



Les recherches sur les Bryozoaires actuels depuis la fondation de l'International Bryozoology Association

Jean-Loup d'HONDT

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

Reçu le 25/01/2025 ; accepté le 20/05/2026 ; mis en ligne le 05/07/2026 ; DOI : <https://doi.org/10.60881/bszf151-2-2>

Résumé L'Association Internationale de Bryozoologie a été fondée en 1968 par un groupe international de 18 spécialistes. Depuis lors, la Bryozoologie s'est largement développée de par le monde chez les Bryozoologues paléontologues et néontologues, essentiellement parmi les systématiciens. Suivant les nations, le nombre des spécialistes était très inégal, les Bryozoaires fossiles ayant eu davantage la faveur des spécialistes. Les noms de plusieurs d'entre eux sont attachés à des progrès importants dans la connaissance de cet Embranchement.

Mots-clés Bryozoaires

Research on current Bryozoans since the founding of the International Bryozoology Association

Abstract The International Bryozoological Association was founded in 1968 by an international group of 18 specialists. Since then, bryozoology has developed extensively worldwide among paleontologists and neonotologists, primarily systematists. The number of specialists varied considerably from country to country, with fossil bryozoans receiving greater attention. The names of several of these specialists are associated with significant advances in our understanding of this phylum.

Keywords Bryozoans

Introduction

Au même titre que les spécialistes et les praticiens d'autres disciplines scientifiques, d'une technique de recherche, d'un groupe animal ou d'un matériel biologique déterminés, les chercheurs travaillant sur l'embranchement des Bryozoaires, qu'ils soient des zoologistes, des biologistes ou des paléontologues, ont éprouvé le besoin de se regrouper au sein d'une association thématique leur permettant de confronter leurs expériences et compétences qui ne pouvaient qu'être complémentaires, de s'informer mutuellement de l'évolution des connaissances dans leur domaine collectif et de nouer des collaborations. C'est dans un tel contexte que vit le jour l'International Bryozoology Association (IBA), à l'initiative d'un groupe interdisciplinaire de chercheurs professionnels, confirmés ou débutants, intéressés par l'étude des Bryozoaires, qui jeta alors les bases de l'association et

décida de son nom, lors de sa première réunion organisée à Stockholm en 1965 ; cette ville avait été choisie étant donné que la Suède était l'un des pays qui avaient jusqu'alors compté un grand nombre de naturalistes spécialisés dans la systématique de ces organismes. Parmi les chercheurs présents figuraient les seize membres fondateurs (2 suédois, 1 danois, 4 britanniques, 1 hollandais, 1 allemand, 2 italiens, 2 américains, 3 français : Yves Gautier (zoologiste), Monique Labracherie et Jeannine Prudhomme (paléontologues)), tous travaillant effectivement sur les Bryozoaires. Depuis cette date, l'IBA a régulièrement organisé son congrès annuel tous les trois ans dans différentes villes universitaires du monde, sur les continents européen, américain et océanien, deux d'entre eux s'étant tenus en France (1974, 1989).

La fondation de l'IBA ayant juste précédé de quelques années (une dizaine) la célébration du centenaire de la Société zoologique de France (SZF) en

1976, il était tentant de faire se superposer ces deux évènements et de retracer l'essor de la Bryozoologie à l'occasion de l'évocation du dernier demi-siècle de la zoologie française. Le premier congrès international organisé par l'IBA, à l'université de Milan en 1968 regroupait environ 55 participants ; les suivants ont réuni selon les cas entre 80 et 100 personnes. Des membres de la SZF y ont participé physiquement à partir de 1974. Les zoologistes français (tous parisiens et marseillais) qui ont appartenu à l'association ont été Geneviève Bobin, Yves Gautier, Jean-Georges Harmelin, Jean-Loup d'Hondt, Geneviève Lutaud, Isabelle Matricon, Marcel Prenant, Louis Redier, Simon Tillier ; une dizaine de paléontologues français (de Paris, de Bordeaux, de Pau et de Lyon) en ont également été membres. Françoise Bigey, Emile Buge, Louis David, André Debourle et Simone Pouyet, tous les cinq paléontologues, ont également un peu publié sur les Bryozoaires récents, ce qui témoigne de la perméabilité zoologie-paléontologie au sein des Bryozoologues et de l'incidence des connaissances en biologie sur la classification phylogénétique de ces organismes.

Les Bryozoaires ont été découverts par Guillaume Rondelet en 1555, et les premiers grands spécialistes de l'étude de ces organismes ont été Jean-Baptiste Lamarck, Félix Lamouroux, Henri Milne-Edwards et Fredrik Smitt. Par la suite, l'histoire de la Bryozoologie avait été marquée, avant la création de l'International Bryozoology Association, par la parution d'un certain nombre de publications historiques auxquelles les chercheurs actuels continuent à se référer, et notamment dans le domaine de la systématique et concernant les résultats scientifiques des grandes expéditions et des circum-navigations : celles du « Challenger » (George Busk), de la Siboga (Sidney Harmer), des navires successifs du prince Albert I de Monaco (Calvet), des navires océanographiques russes explorant les mers du nord de l'URSS (Augustovich Kluge) ou des Etats-Unis (Raymond Osburn), ou du « Travailleur » et du « Talisman » (Jules Jullien et Louis Calvet), prospectant les grands fonds au large des côtes du Golfe de Gascogne et du plateau continental européen. La classification du groupe avait progressivement été affinée, et il convient à cet égard et parmi d'autres de citer, en plus des patronymes précédents, les noms de Thomas Hincks, du duo franco-américain Ferdinand Canu et Ray Bassler, et de Lars Silén. Dans le domaine du développement des Bryozoaires, il convient de saluer les remarquables études des deux précurseurs, Jules Barrois et Henri Prouho, le monument que représente la thèse de Louis Calvet qui plus de 120 ans plus tard représente toujours la « bible » des Bryozoologues, des travaux qu'ont complétés entre 1900 et 1920 Seeliger, Silbermann, Kupelwieser et Pace-Clark. L'écologie des Bryozoaires d'eau douce était connue grâce aux

recherches de Jules Jullien, Fritz Braem et George Allman. Progressivement, toutes les régions du globe ont été par la suite inventoriées, et il n'est évidemment pas question de mentionner ici la totalité de la littérature correspondante ; nous ne mentionnerons donc que les noms les plus prestigieux.

