



Considérations sur la position des Bryozoaires dans la phylogénie animale depuis un demi-siècle (1975-2025)

Jean-Loup d'HONDT

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

Reçu le 16/01/2025 ; accepté le 20/05/2026 ; mis en ligne le 05/07/2026 ; DOI : <https://doi.org/10.60881/bszf151-2-3>

Résumé	Rappel succinct des classifications des Bryozoaires depuis deux générations et des contradictions qui en ont résulté.
Mots-clés	Bryozoaires

Considerations on the position of Bryozoa in animal phylogeny for half a century (1975-2025)

Abstract	A brief reminder of the classifications of Bryozoans over the last two generations and the resulting contradictions.
Keywords	Bryozoa

Introduction

La classification animale est en constante évolution, sous l'influence des progrès de la connaissance, eux-mêmes rendus possible soit par une découverte fortuite, soit par l'emploi d'une méthodologie ou d'appareils de recherche plus performants que les précédents. Parmi ceux-ci il convient de mentionner les techniques de biologie et de phylogénie moléculaires, même si elles ne parviennent pas à résoudre tous les problèmes, voire à en faire apparaître de nouveaux puisqu'elles révéleraient des affinités présumées entre des groupes que tout oppose par ailleurs, tels qu'entre l'embranchement des Bryozoaires et les différents taxons avec lesquels ils ont été rapprochés par les molécularistes. Très significatives continuent à être les études descriptives et expérimentales de biologie du développement (SIEWING, 1979) qui, utilisées concurremment avec les approches et l'outil moléculaires ou confrontées à elles, permettent de confirmer ou d'infirmer des rapprochements phylogénétiques jusqu'alors incomplètement clarifiés. Ainsi, depuis la commémoration du

centenaire de la Société zoologique de France, les recherches entreprises dans différents champs disciplinaires ont-elles fait considérablement progresser la connaissance de l'animal. Ce travail n'abordera évidemment pas tous les aspects, et certains d'entre eux ne seront même que brièvement évoqués ici. Les exemples que nous avons retenus dans le cadre de cette étude seront essentiellement consacrés aux groupes d'invertébrés dits « mineurs », dont la situation a été reconsidérée depuis une cinquantaine d'années.

Le fait de ne consacrer délibérément ce travail qu'à certains taxons de nous empêchera pas de rappeler pour mémoire que les Insectes les plus primitifs, autrefois désignés sous le nom collectif d'« Aptérygotes », sont issus de certaines lignées de Crustacés (groupe lui-même apparemment hétérogène, sinon artificiel, remontant au Cambrien, et réunissant différentes branches ayant différencié des convergences évolutives) ; ceci à partir d'un modèle d'animaux vermiformes recouverts d'un exosquelette et présentant des paires d'appendices articulés symétriques, proches des Lotopodidae), et auxquelles ils sont reliés par des modèles biologiques de transition

plus ou moins nets, comme par exemple entre des Crustacés et les Insectes. Ou que les Oiseaux sont maintenant considérés comme les derniers représentants actuels des Reptiles Dinosauriens Théropodes. Mais ce sont là des groupes zoologiques extérieurs à notre champ de compétences et sur lesquels nous ne nous attarderons donc pas, pour nous intéresser plutôt aux cas d'invertébrés non-arthropodiens.

Parmi ceux-ci, nous nous attacherons d'abord au cas des anciens Aschelminthes et plus précisément à certains d'entre eux, les ex-Nématorhynques. Durant les années d'après-guerre, le collectif d'Aschelminthes (*Aschelminthia* Grobben, 1910) était encore utilisé pour désigner un collectif hétérogène et sans signification systématique ni phylogénétique d'animaux, dits pseudocoelomates, présentant une cavité interne non-cœlomique. Les derniers grands auteurs ayant encore utilisé cette terminologie furent l'américaine Lybbie Hyman (décédée en 1969) et le français Pierre-Paul Grassé (décédé en 1985). Ce fut le cas pour la première citée dans les deux des six volumes du traité de zoologie (*The Invertebrates*) qu'elle avait consacré aux groupes mineurs Invertébrés et respectivement parus en 1951 et 1959. Dans le Traité de zoologie édité en France par Pierre-Paul Grassé (décédé en 1985), les Nématodes, les Gastrotriches, les Kinorhynques, les Rotifères ou les Gordiens sont encore traités, également sous un autre nom d'embranchement; celui des Némathelminthes comme des classes au sein de l'« embranchement » des Aschelminthes dans le volume correspondant daté de 1965. Ce n'est qu'après cette date que les naturalistes se sont montrés plus « diviseurs » et ont considéré ces différents taxons comme des embranchements indépendants (souvent en utilisant le terme impropre de « phylum » à la place de celui et correct d'« embranchement » pour désigner ces taxons). Quant au mot de Nématorhynques, créé par BÜTSCHLI (1876), il est resté en usage pendant près d'un siècle, puisque TEUCHERT (1973) l'a encore employé réunissant collectivement les Gastrotriches et les Kinorhynques; il s'est finalement révélé artificiel quand certaines des affinités entre les Gastrotriches et des Nématodes ont été mises en évidence (MALAKHOV, 1980, 1985a et b), et quand différents travaux sur le développement des Kinorhynques ont montré qu'ils se différencient fondamentalement des Gastrotriches: le développement des Gastrotriches ne comporte aucun stade de mues, alors que le développement de Kinorhynques comporte plusieurs mues; par ailleurs ces derniers possèdent un introvert dont les Gastrotriches sont dépourvus.

