

De l'opportunité d'un cœlome chez les Bryozoaires et les Brachiopodes

Jean-Loup d'HONDT

Muséum national d'Histoire naturelle, département Adaptations du vivant, 55 rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Reçu le 24/06/2024 ; accepté le 20/05/2026 ; mis en ligne le 05/07/2026 ; DOI : <https://doi.org/10.60881/bszf151-2-8>

Résumé Les études embryologiques menées sur un développement comparé des Bryozoaires et des Brachiopodes confirment que ces deux Embranchements ne se situent pas sur une même lignée phylogénétique et que les Lophophorates se limitent aux Brachiopodes et aux Phoronidiens, les Bryozoaires correspondant à un type de formation du cœlome totalement différent.

Mots-clés Brachiopodes, Bryozoaires, cœlome

On the opportunity of a coelom in Bryozoans and Brachiopods

Abstract Embryological studies conducted on a comparative development of Bryozoans and Brachiopods confirm that these two phyla are not on the same phylogenetic lineage and that the Lophophorates are limited to Brachiopods and Phoronids, the Bryozoans corresponding to a completely different type of coelom formation.

Keywords Brachiopods, Bryozoa, coelom

Introduction et généralités

Chez les groupes supérieurs d'animaux multicellulaires ou Métazoaires (pour de nombreux zoologistes, les Protozoaires sont à exclure du règne animal et à intégrer dans celui des Protistes), ceux qui apparaissent comme les plus évolués au regard de l'évolution, le terme de « cœlome » désigne une structure d'origine mésodermique qui, après différenciation de différents organes remplissant des fonctions morphogénétiques et fonctionnelles spécifiques et déterminées, indépendamment de son mode de formation au cours de l'embryogenèse. Il constitue une fois achevé une poche d'origine mésodermique délimitée par deux membranes, supérieure (somatopleure) et inférieure (splanchnopleure), celle-ci recouvrant et emballant les viscères. Le point commun de tous les cœlomes est de procéder du mésoderme. Chez les organismes triploblastiques les plus primitifs (Turbellariés, Plathelminthes, etc.), le cœlome peut être remplacé par un mésenchyme, un parenchyme ou par des cellules amiboïdes, représentant un stade évolutif plus primitif ;

rien de tel n'existe chez les Diploblastiques, Cnidaires et Cténaïres, qui ne possèdent que deux feuillets embryonnaires, endoderme et ectoderme.

Le cœlome occupe la cavité intérieure de l'organisme et entoure le tractus digestif, le mésoderme étant constitué des cellules d'où dériveront chez l'adulte après différenciation et outre le cœlome, la musculature, l'appareil circulatoire et le sang, les poumons, et le système excréteur dont les reins, l'appareil reproducteur et les gamètes. La cellule initiale du mésoderme est très généralement un unique blastomère situé au pôle végétatif, qui se divisera activement entraînant la prolifération cellulaire d'où seront issus tous les organes qui en dérivent. Les différentes définitions qui ont été proposées, d'une part du mésoderme, d'autre part du cœlome, se recoupent très largement, aussi n'en donnerons nous ici que quelques exemples.

Sur Internet, faisant référence au dictionnaire Larousse, le mésoderme est le « Feuillelet intermédiaire de l'embryon ». Le mésoderme est, comme l'ectoderme et l'endoderme, entre lesquels il est situé, l'un des trois feuillets primitifs embryonnaires. Il apparaît au début de

la 3e semaine après la fécondation et s'insinue entre les deux premiers feuillets déjà formés ». N. B. L'allusion à la 3ème semaine ne concerne qu'une partie des Vertébrés, mais ne s'applique pas à la majorité des invertébrés. Le coelome est défini comme la « cavité qui se forme, chez l'embryon humain vers le 17ème jour du développement, par clivage de la lame latérale du mésoblaste ». Un feuillet, le mésoderme, « est en continuité avec le mésenchyme, la formation du coelome et l'origine des séreuses pariétales ». Parfois le mésoderme est cytologiquement indistinct à l'origine, confondu avec le mésoderme (endomésoderme). L'entérocoelie est le mode de bourgeonnement du coelome de l'embryon chez les Deutérostomiens, dont les Vertébrés. Il s'oppose à la schizocoelie, mode de formation du coelome par creusement d'une cavité à l'intérieur de la masse compacte des cellules mésodermiques issues de la division du blastomère originel, plutôt répandue chez les invertébrés.

Le Traité de Zoologie de GRASSÉ (1961) ne définit les termes ni de mésoderme ni de coelome, mais donne en revanche dans le détail la liste des structures de l'organisme adulte procédant des trois feuillets embryonnaires et plus spécialement du mésoderme ; de celui-ci dérivent notamment : somites, myotomes, appareils respiratoire, circulatoire et sang, excréteur, génital, musculature, coelome ; ainsi que le funicule, ce réseau de cellules mésodermiques qui relie notamment entre elles les zoécies contigues au niveau de leurs pores en rosettes respectifs et assurent la diffusion des métabolites et probablement hormonal à l'intérieur, non seulement de la zoécie, mais aussi de la colonie assurant sa coordination d'ensemble. Ceci implique un progrès dans l'évolution par rapport aux organismes diploblastiques, puisqu'à part l'épiderme, le système nerveux et le tube digestif, qui interviennent dans des fonctions fondamentales - s'il en est -, et n'émettent pas de gamètes (caractère corrélé à la triploblastie ; les Diploblastes se reproduisant par gemmiparité et scissiparité), tous les autres systèmes vitaux sont assurés par la différenciation d'organes additionnels et de cellules spécialisées toutes issues d'une même et unique autre masse centralisée de cellules polyvalentes et additionnelles *a priori* initialement totipotentes et se spécialisant cytologiquement et fonctionnellement, le mésoderme. Les ongles, sabots, phanères et autres productions cutanées ne sont l'apanage que des Tribloblastiques.