L'évolution des connaissances sur les Bryozoaires est assez comparable à celle qui a concerné un certain nombre d'autres groupes zoologiques, notamment d'invertébrés aquatiques. En rend compte le bulletin d'information que publie l'association depuis sa création ; il a initialement été annuel, puis est devenu trimestriel. Si la plupart des Bryozoologues ont été des systématiciens, un certain nombre d'entre eux, soit ne se sont pas limités à cette discipline, soit ont abordé les Bryozoaires sous différents aspects, incluant ou non la détermination et la classification des espèces. Nous terminerons cette évocation par un chapitre consacré à l'histoire de la bryozoologie et aux biographies de bryozoologues. Les ouvrages de référence évoqués étant devenus des « classiques », il ne nous a pas paru nécessaire de les rappeler ici et de rallonger inutilement ce texte.

La systématique des Bryozoaires actuels

La plupart des Bryozoologues sont des systématiciens, du matériel actuel et/ou fossile, et curieusement très peu d'entre eux se sentent concernés par l'étude des différents aspects de la biologie de ces organismes, sauf à la rigueur et parfois leur écologie. On peut supposer qu'ils sont en priorité motivés toute leur vie (ce qui n'est le cas des biologistes qu'en début de leur carrière) par la perspective de voir leur nom associé pour la postérité à ceux des nouvelles espèces qu'ils auront décrites.

Nous distinguerons dans ce chapitre : 1°) les auteurs qui ont été de simples détermineurs de collections, occasionnellement ou à l'occasion d'une étude géographique et parfois exhaustive d'une région déterminée du globe, pratiquant donc la systématique d'inventaire ; 2°) ceux qui se sont intéressés aux bases de la classification du groupe et à la mise en application des nouveaux critères, notamment fondés sur la structure et la biologie des organismes, qu'ils aient ou non également pratiqué par ailleurs la systématique d'inventaire.

A – Les détermineurs

Parmi les détermineurs il convient aussi d'opposer ceux qui ont identifié de petites collections réunies localement, voire des récoltes isolées, de ceux qui ont réalisé des études d'ampleur, consacrées à la révision taxinomique d'un taxon, à la rédaction d'une faune, à l'étude de la biodiversité en Bryozoaires d'un vaste secteur géographique, à un inventaire de la richesse d'un musée ou à celle d'un milieu naturel et fondé essentiellement sur les caractéristiques du biotope, qu'il soit littoral ou profond, consécutif à un

programme de recherche ou à une campagne océanographique.

1 – Révisions de taxons d'ampleur : Bryozoaires Cheilostomes lunilitiformes, parfois libres (P. L. Cook, E. Hakanson, G. C. Cadée), familles de Cheilostomes à zoariums et structures zoariales aberrantes (P.L. Cook, J. Chimonides), nombreuses familles d'« Anascina » (S. et Sh. Mawatari), Cyclostomes Tubuliporiformes et Cribrimorphes méditerranéens (J. G. Harmelin), Cténostomes (J.-L. d'Hondt), Phylactolaemates (Wood & Okamura).

2 – Révisions de taxons spécialisées : elles concernent de nombreux genres et familles, aussi n'en donnerons-nous ici que quelques exemples : Bugulidae (J. S. Ryland), *Turbicellepora* (P. J. Hayward), *Parasmittina* (J. & D. Soule). Masato Hirose s'efforce de concilier chez les Cténostomes les systématiques à supports simultanément phénotypique et moléculaire.

3 – Rédaction de faunes détaillées, malheureusement peu nombreuses : Françaises (M. Prenant et G. Bobin, parue juste avant la fondation de l'IBA), Britanniques (J. S. Ryland et P. J. Hayward), Belgo-néerlandaises (De Blauwe).

4 – Biodiversité régionale : ces études ont aussi souvent concerné des réactualisations d'inventaires locaux : Galice et péninsule ibérique (E. Fernandez Pulpeiro, O. Reverter Gil, J. Souto Derungs), Roscoff (O. Reverter Gil, J.-L. d'Hondt) sud de l'Espagne (M. Zabala), mais aussi de vastes territoires : Nouvelle-Calédonie (d'Hondt et Gordon), Nouvelle-Zélande (D. Gordon), Turquie (I. Ünsal et J.-L. d'Hondt), Mer Egée (P. J. Hayward), Côtes du Maghreb (J.-L. d'Hondt, D. Ben Ismaïl et Rakia Ayari) et d'Afrique Noire (P. L. Cook, P. J. Hayward, J.-L. d'Hondt, Açores (Berning), Alaska (M. Dick), Antilles et Guyane française (J.-L. d'Hondt), différents secteurs des côtes des USA (Winston), Antarctique (H. Moyano, P. J. Hayward), Chine (Liu Xixing). Elles ont pu donner lieu à l'établissement de listes géographiques les plus exhaustives possible d'espèces, pour la Méditerranée (A. Rosso) ou pour la péninsule ibérique (M. Zabala, E. Fernandez Pulpeiro, O. Reverter Gil, J. Souto Derungs).

