

Brèves questions de terminologie à propos du développement des Bryozoaires

Jean-Loup D'HONDT¹

1. Muséum national d'Histoire Naturelle, Département « Évolution du vivant », 55, rue Buffon, F – 75005 Paris.
e-mail : dhondt@mnhn.fr

Manuscrit reçu le 05/09/2022, accepté le 12/02/2023, mis en ligne le 27/04/2023

Résumé Application de certaines définitions classiques en zoologie et en biologie du développement au cas des Bryozoaires. Brève synthèse des connaissances sur les reproductions sexuée, asexuée et par polyembryonie chez ces organismes.

Mots-clés Bryozoaires, développement, questions, polyembryonie.

Titre anglais : **Eurystome Bryozoans: a mosaic of structural and ontogenetic characters**

Abstract Application of some classical definitions in zoology and in biology of the development on the Bryozoans. Short synthesis of the knowledges on the sexual, asexual and by polyembryony in the organisms. Some short terminological questions on the development of the Bryozoa

Keywords Bryozoa, development, questions, polyembryony.

Rappel de quelques définitions

Le *Dictionnaire de Biologie*, dépassé sur quelques points mais toujours irremplaçable, de LENDER, DELAVault et LEMOIGNE (1979) propose un certain nombre de définitions de termes d'usage courant en biologie du développement, dont les suivantes que nous avons parfois accompagnées d'un commentaire.

Larve : état juvénile au cours du développement de certains animaux pendant lequel ils diffèrent de la forme adulte. Pour acquérir la forme adulte, les larves subissent des transformations profondes au cours de la métamorphose. Selon HOURDRY & al. (1995), la larve diffère de ses géniteurs par son organisation, son habitat et son comportement, même si dans quelques embranchements elles se différencient beaucoup moins des adultes que dans la majorité des cas, où elle est au contraire de grande ampleur ; la métamorphose y est alors le plus souvent graduelle (par exemple lorsqu'elle implique une succession de mues qui constituent des discontinuités). N.B. L'anatomie fonctionnelle des larves découle de phénomènes d'apoptoses, variables selon les lignées de Bryozoaires, chacune d'entre elles se caractérisant par l'inhibition de la formation ou de la différenciation cytotologique d'un organe ou d'une lignée cellulaire déterminés dont l'ensemble se présente comme un puzzle

de vicariances (résolution d'un même problème donné par l'adoption de plusieurs solutions différentes).

Métamorphose : ensemble des transformations anatomiques qui surviennent au cours du développement de certains animaux et qui assurent le passage de la forme larvaire à la forme définitive appelée imago dans certains groupes. Des transformations concentrées sur une période relativement courte et comportant des processus constructifs et régressifs, des modifications physiologiques et écologiques. Elle implique dans au moins de nombreux cas une reprogrammation génétique intervenant par voie endocrinienne.

Imago : forme acquise après un insecte après la dernière mue et qui fait apparaître les caractères de son espèce à l'état adulte (N. B. : cette définition est restrictive puisqu'elle est en pratique quasiment limitée aux insectes ; par ailleurs, le terme « adulte » n'est pas défini).

Gestation : état de la femelle d'espèces vivipares (Mammifères essentiellement) portant un embryon de la fécondation (fusion des gamètes en un zygote) à la parturition (expulsion du fœtus, moment d'apparition des caractéristiques de l'animal, et du placenta).

Oviparité : développement de l'œuf en dehors de l'organisme maternel (N. B. : il serait préférable d'utiliser ici le terme sexuellement moins spécifique de « parental »).

La viviparité hémotrophe est définie (sur internet) par un apport de nutriments depuis la circulation sanguine maternelle sans échanges sanguins à travers un organe spécialisé, dont un placenta.

Ovoviviparité : mode de développement de l'embryon qui s'effectue en grande partie dans une cavité incubatrice sans présenter de relations histologiques avec les tissus maternels.

Viviparité : développement complet de l'œuf jusqu'au terme de son organogenèse dans l'organisme maternel. Des relations trophiques s'établissent souvent entre l'embryon et la mère par une formation spécialisée, le placenta (N.B. : cette définition ne précise pas la différence entre une larve incubée par placentation par l'organisme maternel avant son émission, et l'émission par viviparité complète d'un adulte fonctionnel lui aussi après placentation ; par ailleurs, les auteurs limitent l'existence d'un placenta et la placentation aux seuls Mammifères).

Gonozoïde (ou Gonozoécie) : dans une colonie d'Hydriaires ou de Tuniciers, individu spécialisé en vue de la reproduction. N.B. : le cas se présente aussi pour les Bryozoaires, pour lesquels on utilise le terme spécialisé d'« ooécie ».

Incubation : période du développement embryonnaire pendant laquelle les œufs se trouvent dans des conditions de température et de protection favorable à la poursuite de l'embryogenèse. (N.B. : le plus souvent, mais pas exclusivement, à l'intérieur de l'organisme parental).

Apoptose : ce terme n'est pas défini dans le Dictionnaire de Lender & al. Pour y suppléer, nous reprenons la définition suivante relevée sur internet : « suicide cellulaire ou mort cellulaire programmée (selon un programme génétique établi), c'est le processus par lequel des cellules déclenchent leur autodestruction en réponse à un signal ».

Cœnocyte : Masse cytoplasmique indivise contenant de nombreux noyaux. En dépit du fait qu'il n'existe pas de limites intercellulaires, par suite de l'absence de membranes limitantes, on admet l'existence d'unités physiologiques. Synonyme : plasmode.