Pas le Précis de zoologie de GRASSÉ (1961), que les manuels sur les métamorphoses de HOURDRY *et al.* (Métamorphoses animales : Transitions écologiques, 1995) et sur la diversité des Invertébrés marins de d'Hondt ((Les Invertébrés marins méconnus, 1999) ne définissent ni le mot de « coelome », ni celui de « mésoderme ». D'après le Dictionnaire de Biologie (1979) de LENDER, DELAVAUULT et LE MOIGNE, « le mésoderme est l'un des trois feuillets embryonnaires qui, s'invaginant à l'intérieur, donne l'appareil uro-génital chez les embryons d'animaux coelomates », produisant le coelome et les parois coelomiques ; « la cavité du

blastocœle prend une position moyenne entre l'ectoderme et l'endoderme. En dérivent notamment la musculature, les tissus coelomiques, le squelette, le tissu conjonctif, le sang et l'appareil circulatoire, l'appareil uro-génital – les gamètes se formant au contact de tissus mésodermiques, le coelome et les parois coelomiques.

Le coelome est quant à lui « une cavité double apparaissant par creusement du mésoderme chez les embryons des animaux coelomates ». Les deux cavités peuvent ou non fusionner. Le coelome est limité par un feuillet externe, une véritable somatopleure et un feuillet interne ou splanchnopleure. Nous rappellerons que les Bryozoaires (dont les larves ont été découvertes par Lamarck) comme les Brachiopodes sont avant tout des embranchements (unités et catégories systématiques), et plus secondairement des phylums (concept évolutif, terme erroné et à bannir de la nomenclature linnéenne (D'HONDT, 2018a).

La schizocoelie, telle qu'elle se produit par exemple chez les Bryozoaires, est non une segmentation du mésoblaste, mais un creusement d'une cavité coelomique unique à l'intérieur d'une masse pleine de mésoderme ; elle s'oppose à une formation entérocoelique du coelome, qui se forme comme une poche, qui en sera détachée ensuite, du primordium du tube digestif, ce qui semble être le cas chez les Brachiopodes (N. B. les figures de NIELSEN (1991) sont ambiguës ou équivoques sur ce point, donnant l'impression d'un encerclement de l'ectoderme par le mésoderme avant la différenciation des paires de poches coelomiques). Le nombre de ces paires de poches varie selon les genres ; il est de 4 chez les *Crania*, de 2 chez les *Discinisca*, de 1 chez les *Lingula* (Inarticulés), de 3 chez *Terebratulina* et les *Gryphus* (Articulés), mais il est encore prématuré de dire s'il s'agit là d'un caractère systématique fiable ; elles fusionneront par la suite au cours du développement. Chez les Articulés, une trimérie morphologique externe du corps de l'embryon se superposera à la trimérie coelomique ; elle disparaîtra lors de la sécrétion de la coquille du Brachiopode.

Anatomo-cytologiquement, les modes de formation du coelome sont en fait multiples ; il s'agit d'une cavité délimitée par une assise tissulaire supérieure, parfois d'aspect épithélial, la somatopleure, parfois mal différenciée, et une assise interne emballant la parie viscérale, dont le tractus digestif, la splanchnopleure. Parfois, dans les groupes primitifs, le mésoderme n'apparaît que comme un tissu mésenchymateux mal délimité. Chez les Vertébrés, le coelome procède du mésoderme, donc l'un des trois feuillets embryonnaires fondamentaux, formant une masse cellulaire compacte comprise topographiquement entre l'ectoderme et l'endoderme. Il n'en est pas de même chez d'autres organismes, par exemple les Echinodermes, chez lesquels le mésoderme et le coelome procèdent de groupes de cellules détachées du plafond de la cavité interne de l'embryon, qui finissent par s'agréger. Chez les Annélides et les Sipunculien, des méthodes de marquage ont révélé que le mésoderme dérivait de la segmentation d'un unique blastomère du pôle végétatif ;

dans le cas des animaux métamérisés, il donne naissance à des bandelettes mésodermiques qui se fragmenteront, chaque morceau donnant un coelome individuel autour duquel le métamère correspondant se différenciera par la suite.

Parmi les Bryozoaires, chez les Phylactolamates, le développement est vivipare (D'HONDT, 1977), alors qu'il a été reconnu comme larvipare par tous les auteurs depuis la magnifique thèse de Jules BARROIS (1877), chez les Cyclostomes comme chez les Eurystomes. Chez ces derniers cités, le mésoderme dérive (généralement après régression des blastomères endodermiques) d'un endomésoderme qui constitue une masse pleine indivise de cellules (le coelome se creusera au sein de celle-ci, formant une unique cavité délimitée par une somatopleure et une splanchnopleure), et seulement au début de la métamorphose, les embryons et les larves étant dépourvus de coelome ; il n'existe pas de néphridies. Rappelons qu'une compilation remarquablement et didactiquement illustrée des différents modèles larvaires décrits par les auteurs antérieurs, dans toute l'étendue des Bryozoaires, a été publiée par KOTENKO & OSTROWSKY (2023). Chez les Brachiopodes, le coelome se formera à l'origine, dès le début de l'embryogenèse, sous l'aspect de plusieurs paires de cavités (généralement trois) disposées à la suite l'une de l'autre le long de la paroi latérale du tube digestif, et qui fusionneront ultérieurement. Mais on ignore avec certitude si ces poches ont été bien initialement des expansions du tractus digestif consécutives à des émissions de boursoufflures devenant ensuite individualisées – ce qui est la théorie classique et le plus probable -, ou si elles se sont différenciées à l'intérieur d'un fin film somatopleural qui recouvrirait le tube digestif et encore non mis en évidence (hypothèse qui est seulement plausible). Il existe en outre des néphridies chez les Brachiopodes.