Le cas des Bryozoaires que nous développerons surtout illustre le divorce existant malheureusement entre les zoologistes et le moléculariste (d'HONDT, 2000, a signalé un grand nombre d'aberrations). Les premiers analysent en détail les particularités biologiques des organismes, les seconds analysent

des extraits biochimiques. Pour les seconds, ils se contentent par exemple de savoir superficiellement quels organismes ont ou n'ont pas un coelome; pour les zoologistes, il importe de connaître le mode et le mécanisme de formation des coelomes, si leurs origines sont ontogénétiquement différentes, si elles sont multiples, s'ils sont formés à partir d'une seule ébauche ou de plusieurs, à quel stade du développement (embryonnaire, larvaire ou morphogénétique) ils se creusent, s'ils sont indivis ou pluriels à l'origine, et où ils se forment.

Par ailleurs, ce n'est pas parce que les organismes présentent des séquences identiques que celle-ci ont automatiquement une signification obligatoirement phylogénétique, même si c'est parfois le cas, mais un mécanisme physiologique commun ou une adaptation morpho-physiologique co-partagée et acquise indépendamment dans différentes lignées; et ne témoignant dès lors d'aucune autre parenté entre elles que d'appartenir au règne animal, aux invertébrés ou au milieu aquatique. Pour beaucoup de molécularistes, ceux qui ignorent le détail de la structure et de la morpho-dynamique des organismes, et se contentent d'informations partielles, l'électrophorèse d'ARN ou d'ADN constituent une panacée permettant de reconstituer une phylogénie de façon incontournable; ceci en négligeant le détail des données apportées par les autres approches méthodologiques, ou en les considérant comme « plastiques », ce qui leur permet de les considérer comme négligeables et d'éviter les difficultés ou les incohérences entre informations biologiques et moléculaires.

C'est en raison d'une prise en compte insuffisante de caractères biologiques, et en retranscrivant sans vérification des informations erronées alors que la réalité des faits (vérifiée depuis lors) était pourtant connue depuis plusieurs générations, que nous trouvons actuellement dans la littérature des « stupidités » dont la reprise par des auteurs successifs auraient facilement pu être évitées avec un peu plus de sérieux. Tel est le cas actuellement de la situation des Bryozoaires dans l'arbre phylogénétique.

Historiquement, l'unité des Bryozoaires n'avait pas été reconnue par LAMARCK (1816) qui les avait dispersés entre différents groupes de ses « animaux sans vertèbres ». Une meilleure tentative de réunification de ces organismes a été publiée la même année par LAMOUREUX (1816), avant d'être encore améliorée par ce dernier (1824). Mais le premier à avoir eu une vision à peu près exhaustive de l'homogénéité des Bryozoaires dans leur ensemble en dépit de leur diversité apparente fut BUSK (1852a & b), dont la pertinence de la classification fut éprouvée (BUSK, 1884) lors de l'étude des collections provenant de la circumnavigation du « Challenger » (1884); peu de temps auparavant déjà, elle avait fait l'objet d'une meilleure interprétation, d'abord par MILNE-EDWARDS (1836) puis surtout et essentiellement par NORMAN (1905) et HINCKS (1880). Il ne restait plus alors qu'à extraire les Entoproctes des Bryozoaires, ce qui ne sera

fait qu'ultérieurement, au terme d'études embryologiques, développementales et structurales. La classification actuelle des Stenolaemates reste fondée sur l'étude, très insuffisante, de l'exosquelette, et, n'ayant pas fait l'objet d'améliorations récentes sensibles, ne sera pas abordée dans la suite de ce texte ; celle des Eurystomes subit actuellement de profonds bouleversements suite à la prise en considération judicieuse de l'étude de « parties molles » (soft parts) des organismes et des modalités du développement, et représentera l'essentiel du contenu des pages suivantes.