Dans l'ouvrage collectif coordonné par Jacques HOUDRY et al. (1995), complété peu après par un second volume rédigé par les mêmes chercheurs (1998), les co-auteurs insistent sur la nécessité d'une approche résolument synthétique du phénomène de la métamorphose (étymologiquement : changement de forme, son aspect le plus spectaculaire) dans toute l'étendue de sa complexité, disjoignant dans le temps et dans l'espace, la larve et l'imago de l'espèce étant généralement susceptibles de coloniser des milieux différents. Ils désignent ainsi sous le terme de « larves » les organismes qui diffèrent de leurs géniteurs par leur organisation, leur habitat et leur comportement. Elles acquièrent leurs caractères définitifs à la maturité sexuelle, lors d'une métamorphose. « La métamorphose disjoint le temps et l'espace » (HOUDRY et al., 1998) puisque les imagos vivent dans des niches écologiques différentes de celles des larves. Dans le règne animal, la morphologie, l'anatomie et la métamorphose larvaire

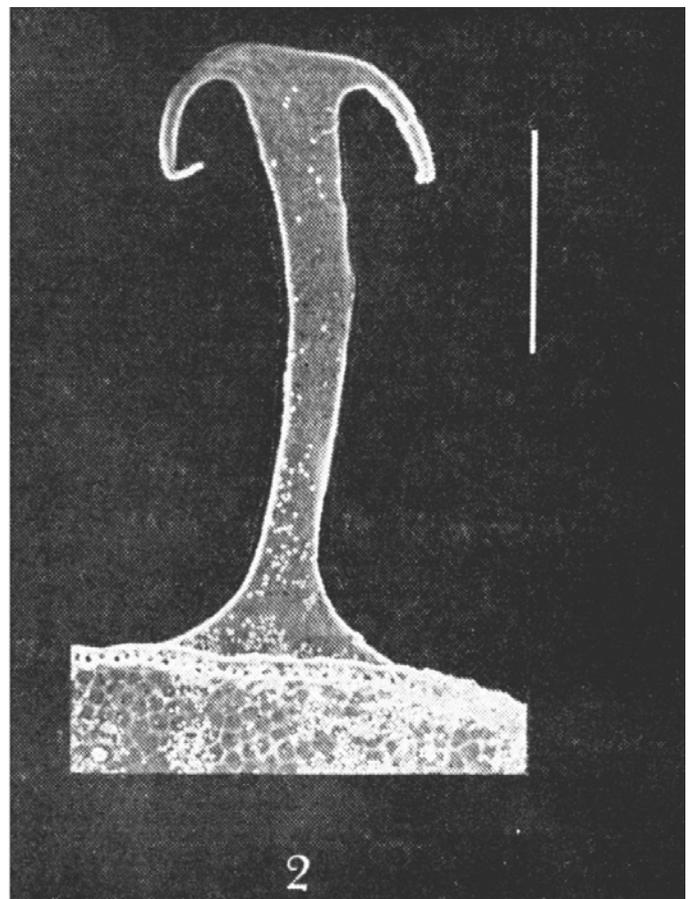
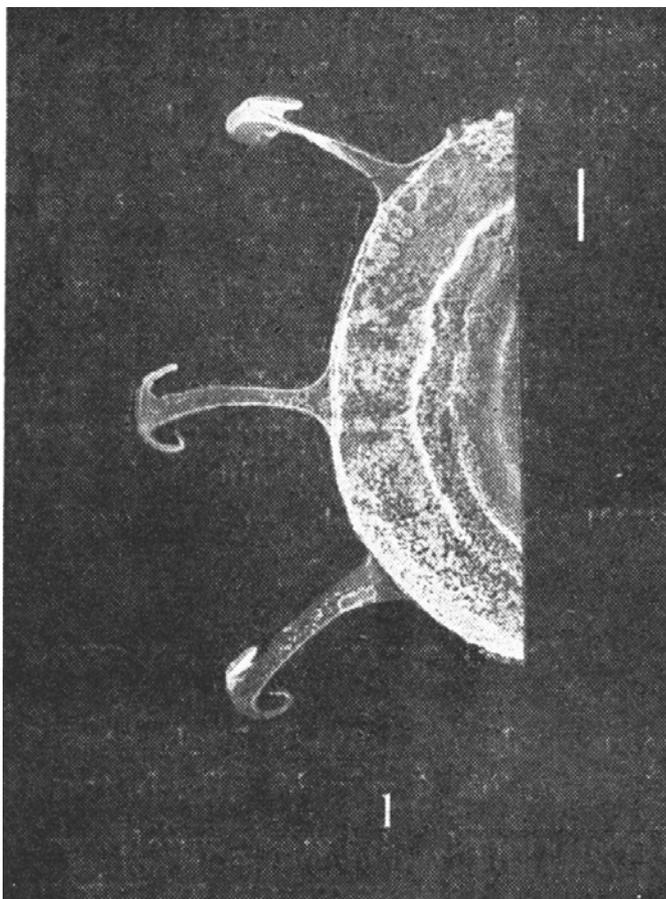


Figure 1

Statoblaste d'un Phylactolaemate, *Pectinatella magnifica*. D'après d'Hondt & Condé, 1996.

À gauche, partie gauche d'un flottoblaste, échelle 0,10 mm ; à droite, morphologie d'une épine, échelle 0,10 mm.

correspondent à des structures anatomiques et cytologiques larvaires fondamentalement différentes d'un embranchement à un autre. Elles se différencient, parfois même considérablement, morphologiquement et anatomiquement, à l'intérieur d'un même embranchement (comme chez les Bryozoaires qui présentent différents modèles larvaires en fonction des familles), ce qui se traduit dans chaque cas par un type de métamorphose différent ; alors que dans d'autres cas, les différences ne portent que sur des détails anatomiques sans conséquences sur la suite du développement, comme chez les Brachiopodes. Pour ces auteurs, l'imago est l'animal ayant acquis dans un environnement donné l'aptitude à la reproduction, tandis que l'adulte se définit comme l'organisme qui ne grandit plus.

Si nous faisons maintenant référence à un dictionnaire informatisé, le réseau internet définit comme pseudo-vivipare une espèce qui incube ses œufs dans une cavité non génitale de l'un de ses parents, et donne comme exemples des incubations buccales (Téléostéens, Anoures), gastriques (Amphibiens) ou cutanées (comme à l'intérieur d'une poche ventrale chez les Marsupiaux). Ce sont là des phénomènes qui affectent des rangs subordonnés de la classification animale, même à un niveau parfois élevé (Marsupiaux), mais qui ne caractérisent ni ne définissent un embranchement. Par ailleurs, les exemples figurant sur l'internet ne concernent qu'un seul des 42 embranchements du règne animal, celui dont l'étude est la plus aisée et la plus poussée, les Vertébrés, et néglige toute la diversité des plans d'organisation et la quasi-totalité des entités d'un point de vue biologique recensés parmi le monde des Invertébrés ; cet embranchement se limite donc en fait à quelques milliers d'espèces appartenant toutes à un même taxon, bien que de rang élevé, et anatomiquement assez homogène, et qui n'est aucunement représentatif de la richesse et de la diversité animale.

