



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

SOCIÉTÉS BOTANIQUE DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET
BIOLOGIE DE LYON RÉUNIES ET GROUPE RÉGIONAL DE ROANNE

FONDÉE EN 1822
RECONNUE D'UTILITÉ PUBLIQUE
PAR DÉCRET DU 9 AOÛT 1937

TRÉSORERIE : Tarifs des cotisations et abonnements 2018 (du 1^{er} janvier au 31 décembre)

Abonnement sans cotisation	France	44 €	75 €
Institutions (tous pays)		76 €	

Les membres de la Société linnéenne de Lyon bénéficient d'un tarif réduit sur l'abonnement au bulletin, soit :

	Membres bienfaiteurs	Membres actifs	Etudiants	Couples	Membres à l'étranger	Etudiants à l'étranger
Abonnement	33 €	33 €	13 €	33 €	41 €	18 €
Cotisation	-	17 €	10 €	30 €	23 €	10 €
Total	à partir de 100 €	50 €	23 €	63 €	64 €	28 €

L'abonnement au bulletin donne droit aux numéros publiés au cours de l'année civile 2018.

Le tarif «Institutions» concerne les sociétés et les personnes morales.

Tarifs «Etudiants» applicables aux scolaires et étudiants sur justificatif.

Les chèques postaux ou bancaires doivent être libellés au nom de la Société linnéenne de Lyon et envoyés au siège.

Carte de membre : elle est envoyée à tous ceux qui en font la demande en joignant à leur paiement une enveloppe timbrée à leur adresse.

Changement d'adresse : nous retourner l'étiquette d'expédition du bulletin en inscrivant la nouvelle adresse au-dessous de l'ancienne.

S.L.L. MEMBERSHIP : annual fee : 64 € including subscription to bulletin.

SUBSCRIPTION (institutions) : 76 € .

Back issues are available. Payment should accompany all orders. Please enclose present mailing address with all changes of address requests.

The exchange with publications from others societies of natural history can be established.

RÉUNION DES SECTIONS :

	2 ^e jeudi	2 ^e samedi	2 ^e merc.	3 ^e lundi	3 ^e mardi	3 ^e jeudi	dernier mardi
SCIENCES DE LA TERRE	19h00						
BOTANIQUE (novembre-mars)		14h30					
BOTANIQUE (avril-octobre)			19h30				
MYCOLOGIE				19h45			
BIOLOGIE GÉNÉRALE, ANTHROPOLOGIE, ARCHÉOLOGIE					19h30		
ENTOMOLOGIE						19h30	
JARDINS ALPINS							19h30

Il n'y a pas de réunions ni de permanences en juillet et août.

BIBLIOTHÈQUE : lors des réunions de sections (voir bulletin de janvier 2012 et site Internet). En dehors de ces horaires, prendre rendez-vous avec un bibliothécaire. — *Les ouvrages sont prêtés pour une durée de 2 mois aux membres à jour de cotisation.*

OFFICE MYCOLOGIQUE (détermination de champignons) : chaque lundi à 19 heures 30.

OFFICE BOTANIQUE (détermination de plantes) : le 1^{er} mercredi du mois à 18 heures.

ENTOMOLOGIE : entretien des collections le 4^e mercredi du mois à 19 heures 30.

SOUSSION DES MANUSCRITS :

Les manuscrits doivent être adressés au rédacteur du bulletin obligatoirement sur un support informatique (ou par courriel) accompagné de deux exemplaires sur papier.

Pour la présentation, se référer aux consignes publiées dans le bulletin de janvier-février 2015 et disponibles sur le site Internet de la Société ou par courrier.

Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de la classification phylogénétique des Bryozoaires

Jean-Loup d'Hondt

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », BOREA, 55 rue Buffon, F- 75005 Paris - jean-loup.dhondt@mnhn.fr

Résumé. – La diversité des modèles larvaires et morphogénétiques chez les Bryozoaires (Deutérostomiens, Coelomates) procède d'évènements pré-programmés intervenant lors des stades les plus précoces de l'ontogénie : phénomènes d'apoptoses, présence de cellules-souches, suppléances morphogénétiques. Ces évènements d'origine génétique déterminent les bases fondamentales de la classification phylogénétique des Bryozoaires et le paraphylétisme des lignées. État des connaissances sur la « pseudogastrulation », caractéristique biologique majeure et unitaire des Bryozoaires larvipares, dont les modalités laissent supposer qu'ils constituent le groupe-frère des autres Deutérostomiens.

Mots-clés. – Bryozoaires, apoptoses, cellules-souches, pseudogastrulation, larves, métamorphose, morphogenèse post-larvaire, phylogénie.

Apoptosis and stem cells, main bases of the phylogenetical classification of the Bryozoa

Abstract. – The diversity of the larval and morphogenetic patterns among the Bryozoa (Deuterostomia, Coelomates) proceeds from pre-programmed events occurring during the most precocious stages of the ontogenesis : phenomena of apoptosis, presence of cell stems, morphogenetical substitutions. The events from genetical origin cause the fundamental bases of the phylogenetic classification of the Bryozoa and the paraphyletism of the lineages. State of our knowledges on the pseudo-gastrulation, main biological and unitary characteristics of the larviparous Bryozoa, allowing to assume that they constitute the sister-group of the other Deuterostomia.

Keywords. – Bryozoa, apoptosis, cell stems, pseudogastrulation, larvae, post-larval metamorphosis, phylogeny.

INTRODUCTION ET GÉNÉRALITÉS

Les Bryozoaires constituent (d'HONDT, 1989 ; BALSAMO *et al.*, 2014) un embranchement dans l'acception de Cuvier, c'est-à-dire une unité systématique, l'une des subdivisions primaires du règne animal (37 ont actuellement été dénombrés dans la nature présente), correspondant chacun à un plan d'organisation original, bien individualisé, et sans taxon de transition avec un autre. Ils constituent aussi un phylum comme l'a conçu Haeckel, c'est-à-dire une unité phylogénétique, un groupe monophylétique majeur, regroupant un ensemble d'organismes présumés issus d'un même ancêtre commun.

Ce sont des organismes microscopiques et coloniaux, chaque colonie étant formée d'un nombre très variable d'individus issus par bourgeonnement les uns par les autres, de même patrimoine génétique (une colonie constitue donc un clone), tous ces individus dérivant d'un unique individu fondateur commun. Lorsque cet individu initial procède de la métamorphose d'une larve, il est désigné sous le nom d'ancestrula ; lorsqu'il

résulte d'une reproduction asexuée, il dérive d'un statoblaste, d'un hibernacle ou d'un nautozoïde. Chaque individu d'une colonie (zoécie ou zooïde) a l'aspect d'une petite boîte, à paroi chitineuse ou chitino-calcaire, mesurant habituellement un peu moins ou autour d'un demi-millimètre de long, s'ouvrant à l'avant par un orifice pourvu d'un dispositif d'occlusion dont il existe plusieurs modèles, et par lequel peut se dévagner, en période de capture de la nourriture, un panache de tentacules, eux-mêmes disposés selon un cercle ou un double fer à cheval selon les groupes. Ces tentacules entourent la bouche, qui donne accès à un tube digestif recourbé en forme de U. Leur nom de Bryozoaires (animaux-mousse) vient de ce qu'une colonie aux tentacules épanouis observée à faible grossissement, surtout s'il s'agit d'une espèce d'eau douce, présente l'aspect velouté d'un Bryophyte.