Ecdysozoaires et Lophotrochozoaires

En contradiction avec ce que l'on découvre curieusement sur Internet, les auteurs actuels s'accordent sur le fait que les Animalia, limité aux Métazoaires par la plupart des chercheurs (du moins par ceux qui considèrent que les Protistes, groupe polyphylétique d'organismes eucaryotes unicellulaires nucléés à affinités animales en sont à exclure et doivent être réunis aux protophytes). Les Animalia constituent l'un des règnes du monde vivant (niveau taxinomique redéfinis par d'HONDT, 1988), au nombre de 5 (WHITTAKER, 1969 ; MARGULIS, 1971), 6 (WOESE & al., 1977, 1990) ou 7 (CAVALIER-SMITH, 1981), le nombre des embranchements variant lui-même selon les auteurs de 18 à 40. Si l'on considère que les animaux sont tous des Métazoaires, ceux-ci se partagent dès lors en deux subdivisions, considérées par les uns comme des Sous-Règnes, les Radiata (diploblastiques) et les Bilateria, les autres comme des « *Divisio* » toutes deux triploblastiques, les Protostomia et les Deuterostomia (ou Notoneuralia selon NIELSEN, 1979). La classification d'ensemble du règne animal est donc toujours discutée.

Les Protostomia (Gastroneuralia selon NIELSEN, 1979) (se différencieraient par le fait que le blastopore embryonnaire devient généralement la bouche ou apparaîtrait à côté de celle-ci (l'anus étant néoformé), la segmentation embryonnaire de type spirale, le clivage déterminé, le système nerveux dorsal présente un centre nerveux antérieur sous forme de ganglions cérébroïdes dorsaux et bien développé et relié à un anneau nerveux sous la troque, le squelette est un exosquelette, le système nerveux ventral débute par un collier périoésophagien, la formation du coelome schizocoelique et non dérivant de diverticules du tube digestif ; ils peuvent présenter une ou deux troques (couronnes ciliées) ; ils sont soit Epithelioneuriens (système nerveux partiellement ou totalement dorsal, incomplètement dégagé de l'épithélium sans former un tube neural), soit Epineuriens (système nerveux dorsal bien isolé de l'épiderme).

Chez les Deuterostomia, le blastopore embryonnaire devient l'anus, la formation de la

bouche devient secondaire, le clivage indéterminé, le clivage est radiaire, le coelome normalement entérocoelique, le squelette est interne, le corps habituellement métamérisé à un moment ou à un autre le pharynx est parfois percé de fentes à un moment du développement. Ces deux subdivisions paraissent bien délimitées jusqu'à l'intrusion des phylogénies moléculaires qui, outre le fait qu'elles rapprochent des groupes zoologiques très différents les uns des autres et considèrent comme proches des organismes eux-mêmes très différents, ont établies, également sur la recherche de séquences co-partagées et la comparaison des génomes correspondants, une classification phylogénique souvent distinctes de celle fondée sur les caractères biologiques, en affirmant que si les deux ne coïncident pas, c'est parce que les caractères biologiques seraient plastiques à l'intérieur des groupes définis sur des bases moléculaires. Ainsi des animaux deutérostomiens dont la bouche serait une néo-formation, le clivage radiaire, le coelome formé de façon schizocoelique et n'apparaissant que chez l'adulte (chez la larve il n'existe qu'une assise indivise compacte entre l'ectoderme et l'endoderme), apparemment formé par l'un des quatre macromères initiaux méso-endodermiques, mais présentant un exosquelette et un collier nerveux péri-oesophagien (sans tronc nerveux ni dorsal ni ventral), seraient-ils en fait - sur des bases moléculaires (notamment l'ARN ribosomique des Eucaryotes, le 18 S - une molécule ubiquiste mais présentant simultanément une région commune et d'autres variables), à intégrer d'office dans les Protostomiens. Alors que leur situation est en fait intermédiaire et qu'ils présentent davantage de points communs avec les Deutérostomiens.

Ceci revient à exiger des biologistes l'adoption d'un postulat fondamental, infaillible et à adopter sans discussion, d'un dogme quasi-religieux qu'il est coupable sous peine d'ostracisme de vouloir remettre en cause, reposant sur le fait que la reconstitution phylogénétique moléculaire doit prédominer sur son homologue biologique, et qu'en cas de discordance le dernier mot doit obligatoirement revenir au moléculaire, le biologique n'étant pas fiable. Cependant la controverse n'est pas d'emblée à rejeter et justifie une discussion, puisque si des organismes phylogénétiquement affines peuvent légitimement présenter des séquences communes, d'autant plus nombreuses que les animaux sont proches, il n'est pas logique d'affirmer que la possession de séquences co-partagées signifie nécessairement une parenté phylogénétique. Cela revient à affirmer la prééminence d'une similarité de séquences moléculaires d'un gène dont on ne connaît la signification, mais qui dont l'intérêt phylogénétique n'est que purement qualitatif et présumé, étant donné qu'il est intégré entre plusieurs autres séquences présumées primitives et conservées depuis longtemps, et au détriment de l'expression concrète, pré-programmée et bien définie d'un gène

Les Bilateralia sont partagés entre deux sous-subdivisions dont le niveau taxinomique, bien que supérieur, diffère selon les auteurs, les Lophotrochozoa et les Ecdysozoa, catégories définies par HALANYCH *et al.*, 1995) dont chacun regroupe un certain nombre d'Embranchements (de nombreux auteurs utilisent fautivelement le terme de Phylums, qui a une signification différente et détournée). Mais le rangement des Bryozoaires parmi les Lophotrochozoa ne résiste pas à l'analyse : ils opposent les Bryozoaires à l'ensemble Annélides + Mollusques + Brachiopodes + Phoronidiens dont l'hétérogénéité est hautement sujette à caution, et considèrent les ex-Lophophorates comme une entité, parce que tous possèdent une couronne tentaculaire péribuccale (tout comme d'ailleurs les Céphalopodes ou les Cnidaires, eux aussi porteurs d'un panache de tentacules, et qu'on ne leur rapproche nullement !), alors que le mode de développement des Bryozoaires les oppose aux Brachiopodes et au Phoronidiens.

