



## Réflexions diverses sur les métamorphoses animales et particulièrement sur celle des Bryozoaires

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/bszf151-2-4>

|           |  |
|-----------|--|
| Résumé    | Ce travail clôt, conclut et complète une séquence d'articles que nous avons publiés, en premier lieu en 1989 et surtout depuis 2010, sur l'interprétation et la signification de la diversité des modèles de larves et de métamorphoses chez les Bryozoaires, et dont les principales conclusions sont entre autres rappelées ici. La liste en est récapitulée en bibliographie. |
| Mots-clés | Bryozoaires, métamorphose  |

### Various reflections on animal metamorphoses and particularly on that of Bryozoa

|          |  |
|----------|--|
| Abstract | This work closes, concludes and completes a sequence of articles that we published, first in 1989 and especially since 2010, on the interpretation and meaning of the diversity of larvae and metamorphosis models in Bryozoa, and of which the main conclusions are among others recalled here. The list is summarized in the bibliography. |
| Keywords | Bryozoa, metamorphosis   |

### Introduction

La reproduction dans le règne animal obéit à différents mécanismes, que l'on classe traditionnellement en différentes grandes catégories, sexuée et asexuée, elles-mêmes recouvrant dans le détail un éventail de modalités, et dont plusieurs d'entre elles peuvent coexister et un seul et même embranchement, que celui-ci soit primitif ou évolué et qu'il ait connu une segmentation radiaire ou spirale ce qui peut laisser planer un doute sur l'importance phylogénétique de certains caractères morphogénétiques. Pour nous, les plus fiables de ces caractères sont la protostomie et la deutérostomie d'une part, le mode de formation de la cavité coelomique et du mésoderme d'autre part, et enfin la disposition du centre nerveux central ; les phylogénies moléculaires prennent encore en compte trop d'artefacts pour être suffisamment fiables et une analogie de séquences peut tout autant être significative de la possession d'une même structure ou d'une même fonction sans la moindre parenté que d'un apparemment phylogénétique :

- Reproduction sexuée après caryogamie, par développement direct (Amphibiens, Gastrotriches) ou indirect. Lorsqu'il est indirect, il peut intercaler une métamorphose complète, impliquant le passage d'un stade larvaire au stade imaginal, tous deux d'un plan d'organisation et d'une biologie parfois complètement différentes (Polychètes, Sipunculien, Bryozoaires, Echinodermes, la plupart des Mollusques), ou une métamorphose incomplète, puisque celle dernière sous-entend surtout l'accroissement, le déplacement ou la différenciation d'ébauches d'organes existant déjà chez la larve, mais sans correspondre à un grand changement de forme ou de structure de l'organisme (disques imaginaux des Insectes, Phoronidiens, Brachiopodes).

- Reproduction asexuée (par gemmiparité, scissiparité, parthénogenèse comme chez les Aphidiens et les Rotifères)

Ainsi, dans le cas particulier des Bryozoaires, embranchement redéfini sur des critères biologiques (et non plus seulement morphologiques et squelettiques) ainsi que ses subdivisions par d'HONDT (2005), et où les espèces n'ont ni appareils circulatoire respiratoire ou excréteur, la diffusion des métabolites s'effectuant par

l'intermédiaire des filets mésodermiques du funicule qui traversent la zoécie, reconnaît-on une reproduction sexuée conduisant à :

1 - l'émission selon les taxons, aquatiques et terrestres, d'une larve soit achevée soit incomplètement différenciée, parfois sous forme d'embryons âgés (et qui termineront alors leur maturation dans le milieu),

2 - une reproduction asexuée d'un nouvel individu par bourgeonnement à partir d'un individu parental imago et indulte, et qui en restera ensuite solidaire (accroissement zoarial conduisant à la croissance de la colonie),

3 - une reproduction asexuée par nautozoïdes bourgeonnés à l'extrémité des branches zoariales et se libérant par la suite, qui constitue une forme originale de viviparité.

4 - sous la forme de bourgeons dormants constitués de cellules indifférenciées et de cellules de réserve, libérés au retour de conditions favorables (sessoblastes – formes de résistance - et hibernacles – kystes cellulaires restant inclus dans les tissus parentaux -) ou rejeté dans le milieu (flottoblastes) et propageant l'espèce à distance, sous la forme d'individus viables et autonomes.

Le mode de formation, très particulier, du coelome est originale chez les Bryozoaires. Cette structure qui est à l'origine spécifique de certains tissus de l'adulte (muscles, etc.) est absente chez la larve, organisme simple, mais se justifie par l'accroissement des fonctions que l'adulte aura à assurer. Elle apparaît uniquement durant la deuxième moitié de la métamorphose, par schizocoelie.