Le zoologiste français Jules BARROIS a montré (1877) que le blastopore (orifice de la cavité embryonnaire, situé ventralement) s'obturait lors de la métamorphose avant d'être recouvert par l'épiderme issu de la dévagination d'une poche épidermique ventrale, le sac interne, qui assure alors la fixation définitive de l'organisme au substrat, tandis que la bouche se creuse au pôle diamétralement opposé de l'embryon, sur la face aborale, ce qui signifie que les Bryozoaires sont typiquement des Deutérostomiens. Cette deutérostomie a été doublement confirmée par l'américain ZIMMER (1997) qui a découvert que chez l'un des rares groupes de Bryozoaires dont les larves possèdent un tube digestif fonctionnel (larves traditionnellement désignées sous le nom de cyphonautes), le blastopore embryonnaire se ferme très précocement, tandis que se creuse à côté de lui un orifice buccal néoformé qui donne accès au tube digestif, lequel est lui-même une néoformation ; à la fin de la vie larvaire, cet orifice buccal sera lui-même clos (que la larve renferme ou non un tractus digestif) par la dévagination du sac interne (poche ectodermique invaginée, absente chez les Vésicularines) et la bouche se creusera à la partie supérieure du corps (BARROIS, 1877 ; CALVET, 1900 ; d'HONDT, 1976a). Chez les autres Deutérostomiens, l'axe nerveux s'allonge dorsalement sur toute la longueur du corps (épineurie) en émettant des nerfs de part et d'autre, tandis que cet axe fait défaut chez les Bryozoaires, les nerfs étant issus d'un anneau nerveux infra-lophophorien dit péri-buccal présentant un renflement ganglionnaire ; aussi les Bryozoaires peuvent-ils être considérés comme le groupe-frère des autres Deutérostomiens (d'HONDT, 2015).

Ces organismes présentent selon les lignées phylogénétiques de Bryozoaires un large éventail de modèles anatomiques et morphologiques larvaires (d'HONDT, 1977d), chacun corrélé à un type particulier de métamorphose qui lui est propre, dont la mise en évidence a été à l'origine des grandes lignes de la classification phylogénétique actuelle de l'embranchement (d'HONDT, 2015). À partir et autour d'un plan d'organisation original (d'HONDT, 1976), un archétype théorique qui n'est pas en fait connu tel quel dans la nature, se sont différenciées de nombreuses variantes morphologiques, anatomiques et parfois cytologiques, qui conditionnent la morphogenèse et les dynamiques respectives de métamorphose correspondantes. Les différences portent en particulier sur la présence ou l'absence, le rôle fonctionnel et les caractéristiques cytologiques des différents tissus d'origine ectodermique (presque toujours au nombre de 10, à l'exception des Malacostèges et des Cyclostomes) qui constituent l'épiderme larvaire sous la forme d'anneaux qui se succèdent du

pôle aboral au pôle oral de la larve. Ces différents types morphologico-anatomomorphogénétiques procèdent des phénomènes d'apoptoses intervenus lors du développement embryonnaire qui ont modelé l'anatomie larvaire, la nécrose de certains groupes cellulaires, coïncidant avec et expliquant l'absence de différenciation de tel ou tel organe ; ces phénomènes interfèrent par ailleurs avec l'état et la voie de différenciation (ou non) de certaines catégories cellulaires-souches pluripotentes. Le puzzle des combinaisons entre ces différents facteurs crée une mosaïque de situations et de structures qui modèlent les différents types larvaires et morphogénétiques, expliqué par l'absence des lignées cellulaires correspondantes – d'où celles de tel ou tel organe chez la larve achevée –, et justifient la mise en jeu dans certains cas de dispositifs de compensation pour suppléer ou remplacer ce qui aurait dû être la fonction de l'organe manquant. Rappelons enfin que dans la plupart des cas, les larves sont émises morphologiquement et anatomiquement achevées, mais que le déclenchement de la métamorphose est sous le contrôle de neurosécrétions (d'HONDT, 1981) qui déterminent l'aptitude physiologique à la métamorphose ; seules les larves de Malacostèges sont, dans l'état actuel de nos connaissances, libérées avant d'être structurellement matures.

Remarque : Comme nous l'avons mentionné au paragraphe précédent, les larves de Bryozoaires présentent, du pôle aboral au pôle oral, une succession d'anneaux distincts de cellules épidermiques, dont la terminologie et la situation respective ont été décrites et figurées par d'HONDT (1973, 1976b), aux travaux duquel nous renvoyons. En plus des deux tissus qui constituent l'organe piriforme et délimitent l'extrémité antérieure des larves des seuls Eurystomes, ces catégories de cellules épidermiques sont au nombre de 5 chez les Cyclostomes, 10 chez presque tous les Eurystomes (Cténostomes et Cheilostomes – à l'exception peut-être des Malacostèges –) et apparemment 11 chez les (Cheilostomes) Malacostèges. Selon notre hypothèse, les Bryozoaires larvipares appartiendraient ainsi à trois lignées paraphylétiques distinctes ; par voie de conséquence, les Cheilostomes seraient diphylétiques, et de ce fait la calcification de leur exosquelette aurait pu être acquise à deux reprises au cours de l'évolution dans deux lignées phylogénétiques distinctes.

C'est donc à partir du constat de ces déficiences, de ces compensations (« suppléances morphogénétiques ») (d'HONDT, 1976a, b, 1982, 2010), des différences qualitatives et quantitatives entre les modèles morpho-onto-organogénétiques, qu'a été élaborée la nouvelle classification des Bryozoaires. Celle-ci se fonde sur le postulat logique initialement formulé par Karl-Ernst von BAER (1828), et selon lequel un événement pré-programmé, affectant un caractère embryonnaire intervenant précocement au début de la morphogenèse et commun à tout un ensemble d'organismes, devait être plus fondamental qu'une petite différence morphologique n'apparaissant que chez l'adulte et parmi quelques espèces seulement et dans une fin de lignée évolutive, ou qu'un caractère spécifique ne se manifestant qu'à l'état imaginal. À ces phénomènes biologiques s'ajoutent l'une des caractéristiques fondamentales et originales de Bryozoaires : la capacité de prolifération vers l'intérieur, homologue à celles de macromères du pôle végétatif d'une gastrula, qu'ont conservé certaines cellules épidermiques, un phénomène conduisant à la différenciation de cellules endodermiques à partir d'un bourgeonnement ectodermique : ce qui constitue une infraction à la théorie du devenir respectif des feuilletts embryonnaires (d'HONDT, 2010, 2015).

Nous rappellerons enfin que les Bryozoaires présentent également différentes modalités de reproduction asexuée, chacune d'entre elles étant caractéristique d'une lignée évolutive et donc d'un taxon.