Le cas de l'embranchement des Bryozoaires à la lumière de ces définitions

Les Bryozoaires sont des organismes aquatiques coloniaux originaux à différents points de vue : ce sont des Coelomates Deutérostomiens, dépourvus d'appareils circulatoire, respiratoire et excréteur, pouvant se reproduire à la fois de façon sexuée et asexuée, et dont le cycle biologique de l'individu adulte est comparable à une gastrula puisque son tube digestif se nécrose périodiquement ; un nouveau tractus digestif est alors bourgeonné à partir de quelques cellules ectodermiques localisées au voisinage de la région buccale de l'individu adulte, avant d'entrer lui-même en dégénérescence quelques semaines plus tard, le phénomène se répétant tout au long de la vie de l'individu. Leur coelome, monomère au même titre que la larve, formé par schizocélie à l'intérieur d'une masse mésodermique compacte, ne se différencie qu'au cours de la métamorphose ; les larves sont dépourvues de coelome.

Les Bryozoaires présentent plusieurs modalités de reproduction, tant asexuée que sexuée, qui entrent plus ou moins précisément dans l'une ou l'autre des catégories définies rappelées ci-dessus, et ils constituent de ce fait l'un des embranchements où la reproduction et le développement présentent l'une des plus grandes diversités de modalités.

Les gamètes sont d'origine mésodermique (funicule, somatopleure dans le cas des spermatozoïdes, plus généralement à l'intérieur de la cavité coelomique pour les ovocytes).

Reproduction asexuée (d'HONDT, 2015)

- Bris de colonies vivantes, avec capacité de reproduction asexuée par chaque fragment (fréquente lors des récoltes).
- Lacération accidentelle suivie de fragmentation des colonies (occasionnelle dans la nature).
- Accroissement des colonies par gemmiparité (bourgeoisement, par les individus parentaux, d'individus-fils sessiles et fonctionnels, à l'intérieur desquels se différencieront ultérieurement et progressivement, au cours de la croissance, les viscères). Il s'agit là d'un phénomène de bourgeoisement tout à fait traditionnel.
- Émission de statoblastes (Phylactolaemates) (Figure 1), formes de résistance entourées d'une coque et renfermant, vers l'extérieur une assise périphérique de cellules totipotentes, entourant une masse vitelline interne ; participant à la propagation de l'espèce dans l'espace et dans le temps, notamment au retour de la belle saison, ils seront rejetés dans le milieu. Il s'agit d'une sorte de dissémination par l'intermédiaire de bourgeons dormants.
- Élaboration d'hibernacles (certaines familles de Cténostomes : Victorellidae, Paludicellidae) dans les tissus parentaux, contenant chacune une ébauche viscérale et des cellules de réserve. Selon les cas, ils se présentent sous la forme de kystes intérieurs aux autozoécies, ou extérieurement comme les zoécies-filles), deux processus différents mais ayant la même finalité. Il s'agit là aussi d'une reproduction par l'intermédiaire de bourgeons dormants, mais différente du cas précédent.
- Élaboration de nautozoïdes, individus fonctionnels nageurs, constitués d'une seule zoécie fonctionnelle, différenciés à l'extrémité des ramifications de la colonie (Cténostomes Hislopiidae).

Reproduction sexuée (STRÖM, 1977 ; d'HONDT, 1995)

- Incubation de la larve, libérée à maturation morphologique et anatomique (Figure 2), mais pas toujours cytologique et généralement pas fonctionnelle. Les modalités de cette incubation varient selon les Bryozoaires

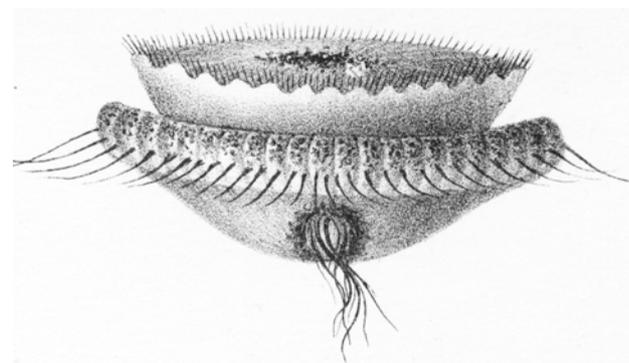


Figure 2

Exemple de larve de Bryozoaires (*Alcyonidium polyoum*, Cténostomes), vue de face (organe piriforme apparent).

Diamètre x 140. D'après Barrois, 1877.

Example of a bryozoan larva (*Alcyonidium polyoum*, *Ctenostomona*). From Barrois, 1877, front view (piriform organ apparent). Diameter x 140.

(STRÖM, 1977 ; HAYWARD, 1985), parfois même à l'intérieur d'un même genre, mais elles demeurent en pratique très incomplètement connues chez les Cténostomes. Elle peut aussi s'effectuer (WOOLLACOTT & ZIMMER, 1977a) dans la cavité cœlomique ou dans le vestibule (Triticellidae, Paludicellidae), à l'intérieur la gaine tentaculaire ou de l'introvert de l'autozoécie parentale (Cténostomes Vesiculariidae et Flustrellidridae, ainsi que chez certaines Alcyonidiidae, cf. PROUHO, 1892), ce qui implique que tous ceux-ci fonctionnent dans une certaine mesure comme des gonozoécies, jouant un rôle analogue, mais sans en être embryologiquement homologues ni en relation avec les gonades ; le vestibule et/ou la gaine tentaculaire différencient dans certains taxons une sorte de poche incubatrice (Flustrellidridae, Labiostomellidae), à l'intérieur de la cavité générale d'une zoécie dont le polypide a dégénéré (différents *Alcyonidium* dont *A. polyoum* ; chez *A. albidum*, elle serait

émise avant maturation complète) ; dans quelques cas mais chez *A. duplex* elle a été décrite comme correspondant à une couronne d'embryons (jusqu'à 6) reliés par des pédoncules attachés à la gaine tentaculaire (une telle modalité biologique, si elle était facilement observable, serait un caractère suffisant pour isoler cette espèce dans un nouveau genre). Lorsque l'embryon est entouré d'une membrane embryonnaire, celle-ci disparaît dans au moins certains cas après la gastrulation (STRÖM, 1977) ; la libération des larves, lorsque leur rejet ne s'effectue pas de l'intérieur de la gaine tentaculaire par l'orifice, s'effectue par un pore spécialisé avec ou sans effraction de cette membrane. Les larves « normales » de Bryozoaires (chez les Cténostomes comme chez les Cheilostomes) comportent du pôle aboral au pôle oral 12 lignées cellulaires caractéristiques disposées selon autant d'anneaux successifs (Figure 3).