SCHWAHA *et al.* (2020) ont tenté de récapituler les connaissances récentes sur le coelome des Bryozoaires, notamment dues à des observations de chercheurs des pays de l'est pas toujours accessibles aux chercheurs occidentaux, d'autres souvent connues depuis longtemps, et de les insérer dans l'état du savoir précédent sur le sujet. Parmi celles-ci, on relève la formation d'un dissépiment dans le lophophore à la base des tentacules chez les Cyclostomes, alors que nous avons autrefois montré que le coelome troncal développait chez les Cténostomes des expansions pénétrant à l'intérieur des tentacules (il n'existe donc qu'une seule cavité coelomique originelle, et non deux : troncale et lophophorale), sans qu'elles ne se cloisonnent ultérieurement à leur base, ce qui constitue un caractère phylogénétique inconnu. Ces auteurs semblent par ailleurs avoir tendance à considérer les Lophophorates comme une entité, ce en quoi notre avis est différent, de par déjà la trimérie embryonnaire (sauf rares exceptions) des Brachiopodes et des Phoronidiens. De même, ils confirment le mode de formation des « pseudolarves » des Phylactolaemates et ils ne rejettent pas l'hypothèse que l'épistome, formation inconstante

chez les Phylactolaemates, apparemment présente les Bryozoaires supposés les plus évolués, ne serait pas en réalité l'équivalent d'un prosome, - absent chez les espèces les plus plésiomorphes. Ils proposent enfin, et pourquoi pas, ils supposent que le nombre des corps bruns soit équivalent à celui du nombre des renouvellements polypidiens et commentent les rôles possibles des pores tentaculaires. Ils supposent que le dédoublement du muscle rétracteur dans des lignées serait un caractère systématique et phylogénétique. Ils relèvent des similitudes entre Phylactolaemates et Cyclostomes. L'une de leurs hypothèses confirmerait une opinion qui nous avait été formulée dans les années 1980 par notre regrettée Geneviève Lutaud (communication personnelle) selon laquelle le mésoderme pourrait, au moins dans le cas de certaines lignées, être constitué de deux assises cellulaires. Nous partageons avec eux la conception de l'importance des « tissus mous » à différents niveaux de la biologie et de la phylogénie de ces organismes.

Les fonctions du coelome dans les deux groupes

On trouve dans la littérature différentes interprétations - finalistes - de la fonction du coelome. Qu'en est-il dans les cas des Bryozoaires et des Brachiopodes ? Les premiers cités sont des animaux coloniaux, dont chaque colonie constitue un clone et chaque individu présente une architecture simple, ayant une reproduction à la fois sexuée et asexuée ; les Bryozoaires adultes sont d'ailleurs les seuls organismes connus à avoir conservé une caractéristique embryonnaire, la capacité de bourgeonner en leur intérieur un tractus digestif, et fonctionnent donc comme une gastrula. Les Brachiopodes sont des animaux libres relativement de grand taille, anatomiquement plus complexes, à reproduction exclusivement sexuée, tous deux fixés à un substrat, possédant un exosquelette externe et ayant des stratégies alimentaires ; leur mode de vie est très différent dans chacun de ces deux cas. Les fonctions proposées, que nous passerons successivement en revue pour chacun d'entre eux, sont les suivantes :

- Rigidité, solidité et cohérence de la colonie ou de l'organisme *in toto*,
- Dilatation possible du tractus digestif,
- Protection contre les chocs physiques ou physiologiques,
- Assainissement du milieu intérieur et filtration matérielle et physiologique des déchets,
- Développement de nouvelles fonctions physiologiques,
- Brassage génétique,
- Acquisition de nouvelles capacités évolutives.

Remarques :

1- Les Phoronidiens présentent une trimérie coelomique embryonnaire. Différents auteurs les réunissent aux Brachiopodes au sein d'un même Embranchement, les Lophophorates, caractérisés par la possession en commun d'un appareil circulatoire.

2- Pour conforter et valider leur hypothèse selon laquelle les Bryozoaires et les Brachiopodes seraient, en dépit de leurs considérables différences, des organismes phylogénétiquement apparentés puisqu'il avaient tous deux un lophophore et une couronne péri-buccale de tentacules, un équipe de chercheurs américains voici un demi-siècle chercha des caractères la confirmant, et notamment l'existence d'un trimérie chez les Bryozoaires. Selon eux, au moins l'épistome (existant chez les Bryozoaires les plus évolués), et peut-être le lophophore seraient les équivalents d'un prosome et le sac interne larvaire celui du métasome des Brachiopodes. Ceci, il est vrai, lorsque les auteurs ignoraient encore que les structures respectives du lophophore et des tentacules étaient très différentes dans les deux groupes, et quand il n'avait pas encore été montré que la formation de l'épistome était exceptionnelle dans le groupe et tardive dans l'évolution, et enfin que le coelome tentaculaire n'était pas indépendant mais provenait de la poussée à l'intérieur des tentacules d'expansion digitées de l'unique cavité coelomique indivise.

Rigidité de la colonie

Une colonie de Bryozoaires est constituée d'un nombre important, parfois de plusieurs centaines de zoécies qui, pour éviter une consistance flasque de l'ensemble de l'organisme, gagnent beaucoup à renfermer un milieu aqueux qui renforce leur cohérence. Mais celui-ci s'ajoute à l'exo-squelette ou cystide, chitineux – et alors très modérément compressible, et réversible – ou calcaréo-chitineux et alors indéformable de la colonie, qui lui donne déjà une consistance rigide, surtout dans les cas des colonies fortement calcifiées et par ailleurs encroûtantes (Celleporidae, Cellariidae, Diastoporidae, etc.).

Dilatation possible du tractus digestif

Il est logique d'admettre que lors de l'ingestion de nutriments volumineux entraînant une dilatation du tractus digestif, celle-ci sera plus facilitée par le contact d'une vésicule au contenu fluide, aqueux, que par celui d'un organe rigide et moins déformable. Mais, par comparaison, les animaux tout à fait différents que sont les Gastrotriches marines – qui ne sont pas des Coelomates – peuvent absorber des Diatomées de volume considérable par rapport aux diamètres buccal, pharyngien et intestinal normaux, ces Diatomées ayant l'aspect de boîtes rigides, (ce qui signifie qu'ils sont capables de se dilater de façon importante, ce qui limite la valeur de cette hypothèse). Par ailleurs, si les Brachiopodes articulés ont un tube digestif atrophié, celui de certains Bryozoaires (Vésicularines) est, au repos, plusieurs fois replié sur lui-même, et la présence du coelome lui laisse alors l'espace nécessaire pour qu'un péristaltisme convenable soit assuré.