Il est difficile de proposer une reconstitution de l'évolution des Bryozoaires en se fondant sur les seuls caractères apportés par l'étude des larves et de leur métamorphose, puisque l'évolution peut affecter indifféremment les larves comme les adultes, et même en tentant d'établir une corrélation entre les caractères des diverses étapes d'un cycle biologique. Les Cyclostomes et les Malacostèges vrais, par exemple, semblent présenter simultanément des caractères primitifs et présumés évolués en corrélation avec leur complexité structurelle, des apomorphies et des plésiomorphies supposées ; on peut aussi admettre qu'une corona plurisériée (Cyclostomes) est plus primitive qu'une corona monosériée (Alcyonidiidae, Cheilostomes) puisqu'il existe quelques espèces intermédiaires (Hislopiidae). On peut émettre l'hypothèse qu'un bourgeonnement frontal est un caractère primitif, que l'est également la présence (qui lui est souvent concomitante) d'un tube digestif larvaire fonctionnel, que sont évoluées les larves sans tube digestif, puisqu'il existe des familles chez lesquelles cet appareil a avorté. Il faut néanmoins admettre que dans l'état actuel de nos connaissances certaines des reconstitutions phylogéniques reposant sur certains paramètres ne peuvent demeurer que spéculatives.

Nous renvoyons, pour la position systématique des taxons cités dans ce travail et pour leur rang hiérarchique dans la classification, à la synthèse la plus récente qui en a été publiée (d'HONDT, 2015b).

LA DIVERSITÉ DES MODÈLES LARVAIRES ET MORPHOGÉNÉTIQUES CHEZ LES BRYOZOAIRES

Sur la base des caractères morphologiques, dont les plus apparents pour l'observateur sont la présence d'un anneau de cellules locomotrices, la corona, et la forme générale (compressée latéro-latéralement ou cylindrique, avec présence ou non d'une coquille bivalve), les Bryozoaires dont les larves sont actuellement connues peuvent être répartis comme suit, en fonction des caractères distinctifs qu'elles présentent (d'HONDT, 1977d, 2012) :

I) Larves comprimées transversalement, recouvertes d'une coquille bivalve, repoussant la corona (formée d'un seul anneau de cellules) vers la face ventrale (d'HONDT, 2012).

1 – Coquille chitino-calcaire, vie planctotrophe grâce à un tube digestif fonctionnel (d'HONDT, 1977d). Ces larves sont émises avant maturité à un stade embryonnaire tardif et encore mal différencié morphologiquement, et sont capables de survivre plusieurs semaines dans le plancton avant de se métamorphoser : type Cyphonautes (limité à quelques familles, regroupées au sein des Cheilostomes Malacostèges, dont les plus importantes sont les Electridae et les Membraniporidae). L'appartenance des Scrupariidae à ce groupe est plausible.

2 – Coquille chitineuse, larves lécitotrophes, tube digestif larvaire abortif transformé en une volumineuse masse énergétique constituée essentiellement de glycogène. Corona déplacée vers la face ventrale : type Pseudocyphonaute (actuellement limité à deux familles de Cténostomes, les Flustrellidridae et les Pherusellidae) (d'HONDT, 1977a).

3 – Coquille chitineuse, régime lécitotrophe, à aucun moment présence d'une cavité digestive embryonnaire, corona plurisériée à ses extrémités antérieure et

postérieure, monosériée dans sa partie centrale : type Paracyphonaute (une seule famille de Cténostomes : Hislopiidae) (NIELSEN & WORSÆ, 2010).

4 – Coquille chitineuse, planctotrophie probable, tube digestif apparemment complet et fonctionnel, corona monosériée. Type sans nom particulier limité à une famille monospécifique dans l'état actuel des connaissances, Alcyonidioidesidae (d'HONDT, 2015). De ce groupe sont peut-être à rapprocher les larves comprimées latéro-latéralement et probablement toutes bivalves, à anatomie et métamorphose imparfaitement connues ou inconnues, qu'il s'agisse des familles de Cténostomes perforants ou des Triticellidae, Farrellidae, Paludicellidae, Victorellidae, etc.).

5 – N. B. : Les Aeteidae (Cheilostomes) dont les larves mûres et la métamorphose n'ont jamais été décrites, demeurent pour le moment *incertae sedis*.

II) Larves nues, de forme colonnaire, parfois globuleuses, lécitotrophes, d'anatomie simplifiée et probablement primitives, à corona pluristratifiée formée de nombreuses rangées de cellules. Chaque embryon primaire est susceptible de se subdiviser par polyembryonie (HARMER, 1893, 1895) pour donner naissance à un certain nombre d'embryons secondaires. Type Cyclostome (*sensu lato*).

1 – Macromères ectodermiques se dissociant temporairement au début du développement embryonnaire avant de reconstituer un embryon normal, probablement par suite d'une anomalie temporaire de la mise en place de la matrice intercellulaire des macromères : Type *Lichenopora* (Cyclostomes).

2 – Embryon restant toujours cohérent : Type *Crisia* (Cyclostomes).

III) Larves nues, lécitotrophes, de forme colonnaire et à corona, équatoriale et monostratifiée.

1 – Tractus digestif dégénéral au cours du développement embryonnaire pour se transformer en une concrétion dure, d'apparence cristalline, se lysant à la fin de la vie larvaire et intervenant peut-être alors dans le métabolisme. Épiderme ancestrulaire dorsal procédant du tissu palléal larvaire, épiderme ventral du tissu du sac interne. Présence (atavique ?) d'une musculature adductrice transversale vestigiale (d'HONDT, 1973a). Corona étroite. Type Alcyonidiidae (Cténostomes) (d'HONDT, 1973a, 1973b).

2 – Pas de trace de tube digestif ni de sac interne, dont l'absence est suppléée par l'hyper-développement du tissu palléal qui remplit les deux fonctions. Corona très haute occupant toute la hauteur de la larve. Type Vesicularines (Cténostomes).

3 – Pas de trace de tube digestif ni de coquille, corona étroite, tissus palléal et du sac interne présents. Pas de vestiges d'une musculature adductrice. Type Pseudomalacostèges (Cheilostomes) (WOOLLACOTT & ZIMMER, 1970).

Remarques :

- Dans le type Pseudomalacostèges, qui regroupe les 9/10 des Bryozoaires actuels, la hauteur de la corona détermine le port de la colonie ; si elle est étroite, la colonie est encroûtante ; si elle est très haute, la colonie est arborescente (d'HONDT, 1976a) ; les cas intermédiaires, au moins les cas actuellement étudiés, donnent des colonies plus ou moins mamelonnées.

- Dans le type Vésicularines, le tissu palléal est beaucoup plus profondément invaginé dorsalement que ventralement (où il peut être virtuel) (d'HONDT, 1977c).

- En observation externe, la morphologie de la larve ne permet pas toujours de préjuger de l'anatomie interne, modelée par les apostoses, et de la façon dont elle se métamorphosera.

- L'ancestrula a la même structure, indépendamment des péripéties et des pré-programmations structurales de l'embryon, de la larve et de sa métamorphose, chez tous les Bryozoaires (d'HONDT, 2010).

- Les Cheilostomes correspondent pour le moins à un taxon diphylétique, mais plus probablement artificiel (ce qui est notre hypothèse).

LES SUPPLÉANCES MORPHOGÉNÉTIQUES

Suppléant, dans certaines lignées phylogénétiques de Bryozoaires, aux dégénérescences précoces et génétiquement pré-programmées d'ébauches d'organes larvaires, quelques phénomènes compensateurs également programmés ont été décrits (d'HONDT, 1976). Selon les cas, ces dégénérescences consistent, soit en des macromères apoptiques visibles de façon fugace qui disparaissent précocement au début du développement embryonnaire, soit en des ébauches d'organes qui cessent de se différencier et dégèrent chez l'embryon âgé ; parfois, les structures qu'elles devraient potentiellement former sont soit primitivement abortives, qu'elles soient ou non observables chez l'embryon, même très jeune. Certaines de ces suppléances sont corrélées avec l'existence de cellules-souches.