Les Protostomiens présenteraient un lophophore, portant une couronne tentaculaire et entourant la bouche ; aussi les Ecdysozoa trouveraient également place parmi les Protostomiens, se caractérisant par des mues affectant l'exosquelette et déterminées par une hormone « de mue », l'ecdysone.

Les apports de la phylogénie moléculaire, un outil dont nous ne contestons évidemment pas l'intérêt, sont probablement incomplètement délimités. Ses résultats sont certainement plus fiables lorsqu'ils concernent des populations intraspécifiques très proches les unes des autres, très peu différents génétiquement et phénotypiquement entre elles, et dont les différences peuvent être interprétées sans hésitation ni contestation. Dans un tel cas, il est possible d'étendre légitimement le travail correspondant au suivi du déplacement géographique des populations correspondantes. A l'autre extrémité, s'il est facile de révéler des différences entre des groupes séparés et appartenant à des lignées indiscutablement distinctes, il est beaucoup plus compliqué d'interpréter ces différences et d'apprécier leur « poids » relatif ; ou également de discerner les séquences exprimant une phylogénie de celles témoignant de la possession en commun d'un même phénomène biologique ou d'une même fonction.

L'embranchement controversé des Lophophorates

Reconstituer la phylogénie des embranchements est une tentative très subjective, déjà dans de nombreux cas parce que les groupes de transition entre deux états d'une même lignée primitive supposée n'existent plus, et qu'il s'avère très difficile de tenter de les raccrocher l'une à l'autre sans preuve suffisante. D'autre part parce que des accidents génétiques (inversion, délétions,

intervention de gènes régulateurs ou homéotiques) agissant au cours de l'évolution ont pu donner naissance à des types d'organisation très différents, même s'ils ont pu dériver les uns des autres mais en rendant impossible la compréhension de leur parenté. Enfin la phylogénie moléculaire, lorsqu'elle entre en contradiction avec les autres phylogénies, celles déduites par les biologistes de la convergence des autres modes de reconstitution des parentés, est souvent hasardeuse sinon illogique. Cette contradiction peut malheureusement n'être qu'inapparente aux yeux d'un non-biologiste, tel un biochimiste pour qui la connaissance biologique est étrangère et antagoniste de son propre savoir, alors qu'il devrait travailler logiquement en synergie constructive avec les biologistes ; et qui considère les groupes zoologiques comme des pions matériels inertes et à disposer sur un damier en faisant table rase de ce qui les différencie d'un point de vue biologique. De petites différences biochimiques, même génétiques et reposant sur la confrontation d'alignements de séquences, et par ailleurs pas obligatoirement significatives de l'évolution, ne sont qu'un caractère parmi beaucoup d'autres à prendre en compte pour reconstituer et essayer de comprendre la réalité d'une phylogénie, n'en n'ont pas le monopole et n'ont donc logiquement pas à être imposés de façon impérative, surtout par ignorance involontaire ou délibérée des autres connaissances qui contredisent les leurs.

A l'origine, le terme de Lophophoriens désignait collectivement tous les organismes présentant une couronne tentaculaire, le lophophore (terme défini par HYMAN, 1959) entourant la bouche et qui ne trouvaient pas place chez les Mollusques ni les « vers » *sensu lato* ; ils étaient rangés parmi les Vermidiens, un « groupe-poubelle » créé par DELAGE et HEROUARD (1897) dans lequel ces auteurs rangeaient l'ensemble des organismes qu'ils ne savaient où classer. Dans les Lophophorates actuels, HYMAN rangeait les Entoproctes, les Bryozoaires, les Brachiopodes et les Phoronidiens. Ayant reconnu que ce groupe était artificiel, EMIG (1977) en exclut les Entoproctes (absence de cavité coelomique, intérieur du corps rempli par un parenchyme, segmentation spirale, protostomiens, tentacules issus de la paroi du corps, troque larvaire topographiquement inférieure à l'organe piriforme et accolée à un ganglion nerveux, métamorphose larvaire incomplète) et créa un nouvel embranchement, les Lophophorates pour y réunir les Bryozoaires, le Brachiopodes et les Phoronidiens. D'HONDT (1985, 1989, 1997, 1999) considère ce dernier Embranchement comme lui-même hétérogène, et a limité le taxon Lophophorata aux seuls Brachiopodes + Phoronidiens, sans exclure la possibilité de les réunir en un embranchement unique. Contrairement aux Bryozoaires, les deux autres groupes ont une formation pluripartite (généralement tripartite) et un corps trisegmenté en prosome, mésosome et metasome ayant chacun son coelome embryonnaire propre d'origine indépendante et fusionnant ensuite, et dont

le coelome tentaculaire qui constitue une extension du prosome ; ils possèdent en outre des néphridies.