Protection contre les chocs physiques et physiologiques

Le coelome peut constituer un matelas protecteur des organes ou du tube digestif d'un point de vue mécanique, sans doute moins envers des substances toxiques, constituant un squelette hydrostatique, et sa présence ne nuira pas. Chez les Acœlomates où il manque (Cnidaires et Cténaïres), le tractus digestif est fragile, mal protégé, plus ou moins membraneux, et facilement vulnérable. Il l'est moins chez ceux de ces derniers lorsque le flotteur, riche en mésoglée et *de facto* plus ou moins élastique, est considérablement épais autour de la cavité digestive. Cet effet protecteur mécanique est assez plausible chez les Bryozoaires, peu chez les Brachiopodes qui possèdent une coquille souvent épaisse et hermétique (*Terebratulina*, *Crania*), et qui est *a priori* plus protectrice ou défensive envers les polluants chimiques que l'ectocyste des Bryozoaires.

Assainissement du milieu et filtration des déchets

Un rôle de filtration exercé par le coelome n'est pas à exclure ; par ailleurs, étant constitué de cellules mésodermiques, parfois d'apparence mésenchymateuse avec une surface ornée de pseudopodes, apparemment amiboïdes, exerçant une capacité de phagocytose, ils peuvent absorber des débris organiques présents dans la cavité du coelome.

Acquisition de nouvelles fonctions physiologiques

Avec le mésoderme et le coelome, qui n'est apparemment qu'une d'entre elles parmi les autres, dont les précédentes, apparaissent chez l'organisme de nouvelles fonctions et de nouveaux perfectionnements biologiques : reproduction, excrétion, parfois circulation et respiration, toutes ayant parfois pour origine embryologique le même blastomère originel, unique et au moins pluri-, sinon totipotent, dérivant toutes d'un même tissu embryonnaire originel, et cette acquisition correspond à un pas évolutif considérable ; celui-ci permet la colonisation de milieux écologiques plus diversifiés et une meilleure résistance aux paramètres de l'environnement. Dans au moins la plus grande partie des cas, les organes de la reproduction émettent leurs gamètes dans le coelome, où parfois débute aussi parfois le développement embryonnaire, où circulent selon toute vraisemblance des métabolites – dont ceux dissous dans le milieu intérieur et des substances hormonales, et à ce titre le coelome intervient de façon déterminante dans le développement, la différenciation et la maturation des gamètes.

Brassage génétique

Dans les cas de fécondation interne dans le coelome, les gamètes exogènes pénétrés à l'intérieur de l'organisme ovigère, et par suite destinés à féconder les ovocytes de l'organisme dans lequel ils ont pénétré, gagnent généralement la cavité coelomique. Des gamètes qui dans d'autres circonstances ne pourraient jamais se rencontrer, sauf dans les cas d'autofécondation ; lorsqu'il

y a autofécondation, quand la caryogamie ne se produit pas dans le milieu extérieur (Echinodermes ou Cnidaires par exemple), elle a lieu dans le cœlome, qui joue donc ici un rôle essentiel dans les processus de brassage génétique. Des gamètes se développant dans un milieu clos et favorable peuvent y trouver un avantage quant à leur prospérité. C'est là selon nous la spécificité majeure du cœlome.

Acquisition de nouvelles capacités évolutives

Tout brassage génétique s'accompagne de transferts de gènes contribuant au renouvellement génétique de la population, et à l'introduction dans celle-ci de certains d'entre eux. Parmi ces derniers, même si le groupe des Brachiopodes est considéré comme un ensemble de « fossiles vivants », et il peut s'en trouver qui possèdent des potentialités évolutives susceptibles de modifier certains caractères anatomiques ou écologiques - par l'intermédiaire de la réceptivité de leur génome dans la population préexistante, sinon quelquefois un potentiel de gènes permettant une différenciation morpho-anatomique - parfois l'évolution d'une population dans une nouvelle direction, un phénomène d'isolement génétique ou de spéciation, par exemple comme cela peut se produire dans un effet « bottle-neck ». Reste évidemment à savoir si certaines espèces sont plus réceptives, plus sensibles que d'autres au renouvellement génétique ainsi introduit, et seront alors capables de différencier d'autres modèles d'organismes, dont ceux pouvant combler une niche écologique préexistante.

Conclusion

Parmi les différents intérêts qui ont été proposés dans la littérature concernant l'avantage pour un organisme de présenter un cœlome, les suggestions émises, tant dans le cas des Bryozoaires que dans celui des Brachiopodes, se révèlent très inégales. Elles nous semblent surtout dignes d'intérêt - ayant un effet profitable, sinon essentiel - en ce qui concerne la production et la maturation des gamètes, ainsi qu'en favorisant le potentiel évolutif des espèces *via* l'amélioration du brassage génétique.

Une telle étude ne pouvait être fiablement entreprise que sur des groupes d'invertébrés relativement simples et mineurs, dont l'analyse est plus accessible et l'interprétation n'est pas perturbée par d'autres paramètres ou masquée par d'autres facteurs.

Indubitablement à l'origine, cette vocation est la première, fondamentale, du cœlome. Mais il ne faut pas perdre de vue que cette étude a été menée (ce qui est à la fois un bien et un mal) sur un groupe de Métazoaires très primitif, les Bryozoaires, et sur un autre embranchement, celui des Brachiopodes, dont la situation sur l'échelle évolutive des êtres vivants est toujours indéterminée. Il est donc possible qu'au cours de l'évolution conduisant aux Vertébrés, la signification fonctionnelle du cœlome ait été victime de dérives et qu'il ait acquis dès lors des vocations supplémentaires ;

ou que les vocations d'origine se soient transformées sous différentes influences ou modifications génétiques.