Ces phénomènes compensateurs, ou suppléances morphogénétiques (d'HONDT, 2015), sont de plusieurs natures :

1 – Chez les Vésicularines, en l'absence du sac interne, la dévagination d'un très vaste tissu palléal conduit à la formation de l'ensemble de l'épiderme larvaire (d'HONDT, 1977c ; REED, 1977). En revanche, un tissu très riche en réserves énergétiques (surtout glucidiques), le « collet », adjacent au sac interne et qui semble intervenir lors de la fixation de la larve à son substrat, est présent. Le premier polypide ancestrulaire (comme chez les Flustrellidridae) semble ne provenir que du tissu infracoronal (invaginé).

2 – Chez les Cyclostomes, le tissu palléal est réduit, et l'essentiel (sinon la totalité) de l'épiderme ancestrulaire dérive du sac interne (à cavité en fait virtuelle) (NIELSEN, 1970 ; d'HONDT, 1977b).

3 – Chez les Alcyonidiidae, le tissu palléal et le sac interne se partagent la formation de l'épiderme ancestrulaire, le premier de la face supérieure (aborale), le second de la face inférieure (orale). Du tissu infracoronal et probablement à un moindre degré du tissu suprapalléal, indifférenciés, à gros noyau et gros nucléole, procède la partie d'origine ectodermique du premier polypide de l'ancestrula (d'HONDT, 1974).

4 – Chez les Pseudomalacostèges, le tissu infracoronal constitue un épithélium banal et peu développé qui n'intervient pas dans la formation du premier polypide ; il en est de même pour les larves pseudocyphonautes des Flustrellidridae et cyphonautes des Malacostèges, où il forme un épithélium aux cellules très interdigitées au cytoplasme dense et dont le rôle est inconnu (d'HONDT, 1977a).

APOPTOSES ET CELLULES-SOUCHES

1 – Apoptoses

Les connaissances diffèrent selon les lignées de Bryozoaires dont les larves sont dépourvues de tractus digestif, qu'il soit fonctionnel ou abortif. Chez les larves des espèces appartenant aux familles Alcyonidiidae et les Flustrellidridae (Cténostomes), l'endoderme procède tout à fait normalement d'une gastrula et évolue de façon à former une ébauche digestive en forme de poche, mais celle-ci cesse rapidement d'évoluer et de se différencier en différents segments spécialisés, régresse, et se transforme en tissu riche en réserves énergétiques. En l'absence d'observations déterminantes d'un début de gastrulation, aucune interprétation ne peut être proposée pour le développement

des Cyclostomes, des Vésicularines et des Pseudomalacostèges. L'observation du primordium du mésoderme n'a fait l'objet que d'une unique observation (d'HONDT, 1983) chez l'espèce *Alcyonidium polyoum* : celle d'une petite cupule formée de quelques cellules plaquées contre les macromères digestifs et en contact direct avec ceux-ci, juste après la gastrulation, et qui est topographiquement séparée par un « vide » de l'ectoderme ; c'est cette continuité avec l'endoderme et son écartement de l'épiderme qui a conduit à interpréter le mésoderme des Bryozoaires comme issu d'une ébauche initialement endo-mésodermique. Il nous paraît logique, mais ceci reste à confirmer, que cette cupule présente chez les Vésicularines soit située à proximité du blastopore ; la disparition du sac interne de l'embryon des Vésicularines est matérialisée par l'observation simultanée d'une masse de cellules précocement dégénérantes (d'HONDT, 2010).

2 – Cellules-souches

La substitution d'un tissu devenu incapable d'accomplir sa fonction (soit par dégénérescence, soit par différenciation cytologique différente) par un autre (d'HONDT, 1982), présentant des caractères cytologiques proches, implique la pluripotence originelle suivie chez le second d'une réduction ultérieure de ces capacités morphogénétiques, et la sélection d'un devenir préprogrammé ; ceci pour chaque lignée phylogénétique.

Ainsi en est-il du couple tissu palléal-sac interne. Dans les cas où le tissu palléal (Pseudomalacostèges, Cyphonautes) ou le sac interne (Vésicularines) larvaires, à vocation épidermique chez l'ancestrula, conservent des caractères d'indifférenciation, c'est selon ces lignées soit l'un, soit l'autre, soit les deux qui participent à la genèse de l'épiderme ancestrulaire. C'est un territoire particulier de cet épiderme, dont le nombre de cellules est encore inconnu, qui perpétuera et transmettra par bourgeonnement aux loges-filles de sa zoécie-mère correspondante la capacité de bourgeonner vers l'intérieur, par prolifération cellulaire, la capacité de pseudo-gastrulation d'une nouvelle partie viscérale (polypide). Celle-ci se pincera ensuite en deux (CALVET, 1900) et donnera, vers l'intérieur, les différents segments du tractus digestif, vers l'extérieur les tentacules et le ganglion nerveux ; à ce moment l'ébauche se scindera en deux parties (anse pariétale et anse interne) destinées à évoluer de façon différente et à avoir des potentialités distinctes, la plus pariétale restant ectodermique, la plus interne acquérant une vocation endodermique. Le déterminisme de ce pincement est inconnu ; un facteur morphogénétique se disperse-t-il donc en quantité différente dans l'anse pariétale et dans l'anse interne ? Et dans l'affirmative par quel moyen (par gravité, imprégnation, préprogrammation ? Et chez les Cyclostomes lors de la polyembryonie existerait-il un facteur « ectodermissant » induisant une inhibition de la partie la plus superficielle de l'ébauche et sans action (ou d'action insuffisante) neutralisant « l'endodermination » spontanée de l'ébauche ?

De facto, une région spécialisée du tissu épidermique de l'ancestrula peut être considérée comme conservant des capacités morphogénétiques particulières, et qui sont transmissible, à chaque blastogenèse, à un territoire de cellules épidermiques déterminé de la zoécie-fille née d'elle (d'HONDT, 2015). Cette capacité de « pseudogastruler » n'est pas détenue par tout l'épiderme de cette dernière, mais seulement pas une de ses

régions ; et elle ne paraît pas être transférée directement d'une zoécie à une autre, mais semble n'apparaître dans la paroi du bourgeon qu'après que celui-ci se soit formé et développé ; il paraît donc s'agir du transfert d'une prédétermination génétique, programmée pour n'être conservée que par un seul territoire épidermique, transmise de génération en génération, et qui serait perdue par le reste des cellules de l'épiderme. Chez les zoécies que bourgeonnera ensuite l'ancestrula, le mésoderme sera quant à lui directement transmis aux zoécies-filles, puisque le bourgeon est didermique (ectoderme + mésoderme) ; épiderme et mésoderme peuvent donc être considérés comme des lignées perpétuelles, à vie, de toutes les zoécies-filles qui descendront de cette ancestrula.