Le coelome des Bryozoaires se creuse au sein de la masse mésodermique qui occupe le centre de l'embryon âgé et dont les parois en s'amincissant deviennent la somatopleure et la splancnopleure. Il demeure toujours indivis, et émet notamment des prolongements qui pénètrent à l'intérieur des tentacules sans jamais s'en isoler du reste du coelome. La cavité coelomique reste toujours unique et indivise, et une partie en est transmise à la zoécie-fille lors du bourgeonnement de celle-ci.

Selon les groupes zoologiques, le mésoderme dérive de l'évolution d'un feuillet embryonnaire, de la chute de cellules épidermiques dans la cavité générale, ou de la coalescence de vésicules latéro-intestinales - comme chez les Brachiopodes -. Chez les Bryozoaires, ce mésoderme se forme d'une façon distincte des précédentes à les mêmes capacités morphogénétiques chez la larve et chez l'adulte.

Quelle que soit la stratégie de reproduction adoptée, la structure des individus fonctionnels de Bryozoaires qui en découlent, les autozoécies, est toujours identique indépendamment de la voie morphogénétique et la structure de la larve utilisée pour l'atteindre, ce qui témoigne de l'homogénéité du plan d'organisation zoéciale de l'embranchement. La classification de ce groupe est prioritairement basée sur les différents modèles d'ontogenèse, ceux qui définissent fondamentalement les lignées à l'origine, à partir des

caractères les plus plésiomorphes de leur développement. Les caractères adultes, eux-aussi génétiquement préprogrammés, concernent des détails, le plus souvent squelettiques, apparaissant plus tardivement au cours du développement, ce qui implique que nous les interprétions comme des apomorphies.

Nous rappellerons ici que le remplacement du terme « Embranchement » créé par Cuvier (unité et catégorie majeure en matière de classification) par celui de « Phylum » créé par Haeckel avec une autre signification (unité strictement évolutive) est l'une des grandes impostures de la biologie moderne, au même titre que celles introduites dans un autre domaine par Lyssenko. Cette substitution a été opérée à la fin du XIX siècle par les tenants du pangermanisme qui ont tenté d'imposer une nomenclature d'inspiration ésolument allemande au détriment de celle admise par la communauté scientifique internationale lors du congrès international de zoologie de 1889, et dont les théories ont été diffusées aux Etats-Unis par une zoologiste naturalisée américaine et d'origine allemande, par ailleurs certes légitimement réputée outre-Atlantique pour d'autres travaux de valeur et pionniers, mais malheureusement au point de faire trop largement autorité absolue, Libbie Hyman, et de contribuer à propager durablement des erreurs manifestes.

### Rappel de quelques caractéristiques fondamentales du développement des Bryozoaires

Chez les Bryozoaires, l'orifice buccal adulte se creuse au pôle opposé au blastopore chez l'imago lors de l'embryogenèse, et ces organismes sont typiquement des Deutérostomiens ; l'adulte a conservé les capacités morphogénétiques d'une gastrula, puisque, lors du remplacement d'un polypide âgé et dégénérescent, un bourgeonnement ectodermique, vers l'intérieur, de l'épiderme de l'organisme donne naissance à une structure appelée à fonctionner comme un endoderme et qui deviendra le nouveau tractus digestif et le nouveau polypide. Par comparaison, chez les Cnidaires du genre *Halammohydra*, c'est l'ensemble de l'organisme qui présente l'anatomie d'une gastrula, mais il n'a pas été signalé ces animaux un tel bourgeonnement. Chez les Spongiaires, par comparaison, l'adulte se présente dans une certaine mesure comme une morula. Dans les autres embranchements, l'adulte ne ressemble, ni du point de vue anatomique ni fonctionnel, à aucun des stades embryonnaires traditionnels. Enfin, si le centre nerveux larvaire est un ganglion apical chez la larve, il forme chez l'adulte un anneau péri-oesophagien, localement renflé en ganglion et qui émet de façon radiaire les divers nerfs dans les différentes directions ; ces organismes sont donc ni des Epineuriens, ni des Hyponeuriens.

L'apparition de la viviparité chez les Phylactolaemates concerne le groupe phylogénétiquement le plus évolué des Bryozoaires, par ailleurs dulcicoles, et ne peut donc pas être considérée comme un caractère fondamental. Nous y verrions personnellement la conséquence d'une mutation,

impliquant la concentration et le télescopage des stades du développement embryonnaire à l'intérieur de l'organisme maternel, corollaire d'une forme d'incubation.