Enfin, le terme de « cœlome » (employé au singulier) définit cette formation mésodermique dans le contexte de son unité fonctionnelle ; mais il désigne en fait trois structures d'origines embryologiques différentes ayant la même vocation. En pratique et pour être complet, il nous faut en effet distinguer le pseudo-cœlome dérivé de la cavité blastocœlique et de formation non mésodermique (que nous n'avons pas abordé ci-dessus, qui est plus délicat à interpréter fonctionnellement, plus aisé phylogénétiquement) de certains embranchements dont les Némathelminthes, et les deux modèles de cœlomes « vrais » qui font l'objet de ce texte. Ces derniers sont donc à considérer plutôt comme des analogies que comme des homologies, correspondant respectivement aux Entérocoelomates et aux Schizocoelomates, eux-mêmes polyphylétiques. Les Brachiopodes sont des Entérocoelomates, tandis que les Bryozoaires sont des Schizocoelomates particuliers, car sans appareils circulatoire et excréteur, un caractère qui permet d'éloigner phylogénétiquement encore davantage ces deux embranchements.

Références

- BARROIS, J. (1877).- Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, **1**, 1-305.
- GRASSÉ, P.-P. (1977).- *Précis de Zoologie, Vertébrés*. Masson éd., 408 p.
- HONDT, J.-L. d' (1982).- Reproduction et morphogenèse chez les Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **107** (2), 267-289.
- HONDT, J.-L. d' (1997).- La classification actuelle des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. soc. zool. Fr.*, **123** (3), 289-301.
- HONDT, J.-L. d' (1999).- Les Invertébrés marins méconnus. Editions de l'Institut Océanographique, Paris, 444 p.
- HONDT, J.-L. d' (2018a).- Embranchement *versus* Phylum Comment la conjoncture internationale peut influencer la nomenclature scientifique et la classification animale. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 3-4, 111-120.
- HONDT, J.-L. d' (2018b).- Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **87** (3-4), 76-89.
- HONDT, J.-L. d' (2019a).- Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversité morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Bull. Mus. reg. Sc. nat. Torino*, **35** (1-2), 5-32.
- HONDT, J.-L. d' (2019b).- Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, **88** (3-4), 71-88.
- HONDT, J.-L. d' (2019c).- Connaissances actuelles sur le tractus digestif larvaire temporaire d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall) (Bryozoaires, Cténostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **144** (2), 79-88.

- HONDT, J.-L. d' (2019d).- Sur l'intérêt systématique possible des inclusions cytoplasmiques précuticulaires chez les larves de Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **88** (9-10), 205-220.
- HONDT, J.-L. d' (2020a).- Les Bryozoaires Eurystomes : une mosaïque de caractères structuraux et ontogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr.* **145** (3), 199-213.
- HONDT, J.-L. d' (2020b).- Considérations sur les différentes évolutions des cellules-souches chez les Bryozoaires : le cas des cellules infracoronales larvaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **145** (3), 215-224.
- HONDT, J.-L. d' (2021a).- Propos et interrogations sur les relations phylogénétiques à l'intérieur de l'embranchement des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **89** (9-10), 251-265.
- HONDT, J.-L. d' (2021b).- Sur les affinités entre les Bryozoaires et les Brachiopodes. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **90** (5-6) : 163-175.
- HOURDRY, J., CASSIER, P., D'HONDT, J.-L. & PORCHET, M. (1995).- Métamorphoses et Ecologie du Monde Animal. Coll. Méthodes, Editions Hermann, Paris, 366 p.
- KOTENKO, O.N. & OSTROWSKI, A.N. (2023).- Unravelling the Evolution of Bryozoan Larva. *Paleontological Journal*, **57** (11), 1306-1318.
- LENDER, TH., DELAVAUULT, R. & LE MOIGNE, A. (1979).- Dictionnaire de Biologie, Presses Universitaires de France, 438 p.
- LUTAUD, G. (1961).- Contribution à l'étude de bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* (Linné), Bryzoaire Chilostome. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, **91**, 157-300.
- MARCUS, E. (1938).- Briozoarios marinhos Brasileiros. *Bol. Fac. Fil. Cien. Let., Univ. Sao Paulo, Zoologia*, **2**, 1-137.
- NIELSEN, C. (1991).- *Animal Evolution*. Oxford University Press, 416 p.
- 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**, 696-729.

Annexe : quelques observations anecdotiques sur la systématique des bryozoaires

1) A l'époque héroïque des tous débuts de la Bryozoologie, un événement marquant resté dans les mémoires fut la rivalité entre Jean-Baptiste de LAMARCK (1744-1829) et Jean-Vincent-Félix LAMOUREUX (1779-1825), auparavant des amis, le premier ayant d'ailleurs été à l'origine le maître du second (une situation qui n'est pas très rare dans le milieu scientifique : c.f. la rivalité entre Henri de LACAZE-DUTHIERS (1821-1901) et son élève Alfred GIARD (1846-1908). Le premier cité, ayant reconnu la supériorité de la classification des Bryozoaires du second sur la sienne, fit intervenir ses relations pour différer la publication de la systématique de celui-ci, le blocus n'ayant été levé qu'après la parution

de son propre ouvrage valorisant sa propre systématique.

2) Nous ne mentionnerons que pour mémoire, à la suite d'un consensus international, la préférence des enseignants-chercheurs pour désigner cet embranchement sous le nom général de Bryozoa, EHRENBERG, 1831, par ailleurs *senior synonym*, qui l'ont préféré à celui de Polyzoa, THOMPSON, 1830 ; précédemment, ces taxons étaient indifféremment désigné sous les deux noms. Le taxon Ectoproctes, utilisé dans les anciennes classifications pour les opposer aux Entoprocta, NITSCHKE, 1870, actuellement reconnu comme autre embranchement structurellement éloigné, est obsolète d'un point de vue systématique, mais continue à être utilisé couramment comme un qualificatif anatomique.