L'énigme des Bryozoaires

Les Bryozoaires ont été longtemps et à tort considérés comme des animaux archimères, ce qui a alors encore conduit WOLLACOTT & ZIMMER (1971) à utiliser dans leurs premiers travaux les termes de prosome, mésosome et métasome. Ceci jusqu'à ce que d'HONDT (1973, 1983, 2005) découvre que le coelome, demeurant indivis, ne se creusait tardivement que durant la métamorphose et ceci par schizocoelie à l'intérieur de la masse mésodermique. Ceci a conduit à reconsidérer le problème de la situation des Bryozoaires dans la phylogénie animale ; des travaux préliminaires ont été publiés à ce sujet (d'HONDT, 1989, 1997) avant l'introduction des études moléculaires, mais il convenait depuis lors et suite aux interrogations de NIELSEN (1997) de faire intervenir les possibles apports de celles-ci, ce qui a été entrepris par d'HONDT (2015, 2019a, b, c).

Les Bryozoaires sont doublement des Deutérostomiens, en premier lieu parce que l'orifice buccal des seules larves capables de se nourrir de façon autonome, celles des rares (à peine quelques dizaines) espèces dont les larves sont communément désignées sous le nom collectif de Cyphonautes, se creuse au voisinage mais non à l'emplacement du blastopore (ZIMMER, 1997). D'autre part parce qu'après la métamorphose, la larve de la zoécie, dont de l'imago, se creuse en position diamétralement opposée au blastopore, tout comme par ailleurs l'orifice anal.

Ils présentent conjointement des caractères de Protostomiens, de Deutérostomiens, et d'autres qui leur sont propres :

A – Caractères de Protostomiens :

- Présence d'un exosquelette (mais absence de mues !).
- Un centre nerveux formant un collier péri-oesophagien (localement renflé en ganglion ; ventral ?).
- Formation du coelome par schizocoelie.
- Pas de métamérisation.
- Ganglion nerveux larvaire connecté à un organe sensoriel apical et à un anneau nerveux équatorial.

B – Caractères de Deutérostomiens :

- Orifice buccal (quand il est présent) larvaire néoformé et indépendant du blastopore.
- Orifice buccal et anal de l'adulte néoformés et diamétralement opposés au blastopore.
- L'orifice buccal est une formation secondaire.
- Segmentation radiaire et égale.
- Mésoderme issu des 4 blastomères mésendodermiques initiaux (d'un seul ?). Pas d'intervention de cellules épidermiques dans la formation du mésoderme. Celui-ci est transmis par

bourgeonnement de l'individu parental à l'individu-fils.

- Axe nerveux longitudinal en ventral.
- Musculature d'origine mésodermique.
- Absence de mues larvaires.

C – Caractères propres aux Protostomiens comme aux Deutérostomiens :

- Présence d'une troque (généralement unique dans le cas présent) en situation supra-buccale.
- Existence chez le même organisme de cellules monociliées et pluriciliées.
- Vie pélagique, parfois planctonique.

D – Caractères propres :

- Coelome unipartite formé par schizocoelie (caractère de Protostomiens) au cœur de la masse pleine du mésoderme, mais seulement pendant la métamorphose larvaire. Il s'étend ensuite dans la totalité de l'organisme.
- Pas de coelome chez l'embryon et la larve.
- Pas d'axe nerveux longitudinal, ni dorsal ni ventral.
- Métamorphose particulièrement complexe, avec dégénérescence de presque tous les types cellulaires.
- Inversion à 180° de la polarité lors du passage de la larve à l'adulte.
- Une région de l'épiderme conserve cycliquement au fil des générations, exprimée lors du bourgeonnement, les capacités morphogénétiques de blastomères gastrulaires (caractère morphogénétique partagé avec les Cyclophora).
- Les Bryozoaires constituent une infraction à la théorie « classique » des feuilletts embryonnaires, puisqu'une prolifération épidermique vers l'intérieur conduit à la formation d'une hernie tissulaire dont la partie la plus profonde acquerra une potentialité mésodermique, la partie la moins profonde gardant ses capacités ectodermiques.
- La plupart des larves de Bryozoaires, indépendamment de leur position dans la classification du groupe, ne comportent une seule couronne ciliaire (troque) ; toutefois au moins un genre, *Tanganella*, en possède deux.

E – Caractères irrésolus :

Le clivage est-il indéterminé (caractère de Deutérostomien) ?