Chez les Bryozoaires, 5 tissus larvaires (4 ectodermiques, 1 mésodermique) sont transis à l'adulte, parmi la trentaine qui existaient chez la larve la plus complète, celle d'*Alcyonidium* (N. B. Le modèle larvaire « cyphonaute » comporte lui aussi un nombre élevé de catégories cellulaires, mais beaucoup de celles-ci n'apparaissent pas comme des catégories différentes et additionnelles, mais comme des territoires caractérisés par de petites différences cytologiques topographiquement localisées, mis que l'on peut rattacher aux tissus ectodermiques fondamentaux omniprésents). Il en est de même pour les larves de lignées phylogénétiques, différant des précédentes par l'atrophie ou l'hypertrophie de tel ou tel organe. Les cyphonautes n'ont donc pas des catégories cellulaires additionnelles par rapport aux autres modèles larvaires.

La métamorphose, étape du développement située entre la larve et l'adulte, correspond à la transition entre deux structures et à deux modes de vie différents et successifs grâce à de profonds remaniements anatomiques et fonctionnels partiels (métamorphose incomplète) ou considérables (métamorphose complète) pouvant laisser croire que l'on a affaire à des représentants de deux embranchements différents, suivi d'un cloisonnement de la zoécie-fille à sa partie proximale lorsqu'elle aura atteint un certain volume et un certain état de maturation et emprisonné des cellules mésodermiques. Il semble que l'organisme larvaire ne soit pas en mesure d'acquiescer en une seule fois, sa structure définitive préprogrammée, ainsi que l'ensemble de ses fonctions et possibilités présomptives, et que ses cellules et ses organes « demandent » un relais un supplément de différenciation, acquis lors d'une phase additionnelle, pour les acquiescer. L'utilité de la métamorphose est de permettre l'élaboration d'un adulte présentant davantage de capacités et de fonctions que la larve et de conquiescer de nouveaux milieux en s'adaptant à un nouveau mode de vie (HOURDRY *et al.*, 1995, 1998). L'animal métamorphosé acquiesce la possibilité de se reproduire, que ne possédait pas la larve (exception : chez l'axolotl) ; ce phénomène implique une disjonction de l'acquisition de l'état adulte (qui ne grandit plus) du passage à l'état d'imago (aptitude à la reproduction), dont chez les Insectes, deux étapes qui sont simultanées dans d'autres groupes zoologiques. Chez les Bryozoaires, le stade imago suit durablement le stade adulte dont il dérive en continuité.

La métamorphose des Bryozoaires concerne en premier lieu des cellules ectodermiques, dont certaines entrent alors en dégénérescence tandis que d'autres lignées en sont transmises à l'adulte après différenciation puis redifférenciation cytologiques, avec accollement de quelques cellules mésodermiques. Certains subsistent et sont transmises, donc, après différenciation et redifférenciation préprogrammées. D'autres, également préprogrammées, dégénèrent

(apoptoses morphogénétiques). La métamorphose est induite par un facteur externe ou un stress relayé par l'intermédiaire d'un médiateur ou d'une neurosécrétion. Lors de la métamorphose, la calotte et le système nerveux central larvaires disparaissent, mais à l'emplacement où l'orifice buccal de l'adulte se creusera et où sera bourgeonné le polypide de remplacement. Y a-t-il persisté une capacité morphogénétique ou un effet de position ? Alors qu'aucun caractère cytologique observable ne le laisse présumer ?

Il faut relever la conservation, lors de la métamorphose, de certaines fonctions d'un ou deux (selon les cas) tissus épidermiques larvaires donnés, sac interne et tissu palléal, qui deviendront l'épiderme de l'adulte et garderont la capacité de genèse de la cuticule, complétée par l'acquisition d'une aptitude au bourgeonnement, vers l'intérieur, d'un polypide de remplacement. La capacité de bourgeonnement d'un tractus digestif, présentée par l'endoderme larvaire, passe au cours de la métamorphose au tissu supra-palléal ; c'est pour cela que l'on considère l'adulte de Bryozoaires, l'autozoécie, correspond à une infraction à la théorie classique des feuilletts embryonnaire et a conservé les capacités morphogénétiques d'une gastrula. Le premier polypide ancestrulaire sera bourgeonné par le tissu palléal larvaire, ou du moins par un groupe de ses cellules, dépourvu avant la métamorphose de capacités ostensibles de gemmogenèse. Toutes les catégories cellulaires ectodermiques larvaires impliquées dans la morphogenèse ancestrulaire (polypidienne) sont topographiquement accolées à des cellules également ectodermiques, mais dont le cytoplasme contient toujours des granulations précuticulaires et qui ont donc la vocation de devenir épidermique et de sécréter l'exosquelette. A chacun des deux pôles de l'embryon, on a un accollement d'un tissu cytologiquement indifférencié et d'un tissu à capacité ayant la vocation de sécréter l'exosquelette ; l'un d'entre eux co-agit-il avec l'autre, ou s'agit-il d'une simple coïncidence ?