5 – Inventaires muséologiques ; parmi eux nous citerons, sous la plume des différents auteurs, ceux de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire (J.-L. d'Hondt), du Museum of Natural History de Londres, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, du Muséum de Zoologie des Invertébrés de Perm, ou du matériel réuni par différents collecteurs (Voigt, Ellis, Lesueur, Milne-Edwards, Ortman) ; certains inventaires ont été à l'origine de nombreuses mises en synonymie (Lamarck, Lamouroux).

6 – Espèces caractéristiques de milieux littoraux, lagunaires et saumâtres (J. Winston, J.-L. d'Hondt, A. Occhipinti Ambrogio)

7 – Faunes des milieux profonds, bathyaux et abyssaux : dans l'Atlantique (J.-L. d'Hondt, P. J. Hayward), l'océan Indien (L. David, S. Pouyet, J.-L. d'Hondt, P. J. Hayward), les mers du nord de l'URSS (A. Grischenko), la région de Clipperton (A. Grischenko & all.). Cet ensemble de travaux a révélé l'existence d'une faune spécifique, présentant de nouveaux types d'organisation tant chez les Cténostomes que les Cyclostomes et les Cheilostomes, caractérisés par des zoariums fins et allongés, de petite taille, le plus souvent dressés, peu calcifiés, des ports coloniaux originaux, fixés sur des substrats minuscules

8 – Divers. Quelques auteurs ont mentionné des introductions d'espèces (J. S. Ryland, A. Occhipinti Ambrogio, J.-L. d'Hondt, D. Gordon), d'autres ont attiré l'attention sur des taxons pouvant être considérés comme des fossiles vivants (Winston), ou sur l'incubation et les soins parentaux selon les taxons (A. Ostrowsky).

B) Les réviseurs de la classification générale des Bryozoaires

Jusqu'aux années 1970, la systématique des Bryozoaires était essentiellement basée sur des caractères morphologiques et minéralogiques : l'étude de l'exosquelette, la seule d'ailleurs qui puisse être utilisée par les paléontologues ; forme de l'orifice et son dispositif d'occlusion, morphologies zoariale et zoéciale, composition chimique de l'exosquelette, aspect des dispositifs d'incubation lorsqu'ils étaient connus. Sur quelques points seulement ont été pris en considération des critères systématiques apportés par les « parties molles » des organismes, comme le nombre des tentacules ou la présence d'un gésier, qui ne caractérise qu'un petit nombre de familles distribuées dans l'ensemble des Bryozoaires. La diversité des types larvaires et morphogénétiques n'avait pas encore fait l'objet d'interprétations synthétiques.

L'intérêt de la connaissance de l'anatomie musculaire et de l'ordre d'apparition des muscles durant le développement, compris dans les années 1950 par l'américain John Soule, a fait l'objet d'une partie des travaux de l'allemand Diethard Jebram autour de 1970. Les données ainsi obtenues ont permis de préciser différents points de la classification des Bryozoaires, en rapprochant ou écartant phylogénétiquement différents taxons. Depuis quelques années, l'étude spécifique de la musculature est revenue en honneur grâce à des techniques de coloration spécifique très prometteuses dont on peut attendre de très utiles informations (Wassenbach, Schwaha) pour compléter les affinités potentielles. La découverte de la diversité des modèles larvaires et des types de métamorphoses qui caractérise l'ensemble

des Bryozoaires a permis d'envisager la création de nouvelles subdivisions et de préciser différentes affinités (d'Hondt).

Le développement et la morphogénèse des Bryozoaires

A l'origine, ce domaine de recherche avait presque exclusivement été l'apanage de chercheurs français ; en effet, Jules Barrois, Henri Prouho et Louis Calvet ont effectué entre 1877 et 1900 les premières observations anatomiques et histologiques à l'époque de la mise en œuvre des colorants topographiques et cytologiques. Le relais, durant les quinze années suivantes, fut pris par trois auteurs germanophones, Kupelwieser, Seeliger, Silberman, et une collègue américaine, Pace-Clark. Il fallut attendre l'essor de la microscopie électronique à transmission pour que deux équipes de recherche, l'une française (J.-L. d'Hondt), l'autre américaine (R. L. Zimmer et R. M. Woollacott) reprennent le sujet selon deux optiques différentes. En France, il s'agissait d'étudier le plus grand nombre de modèles morpho-anatomiques différents, aux points de vue cytologique et de dynamique de la métamorphose de la façon la plus exhaustive possible ; aux Etats-Unis, l'objectif était d'étudier très complètement un modèle donné pouvant servir de référence ; des comparaisons avec deux autres modèles larvaires ont été par la suite et pour comparaison confiés à leurs collaborateurs et élèves (S. A. Stricker, G. C. Reed, P. A. Cloney). Parallèlement, au Danemark, Claus Nielsen s'intéressait aux larves d'Entoproctes et de Cyclostomes, mais n'a que peu usé de la microscopie électronique à transmission ; avec sa collègue K. Worsaae, il a ensuite découvert les larves paracyphonantes et les particularités de leur anatomie. Deux classifications des types larvaires ayant beaucoup de points communs ont été publiées indépendamment à quelques mois d'intervalle en 1977, l'une par d'Hondt, l'autre par Woollacott et Zimmer un peu moins précise.

