient à être reprises à la lumière des technologies modernes. En théorie, elles devraient être possible entre des larves émises par une même colonie, celle-ci constituant un clone. Mais il faut pourtant craindre qu'elles ne soient néanmoins vouées à l'échec, puisqu'il semble que l'organisme ne soit viable que s'il est constitué de parties complètement et mécaniquement intégrées entre elles, ceci de façon à ce que la métamorphose puisse s'effectuer normalement.

Références bibliographiques

- BUSK, G. (1852).- *Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British Museum*. Trustees of the British Museum, London, Part I, I-XIII +, 54 p., 69 pl.
- GORDON, D. P. (1988).- The Marine Fauna of New Zealand : Bryozoa : Gymnolaemata (Cheilostomatida, Ascophorina) from the Western South Island Continental Shelf and Slope. *New Zealand Oceanographic Institute Memoirs*, **97**, 1-158.
- HONDT, J.-L. d' (1973).- Étude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **114** (4), 537-602.
- HONDT, J.-L. d' (1974a).- La métamorphose larvaire et la formation du « cystide » chez *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **115** (4), 577-605.
- HONDT, J.-L. d' (1974b).- Étude anatomique et cytologique comparée de quelques larves de Bryozoaires Cténostomes. « Bryozoa 1974 ». *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, H.S. 3 (1), 125-134.
- HONDT, J.-L. d' (1977a).- Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryzoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **118** (2), 211-243.
- HONDT, J.-L. d' (1977b).- Structure larvaire et organogenèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryozoaires Cténostomes. *Zoomorphologie*, **87**, 165-189.
- HONDT, J.-L. d' (1982).- Reproduction et morphogenèse chez les Bryozoaires Eurystomes. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **107** (2), 267-289.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- *Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires*. Éditions de la Société zoologique de France, Paris, 149 p.
- HONDT, J.-L. d' (2016).- Biosystématique 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 la classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **87** (3-4), 76-89.
- HONDT, J.-L. d' (2019a).- Sur l'intérêt systématique possible des inclusions cytoplasmiques précuticulaires chez les larves de Bryozoaires. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **88** (9-10), 205-220.
- HONDT, J.-L. d' (2019b).- Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversité morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Bolletino di Museo regionale di Scienze Naturali di Torino*, **35** (1-2), 5-32.
- HONDT, J.-L. d' (2019c).- Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 2019, **88** (3-4), 71-88.

- HONDT, J.-L. d' (2020).- Considérations sur les différentes évolutions des cellules-souches chez les Bryozoaires : Le cas des cellules infracoronaux larvaires. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **145** (3), 215-224.
- REED, G.C. (1977).- Larval morphology and settlement of the Bryozoan, *Bowerbankia gracilis* (Vesicularioidea, Ctenostomata) : structure and eversion of the internal sack. *In* : Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae. Fu-Chang-Chia & M. C. Ride (eds.), Elsevier, New York, 41-48.
- REED, G. C. (1984).- Larval attachment and eversion of the internal sac in the marine Bryozoan *Bowerbankia gracilis* (Ctenostomata : Vesicularioidea) : A muscle-mediated Morphogenetic Movement. *Acta Zoologica*, **65** (4), 227-238.