Le creusement de l'orifice et le bourgeonnement d'un polypide de remplacement sont-ils concomitants, obéissant à un même et unique, ou sont-ils deux phénomènes indépendants affectant le même territoire et les mêmes catégories cellulaires ?

### Quelques repercussions phylogénétiques

Invoquer la possession d'un panache tentaculaire pour rapprocher phylogénétiquement les Bryozoaires et les Brachiopodes-Phoronidiens, comme le faisaient les anciens auteurs, est une absurdité, tellement ces organismes diffèrent à de multiples points de vue structuraux et embryologiques ; il ne viendrait l'idée à personne de les réunir aux Cnidaires, aux Entoproctes et aux Céphalopodes, pourtant eux aussi porteurs de tentacules, mais chez lesquels différents auteurs reconnaissent prioritairement à juste titre leurs réels caractères d'appartenance. Pourquoi ne pas agir de même pour d'autres taxons ?

Les larves d'Entoproctes présentent des analogies avec celles des Bryozoaires, puisqu'elles présentent

l'équivalent de leurs cellules coronales et de l'organe piriforme, mais à des emplacements très différents de leur corps et ces organes ont chez eux une origine embryologique distincte. La plupart des larves d'invertébrés marins, quel que soit leur groupe d'appartenance (Annélides, Sipunculien, Mollusques), et sans relations phylogénétiques entre eux, présentent un organe ou une calotte apicaux neuro-sensoriels, et ce caractère co-partagé n'est donc pas spécifique d'un de ces groupes ni à invoquer dans les tentatives de reconstitutions d'éventuelles affinités entre ceux-ci.

## Conclusion

Les Bryozoaires constituent un groupe zoologique qui présentant une grande diversité de modalités ontogénétiques et développementales, dont certaines sont limitées à un unique taxon (viviparité, nautozoïdes) ; les modèles larvaires sont quant à eux spécifiques chacun d'une lignée phylogénétique déterminée. Difficile à réaliser en raison des faibles dimensions de ces organismes, les recherches descriptives et expérimentales offrent toujours de riches possibilités de programmes de travail aux chercheurs du futur, dès lorsqu'ils feront appel aux technologies en cours d'évolution, en notamment à celles qui sont développées et mises en œuvre dans les approches médicales.

## Références

- HONDT, J.-L. d' (1989).- L'évolution des classifications. Exemple des Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 114 (2) : 11-18.
- HONDT, J.-L. d' (2005).- Revised biological definition of the Bryozoa. *In* : *Bryozoa Studies 2004*, H.I. Moyano, J.M. Cancino & P.N. Wyse Jackson (éd.), Balkema Publishers, Leiden :119-131.
- HONDT, J.-L. d' (2010).- De l'œuf à l'ancestrula : Phases, péripéties et stades critiques de l'élaboration d'une future colonie de Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 135 (3-4) : 163-204 (*erratum* : 2011, 136 (1-4) : 312).
- HONDT, J.-L. (2012).- Morphologie, anatomie et diversité fonctionnelle des larves "Cyphonautes" (Bryozoaires). Interprétations phylogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 137 (1-4) : 259-290.
- HONDT, J.-L. d' (2018).- 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' (2019).- 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' (2019).- 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' (2019).- 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' (2019).- 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' (2020).- Les Bryozoaires Eurystomes : une mosaïque de caractères structuraux et ontogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 145 (3), 199-213.
- HONDT, J.-L. d' (2020).- 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' (2020).- 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' (2021).- Sur les affinités entre les Bryozoaires et les Brachiopodes. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 90 (5-6), 163-175.
- HONDT, J.-L. d' (2021).- Considérations sur les différentes évolutions des cellules-souches chez les Bryozoaires. Quelques interprétations complémentaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 147 (1), 9-15.
- HONDT, J.-L. d' (2025).- Questions de terminologie à propos du développement des Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.* Sous presse.
- HOURDRY, J., CASSIER, P., D'HONDT, J.-L. & PORCHET, M. (1995).- Métamorphoses et Ecologie du Monde Animal. Coll. Méthodes, Editions Hermann, Paris, 366 p. Ouvrage publié avec le concours du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.
- HOURDRY, J., CASSIER, P., D'HONDT J.-L. & PORCHET, M. (1998).- Larves et métamorphoses » (pp. 157-214). *In* : *Biologie du développement*, J. Hourdry (éd.), Editions Ellipses, Paris, 320 p.