Ces ensembles d'observations ont permis (d'Hondt, différents travaux depuis 1977) de prendre en considération les caractères larvaires et morphogénétiques dans l'établissement d'une classification phylogénétique réactualisée des Bryozoaires. Le polyphylétisme des Cténostomes a ainsi été révélé, et différentes nouvelles catégories systématiques ont ainsi été définies (ordres, familles, genres, etc.). Les recherches entreprises en embryologie par divers auteurs, mettant en évidence chez d'autres embranchements de Métazoaires des phénomènes d'apoptose, des nécroses préprogrammées de cellules présomptives d'organes larvaires, l'existence de gènes homéotiques et de prédétermination et de cellules-souches totipotentes, exprimant et concrétisant des prédéterminations génétiques, ont été extrapolées aux Bryozoaires et ont expliqué les différences morpho-anatomiques

existant entre les types larvaires et les modèles organogénétiques spécifiques correspondant à chacun de ces types respectifs. Aussi, une nouvelle systématique générale des Bryozoaires a-t-elle à nouveau été proposée, intégrant l'ensemble de l'embranchement et la totalité des caractères diagnostiques utilisables ; les Cténostomes, qui ne comportent qu'environ 300 espèces, constituent finalement un buissonnement de multiples lignées évolutives aux caractères discriminatifs larvaires et imaginaires bien caractérisés, alors que les Cheilostomes qui regroupent près de 90% des Bryozoaires actuels constituent un taxon beaucoup plus homogène, probablement seulement diphyllétique.

D'Hondt a montré que la ponte larvaire était en corrélation avec l'émission de neurosécrétions, pouvait être provoquée, et que des paramètres du milieu variant pour chaque espèce induisaient ou non la métamorphose ; il a également tenté d'obtenir des réagréments de larves à partir de cellules larvaires dissociées et testé les capacités de larves endommagées à se reproduire. Dyrinda a montré que chez certaines espèces au moins les zoécies pouvaient être soit mâles, soit femelles, et a entrepris une étude de la placentation. Celle-ci a été reprise par Ostrowsky dans le contexte de ses travaux sur le développement des ovicelles, qui, selon les cas, procède d'un ou de deux primordiums émis par l'autozoécie parentale.

La reproduction par l'intermédiaire de nautozoïdes observée par Wood & coll. chez les *Hislopi* est un nouveau mode de reproduction asexuée chez les Bryozoaires d'eau douce, puisque certains autres Cténostomes émettent des formes de résistance, les hibernacles, tandis que les Phylactolaemates élaborent, surtout mais pas seulement en mauvaise saison, des structures propageant l'espèce dans le temps et dans l'espace, les statoblastes. Mais les nautozoïdes sont formés à l'extrémité des ramifications zoariales, tandis que les statoblastes et les hibernacles sont différenciés à l'intérieur de la zoécie parentale. Il serait intéressant de rechercher le primordium de ces nautozoïdes, sous forme probablement d'un épithélium particulier et présentant des cellules indifférenciées, dans leurs zoécies-mères terminales des séries zoéciales des *Hislopiidae*.

La biologie fonctionnelle, la physiologie, la structure et le modèle organique des Bryozoaires

Différents aspects en ont été abordés, mais seulement par un petit nombre d'auteurs, peut-être en raison de la petite taille de ces organismes et la présence d'un exosquelette qui limitent les possibilités d'interventions chirurgicales quand elles n'entraînent pas l'écrasement du matériel biologique.

L'anatomie du système nerveux des Bryozoaires, la structure des ganglions, les synapses, ont été décrits par Dennis Gordon et par d'Hondt, tandis que

Geneviève Lutaud entreprit d'abord des études cytologiques sur le bourgeonnement et la reproduction asexuée; grâce à des colorations temporaires et fugaces, qu'il fallait immédiatement prendre en photo à un moment précis, elle a ensuite montré la complexité et l'originalité du système de filaments nerveux parcourant l'ensemble de la zoécie adulte du Bryozoaire. Les recherches anatomiques de Santaga ont porté sur le système nerveux larvaire, et celles de Schwaha plus spécialement sur les nerfs sérotoninergiques. Peu avant le centenaire de la Société zoologique de France, et c'est la raison pour laquelle elle est citée ici, leur collègue Geneviève Bobin avait étudié le complexe rosette-funicule, agent de la colonialité des Bryozoaires, et un certain nombre d'aspects biologiques, dont la régénération polypidienne après nécrose du polypide préexistant. La nécrose polypidienne, d'un double point de vue fonctionnel et cytologique, a fait l'objet de recherches de Dennis Gordon. Gruhl s'est intéressé à l'histologie du mésoderme. Enfin, la mise en évidence sporadique d'un gésier, dans des familles très disséminées chez les Bryozoaires et sans grandes affinités entre elles, a suscité l'intérêt de D. Gordon et de P. Schäfer; le déterminisme d'une telle particularité anatomique nécessite d'être abordé d'un pont de vue génétique (présence co-partagée d'un gène déterminant ?) et débordé du simple point anatomique. L'étude anatomique de plus en plus fine de la musculature autozoéciale a à la fois été intéressante en elle-même que pour ses apports dans la compréhension de la phylogénie des Bryozoaires (Jebram, Wassenbach).

Les méthodes d'électrophorèse des systèmes enzymatiques ont été utilisées par différentes équipes. Au sein du laboratoire dirigé par John Ryland à l'université de Swansea, différents chercheurs britanniques (John Thorpe, John Ryland) ont étudié de plus en plus finement sur différents types de gels de migration, mais ne matérialisant que quelques bandes, la présence ou l'absence d'allèles pour différencier des espèces supposées phylogénétiquement proches. D'Hondt a agi de même, mais en utilisant un modèle de substrat différents, les gels de migration à gradient de porosité, permettant la révélation de nombreuses bandes enzymatiques, mais faisant obstacle aux interprétations génétiques. Cette approche lui a permis de s'intéresser aux spectres spécifiques des différentes espèces, mais aussi aux différences dans les profils enzymatiques déterminés par les effets de stress et les facteurs du milieu, aux variations clinales ainsi révélées sur de grandes longueurs des côtes européennes, aux ruptures de ces variations en fonction d'une barrière écologique ou géographique ou d'une insularité qui interrompt ces continuités, et s'est attaché à différencier deux catégories de systèmes enzymatiques: ceux qui expriment des différences en fonction des paramètres du milieu ambiant, et ceux qui ont une signification