Les Bryozoaires sont parfois inclus parmi les Lophotrochozoa, outre du fait qu'ils présentent un lophophore portant une couronne de tentacules péribuccaux, un type de larve considéré comme, ou comme proche, des trochophores des Annélides (suivi d'une métamérisation constituant le stade métatrophore) ou des Mollusques (ces derniers précédant le stade véligère à partir duquel débutera elle-même la métamorphose définitive). Une trochophore se définit comme étant une larve planctonique et généralement bonne nageuse, en

forme de toupie, issue d'une segmentation de type spirale, présentant une plaque ectodermique apicale porteuse d'une ciliature, et une ou deux couronnes ciliées ; la plus haute surmontant la bouche, l'inférieure (quand elle existe) se situant en-dessous d'elle. Il existe des protonéphridies et souvent des cténidies respiratoires. Cette définition ne s'applique que très imparfaitement aux Bryozoaires sur certains points, d'autres permettant de les exclure des Lophotrochozoa. En effet, les larves de Bryozoaires procèdent d'un développement radiaire, ne sont pas métamérisées, se métamorphosent directement sans phase intermédiaire, présentent une poche apicale, la calotte n'est que topographiquement l'équivalent de la plaque apicale, l'existence d'une unique couronne ciliée est très probablement un phénomène secondaire issu du revêtement natatoire palissadique, il n'existe pas d'appareils respiratoire ni excréteur. Les analogies se limitent à la présence d'une troque péribuccale, dans la limite où celle-ci est présente. La métamorphose est très compliquée chez les Bryozoaires, beaucoup plus que chez les Annélides et les Mollusques, par ailleurs dépourvus de sac interne ; enfin, chez ces deux derniers taxons, les organes adultes sont déjà ébauchés chez la larve, qui ne subit donc pas une métamorphose complète, puisque se forment chez la larve des métanéphridies, le pied et le manteau, chez les Mollusques un velum différencié par les lobes céphaliques et qui régressera ensuite, ou chez les Polychètes une métamérisation progressive corrélée à l'allongement de la partie postérieure du corps. La larve de Bryozoaire appartient en fait à un modèle original, au même titre que les larves précitées des Mollusques, des Annélides, des Echiuriens que des Sipunculien, ou que les Pilidiums des Némertes. Il convenait donc de définir ce type larvaire spécifique des « ex - Gymnolaemates », et pour lequel nous proposons le terme, bien que discutable puisque de formation mixte, helléno-latine, de *Bryolarva*.

Définition de la *Bryolarva* :

Larves de forme globuleuse ou plus allongée (et alors dans ce cas comprimée latéro-latéralement), dont la région apicale constitue une poche plus ou moins largement ouverte vers l'extérieur, délimitée par le tissu palléal, et qui présente dans le fond de sa partie centrale, chez les formes les plus évoluées (les Cténostomes et les Néocheilostomes), mais non chez les Cyclostomes (plus primitifs), une région saillante, la calotte, renfermant le ganglion nerveux (non différencié chez les Cyclostomes) surmonté par un épithélium cilié sensoriel (lui aussi absent chez les Cyclostomes). Lorsque la larve est allongée (elle présente alors plusieurs variantes sur le plan anatomique, respectivement désignées sous les noms de cyphonautes, pseudocyphonautes et paracyphonautes), cette poche palléale se dévagine durant l'embryogenèse pour recouvrir complètement les flancs de l'animal afin de constituer une paire de

valves ; lorsqu'elle est de forme globuleuse, cette dévagination ne se produit que lors de la métamorphose larvaire et ce n'est qu'alors qu'est secrétée la cuticule de la zoécie adulte, dans formation de valves. La locomotion est assurée par un épithélium pavimenteux cilié recouvrant toute la surface de la larve (Cyclostomes), limitée à une seule couronne cellulaire (la corona) chez les autres Bryozoaires (cette couronne est dédoublée aux deux extrémités du corps chez les Cténostomes Hislopiida). La métamorphose, très complexe et qui conduit à la différenciation d'un organisme deutérostomien, se réalise après fixation de la larve au substrat par l'intermédiaire d'une poche ventrale constituée par un épiderme adhésif, le sac interne. Epiderme de l'adulte issu de la modification cytologique des tissus palléal, du sac interne, ou des deux, qui acquièrent la capacité de sécréter l'exosquelette. La partie viscérale de l'individu fondateur de la colonie, l'ancestrula, procède selon les cas du seul tissu supra-palléal, de celui du sac interne, ou simultanément des deux. Dans la plupart des cas, l'ébauche digestive larvaire est abortive ; si le tube digestif est présent et fonctionnel, la bouche larvaire se creuse à côté, mais non à l'emplacement même, du blastopore, et celle à l'adulte sur la face aborale, diamétralement opposée au blastopore. Un complexe cilio-glandulaire épidermique sous-coronal, l'organe piriforme, existe à la partie antérieure de la larve. Pas d'organes circulatoires, respiratoires ou excréteurs. Pas de cavité coelomique chez la larve ; elle se forme à la fin de la métamorphose par schizocœlie, lors de l'épaississement de la masse mésodermique qui double l'épiderme pariétal et au sein de celle-ci.