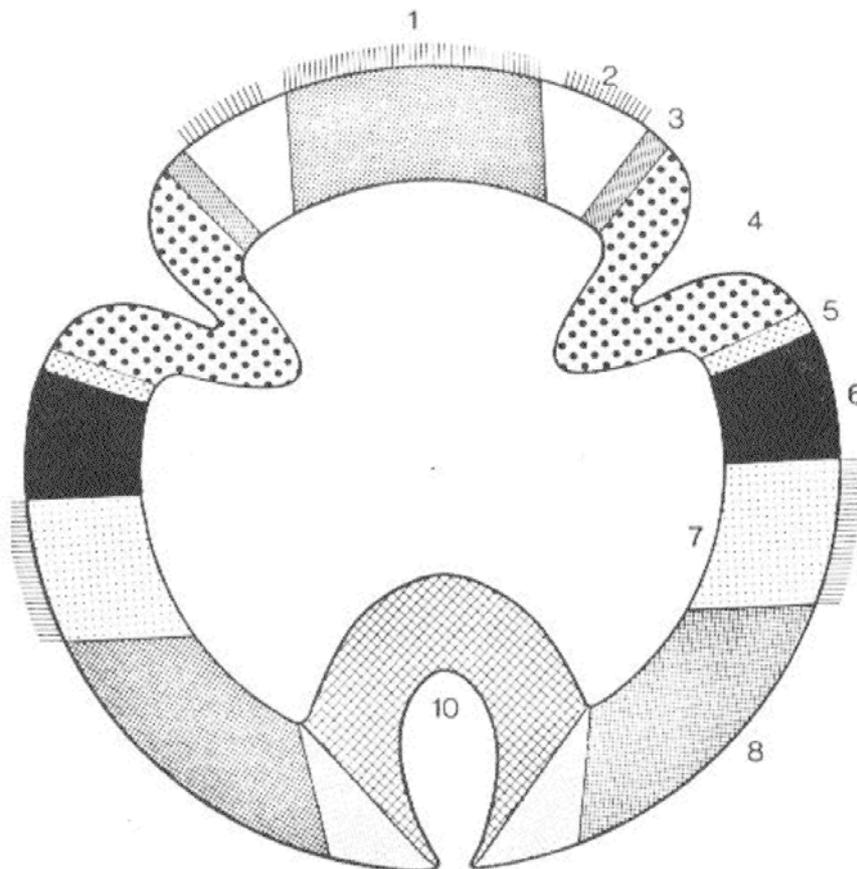


Figure 3

Coupe transversale schématique à mi-longueur d'une larve d'*Alcyonidium polyoum* (Bryozoaires, Cténostomes) montrant la succession des 10 anneaux cellulaires épidermiques successifs, différenciés du pôle aboral au pôle oral (d'après d'Hondt, 1977b). N.B. Le plan de cette coupe ne passe pas au niveau des anneaux de cellules ciliées ni des cellules glandulaires de l'organe piriforme – traditionnellement numérotés 11 et 12 – situées plus antérieurement).

1 : cellules ciliées neurosensorielles du centre de la calotte ; **2** : cellules épidermiques de la périphérie de la calotte ; **3** : cellules morphogénétiques et indifférenciées suprapalléales ; **4** : cellules palléales, à capacités morphogénétiques ; **5** : cellules épidermiques infrapalléales ; **6** : cellules épidermiques supracoronales ; **7** : cellules coronales, locomotrices ; **8** : cellules infracoronales (soit indifférenciées et à capacités morphogénétiques, soit simplement épidermiques, selon les lignées) ; **9** : cellules présumées nutritives du collet ; **10** : cellules glandulaires du sac interne, donnant naissance à la sole de fixation au substrat.

Schematic cross-section at mid-length of an *Alcyonidium polyoum* larva (Bryozoans, Ctenostomes showing the succession of 10 successive epidermal cell rings, differentiated from the aboral pole to the oral pole (after d'Hondt, 1977b). N. B. The plane of this section does not pass at the level of the rings of ciliated cells nor of the glandular cells of the piriform organ - traditionally numbered 11 and 12 -, located more anteriorly). **1**: neurosensory hair cells from the center of the cap; **2**: epidermal cells of the periphery of the cap; **3**: morphogenetic and undifferentiated suprapallial cells; **4**: pallial cells, with morphogenetic capacities; **5**: infrapallial epidermal cells; **6**: supracoronal epidermal cells; **7**: coronal cells, locomotor; **8**: infracoronal cells (either undifferentiated and with morphogenetic capacities, or simply epidermal, depending on the lines); **9**: presumed nutritive cells of the collar; **10**: glandular cells of the inner sac, giving rise to the sole of attachment to the substrate.