systématique et phylogénétique. Une élève de John Ryland, Joanne Porter, a poursuivi ce programme par une approche moléculaire, développant une étude électrophorétique des acides nucléiques dont elle a montré l'intérêt systématique; elle s'est également penchée sur d'autres aspects de la biologie des Bryozoaires, dont la variabilité du nombre des tentacules, sujet qui a également intéressé J. P. Thorpe. Des méthodes comparables ont permis d'identifier des espèces cryptiques au sein de certains complexes spécifiques (L. M. Vieira, K. H. Fehlauer-Ale) et d'améliorer de ce fait certains points de la phylogénie des Bryozoaires (Waeschenbach). De nombreux autres auteurs ont voulu utiliser les méthodes de la phylogénie moléculaire pour améliorer la compréhension de l'évolution des Bryozoaires, mais souvent en partant de postulats erronés ou d'interprétations fautives trouvées dans la littérature et considérés comme des postulats, et généralement sans connaître ni le développement ni l'anatomie des Bryozoaires, ce qui rend leurs conclusions hautement douteuses. Walker a publié sur la composition et la fonction des sécrétions larvaires intervenant lors de la métamorphose. Judith Winston a consacré une partie de ses recherches à la description et à la signification de différentes structures: l'anatomie digestive, les aviculaires, des espèces interprétées comme fossiles vivants.

Les auteurs ont considéré, pendant plusieurs générations, que la présence d'un épistome était une caractéristique des Phylactolaemates. Les recherches de Schwaha ont montré que ce qui était en fait caractéristique était la présence d'un organe particulier, probablement sensoriel, à l'emplacement correspondant, et qui pouvait se présenter sous différents aspects, soit comme une languette (ce qui pourrait correspondre à un état primitif), soit comme une plage ciliée. Ce qui importe donc, c'est de montrer quelle est la signification de cet organe absent chez les « ex-Eurystomes » et qu'elle est sa fonction, probablement en relation avec la biologie spécifique de ces organismes.

Des chimistes se sont intéressés à la composition chimique des Bryozoaires et notamment aux molécules pouvant intervenir en pharmacologie, dont des alcaloïdes. Ils y ont notamment révélé l'existence d'une lactone mobilisatrice de la protéine kinase et aux propriétés antitumorales, la Bryostatine (Petit, Da Silva). L'allergie dite du « Dogger Bank » due à la manipulation de Bryozoaires (essentiellement du genre *Alcyonidium*), et dont les symptômes peuvent soit apparaître rapidement, soit seulement au bout de plusieurs années selon les individus, serait provoquée au moins en partie par l'ion diméthyl-sulfonium qui contiennent leurs tissus (Bonnievie, Carle, Christophersen, Newhouse, Turk), mais celui-ci n'en est probablement pas la seule cause. Cette pathologie cutanée déterminant l'apparition d'un eczéma de contact. Aucune étude récente n'a été réalisée sur cette affection qui nécessiterait un regain d'intérêt

Les Bryozoaires constituent un exemple type d'organismes chez lesquels l'étude paléontologique est indissociable de la connaissance zoologique, et nombreuses depuis les travaux de Canu et Bassler sont les études dont les apports en matière de zoologie ont été de précieux adjouvants pour le paléontologue. Ainsi le paléontologue britannique Paul Taylor et sa collègue allemande Priska Schäfer ont-ils pu retrouver dans du matériel fossile montrer des caractères précédemment identifiés chez les formes actuelles et confirmer des parentés phylogénétiques.

L'écologie des Bryozoaires

De telles études ont été menées sur les Bryozoaires d'eau douce comme sur les espèces marines et saumâtres. Sur ces dernières, les observations majeures sont dues à des auteurs japonais (I. Ito, M. Toriumi, S. Oda), nord-américains (T. Wood), luxembourgeois (Jos. Massard et Gaby Geimer), italiens (I. Tattichi-Vigano) et autrichiens (E. Wöss), qui ont montré les exigences spécifiques de différentes espèces. Un certain nombre de travaux ont concerné l'espèce invasive d'origine américaine qui envahit progressivement l'Europe occidentale, *Pectinatella magifica*, pour la première fois trouvée en France, dans les Vosges, autour de 1995 (d'Hondt et Condé) et qui se rencontre depuis lors sur une grande partie du territoire français ; sa distribution a notamment été étudiée par J.-P. Mignot et P. Notteghem.

En milieu marin, les exigences de l'espèce invasive *Tricellaria inopinata*, initialement décrite de Venise, ont été étudiées par J.-L. d'Hondt et A. Occhipinti Ambrogi ; cette espèce a, ces dernières années, gagné une grande partie du littoral ouest-européen et a été observée en Tunisie. Les paramètres des faciès à Bryozoaires des deux côtés de l'isthme de Panama ont fait l'objet de recherches privilégiées de J. Jackson et de ses collaborateurs.

Bien souvent, nos connaissances sur l'écologie des espèces ne concernent que les préférences ou les exigences de chacune d'entre elles, donc leur écologie, tandis que leur synécologie se contente de l'établissement de listes d'espèces aptes à coloniser tel ou tel milieu. Bien peu de ces travaux impliquent l'expérimentation ou la mesure et les limites vitales des paramètres de terrain, et se contentent de l'apport d'observation souvent réalisées *in situ*.