Quant au tissu infracoronal, il ne présente des caractères d'indifférenciation que dans le seul modèle *Alcyonidium* (d'HONDT, 1973, 1974, 1982), le seul où il soit par ailleurs bien développé. S'agit-il de la conservation d'un caractère primitif ? C'est en effet le seul cas connu où il interviendra ostensiblement dans la formation du premier polypide de l'ancestrula, conjointement avec le tissu suprapalléal, lui aussi cytologiquement indifférencié. Il n'est pas à exclure que l'évolution différentielle du tissu infracoronal en trois directions différentes en fonction des lignées phylogénétiques puisse être sous l'influence de gènes homéotiques qui dont l'expression conditionnerait selon les cas leurs destinées.

Le cas des Cténostomes à colonies stoloniales (Vésicularines et Stoloniférines en particulier) est aussi à envisager. Le bourgeon d'une zoécie-fille n'est plus, chez ces organismes, directement assuré par la zoécie-mère, mais délégué indirectement à une autre zoécie (une coenozoécie – sans polypide – et plus ou moins allongée) dont elle est séparée par une cloison et qui a donc acquis une capacité particulière, celle de gemmiparité, peut-être un mécanisme de compensation à son incapacité de former en son sein un polypide. Or, chez l'autozoécie de Bryozoaires, c'est l'épiderme du pôle supérieur, donc très vraisemblablement celui qui dérive du tissu palléal larvaire, qui bourgeonne les zoécies-filles ; ceci est d'autant plus compréhensible que les larves de Vésiculaires n'ayant pas de sac interne, l'intervention de cet organe ne peut donc être invoquée dans ce processus morphogénétique. Chez au moins les Vésicularines, les stolons et les rhizoïdes sont émis par l'ancien tissu palléal larvaire en l'absence du sac interne. L'extrémité gemmipare (qui est le plus souvent, mais pas toujours, l'extrémité distale) des stolons présente des capacités de multiplication cellulaire active et de gemmiparité, et est donc l'équivalente fonctionnelle du tissu palléal larvaire, celui qui précisément les a émises ; peut-être l'extrémité du stolon est-elle même un fragment transporté du tissu palléal ? Un nouveau stolon se cloisonne spontanément à la base (JEBRAM, 1973). Par ailleurs, cette capacité de gemmiparité doit obligatoirement être transmise au stolon avant son cloisonnement.

La capacité de « pseudogastrulation » est présentée par le groupe de cellules épidermiques mentionné ci-dessus. Selon notre hypothèse, ces cellules peuvent être celles qui étaient auparavant impliquées lors de la véritable gastrulation de l'embryon (au stade 64, selon CORREA, 1948), lorsque les macromères endodermiques s'étaient formés suite à la délamination de quatre grosses cellules du pôle végétatif de l'embryon ; celles-ci restant incluses dans l'épiderme, mais leurs quatre zoécies-filles respectives (endomères) pénètrent à l'intérieur de l'archentéron (CORREA, 1948).

Nous ignorons encore si ces quatre endomères sont équivalents, ou si certains d'entre eux (sinon tous) sont programmés dans une fonction morphogénétique spéciale et indépendante.

L'ectoderme présente donc une double capacité. Celle, localisée et perpétuelle, de bourgeonnement vers l'intérieur d'une partie viscérale ; celle d'émettre vers l'extérieur une évagination qui se transformera en zoécie-fille. Toutes deux seront doublées du côté interne par une assise mésodermique. L'épiderme de toute zoécie présente d'autre part la capacité d'émettre vers l'extérieur des sécrétions qui seront à l'origine de l'exosquelette, au moins chitineux, dans de nombreux cas chitino-calcaire par suite de l'intercalation plus tardive d'une couche calcaire entre le revêtement chitineux et la surface externe de l'épiderme.

Tout bourgeon bistratifié (épiderme + mésoderme) d'une zoécie-fille, dès qu'il est cloisonné et indépendant de sa zoécie-mère (avec laquelle il continue à être en relation métabolique, nerveuse et sans doute hormonale par le système rosette-funicule), différencie spontanément à partir du territoire « pseudogastrulant », et sans que la détermination n'en soit encore connue, un polypide (d'HONDT, 2015) ; le même phénomène se produit dans toute autozoécie close et dépourvue de polypide qui en élabore un immédiatement. Il semble exister un phénomène d'induction négative, en ce sens que la présence de sécrétions émises par un polypide (par son ganglion nerveux ?) empêcherait la formation d'un second, et que la nécrose du premier, occasionnant l'arrêt de ces sécrétions, lèverait cette inhibition. Nous ignorons si le déclenchement du bourgeonnement d'une nouvelle autozoécie est sous l'influence d'un stimulus ectodermique, mésodermique, d'un « effet de vide », ou de plusieurs de ces facteurs potentiels simultanément ; mais il semble toutefois qu'au moins le cloisonnement de la zoécie-fille ne puisse se dérouler que quand le mésoderme s'est déjà bien propagé à l'intérieur du bourgeon.

Si, lors de la reproduction sexuée, les gamètes, et par suite l'embryon du Bryozoaire, sont initialement issus de cellules mésodermiques (même si l'embryon différencie, à partir d'une telle origine unique un ectoderme et un mésoderme...), procédant probablement à l'origine d'un endo-mésoderme primitif (l'endoderme dégénéral ensuite ou non – voir ci-dessus), la pseudogastrulation et la reproduction asexuée n'affectent à leurs débuts que des tissus ectodermiques.

DEUTSCH (2012) a conclu son ouvrage de référence en émettant l'hypothèse de l'existence de deux types de gènes, l'un correspondant à la synthèse et à l'opération des éléments inscrits dans le message génétique, l'autre à la morphologie permettant le fonctionnement de la cellule et de l'organisme. Cette théorie qui nous semble judicieuse se doit d'être considérée à la lumière des reconstitutions phylogénétiques fondées par leurs auteurs sur la présence de gènes co-partagés ; la présence de ceux-ci témoignerait selon eux de l'appartenance des organismes correspondants à une même lignée phylogénétique. Il nous paraît également plausible de supposer que les gènes impliqués dans le fonctionnement ne sont pas significatifs d'une parenté entre les groupes de Bryozoaires, mais seulement de la possession de mécanismes anatomiques et physiologiques fonctionnels qu'ils auraient en commun et qui, ayant été acquis indépendamment dans l'évolution, n'auraient aucune signification phylogénétique ; une telle remarque est parfaitement susceptible d'être extrapolée à tous les niveaux

de la phylogénie. Ce n'est pas parce qu'ils possèdent tous des tentacules et des séquences de gènes en commun que les Cnidaires, les Céphalopodes, les Bryozoaires, les Brachiopodes ou les Annélides sont obligatoirement étroitement apparentés, mais parce qu'ils présentent en fait des convergences fonctionnelles qui peuvent être dépendantes de l'expression d'un gène régulateur commun ou de deux gènes très voisins.

LA « MÉMOIRE » DU LIEU DE PERCEMENT DE L'ORIFICE AUTOZOÉCIAL

Cette phase du développement n'a encore fait l'objet que d'observations fragmentaires.

La région épidermique dans laquelle se creuse, au pôle végétatif, l'orifice buccal de l'ancestrula, et de la même façon, les orifices de l'ensemble des autozoécies de la colonie de Bryozoaires, est toujours la même. Il s'agit donc d'une région pré-programmée à cet effet, étroitement localisée et d'emplacement constant pour une espèce donnée et de génération en génération.