Cette définition n'inclue pas les Bryozoaires Phylactolaemates, organismes très évolués (qui pourraient correspondre à un Phylum *sensu* HAECKEL 1867, mais qui resteraient dans un même Embranchement *sensu* CUVIER, 1812), chez lesquels l'ensemble des stades embryonnaires, larvaires et morphogénétiques se déroule et est télescopé à l'intérieur de l'organisme parental, et est donc très altéré par rapport au schéma normal, puisque l'organisme émis (par viviparité) est une jeune colonie déjà fonctionnelle et aucunement une larve.

Les Bryozoaires étaient autrefois rapprochés des Entoproctes, des Brachiopodes et des Phoronidiens, ces derniers ayant été discutés par SIEWING (1980) en tant d'Archicoelomes présumés. En fait, ils s'écartent de chacun d'entre eux par un certain nombre de caractères fondamentaux ; deux d'entre eux seulement paraissent apparentés, les Brachiopodes et les Phoronidiens, puisqu'ils possèdent en une extension tentaculée du mésome, le lophophore, et vu que leur coelomes apparaissent sous forme de paires d'ébauches embryonnaires indépendantes pouvant fusionner avant même la métamorphose.

D'HONDT (1997), constatant que les Bryozoaires présentaient simultanément quelques caractères de Protostomiens et des caractères beaucoup plus

abondants de Deutérostomiens, a proposé de considérer les Bryozoaires comme relevant d'une lignée deutérostomienne, opposée aux autres Deutérostomiens dont ils constitueraient le groupe-frère. En fonction de leurs nombreux caractères propres et de leurs caractères deutérostomiens plus nombreux que leurs caractères protostomiens, nous confirmons ici ce point de vue. Si la présence d'un exosquette n'est probablement pas un caractère exclusif des Protostomiens (les tortues et le pangolin en possèdent), de même que l'anatomie du système nerveux larvaire, les Bryozoaires présentent néanmoins trois caractères en commun avec les Protostomiens : l'absence de métamérisation, le mode de formation du coelome et la présence d'un collier nerveux péricésophagien ; ce sont ces arguments qui nous incitent au choix d'une voie intermédiaire, d'une lignée phylogénétique différente tant des Protostomiens que des Deutérostomiens stricts, et à considérer une diphylie foncière de ces derniers et le rattachement des Bryozoaires, qui présentent par ailleurs de nombreux caractères primitifs (absence de coelomes larvaires et embryonnaires, pas d'axe nerveux longitudinal, permanence chez un groupe de cellules épidermiques des capacités morphogénétiques d'une gastrula) à la base de l'évolution de ceux-ci. Par ailleurs des catégories systématiques telle que les Ecdysozoaires et les Lophotrochozoaires devraient être reconsidérées ou redéfinies, à moins que l'une ou/et l'autre de ces deux entités ne justifie(nt) peut-être même pas de les retenir comme taxons systématiques, mais seulement de les considérer comme des qualificatifs indiquant un modèle de caractères non significatifs à l'intérieur de ces ensembles.