La phylogénie des Bryozoaires

Ce problème est abordé de façon récurrente par les Bryozoologues, mais essentiellement par des paléontologues sur des caractères de structure de l'exosquelette. En biologie, les enseignements apportés par les modalités du développement ont été utilisées par d'Hondt et différentes études de phylogénie moléculaire ont été proposées, avec parfois des interprétations contradictoires, voire complètement différentes des résultats acquis par

d'autres méthodes, et elles ne concernent par ailleurs que des secteurs très précis et limités de la classification des Bryozoaires. Il est pratiquement acquis que chez les Cténostomes comme chez les Cheilostomes les taxons les plus primitifs étaient des espèces unisériées, à zoécies plus ou moins en forme de raquettes et disposées en chaînes (dont les premières connues ont été les *Pyriporopsis*, décrite par Taylor), et que les Pseudomalacostèges se situaient très vraisemblablement à la base des Cheilostomes à larves non-cyphonautes, et que l'évolution des Ascophorina traversait les stades successifs définis et nommés par Gordon en 1984, mais de nombreuses lacunes subsistent. En particulier, on ne sait pas encore sur quelles grandes lignées in convient de greffer le genre *Aetea* et les Scrupariines.

Ouvrages généraux sur les Bryozoaires

Parmi les ouvrages généraux concernant les Bryozoaires, nous distinguerons entre ceux : de présentation traditionnelle, à l'usage essentiellement les uns des biologistes, les autres des systématiciens, et des manuels modernes de détermination, à l'usage essentiellement des naturalistes de terrain, où les généralités sont plus restreintes et où les descriptions sont accompagnées d'illustrations en couleur facilitant la détermination ; mais ils ne sont pas tous exhaustifs et l'ensemble des espèces n'y est pas toujours pris en compte.

A – Manuels de biologie

John Ryland est l'auteur de plusieurs ouvrages généraux abordant l'ensemble des aspects de la biologie des Bryozoaires (Polyzoa, 1967 ; Bryozoans, 1970 ; Physiology and ecology of marine bryozoans, 1976) et qui constituent des manuels fondamentaux de référence. Certains points ont été plus particulièrement développés dans le traité collectif « Biologie of Bryozoans » coordonné par Robert Woollacott & Russell Zimmer en 1977. Les chapitres du livre de Frank McKinney et Jeremy Jackson paru en 1989 concernent surtout différents aspects de l'évolution des Bryozoaires. Ceux de l'ouvrage de Jean-Loup d'Hondt (2015) sont consacrés aux progrès récents dans la connaissance de la biologie et du développement des Bryozoaires et aux aspects prometteurs dont l'étude serait à entreprendre dans la foulée. Emmy Wöss a dirigé un ouvrage collectif (Moostiere) spécifiquement consacré aux recherches sur les Phylactolaemates. Les ouvrages faunistiques sur les Bryozoaires des côtes britanniques publiés de 1979 à 1999 par Peter Hayward et John Ryland comportent une première partie très développée de généralités sur les Bryozoaires.

De gros manuels d'enseignement ont été respectivement rédigés par Hugo Moyano et Richard Boardman et sont destinés à un public d'étudiants universitaires.

Des répertoires bibliographiques sont dus à Gianpietro Braga & Franco Finotti, pour la bibliographie

antérieure à 2006, et pour les hommages *in memoriam* aux Bryozoologues disparus avant 2015 à Jean-Loup d'Hondt, Christian Bange, Patrick Wyse-Jackson et Mary Spencer-Jones.

B – Ouvrages classiques de détermination à l'usage des professionnels

La faune britannique en quatre volumes de Hayward et Ryland, dont certains ont été réédités avec des compléments, constitue une base de travail irremplaçable concernant les espèces de l'Europe tempérée ; les descriptions ne sont pas toujours aussi complètes que dans la faune de France de Prenant et Bobin (1956, 1966), mais elles sont plus précises sur différents points et la présentation est plus moderne. Différentes monographies ont été consacrées à différentes régions du globe : Bryozoaires de Nouvelle-Zélande (Gordon), de Nouvelle-Calédonie (Gordon & d'Hondt), de Chine (Liu Xixing), des îles Salomon (Tilbrook), des côtes ouest- et sud-africaines (Cook & Hayward). Certains d'entre eux sont surtout des catalogues de répartition, comme ceux de Rosso (Italie), ou de Reverter-Gil et Fernandez-Pulpeiro d'une part sur les Bryozoaires de Galice, d'autre part sur les espèces du pourtour de la péninsule ibérique. L'ouvrage publié par d'Hondt (1983), consacré aux Cténostomes du globe, a dû être réactualisé une quarantaine d'années plus tard, tant les connaissances avaient progressé dans l'intervalle.

C – Manuels de terrain.

Ces manuels, moins austères que les précédents, s'en distinguent par la qualité de leurs illustrations en couleur et attirent essentiellement l'attention sur les détails observables *in vivo*. Ils ont notamment trait aux espèces européennes récoltées par les plongeurs (Frédéric André & al.), ou aux espèces côtières des Pays-Bas (Hans de Blauwe) ou des îles britanniques (Joane Porter).

L'histoire de la Bryozoologie et les Bryozoologues

L'histoire de la Bryozoologie a été longtemps délaissée, limitée aux notices biographiques rédigées à la mémoire de collègues disparus. Le promoteur des études historiques sur ces organismes a été le britannique Leslie Pitt, qui, en 1961, publia le travail fondateur dans cette discipline, en privilégiant évidemment les informations sur les chercheurs de son propre pays. Les cinq volumes des « *Annals of Bryozoology* » édités depuis 2002 par le Trinity College de Dublin sous la double direction de Patrick Wyse Jackson et de Mary Spencer Jones ont renfermé à la fois des notices biographiques individuelles sur différents bryozoologues, hommes et femmes, décédés, des anciens comme des récents, des histoires de bryozoologies nationales, régionales ou d'instituts et d'université, ou encore des textes sur l'histoire et l'évolution des connaissances sur

différents problèmes passés et actuels concernant ce matériel biologique.