Chez au moins la plus grande partie des Cheilostomes, l'incubation se déroule au contact d'un épaissement ectodermique formant coussin, témoignant d'une différenciation tissulaire correspondant à une forme de placenta, et situé à l'intérieur de l'ovicelle (WOOLLACOTT & ZIMMER, 1972) ; il s'agit d'une incubation pseudo-vivipare. Chez les autres Cheilostomes et pour une très faible minorité d'entre eux, elle se déroule dans une poche incubatrice appendue à l'orifice de l'autozoécie (Cheilostomes Aeteidae et Scrupariines ; il semble qu'il en soit de même pour de rares espèces éparses à l'intérieur du groupe). Les modalités de l'incubation sont inconnues dans le cas de la famille des Hislopiidae qui, de par les différentes spécificités de son développement, a probablement une grande importance phylogénétique. L'ovicelle est très souvent extérieure à l'autozoécie (hyperstomiale), mais dans certains cas elle est plus ou moins incluse dans la zoécie parentale (endozoéciale) ou très rarement encore dans une protubérance frontale complètement isolée de la zoécie parentale (endothoicale) ; son placenta correspond à un épaissement d'une poche d'origine ectodermique (ce qui évoque la maturation des larves des Phylactolaemates vivipares ; l'œuf est d'abord inclus dans la somatopleure dont il se libère, et son développement s'effectue ensuite dans l'épaisseur d'une région particulière de l'épiderme de la paroi, différenciée en sac incubateur et invaginée dans le coelome (BRIEN, 1953 ; d'HONDT, 2005). Dans ces divers cas, il s'agit d'une ovoviviparité selon les définitions de LENDER *et al.* (1979), suivie d'une larviparité ; ceci puisque, si la différenciation (OSTROVSKY, 2007 ; OSTROWSKY *et al.*, 2008) d'une ovicele est un caractère sexuel à déterminisme probablement hormonal, les tissus intégrés dans l'ovicelle n'appartiennent en rien à l'appareil génital). Les gamètes se différencient en effet dans le tissu mésodermique, mais à plusieurs emplacements potentiels à l'intérieur du coelome qui ne constituent pas eux-mêmes des organes et tractus génitaux. Chez pratiquement tous les Cheilostomes pourvus d'ovicelles, l'œuf qui y pénètre pour y être incubé et s'y segmenter provient de la cavité générale (SILEN, 1945). Mais il s'agit bien d'une pseudo-viviparité, puisque le développement s'effectue à l'intérieur de l'ovicelle, donc loin et en dehors des gonades.

- Élaboration et libération d'un cyphonaute (Figure 4), soit une larve inachevée (alors que la larve est elle-même un stade immature !), soit au stade en fait d'embryon avancé, qui poursuivra sa croissance et ses développements morphologique et anatomique (et probablement aussi physiologique) dans le plancton (Cheilostomes Malacostèges et peut-être Scrupariines). Il s'agit d'un cas particulier que nous proposons de désigner sous le néologisme d'« embryonnipare ». Néanmoins, contrairement au Kangourou auquel il fait penser et dont le jeune qui gagne activement le poche marsupiale maternelle ressemble beaucoup à un adulte miniature, mais incomplètement différencié, le jeune « cyphonaute » n'a pas du tout la forme de l'adulte, mais n'a ni celle d'un embryon « traditionnel » ni celle d'un cyphonaute achevé ; ses organes sont mal différenciés, mais il est capable de se déplacer de façon autonome, et, après un certain temps de vie libre, de se différencier anatomiquement et fonctionnellement, en particulier de se nourrir. Il est peu probable que la segmenta-

tion et le tout début du développement embryonnaire des futurs cyphonautes doive impliquer une sorte de placentation, puisqu'il semble que la ponte ait lieu au stade œuf. Le type larvaire « Cyphonautes » ne concerne qu'un groupe très restreint de Cymnolaemates, les Malacostèges ; les larves pourvues d'une coquille, rencontrées chez les Cténostomes, correspondent à des modèles anatomiquement différents, au moins au nombre de deux (et peut-être davantage) définis sous les noms de Pseudocyphonautes et de Paracyphonautes.

- Viviparité vraie (Phylactolaemates) : les zoécies parentales libèrent de petites colonies fonctionnelles formées d'un ou de deux individus, simplement munies d'un flotteur temporaire collectif leur permettant, grâce à sa ciliature, de se déplacer dans l'attente de trouver un substrat de fixation. Le développement aurait dû théoriquement comporter les différentes étapes que sont l'embryogenèse, la morphogenèse larvaire, la métamorphose et l'organogenèse post-larvaire ; mais ces phases sont en fait télescopées à l'intérieur de l'individu parental, dans l'épiderme dans lequel pénètre l'œuf fécondé à l'intérieur de la cavité générale, immédiatement sous la cuticule (BRAEM, 1897 ; d'HONDT, 2005).

Polyembryonie (HARMER, 1893 ; NEKLUDOVA *et al.*, 2021)

Ce type de développement particulier, connu chez les seuls Cyclostomes et dont l'étude a été négligée par les chercheurs depuis plus d'un siècle, consiste en une reproduction sexuée suivie de polyembryonie par fission des embryons primaires, les extrémités des embryons plurinucléés s'individualisant pour donner naissance à des embryons-fils, parfois également petits-fils de troisième génération par le même processus, dont chacun évoluera en une larve qui sera émise à l'extérieur (HARMER, 1893) (Figure 5). On peut parler dans de cas d'une larviparité, mais plus complexe, successive ou par « étages », un processus répétitif et généralisé dans l'ensemble de l'embryon primaire, et im-

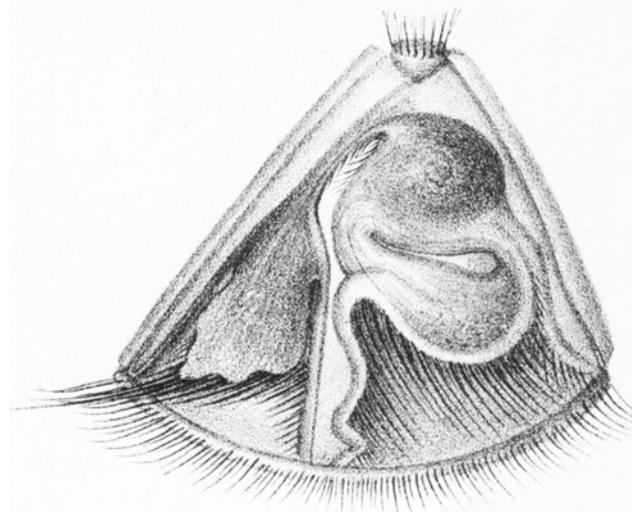


Figure 4

Cyphonaute mûr d'un Bryozoaire Malacostège, *Membranipora pilosa* (d'après Barrois, 1877), de profil. x 130.
Mature Cyphonaute of a Malacostegous bryozoan, *Membranipora pilosa* (from Barrois, 1877), lateral view. x 130.