Références

- ADIANOV, A.V. & MALAKHOV, V.V. (1995a).- Comparative morphological and analysis of the organisation of Cephalorhynch worms, the phylogeny and taxonomy of the phylum Cephalorhyncha. I - Architecture, external morphology and systematics. *Zoologichny Zhurnal*, **74** (4), 34-48.
- ADRIANOV, A.V. & MALAKHOV, V.V. (1995 b).- The phylogeny and classification of the phylum Cephalorhyncha. *Zoosystema Rossica*, **3** (2), 181-201.
- BUSK, G. (1852a).- an account of the Polyzoa and Serularian Zoophytes collected in the voyage of the Rattlesnake during the years 1846-1850. London, I-VIII + 54 p.
- BUSK, G. (1852b).- Catalogue of the Marine Polyzoa in the collections of the British Museum. Cheilostomata. British Museum, London, 1-20.
- BUSK, G. (1884).- Report on the Polyzoa. The Cheilostomata. Reports of the Zoology, Challenger Expedition, **10** (30), 1-XX + 216 p.
- BÜTSCHLI, O. (1876).- Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **26**, 368-413.
- CUVIER, G. (1812).- Sur un nouveau rapprochement à établir avec les Classes qui composent le Règne Animal. *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*, XIX, 73-84.
- DELAGE, Y. & HEROUARD, E., (1896-1901) (1897).- Traité de Zoologie Concrète, (tome V), Reinwald & Cie (8 volumes).
- EMIG, C. (1977).- Un nouvel embranchement, les Lophophorates. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **102** (4), 3341-3344.
- HAECKEL, E. (1867).- Generelle Morphologie der Organismen. G. Reimer, Berlin, I (574 p.) et II (462 p.).
- HALANYCH, K.M., BACHELLER, J.D., AGUINALDO, A.M. A., LIVA, S.M., HILLIS, D.M. & LAKE, J.A. (1995).- Evidence from 18S Ribosomal DNA that the Lophophorates are Protostome Animals. *Science*, **267** (5204), 1641-1643.
- HONDT, J.-L. d' (1973).- Etude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaires Cténostomes. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **114** (4), 537-602.
- HONDT, J.-L. d' (1983).- Sur l'évolution des quatre macromères du pôle végétatif chez les embryons de Bryozoaires Eurystomes. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **124** (2), 177-185.
- HONDT, J.-L. d' (1985).- Le concept d'Embranchement dans la systématique des Bryozoaires. II. *Annales de Sciences naturelles, Zoologie*, 13^e série, **10** (2), 61-80.
- HONDT, J.-L. d' (1988).- Remarques sur quelques difficultés et ambiguïtés de la taxonomie et de la systématique zoologiques. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **113** (1), 5-19.
- HONDT, J.-L., (1989).- L'évolution des classifications. Exemple des Bryozoaires. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **114** (2), 11-18.
- HONDT, J.-L. d' (1997).- Les Bryozoaires sont-ils des Protostomiens ou des Deutérostomiens ? *Bulletin de la Société zoologique de France*, **122** (3), 261-268.
- HONDT, J.-L. d' (1999).- *Les Invertébrés marins méconnus*. Editions de l'Institut océanographique, Paris, 445 p.
- HONDT, J.-L. d' (2000).- *Vade-mecum* du jeune zoologiste. Institut océanographique, Paris, Collection Oceanis, 189 p.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires. Editions de la Société zoologique de France, Mémoire 45, 149 p.
- LAMARCK, J.B. (1816).- Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres. Tome 2. Verdière, Paris, 568 p.
- LAMOUREUX, J.V. (1816).- Histoire naturelle des Polypiers Coralligènes Flexibles, vulgairement

- nommés Zoophytes. F. Poisson, Caen, I-LXXXIV = 519 p.
- LAMOUREUX, J.V. (1824).- Histoire naturelle des Zoophytes ou Animaux rayonnés. In : Lamouroux, Bory de Saint-Vincent & Eudes-Deslonchamps, Encyclopédie Méthodique, Vve Agasse, Paris, I-VIII + 819 p.
- LINNE, C. (1758).- *Systema Naturae*, 10^e édition. *Holmiae, Laurentis Salvii*, 824 p.
- MALAKHOV, V.V. (1980).- Cephalorhyncha, a new type of animal kingdom uniting Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, and an system of Aschelminthes worms. *Zoologichny Zhurnal*, **59** (4), 489-499.
- MARGULIS, L. (1971).- Whittaker's « Five Kingdoms » of Organisms. *Evolution*, **25** (1), 242-245.
- MILNE-EDWARDS, H.M. (1836).- Recherches anatomiques, physiologiques et zoologiques sur les Eschares. *Annales de Sciences Naturelles*, Zoologie, III, sér. **6**, 5-53.
- NIELSEN, C. (1995).- *Animal evolution. Interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford, 467 p.
- NORMAN, A.M. (1903).- Notes on the Natural History of East Finmark. *Annals and Magazine of Natural History*, **7** (11) 5, 67-596 et (12), 87-128.
- ? REMANE, A. (1936).- Gastrotricha. In : Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 4 (2 B), 1 (2), C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig, 1-242.
- SIEWING, R., (1979).- Probleme und neuere Erkenntnisse in der Grosssystematik der Wirbellosen. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 59-83.
- SIEWING, R. (1980).- Das Archicoelomatenkonzept. *Zoologisches Jahrbuch für Anatomie*, **103**, 439-482.
- TEUCHERT, G. (1973).- Feinstruktur des protonephridial System von *Turbanella cornuta* Remane, a marinen Gastrotrich der Ordnung Macrotrichoidea. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, **136** (2), 277-289.
- WHITTAKER, R.H. (1969).- New concepts of kingdoms of organisms, **14** (3-4); 461-481.
- WOESE, C.R. & FOX, G.E. (1977).- Phylogenetic structure of the prokaryotic domain : the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **74** (11), 5086-5090.
- WOESE, C.R., HANDLER, O. & WHEELIS, M.L. (1990).- Towards of Natural Systems of the Organisms : Purposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucaryota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **87** (12), 4576-4579.
- WOOLLACOTT, R.M. & ZIMMER, R.L. (1971).- Attachment and Metamorphosis of the Cheilostenostome *Bugula neritina* (Linné).- *Journal of Morphology*, **134** (3), 351-382.
- ZIMMER, R.L. (1997).- Phoronids, Brachiopods and Bryozoans. The Lophophorates. In: Embryology, Constructing the Organisms. S. C. Gilbert & A. M. Raunio (eds.), Sinauer Ass., Sunderland, 279-305.