Par ailleurs en dehors de ce cadre, des collègues et amis ont continué à publier des hommages indépendants à la mémoire de grands noms de la bryozoologie aujourd'hui disparus, dont certains uniquement dans le bulletin intérieur de l'association. Pratiquement tous les anciens comme les contemporains, qu'ils aient été des spécialistes célèbres ou des figures moins connues de l'étude des Bryozoaires se sont ainsi vus consacrer au moins une notice selon l'une ou l'autre de ces formes, parfois seulement d'une ou de deux pages, parfois beaucoup plus longue. Mais ces études ne retracent souvent que la carrière chronologique des chercheurs, ou ils énumèrent leurs publications, mais ne s'intéressent généralement pas aux faits précis qui ont déterminé le choix de leur matériel biologique d'étude ni de leur sujet de recherche, comment ils ont été conduits à infléchir leurs travaux dans une direction donnée ni ce qui les a amenés aux conclusions qu'ils ont publiées.

Il n'est pratiquement plus aucune contrée qui n'ait échappé aux investigations et au zèle des bryozoologues, même si certaines d'entre elles sont beaucoup mieux connues que d'autres d'un point de vue systématique, ayant fait l'objet d'un effort de prospection intensif. Certaines régions ont tellement focalisé les recherches d'un ou de quelques chercheurs que leur faune en Bryozoaires est considérée comme connue de façon pratiquement exhaustive : régions de Roscoff, de la Galice, de Marseille, Tunisie, mer Adriatique, Mer Rouge, Floride, Nouvelle-Zélande. D'autres n'ont fait l'objet que de récoltes encore limitées, parfois pour des motifs politiques ou par manque d'intérêt : îles anglo-normandes, Libye, abords de certaines îles indonésiennes, archipels atlantiques. Ces régions entreront dans l'histoire dès que de bonnes volontés se manifesteront pour leur prospection. De même ne semblent guère passionner beaucoup de chercheurs les champs disciplinaires qui gravitent autour du développement des Bryozoaires, ainsi que les capacités cellulaires morphogénétiques et l'endocrinologie qui permettraient d'aborder sur un nouveau matériel un certain nombre de points fondamentaux auxquels les biologistes actuels sont très sensibilisés.

Perspectives

Il est légitime d'espérer des jeunes bryozoologues d'aujourd'hui la poursuite de travaux de leurs aînés, et notamment des progrès en systématique d'inventaire, concrétisés par la découverte d'espèces nouvelles, tant par la prospection de biotopes inexplorés que suite au démembrement de complexes préexistants d'espèces cryptiques.

Mais il faut surtout souhaiter un affinement de la systématique phylogénétique des Bryozoaires, par emploi des méthodes moléculaires dont il convient de ne pas surévaluer les apports, mais surtout grâce aux études morphogéniques, et aux études génétiques qui

leur sont corollaires en conditionnant les accidents pré-programmés survenant au cours du développement embryonnaire, de la structure larvaire, et du mode de métamorphose qui en découle. L'évolution des connaissances sur l'évolution des Bryozoaires dépendra beaucoup, d'une part d'une étude fine de la polyembryonie au regard de la simple embryogenèse traditionnelle chez les Cyclostomes, et des mécanismes qui y sont liés. D'autre part des processus qui sont à l'origine du télescopage des différentes phases du développement chez les Phylactolaemates. Enfin de l'étude du développement chez les groupes systématiques originaux chez lesquels elle est encore mal connue (Cheilostomes lunulitiformes, nombreuses familles « mineures » de Cténostomes, Scruparines, Pachyzoontidae), sinon inconnue (Aeteidae, Cténostomes perforants), permettra d'éclaircir les points demandant confirmation. Et de rectifier des observations déconcertantes et peut-être erronées (Thalamoporellidae).

Parmi les aspects mal connus de la biologie des Bryozoaires figurent le déterminisme humoral de la formation des corps bruns, de la dégénérescence polypidienne, de la formation d'un nouveau polypide et de la dissociation de son ébauche initiale en deux vésicules, l'une demeurant à vocation ectodermique, l'autre acquérant des capacités endodermiques. Les mécanismes de la formation du mésoderme, avec l'identification du blastomère dont il dérive, les tout premiers stades de sa formation, les causes génétiques de la disparition des initiales endodermiques chez la plus grande partie des lignées phylogénétiques de Bryozoaires, restent à éclaircir. L'explication de beaucoup de ces phénomènes, comme les apostoses, est liée fondamentalement liée à l'étude des gènes, des délétions chromosomiques, peut-être à leurs recombinaisons. Et ensuite à leur expression par voie humorale. D'une façon générale, les capacités des cellules épidermiques dans leur totalité, et celles de certaines parties bien délimitées de l'épiderme, constituent à elles seules des champs d'exploration riches de perspectives. Tout comme, d'un point de vue cytologique et fonctionnel, l'évolution des chimères créées tant entre larves mono- ou hétérosécifiques, et le devenir des larves dont les cellules ont été artificiellement dissociées. Une autre thématique à mener expérimentalement est l'étude des facteurs externes provoquant la ponte larvaire et le début de la métamorphose. Il est enfin curieux qu'il n'existe aucun centre nerveux chez les larves de Cyclostomes, alors que sa présence serait hautement plausible, mais sous une autre forme ; et une telle constatation implique la recherche d'une minime et discrète condensation nerveuse, qui pourrait alors remplacer ce ganglion ou au moins y suppléer.