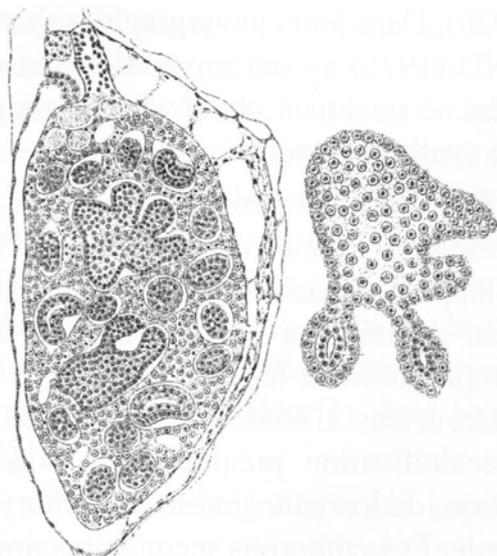


Figure 5

Polyembryonie : formation d'embryons secondaires à partir d'un embryon primaire chez les Cyclostomes. D'après Calvet, 1900 (schématique). À gauche, embryon primaire renfermé dans une oöcie ; à droite, bourgeonnement des embryons secondaires à partir d'un embryon primaire.

Polyembryony: formation of secondary embryos from a primary embryo in Cyclostomes. After Calvet, 1900 (schematic). On the left, primary embryo enclosed in an oöcia; on the right, budding of secondary embryos from a primary embryo.

pliquant la persistance d'une capacité de division cellulaire transmissible à la descendance sur plusieurs générations d'embryons successifs, mais toutefois non indéfiniment. Les embryons âgés et les larves de Cyclostomes (qui ne comportent que 5 anneaux successifs de catégories cellulaires du pôle oral au pôle aboral) ont fait l'objet d'observations ultrastructurales de la part de NIELSEN (1970), d'HONDT (1977) et LUTOV & MINICHEV (1979). Ce type de développement avait été étudié par HARMER (1893, 1895) avec les moyens dont il disposait à l'époque ; certaines de ses interprétations paraissaient illogiques et, un remarquable travail récent et illustré de référence, auquel nous renvoyons pour complément d'iconographie, vient de faire le point sur la question (NEKLUDOVA *et al.*, 2021) ; nous en résumerons les principaux enseignements.

L'ovocyte est pour la première fois discernable accolé à la splanchnopleure qui double l'intestin abortif de l'ébauche polypidienne qui commence son développement à l'intérieur d'une gonozoöcie (ou oöcie) avant de régresser. Il commence alors à se segmenter jusqu'au stade morula, étant alors nourri par un tissu nutritif jouant le rôle d'un placenta, et dont le mode de formation a été étudié par ces auteurs, et pour lequel nous émettons l'hypothèse d'une origine mésodermique. Il est initialement entouré de plusieurs membranes dites folliculaires, qui évoluent pour former le tissu nutritif, et qui apparaissent en microscopie à transmission comme bordées de coenocytes sur leurs deux faces. Il est situé du côté interne de la membrane délimitant une poche sacciforme supposée d'origine ectodermique puisqu'elle se présente sous l'aspect d'un épithélium typique et parce qu'elle possède une membrane basale que les coenocytes sont capables de traverser et qui délimite à l'intérieur de l'oöcie la cavité cœlomique pro-

prement dite, interne, d'un « pseudocœle », extérieur. Ce « pseudocœle » est occupé par un complexe cellulaire mésentérique tridimensionnel, formé notamment de cellules de réserves énergétiques, ce qui évoque la structure du funicule autozoöcial ; le tissu nutritif définitif devient un placenta syncytial au sein duquel l'embryon est complètement immergé, cas rarement observé dans le règne animal, ce qui signifierait que la nutrition de l'embryon serait assurée selon deux modalités distinctes, à la fois par des cellules amiboïdes et par coenocytose. Des connections, par l'intermédiaire de cellules de forme irrégulière et probablement amiboïdes, donc selon toute vraisemblance mésodermiques, relie la paroi cystidienne et sa doublure mésodermique à la poche sacciforme, qui semble être un lieu de transit de nutriments entre le « pseudocœle » et le cœlome ; ces cellules anastomosées qui assurent un ravitaillement interconnecté sont macronucléolées et renferment de nombreuses inclusions cytoplasmiques de contenu uniforme, généralement denses aux électrons. Les embryons sont bistratifiés, constitués par une paroi ectodermique périphérique, donc ectodermique, et par une assise interne, mésodermique et unifoliée, formant un mésoderme et entourant lui-même une cavité interne ; au stade observé, ces deux tissus sont macronucléés et macronucléolés, ce qui signifie une activité synthétique intense, ce qui confirme d'ailleurs les différentes observations cytologiques réalisées par les auteurs. À l'un des pôles de l'embryon finira par se creuser la dépression palléale caractéristique, en l'absence de différenciation de calotte larvaire, décrite par NIELSEN (1970) et d'HONDT (1977). L'embryon primaire est lobé et de forme complexe dans l'espace. Une constriction se forme à la base de ces lobes et isole ceux-ci qui deviennent des embryons secondaires, eux aussi bistratifiés et formés de deux catégories cellulaires macronucléées, et qui finissent par s'isoler et se détacher. On peut comparer une telle modalité de développement à une forme de cette reproduction asexuée connue chez les Phylactolaemates puisque, sous leur coque externe, on observe d'abord une assise de cellules ectodermiques à gros noyaux, et une masse interne syncytiale de cellules vitellines (POURCHER & d'HONDT, 1986-1987). Il reste dans ce domaine un problème encore irrésolu : quel est le facteur (hormonal, ou neurosécrétion ? Prédéterminé génétiquement ?) qui transforme une autozoöcie de Cyclostome en oöcie, et modifie à cette occasion la structure et l'évolution régressive du polypide de cette loge ? Les embryons, au moins les embryons secondaires, se nourrissent par pinocytose ou endocytose ; une partie au moins des nutriments provient d'un transfert de molécules à partir des zoöcies voisines, grâce à l'existence de pores interzoöciaux assurant une communication d'une zoöcie à une autre, puisque les rosettes sont traversées par des travées mésodermiques assurant le transfert des métabolites, comme l'ont montré les magnifiques observations de BOBIN (1958, 1962, 1964, 1965, 1971, 1977).