L'orifice autozoécial se creuse toujours à l'apex de l'ancestrula, généralement dans la partie supérieure de celle-ci (pôle aboral), et il est donc diamétralement opposé au blastopore (BARROIS, 1877 ; CALVET, 1900 ; d'HONDT, 1974, 1976a). Il se perce très généralement dans la région antérieure (distale), entre des cellules parmi celles qui constituent l'épiderme dorsal, et qui sont donc issues des cellules palléales larvaires. Lors de la métamorphose, celles-ci se sont étirées et aplaties de façon à recouvrir l'ensemble des tissus de l'organisme (Vésicularines) ou une plus ou moins grande partie de celui-ci (Alcyonidiidae, Malacostèges, Flustrellidridae), parfois réduite (Cyclostomes, Pseudomalacostèges). Dans les cas les plus fréquents, les cellules palléales larvaires renferment des composés énergétiques, disposées autour d'un sillon plus ou moins marqué et profond selon les lignées phylogénétiques, entourant un organe discoïde en saillie portant le nom de calotte, et formé d'un groupe de cellules sensorielles (disposées différemment selon les taxons) entourées d'un ou de plusieurs anneaux de cellules épidermiques (CALVET, 1900 ; d'HONDT, 1976a). La structure de cette calotte est plus ou moins complexe en fonction des lignées phylogénétiques de Bryozoaires.

Lors de la métamorphose, le tissu palléal s'étend donc pour recouvrir au moins l'ensemble de la face supérieure de l'ancestrula, dont les cellules sensorielles et le ganglion nerveux sous-jacent (sauf chez les Cyclostomes où ce dernier n'est pas individualisé) (d'HONDT, 1977b). Les cellules sensorielles et le ganglion s'invaginent ensuite à l'intérieur de la larve en métamorphose, s'y nécrosent et sont phagocytées par des cellules amiboïdes (d'HONDT, 1974, 1982). L'orifice buccal de la zoécie adulte se creuse alors à l'emplacement de l'ancienne calotte, apparemment au niveau où se trouvait le complexe neuro-sensoriel larvaire. Il reste à prouver que celui-ci a pu alors exercer un effet, par exemple de position ou d'induction, pour stimuler l'émission de neurosécrétions, déterminant l'implantation du lieu de creusement, ceci peut-être selon un gradient antéro-postérieur qui pourrait expliquer pourquoi cet orifice est décalé vers l'avant.

Le lieu du creusement de l'orifice persiste durant toute la vie de l'ancestrula comme, chez celles des autozoécies qu'elle a bourgeonnées de génération en génération,

comme si les tissus en cet emplacement le « mémorisaient ». Le tissu palléal, pourvu de capacités multiples, apparaît donc comme le tissu essentiel de la larve du Bryozoaire et même au-delà au cours du cycle biologique, puisque c'est à partir de lui que seront bourgeonnées les nouvelles autozoécies, les stolons, les polypides de remplacement et différencié l'orifice zoécial. Mais étant donné que l'ancestrula bourgeonne aussi par la suite les zoécies-filles, et que celles-ci et leurs descendantes émettront par le même mécanisme et au même endroit pendant de multiples générations de zoécies-filles et -petites-filles, on peut ainsi émettre l'hypothèse d'une « mémoire » chez chacune d'entre elles de la localisation du site de creusement oral. Celui-ci sera conservé même si l'orifice du polypide précédent se fermera temporairement (mais ce peut ne pas être complètement) après la dégénérescence de ce dernier. En restant alors potentiellement discernable, au moins à l'intérieur des tissus, et peut-être souligné par la persistance d'une « cicatrice » au point de percement.

La formation de cette région aperturale a été décrite par BOBIN & PRENANT (1957). Le territoire épidermique à partir duquel s'est différencié le jeune polypide est formé de cellules relativement hautes, granuleuses, au cytoplasme très chromaffine devenant moins dense avec le temps, et au noyau placé en position assez élevée ; c'est dans ses alentours qu'apparaissent de premiers muscles. La plupart de ces cellules donneront naissance à la collerette, tandis que celles situées immédiatement sous la cuticule s'épaissiront pour former un bourrelet cylindrique dans lequel apparaîtront quelques cellules sécrétrices. La cuticule s'épaissira à leur contact, avant de se percer en son centre qui deviendra l'orifice autozoécial. Le déterminisme de cet enchaînement d'évènements reste inconnu.

Chez les larves recouvertes d'une coquille bivalve, la coquille résulte d'une émission précoce, par le tissu palléal, qui se dévagine déjà durant le développement embryonnaire et avant que la larve soit achevée, de sécrétions chitineuses qui s'étendent sur la face supérieure de l'organisme et la recouvrent totalement. Il faut remarquer que ces valves sont coadaptées, puisque qu'elles différencient une charnière aborale, bien que peu jointive. L'orifice de l'ancestrula se creuse dans le tissu intervalvaire antérieur, interprété comme procédant du tissu palléal par écoulement de ses sécrétions vers l'avant et vers l'arrière, et au milieu duquel émerge (entre les deux parties de la charnière) la calotte. Mais cela ne signifie pas obligatoirement que la charnière ait acquis la fonction de protéger la calotte.

STRATÉGIES DE REPRODUCTION ASEXUÉE

Si les modèles et les phénomènes biologiques intervenant dans les phases successives du cycle de reproduction sexuée parmi les différentes lignées phylogénétiques de Bryozoaires sont complexes et variés, leur reproduction asexuée présente également des modalités originales, qui sont :

1) La viviparité à l'état adulte (WOOD *et al.*, 2006) : à l'extrémité de ramifications du zoarium, différenciation, isolement puis séparation de jeunes colonies mobiles formées de quelques loges, les unes déjà fonctionnelles, les autres encore en cours de développement : les nautozoïdes. Ceux-ci seront emportés par les courants, se fixeront sur un substrat, et formeront de nouvelles colonies (Famille Hislopiidae).

2) La viviparité au stade larvaire : chez les Phylactolaemates, tous les stades, du développement de l'embryon à la métamorphose comprise, se déroulent à l'intérieur de la loge-mère où ils sont télescopés (d'HONDT, 2005). Celle-ci n'émet donc pas de larves, mais des colonies en miniature formées d'une, deux ou trois autozoécies fonctionnelles déjà formées et capables de se nourrir, portées par un flotteur commun. Ce dernier disparaîtra lorsque la colonie se sera fixée à un substrat.

3) Élaboration de structures de résistance : chez les Phylactolaemates, les statoblastes (ensemble de cellules nourricières et de cellules indifférenciées protégées par une coque protectrice), pourront – lorsqu'ils sont pourvus d'un flotteur – être emportés par les courants ; en l'absence de flotteur, ils demeureront *in situ*. Ils se fixeront à un substrat grâce aux substances visqueuses qui les recouvrent, et auxquelles sont parfois associées des épines munies d'ergots leur permettant de mieux s'accrocher. Quelques familles de Cténostomes génèrent des hibernacles, formes de résistance renfermant un polypide déjà partiellement différencié, et qui restent sur place après la mort de l'individu maternel.

4) Cassures accidentelles de la colonie ou du substrat qu'elle recouvre : un ensemble de quelques loges peut alors être détaché d'un zoarium et bourgeonner par la suite une autre colonie de même patrimoine génétique.