Conclusion : le modèle « Bryozoaires »

En définitive, comment en cette fin du premier quart du XXI^e siècle peut-on définir simplement et globalement le modèle « Bryozoaires » ? En fait celui-ci ne peut fondamentalement se comprendre qu'à partir de l'étude des larves, puisque celles-ci

déterminent le type de métamorphose et, au moins chez les Cheilostomes non-Malacostèges, la morphologie tant des zoécies que de la colonie *in-toto*, dont les aspects phénotypiques sont les conséquences. Il faut imaginer cette larve comme une sphère pleine, présentant du pôle aboral au pôle oral 12 anneaux cellulaires successifs, monosériés ou plurisériés. Selon les lignées phylogénétiques de Bryozoaires, certains de ces anneaux peuvent manquer, suite à des phénomènes d'apoptose, le tissu correspondant étant selon les cas présent, abortif au cours du développement embryonnaire, ou totalement absent. Ceux d'entre eux qui existent peuvent selon ces mêmes lignées se présenter sous la forme d'un épithélium banal, sous une forme cytologiquement différenciée, parfois hyper-développés, parfois réduits, ce qui implique que la métamorphose peut dans certains être l'objet de phénomènes compensateurs. Celle-ci conduit à la formation d'une ancestrula, de structure toujours identique, qui est la loge fondatrice à partir de laquelle la colonie sera bourgeonnée. Chez les Cheilostomes, les larves columniformes donneront des colonies dressées, les larves aplaties des colonies encroûtantes, les larves de forme intermédiaire des colonies mamelonnées. Tous les Bryozoaires développent un exosquelette chitineux, parfois très épais ; chez les Cheilostomes et les Cyclostomes, un exosquelette calcaire se forme secondairement sous la couche chitineuse.

Cette couche calcaire se développe selon les familles sur une plus ou moins grande partie des parois de la zoécie, en laissant nue une partie donnée de sa superficie (l'aréa), tandis que chez d'autres elle la recouvre plus ou moins complètement, selon les cas sous la forme d'épines plus ou moins jointives, de plaques, de bouclier ajouré ou en forme de lobe secondaire, et peut présenter des processus spécialisés, tels que les aviculaires et les vibraculaires qui sont des zoécies « déviantes », ou les ovicelles. Ces caractères exosquelettiques qui sont utilisés par les systématiciens pour établir une classification des Bryozoaires ne constituent, en dépit de leur variété et de leur complexité, que des apomorphies qui apparaissent dès que la métamorphose a eu lieu. Le modèle-standard des larves rappelé ci-dessus peut lui-même subir un certain nombre de modulations autour de son plan d'organisation initial : allongement du corps occasionnant des modifications anatomiques, présence d'une coquille qui entraîne mécaniquement une déformation générale et le développement d'une musculature adductrice accompagnées d'un changement de la forme générale. Selon les lignées, l'incubation des embryons s'était elle-même déroulée selon plusieurs modalités possibles : dans une ovicelle, dans le vestibule, dans la gaine tentaculaire, dans une poche membraneuse suspendue à l'orifice zoécial ;

chez les Malacostèges l'œuf mûr est pondu sans incubation et chez les Phylactolaemates, l'ensemble des phénomènes d'incubation et de métamorphose est télescopé à l'intérieur de l'organisme parental et la reproduction survient pas viviparité. Au cours de la vie de la zoécie, et sauf chez les Phylactolaemates qui présentent un tube digestif permanent, la partie viscérale dégénère périodiquement et est remplacée suite à la différenciation d'une hernie épidermique bourgeonnée par l'épiderme vers l'intérieur, et dont la partie interne évolue en tube digestif ; ce qui signifie que cette zoécie a gardé les capacités morphogénétiques d'une gastrula, dont l'ébauche digestive procède d'une multiplication d'un groupe de cellules ectodermiques géographiquement délimité.

Enfin, les Bryozoaires sont des organismes au corps non-segmenté et coelomates, le coelome monomère se développant par schizocoelie à l'intérieur de l'ancestrula en cours de différenciation, la larve ne contenant pas de coelome, mais tout d'abord un massif mésodermique indivis, issu des cellules endo-mésodermiques apparaissant au début de l'embryogenèse. Sa cavité ne se creusera donc que par schizocoelie et que durant la métamorphose. La cavité coelomique restera toujours unique, et ne procède pas d'un complexe de bourgeonnement de paires de poches latéro-intestinales successives, dont certaines seraient susceptibles par la suite de confluer ou de se nécroser. Les gamètes, différenciés à l'intérieur du coelome, ont une origine mésodermique. L'ordre de différenciation des muscles au cours de la régénération de la partie viscérale (et du centre nerveux) varie selon les lignées

phylogénétiques ; on ignore s'il en est de même lors de l'élaboration de l'ancestrula. La dégénérescence des muscles larvaires au cours de la métamorphose se déroule toujours selon les mêmes modalités, leur phagocytose sous forme de globules caractéristiques et par des cellules mésodermiques. Enfin, l'anatomie viscérale affecte un modèle immuable (couronne tentaculaire péribuccale, ganglion nerveux, tractus digestif ; absence d'appareils circulatoire, respiratoire et excréteur tant chez la larve que chez l'adulte. Selon les lignées, les modes d'occlusion zoéciale sont également différents, ainsi que ceux de la reproduction asexuée (celle-ci faisant défaut dans certaines d'entre elles).

En vertu de la diversité des cas présentés, on comprend que les Bryozoaires aient pu coloniser des milieux aquatiques très différents, tant par leur bathymétrie que par les paramètres de leurs milieux préférentiels ; si les espèces sont en très grande majorité marines, vivant de la région littorale aux plus profondes des fosses abyssales, il en a été recensé environ 300 d'eau saumâtre et un peu moins d'une centaine d'eau douce, ce qui implique l'existence de phénomène de régulation osmotique. Toutefois, les modes de reproduction dépendent plus de la phylogénie des familles que des milieux où elles se rencontrent.