3) Le niveau hiérarchique d' « embranchement », considéré comme la première subdivision systématique du Règne, celle du rang le plus élevé, a été définie comme catégorie principale dans la classification animale par le français Georges CUVIER (1769-1832) en 1812. Par ailleurs, le phylogéniste allemand Ernst HAECKEL (1834-1919), fondateur de la théorie de la théorie de la recapitulation phylogénétique par l'ontogénie, créa en 1868 le terme de « phylum », pour désigner une grande lignée évolutive dit monophylétique, donc descendant d'un ancêtre commun, quel que soit son niveau dans la classification, qu'il s'agisse par exemple d'un embranchement ou d'une famille. A l'époque du pangermanisme, précurseur du nazisme (et qui a duré approximativement de 1880 à 1920), les zoologistes allemands et autrichiens ont tenté de substituer une hiérarchie des groupes zoologiques d'inspiration germanique à la hiérarchie universelle adoptée par les créateurs du Code International de nomenclature zoologique. Ils ont cherché des appellations pour remplacer les noms des niveaux de la classification internationale (Hauptstämme, Tierkreis, etc.) et ont substitué au niveau d'embranchement, et en le détournant de sa signification d'origine, celui de Phylum (créé par l'un de leurs compatriotes) pour remplacer celui d'Embranchement (qu'ils ont d'abord écrit en petits caractères, comme s'il s'agissait d'un synonyme, avant de complètement le supprimer de la nomenclature). Une jeune zoologiste américaine d'origine allemande, Libbie HYMAN, formée par les pangermanistes, finit par imposer aux scientifiques américains l'imposture de l'emploi en systématique - où il n'avait pas à être introduit - du mot phylum, devenu illégitimement et incorrectement d'usage courant. Il en résulte qu'un chercheur employant le mot phylum à la place de celui d'embranchement est, délibérément ou par ignorance, un adepte et un propagandiste du système pangermanique.

4) L'auteur allemand naturalisé brésilien Ernst MARCUS (1893-1968), polyzoologiste, commenta dans un article volumineux publié en portugais la diphyllie entre les Sténostomes (représentés actuellement par les seuls Cyclostomes) et les autres Bryozoaires Gymnolaemates, soit les Cténostomes et les Cheilostomes), et décida de créer un nouveau taxon

(1938), Eurystomata (émendé maintenant en Eurystomatoda), pour regrouper ces deux derniers et les opposer, d'une part aux Cyclostomes, mais aussi tout naturellement aux Phylactolaemates. A la suite d'une erreur apparente de traduction, préalable à la rédaction de travaux à bibliographie apparemment large mais quelque peu sélective, SCHWAHA *et al.* (2020) et KOTENKO & OSTROWSKY (2023) ont considéré à tort que le taxon des Eurystomes n'était pour Marcus qu'un synonyme de celui de Cheilostomes; aussi ont-ils malencontreusement et illégitimement créé le taxon « Myolaemata »: une création correspondant en réalité à un *junior synonym*, qui leur est passé inaperçu, d'un taxon déjà existant - puisqu'ignorant probablement la langue portugaise -, celui des Eurystomes Marcus, 1938; ceci pour réunir l'ensemble « Cténostomes + Cheilostomes » - et en compliquant alors injustement et inutilement la nomenclature. A l'appui de leur assertion, ils affirment en outre que les Eurystomes ne correspondent pas tout-à-fait aux Cheilostomes, mais sans donner une information importante, la nature de la nuance, ce en quoi consiste la différence – en fait, elle est de taille, puisque les Eurystomes incluaient aussi les Cténostomes ! - (une erreur que nous n'oserons pas ni ne nous permettrons d'interpréter, connaissant la qualité d'autres travaux des auteurs, comme résultant du désir de créer un nouveau taxon de rang élevé sous leur nom, illégitimement avec l'espoir que cela passerait inaperçu). Quoi qu'il en soit, l'établissement du taxon Myolaemata est illégitime et fautif, et il doit donc être supprimé de la nomenclature. Ces auteurs remarquent légitimement une diphyllie fondée sur la complexité anatomique de la musculature, isolant par exemple les Cheilostomes, et montrent que la musculature adductrice est dédoublée ou non selon les taxons (caractère systématique significatif). En revanche, ils raisonnent en fonction de l'ancienne classification obsolète des Cténostomes (dont ils reconnaissent l'hétérogénéité) en superfamilles, mais sans tenir compte de leur redéfinition ni de leurs élévations respectives au rang de sous-ordres (D'HONDT, 1997), ni des nombreuses discussions qui ont porté depuis quelques années sur leur phylogénie (D'HONDT, de 2019a & b à 2024).

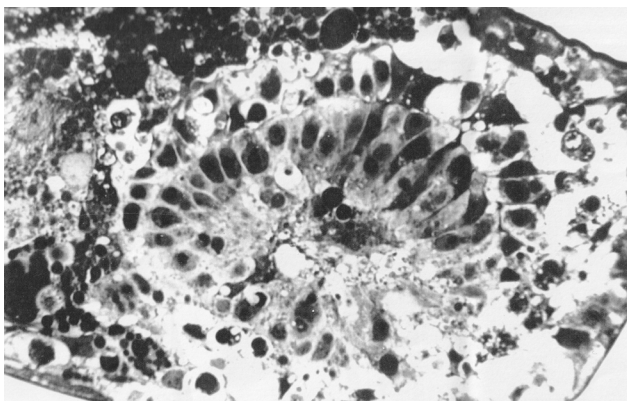


Figure 1. *Alcyonidium polyoum*: Coupe transversale d'un polypide au niveau du cæcum digestif. Noter la splanchnopleure.

Figure 1. *Alcyonidium polyoum*: Cross section of a polypid at the level of the digestive caecum. Note the splanchnopleure.

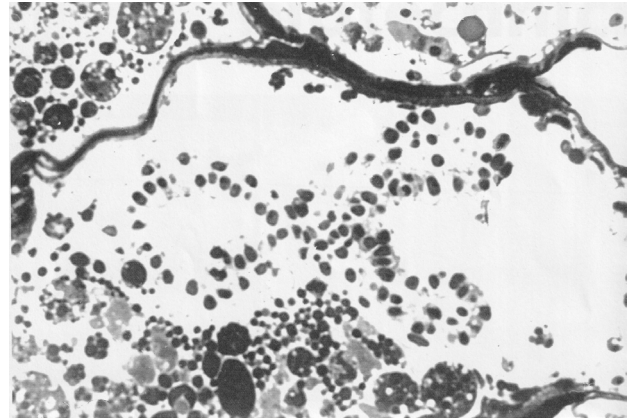


Figure 2. *Alcyonidium polyoum*: jeune polypide doublé par la splanchnopleure; la somatopleure est moins développée au sommet du polypide.