Remarques

Il existe par ailleurs des Bryozoaires chez lesquels les individus sont unisexués, soit mâles, soit femelles (DYRYNDA & KING, 1983), généralement avec dégénérescence de leur partie viscérale, le polypide. Il s'agit donc d'individus spé-

cialisés dans au moins l'une des phases de la reproduction, l'incubation, et ils correspondent donc dans ce cas à des gonozoécies ; au contraire, d'autres espèces produisent des gamètes des deux sexes et sont donc bisexuées ; la fécondation est interne et croisée comme chez les Cyclostomes (NEKLUDOVA et al., 2021), mais il n'est pas impossible qu'il existe aussi des cas d'autofécondation.

Les Bryozoaires émettent en période de reproduction de très nombreuses larves microscopiques, dont il est probable que nombre d'entre elles sont ingérées par des prédateurs après leur émission, ce qui serait un argument en fonction d'une reproduction chez ces organismes relevant d'une stratégie de modèle R.

Nous renvoyons à d'HONDT (1982, 2015) pour une présentation synthétique du développement et de la métamorphose des Bryozoaires.

Conclusion

La différenciation de chaque lignée évolutive des Bryozoaires débute par un début de segmentation normale de l'embryon, mais celle-ci est rapidement compliquée par quatre phénomènes, souvent conjoints et simultanés, observables chez tous ou seulement une partie de ces organismes, les uns chez les embryons, les autres n'étant reconnaissables que chez les larves, et qui affectent certaines des lignées cellulaires : d'une part, les apoptoses (d'HONDT, 2018), d'autre part, les hyper-développements des organes auxquels ces lignées donnent naissance, d'autre part enfin, les cellules-souches susceptibles de présenter une évolution et des caractères cytologiques différents en fonction des lignées phylogénétiques (d'HONDT, 2020) ; enfin, le mécanisme de la polyembryonie. La systématique générale des Bryozoaires ne peut s'interpréter qu'à la lumière des différentes combinaisons de ces quatre ensembles de caractères et de leurs variantes éventuelles (d'HONDT, 2020).

Les apoptoses elles-mêmes peuvent avoir plusieurs vocations ; dans le cas des Bryozoaires, elles sont morphogénétiques, par suite phylogénétiques, et sur cette double base elle est la fondation de la classification du groupe. Ces deux phénomènes ontogénétiques, l'un destructeur, l'autre de « déviance » révélée par une évolution non conforme, apparaissent comme à finalité régulatrice et contribuent à « ciseler » un modèle déterminé de larves en éliminant des structures ou en en modifiant d'autres, les unes non conformes, les autres au contraire conformément au « patron » génétiquement programmé ; elles apparaissent donc comme des adaptations régulatrices permettant d'aboutir à un modèle architectural larvaire donné et spécifique de la lignée phylogénétique (et permettant de définir un taxon). Elles sont génétiquement programmées dès le stade œuf ; certaines lignées cellulaires « normales » n'apparaissent même pas chez l'embryon, tandis que d'autres commencent à se différencier avant de dégénérer lors des phases ultérieures de l'embryogenèse ; dans d'autres cas enfin, les organes qu'elles auraient dû contribuer à élaborer commencent à se former, avant de dégénérer, sans disparaître complètement mais en changeant alors de fonction (accumulation des déchets du métabolisme). Les cellules concernées par l'apoptose sont reconnaissables cyto-

logiquement dans certaines régions du jeune embryon de Bryozoaires, où elles sont regroupées, par une rétraction du cytoplasme et une déformation, une réduction de taille et une concentration du noyau (inédit). Mais les déclencheurs mécaniques ou biochimiques éventuel de l'apoptose, agissant sous l'influence de la programmation génétique, n'ont pas été recherchés chez ces organismes. Sont-ils consécutifs à une dégénérescence des télomères ayant pour conséquence des anomalies dans la réplication de l'ADN néfastes à la survie des cellules concernées ? Quoiqu'il en soit, les étapes ultérieures de la résolution du problème nécessitent à présent une étroite collaboration entre les zoologistes et les généticiens, œuvrant de concert sur ce matériel biologique prometteur bien que d'une approche délicate, déjà du fait des dimensions de ces organismes.

Références

- BARROIS, J. (1877).- Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. *Travaux de la Station zoologique de Wimereux* I, 1-305.
- BOBIN, G. (1958).- Structure et genèse des diaphragmes autozoéciaux chez *Bowerbankia imbricata* (Adams) (Bryozoaires Cténostomes Vésicularines). *Bulletin de la Société zoologique de France*, **83**, 132-144.
- BOBIN, G. (1962).- Histologie des diaphragmes septaux coloniaux et valeur des rosettes chez les Vésicularines (Bryozoaires Cténostomes). *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **101**, N. & R., (1), 14-42.
- BOBIN, G. (1964).- Cytologie des rosettes de *Bowerbankia imbricata* (Adams). *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **104** (1), 1-44.
- BOBIN, G. (1965).- Introduction à l'histophysiologie des rosettes de *Bowerbankia imbricata* (Adams) (Bryozoaires, Cténostome, Vésicularine). Les ribonucléines. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **105**, N. & R., (1), 1-25.
- BOBIN, G. (1971).- Histologie du système rosettes-funicule chez *Bowerbankia imbricata* (Adams) (Bryozoaire Cténostome). Les Lipides. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **112** (4), 771-792.
- BOBIN, G. (1977).- Interzoecial Communications and the Funicular System. In: *Biology of Bryozoans*. Academic Press, New York, 566 p.
- BRAEM, F. (1897).- Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. *Zoologica*, **23**, 1-71.
- BRIEN, P. (1953).- Étude sur les Phylactolaemates (évolution de la zoécie, bourgeonnement d'accroissement, bourgeonnement statoblastique, embryogenèse, ontogénie multiple). *Annales de la Société Royale de Zoologie de Belgique*, **84**, 301-444.
- BRIEN, P. (1958).- La signification du cystide des Bryozoaires et la croissance de la colonie. *Bulletin de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique*, 5^e série, **XLIV** (9), 750-766.
- BRIEN, P. (1960).- Le bourgeonnement et la phylogenèse des Entoproctes et des Ectoproctes. Réflexions sur l'étude de l'évolution animale. *Bulletin de la Classe des*