5) Introduction de nouvelles colonies, génétiquement différentes ou non, préalablement fixées sur un nouveau substrat transféré dans le biotope. Ainsi les *Alcyonidium polyoum* du port de Dinard appartiennent-ils à plusieurs souches différentes identifiables par leurs profils électrophorétiques respectifs (d'Hondt, inédit) ; peut-être ont-elles été introduites sur des coques de navires (c'est ainsi que l'on interprète aussi la présence de différentes espèces indo-pacifiques en Méditerranée).


PERSPECTIVES

Les larves de Bryozoaires sont des organismes de dimensions microscopiques : une centaine de microns pour celles des Cyclostomes, le double pour celles des Pseudomalacostèges et des Malacostèges, 0,50 à 0,55 mm pour celle des *Alcyonidium* (qui ont représenté personnellement pour nous le meilleur matériel expérimental), 2 à 3 mm pour les Pseudocyphonautes. Ce matériel biologique est par ailleurs difficilement manipulable et presque impossible à disséquer à main levée. En revanche, il est aisé d'obtenir des dissociations et des isollements de cellules par immersion de larves dans de l'eau de mer artificielle sans calcium ni magnésium (d'HONDT, 1976a, 2015). Les cellules isolées sont susceptibles d'être gérées individuellement ou par groupes, et d'être assemblées par centrifugation, mais ceci seulement sous la forme d'amas cellulaires cohérents et non structurés qui se résorberont spontanément à brève échéance. Les larves de Vésicularines et les Pseudocyphonautes constituent un matériel moins favorable à l'expérimentation, les membranes intercellulaires très interdigitées faisant obstacle à une dissociation cellulaire complète. Des chimères, obtenues à partir de larves (de la même espèce comme d'espèces différentes) incisées et encastrées l'une dans l'autre, ont pu être réalisées ; mais ces essais de greffes n'ont que rarement survécu au-delà de 48 h et il n'a pas été obtenu de reconstitutions spontanées de larves structurées.

Si les caractères cytologiques propres aux cellules dissociées permettent d'identifier le tissu larvaire d'*Alcyonidium* dont elles proviennent, différents thèmes de recherche pourraient être développés, par exemple au moyen de cultures cellulaires d'un même tissu, de tissus différents d'une même espèce, ou de tissus d'espèces éloignées (voire de lignées phylogénétiques distinctes, telles que les Alcyoniidae ou les Flustrellidridae) selon un éventail de combinaisons diversifiées. Ceci pour tenter d'identifier tant leurs destinées respectives possibles que leurs interactions mutuelles, des effets de position, des inductions, la nature de leurs capacités, ou la nature des relations susceptibles de s'établir entre les cellules d'espèces différentes au sein de ces chimères. De telles études sont délicates, mais faisables avec les moyens actuels, ceux dont ne disposaient pas encore matériellement les naturalistes dans les années 1975. Plus difficile mais riche d'enseignements serait sans doute l'étude spécifique, après isolement, du territoire ectodermique affecté par la pseudogastrulation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAER K.-E. von, 1828. *Über Entwicklungsgeschichte des Thiere: Beobachtung und Reflexion*. Bornträge, Königsberg.
- BALSAMO M., GRILLI P., GUIDI L. & d'HONDT J.-L., 2014. *Gastrotricha: Biology, ecology and systematics of freshwater Gastrotricha (Macrodasyda and Chaetonotida: families Dasydytidae, Neogosseidae, Dichaeturidae, Proichthyidiidae)*. In: *Identification guides of the plankton and benthos in inland waters*. H. J. F. Dumont ed., Backhuys Publ., Pays-Bas, 188 p.
- BARROIS J., 1877. Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. *Travaux de la Station Zoologique de Wimereux*, 1 : 1-305.
- BOBIN G. & PRENANT M., 1957. Histogénèse et histolyse de la région péristomiale de la collerette chez *Alcyonidium gelatinosum* L. (Bryzoaire Cténostome). *Annales des Sciences Naturelles, Zool.*, 11^e sér., 11 : 21-48.
- CALVET L., 1900. Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes Marins. *Travaux de l'Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier*, N. S., 8 : 1-458.
- CORREA D. D., 1948. A Embriologia de *Bugula flabellata* (J. V. Thompson) (Bryozoa Ectoprocta). *Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras. Universidade de Sao Paulo, Zoologia*, 13 : 7-71.
- DEUTSCH J., 2012. *Le gène, un concept en évolution*. Coll. Science Vivante, Le Seuil, 210 p.
- HARMER S. F., 1893. On the occurrence of embryonic fission in Cyclostomatous Polyzoa. *Quartely J. Microscopical Science*, N. S. 34: 199-241.
- HARMER S. F., 1895. Preliminary note on the embryonic fission in *Lichenopora*. *Proceed. Royal Society of London*, 57: 188-192.
- HONDT J.-L. d', 1973a. La musculature de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall), Bryzoaire Cténostome. Comparaison avec la musculature larvaire d'autres Bryozoaires Eurystomes. *C. R. Séances de l'Académie des Sciences de Paris*, 276 (9), D : 1449-1452.
- HONDT J.-L. d', 1973b. Étude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 114 (4) : 537-602.
- HONDT J.-L. d', 1974. La métamorphose larvaire et la formation du « cystide » chez *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 115 (4) : 577-606.
- HONDT J.-L. d', 1976a. Les larves, la métamorphose larvaire et la morphogénèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates (Etude anatomique et ultrastructurale). Th. Doct. Etat, Univ. Pierre et Marie Curie (Paris VI). Article principal : 96 p. et 16 pl. ; Tome I : 195 p ; Tome II : 34 p. et 55 pl.
- HONDT J.-L. d', 1976b. Evolution des lignées cellulaires larvaires des Bryozoaires Gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogénèse ancestrulaire. *Bull. Société zoologique de France*, 1976, 102, Suppl. 5 (Colloque sur les Métamorphoses) : 41-47.
- HONDT J.-L. d', 1977a. Structure larvaire et organogénèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryozoaires Cténostomes. *Zoomorphologie*, 87 : 165-189.