Figure 2. *Alcyonidium polyoum*: young polypid lined by the splanchnopleure; the somatopleure is less developed at the top of the polypid.

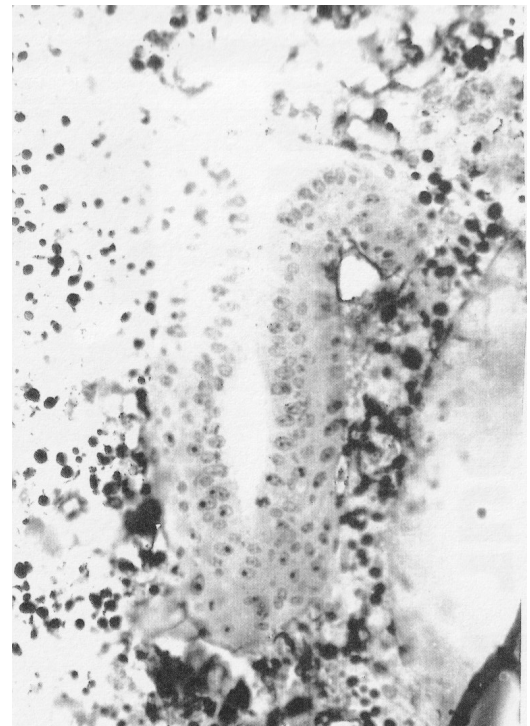


Figure 3. *Alcyonidium polyoum*: stade un peu plus tardif que sur la précédente figure.

Figure 3. *Alcyonidium polyoum*: stage a little later than in the previous figure

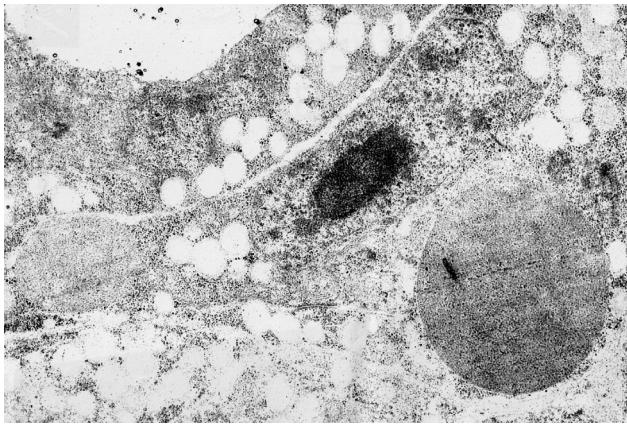


Figure 4. Larve d'*Alcyonidium polyoum* montrant la différence cytotogique entre l'épiderme et la somatopleure x 13000.

Figure 4. Alcyonidium polyoum larva showing the cytological difference between the epidermis and the somatopleure x 13000.

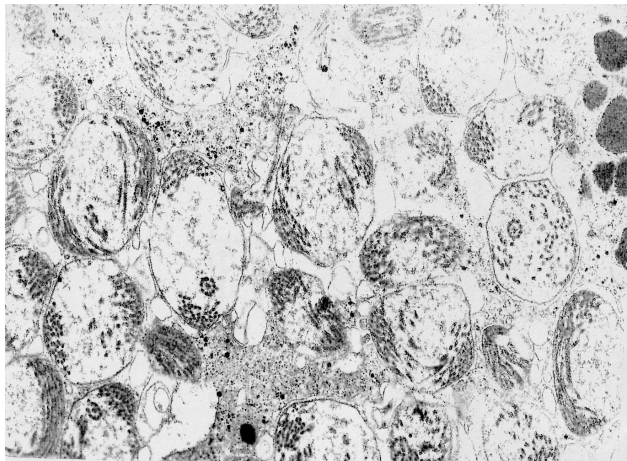


Figure 5. Larve d'*Alcyonidium polyoum* en métamorphose. Image caractéristique de la lignée des cellules épidermiques ciliées et des muscles phagocytés par des cellules mésodermiques indifférenciées x28000.

Figure 5. Alcyonidium polyoum larva in metamorphosis. Characteristic image of ciliated epidermal cells lineage and muscles phagocytosed by undifferentiated mesodermal cells x28000.

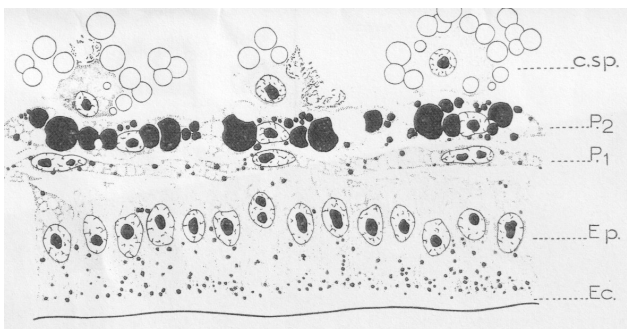


Figure 6. Structure de la paroi dans la région moyenne du bourgeon (coupe sagittale, Hématoxyline de Groat-A.P.S., chambre claire – paroi basale).

Ec: ectocyste; Ep: epithelium; P1: cellules fusiformes de la première couche du péritoneum; P2: cellules à inclusions de la deuxième couche du péritoneum (en noir: inclusions A.P.S. +); c.sp: cellules à sphérules réfringentes (d'après LUTAUD, 1961).

Figure 6. Structure of the wall in the middle region of the bud (sagittal section, Hematoxylin of Groat-A.P.S., clear chamber – basal wall).

Ec: ectocyst; Ep: epithelium; P1: spindle cells of the first layer of the peritoneum; P2: inclusion cells of the second layer of the peritoneum (in black: A.P.S. + inclusions); c.sp; cells with refractile spherules (after LUTAUD, 1961).