- Sciences de l'Académie Royale de Belgique, 5^e sér., **XLVI** (9), 748-766.
- CALVET, L. (1900).- Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. Travaux de la Station Zoologique de l'Université de Montpellier, N.S., **8**, 1-458.
- DYRYNDA, P.E.J. & KING, P. (1983).- Gametogenesis in placental and non placental ovicellate cheilostome Bryozoa. *Journal of Zoology*, **200**, 471-482.
- HARMER, S.F. (1893).- On the occurrence of embryonic fission in Cyclostomatous Polyzoa. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **34**, 199-241.
- HARMER, S.F. (1895).- Preliminary note of embryonic fission in *Lichenopora*. *Proceedings of the Royal Society of London*, **57**, 188-192.
- HAYWARD, P.J. (1985).- Ctenostome Bryozoans. Linnean Society of London and The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association, Brill & Backhuis, 169 p.
- HONDT, J.-L. d' (1977a).- Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816), Bryzoaire Cyclostome (Articulata). *Zoologia Scripta*, **6** (1), 55-60.
- HONDT, J.-L. d' (1977b).- 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** (volume du centenaire, Suppl. **5**, Colloque sur les Métamorphoses), 41-47.
- 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' (2005).- État des connaissances sur le développement embryonnaire des Bryozoaires Phylactolaemates. *Denisia*, **16**, 59-68.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- *Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires*. Éditions de la Société zoologique de France, Mémoire **45**, 151 p.
- 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' (2020).- Les Bryozoaires Eurystomes : une mosaïque de caractères structuraux et ontogénétiques. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **145** (3), 199-213.
- HONDT, J.-L. d' & CONDÉ, B. (1996).- Une espèce de Bryozoaires d'eau douce (Phylactolaemates) nouvelle pour la faune française : *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851). *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **63** (19), 322-326.
- HOUDRY, J., CASSIER, P., d'HONDT, J.-L. & PORCHET, M. (1995). *Métamorphoses animales. Transitions écologiques*. Éditions Hermann, coll. Méthodes, 366 p.
- HOUDRY, J., CASSIER, P., d'HONDT, J.-L. & PORCHET, M. (1998).- *Biologie du développement*. Paris, Éditions Ellipses, 1998, 320 p.
- LENDER, Th., DELAVAU, R. & LE MOIGNE, A. (1979).- *Dictionnaire de Biologie*. Paris, PUF, 438 p.
- LUTOV, N.P. & MINICHEV, Y.S. (1979).- Some peculiarities of development in the Cyclostomatous Bryozoans. *Zoologiska Zhurnal*, **58** (6), p. 789-796 (en russe).
- MARCUS, E. (1941).- Sobre Bryozoa do Brasil. *Boletim de la Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de la Universidade de Sao Paulo*, **XXII**, Zoologia, **5**, 3-208.
- NEKLUDOVA, U.A., SCHWAHA, T.F., KOTENKO, O.N., GRUBER, D., CYRAN, N. & OSTROWSKY, A.N. (2021).- Three in one: evolution on viviparity, coenocytic placenta and polyembryony in cyclostome bryozoans. *B.M.C. Ecology and Evolution* (sans tomason), 21-54.
- NIELSEN, C. (1970).- On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans. *Ophelia*, **7**, 217-266.
- OSTROWSKY, A. (2007).- Brood Chambers in Cheilostome Bryozoa : Diversity and Revised Terminology. In : *Bryozoan Studies 2007*, Virginia Museum of Natural History, S. P. 15, Martinsville, 195-203.
- OSTROVSKY, A.N., DICK, N.H. & MAWATARI, S.F. (2007).- The Internal-Brooding Apparatus in the Bryozoan genus *Cauloramphus* (Cheilostomata : Calloporidae) and its Inferred Homology in ovicells. *Zoological Science*, **24**, 1187-1196.
- OSTROVSKY, A.N., GRISCHENKO A.V. & MAWATARI, S.F. (2006).- Comparative anatomical study of internal brooding in three anascan bryozoans (Cheilostomata) in its taxonomical and evolutionary implications. *Journal of Morphology*, **267** (6), 739-741.
- OSTROVSKY, A.N., NIELSEN, C., VAVRA N. & YAGUNOVA E.B. (2009).- Diversity of brood chambers in Calloporid bryozoans (Gymnolaemata, Cheilostomatida). Comparative anatomy and evolutionary trends. *Zoomorphology*, **128**, 13-35.
- POURCHER, A.-M. & d'HONDT, J.-L. (1986-1987).- Étude ultrastructurale et microstructurale des flottoblastes et des sessoblastes chez *Plumatella fungosa* (Pallas, 1768) (Bryozoaires, Phylactolaemates). *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^e sér., **8** (3), 209-216.
- PROUHO, H. (1892).- Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **2** (10), 557-656.
- SILEN, L. (1945).- The main features of the development of the ovum, embryo and oecium in the oociferous Bryozoa Gymnolaemata. *Arkiv for Zoology*, **25** A (17), 1-34.
- SILEN, L. (1966).- On the fertilization problem in the gymnolaematous Bryozoa. *Ophelia*, **3**, 116-140.
- SILEN, L. (1972).- Fertilization in the Bryozoa. *Ophelia*, **19**, 27-34.
- STRÖM, R. (1977).- Brooding Patterns of Bryozoans. In: *Biology of Bryozoans*. R.M. Woollacott & R.L. Zimmer (eds.), Academic Press, New York, pp. 23-89.
- WOOLLACOTT, R.M. & ZIMMER, R.L. (1972). Origin and structure of the brood chamber in *Bugula neritina* (Bryozoa). *Marine Biology*, **16**, 165-170.
- WOOLLACOTT, R.M. & ZIMMER, R.L. (1977).- *Biology of Bryozoans*. Academic Press, New York, 566 p.