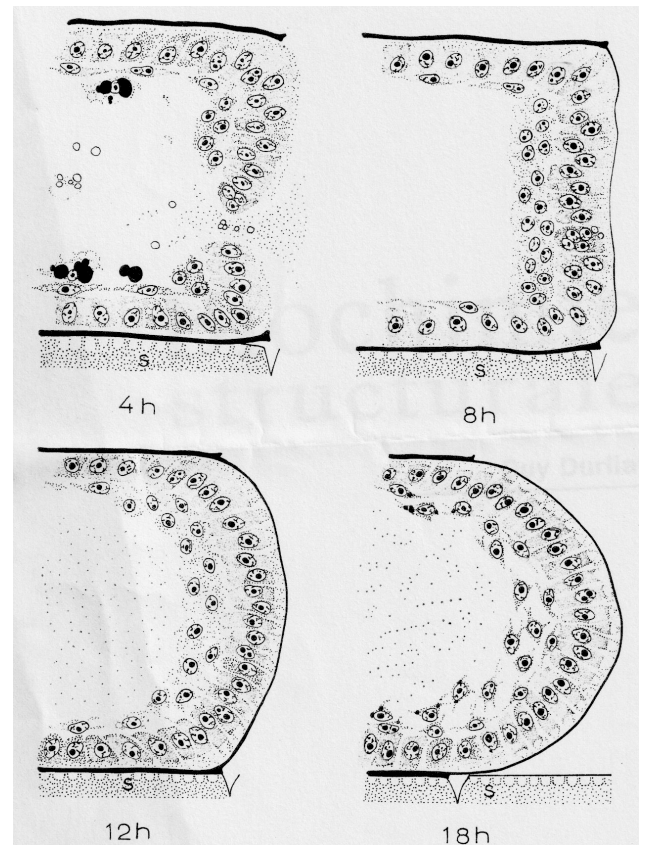


Figure 7. Régénération du sommet après ablation de la moitié distale du bourgeon. Aspect de la zone de cicatrisation 4, 8, 12 et 18 heures après l'intervention. (coupes sagittales – Trichrome de Prenant, chambre claire (d'après LUTAUD, 1961).

Figure 7. Regeneration of the apex after removal of the distal half of the bud. Appearance of the healing area 4, 8, 12 and 18 hours after the procedure. (sagittal sections – Prenant Trichrome, clear room (after LUTAUD, 1961).

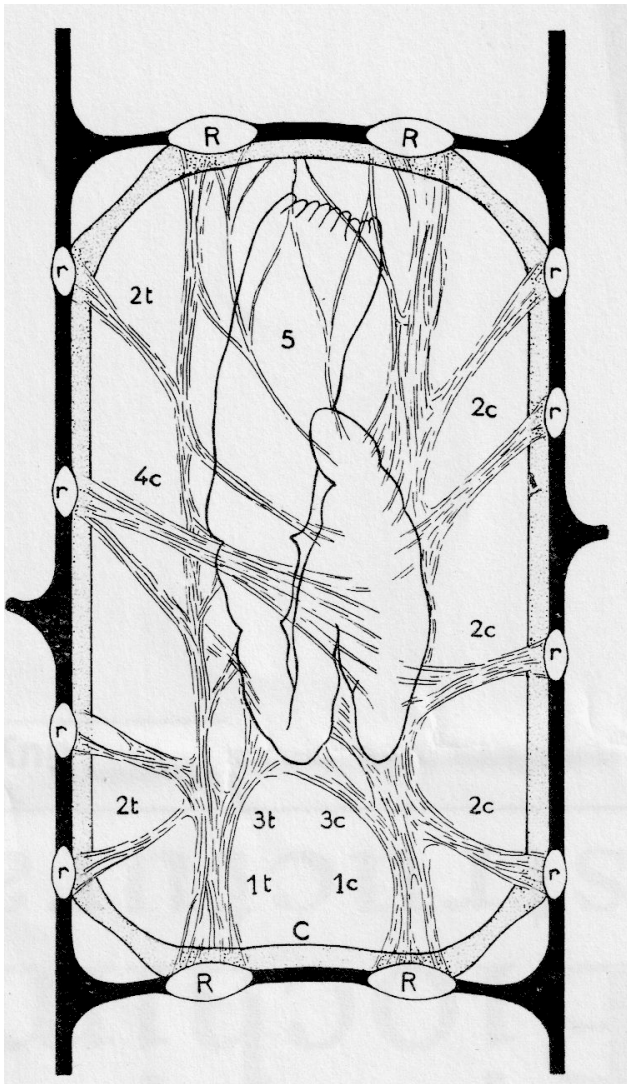


Figure 8. Schéma général du système funiculaire de la zoécie adulte (d'après nature).

R: rosette des cloisons transversales; r: rosettes des cloisons latérales; C: canal périphérique; 1c: tronc funiculaire caecal; 1t: tronc funiculaire tentaculaire; 2c: ramifications reliant le tronc caecal aux rosettes latérales; 2t: ramification reliant le tronc tentaculaire aux rosettes latérales; 3c: ramification du tronc 1c rejoignant le coude du cardia; 3t: ramification du tronc 1t rejoignant le cardia; 4c: ramification du tronc caecal rejoignant l'une des rosettes latérales de la paroi opposée; 5: anastomoses entre 1c et 1t. (d'après LUTAUD, 1961).

Figure 8. General diagram of the funicular system of the adult zoea (from nature). R: rosette of the transverse partitions; r: rosettes of the side partitions; C: peripheral channel; 1c: cecal funicular trunk; 1t: sprawling funicular trunk; 2c: ramifications connecting the cecal trunk to the lateral rosettes; 2t: branching connecting the sprawling trunk to the lateral rosettes; 3c: branching of trunk 1c joining the elbow of the cardia; 3t: branching of trunk 1t joining the cardia; 4c: branching of the cecal trunk joining one of the lateral rosettes of the opposite wall; 5: anastomoses between 1c and 1t. (after LUTAUD, 1961).