- HONDT J.-L. d', 1977b. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816), Bryzoaire Cyclostome (Articulata). *Zoologica Scripta*, 6 (1) : 55-60.
- HONDT J.-L. d'. 1977c. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryzoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 118 (2) : 211-243.
- HONDT J.-L. d', 1977d. Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, 123 (3) : 463-483.
- HONDT J.-L. d', 1981. Note préliminaire sur les neurosécrétions larvaires des Bryozoaires. *C. R. Séances de l'Académie des Sciences de Paris*, 293 (sér. III) : 329-332.
- HONDT J.-L. d', 1982. Reproduction et morphogenèse chez les Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Société zoologique de France*, 107 (2) : 267-289.
- HONDT J.-L. d', 1983. Sur l'évolution des quatre macromères du pôle végétatif chez les embryons de Bryozoaires Eurystomes. *Cahiers de Biologie marine*, 24 (2) : 177-185.
- HONDT J.-L. d', 2005. *Etat des connaissances sur le développement embryonnaire des Bryozoaires Phylactolaemates*. In : *Moostiere (Bryozoa)*. E. Wöss (éd.), *Denisia*, 16, Oberösterreichischen Museum, Linz, N.S. 28, 2005 : 59-68.
- 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. Société zoologique de France*, 135 (3-4) : 163-204 (Erratum : 2011, 136 (1-4) : 312).
- HONDT J.-L. d', 2012. Morphologie, anatomie et diversité fonctionnelle des larves «Cyphonautes» (Bryozoaires). Interprétations phylogénétiques. *Bull. Société zoologique de France*, 137 (1-4) : 259-290.
- HONDT J.-L. d', 2015a. *Aspects mal connus ou ignorés de la biologie de Bryozoaires*. Ed. Société zoologique de France (*Mém.* 45), 151 p.
- HONDT J.-L. d', 2015b. Classification actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Société zoologique de France*, 2016, 141 (1) : 15-23.
- JEBRAM D., 1973. Stolonen-Entwicklung und Systematik bei den Bryozoa Ctenostomata. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 11 (1): 1-48.
- NIELSEN C., 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in Cyclostomatous Bryozoans. *Ophelia*, 7: 217-256.
- NIELSEN C. & WORSÆ K., 2010. Structure and occurrence of Cyphonautes Larvae (Bryozoa, Ectoprocta). *J. Morphology*, 271: 1094-1109.
- REED G. C., 1977. *Larval Morphology and Settlement of the Bryozoa, Bowerbankia gracilis (Vesicularioida, Ctenostomata): structure and eversion of the internal sac*. In: *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*. Fu-Shiang Chia & M. C. Rice (ed.), Elsevier, New-York: 41-48.
- WOOLLACOTT R. L. & ZIMMER R. S., 1970. Attachment and metamorphosis of the Cheilo-Ctenostomatous Bryozoa. *J. Morphology*, 134, 3: 351-382.
- WOOD T. S., ANURACPOONGSATORN P. & MAHUJCHARIYAWONG J., 2006. Swimming zooids: an unusual dispersal strategy in the ctenostome Bryozoa *Hislopia*. *Linzer Biologische Beiträge*, 38 (1): 71-75.
- ZIMMER R. L., 1997. *Phoronids, Brachiopods and Bryozoans*. In: *Embryology, Constructing the Organisms*. S. C. Gilbert & A. M. Raunio (ed.), Sinauer Ass., Sunderland: 279-305.
- 

EXTRAIT DU CATALOGUE DE LA SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

TARIFS 2018 (en euros)
RÈGLEMENT À LA COMMANDE

	Membres de la S.L.L.	Non membres	Promotion
ANNALES DE LA SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON (prix par tome)			
Tomes 21, 24, 25, 35, 36, 38, 39, 40, 43, 44, 61, 68, 69, 72, 74, 77, 78, 79, 80	11	18	
Tomes 20, 23, 26, 27, 34, 41, 42, 46, 51, 52, 58, 59, 62, 63, 64, 66, 73	12	20	
Tomes 30, 31, 33, 47, 48, 49, 50, 60, 65	15	23	
BULLETIN MENSUEL DE LA SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON			
(publié sans interruption depuis 1932) l'année complète	26	37	
le numéro antérieur à septembre 2007	3	5	
le numéro à partir de septembre 2007 (numéro double)	4	8	
Publication de la Société Linnéenne de Lyon (1871-1922), de la Société d'Anthropologie de Lyon (1881-1922) et bulletins bimensuels de la Société linnéenne de Lyon (1922-1931) nous consulter		

BOTANIQUE

AMIET J.L. <i>et al.</i> , 2016. <i>Les spores des Asplenium (Polypodiales) du sud de la Drôme</i> . 153 p. Nombr. photos de plantes et de spores en microsc. photon. et en MEB	25	25	
AMIET J.L., 2016. <i>Sur quelques Fabacées annuelles rares ou peu connues du sud de la Drôme</i> . 126 p. Nombr. photos couleurs.....	20	20	
NÉTIEN G., 1993 et 1996. <i>Flore lyonnaise</i> . 1 vol., LXIX + 623 p. et <i>Complément</i> 1 vol., 125 p.			12
PROST J.F., 2000. <i>Catalogue des plantes vasculaires de la chaîne jurassienne</i> . 1 vol., 400 p.....			10

ENTOMOLOGIE

ALLEMAND R. <i>et al.</i> , 2009. <i>Coléoptères de Rhône-Alpes - Cérambycides</i> . 1 vol., 350 p.....	40	40	
BONADONA P., 1991 rééd. 2013. <i>Les Anthicidae de la faune de France</i> . Mém. SLL n°5, 121 p., 5 pl.	18	22	
CERDA J.A., 2017. <i>Ctenuchina de Guyane française Lepidoptera, Erebidae, Arctiinae, Arctiini (partie 1)</i> . Mém. SLL n° 7. 181 + I-II p., 115 fig., 20 pl. de 148 fig.	27	30	
COULON J. <i>et al.</i> , 2000. <i>Coléoptères de Rhône-Alpes - Carabiques et Cicindèles</i> . 1 vol., 383 p.	36,50	46	
GRAND D., 2013. <i>Les libellules de Lyon et de son agglomération</i> , 185 p.,	20	20	
LABRIQUE H., 2006. <i>Coléoptères de Rhône-Alpes - Ténébrionides</i> . 1 vol., 143 p.....	30	30	
LE PÉRU B., 2011. <i>The spider of Europe. Synthesis of data. Vol. 1 : Atypidae to Theridiidae</i> . Mém. SLL n°2, 522 p., nbse ill. et cartes.....	30	35	
LEDoux G. et ROUX P., 2005. <i>Nebria (Coleoptera, Nebriidae)</i> . 1. vol., 976 p.	45	45	
LEDoux G. et ROUX P., 2011. <i>Archastes (Coleoptera, Nebriidae)</i> . 1 vol., 111 p.....	25	25	
LESEIGNEUR L., 1972. <i>Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse</i> . 1 vol., 381 p., 384 fig.....	25	32	
LESEIGNEUR L., OLLAGNON J.L. et AUDIBERT C., 2015. <i>Coléoptères. Rhône-Alpes - Elatérides</i> . 1 vol., 276 p., 167 cartes, 291 fig.	31	35	
PETITPRÉTRE J. et MARENGO V., 2011. <i>Coléoptères. Rhône-Alpes. Buprestides</i> . 208 p.....	30	30	
RAMOS R.Y. et LABRIQUE H., 2015. <i>Catalogue des coléoptères du Maroc - volume 1</i> (<i>Coléoptères Bruchidae</i>). Mém. SLL n°6, 142 p., 12 pl. coul., 21 fig.	32	35	
SUDRE J <i>et al.</i> , 2010. <i>Contribution à l'étude des Cerambycidae (Coleoptera) de la Nouvelle-Calédonie</i> . <i>1ère partie : sous-famille des Lamiinae</i> . Mém. SLL n°1, 76 p., 70 ph.....	20	25	

MYCOLOGIE

2007. <i>Session mycologique de la FMBDS/FAMM à Lamoura (Jura)</i>	17	17	
2011. <i>Les planches de l'herbier Riel. 2. Discomycètes operculés (Pezizales)</i> . Mém. SLL n°3, 96 p., 43 pl. coul. reproduit.....	16	20	

SCIENCES DE LA TERRE

RULLEAU L. et ROUSSELLE B., 2005. <i>Le Mont d'Or. Une longue histoire inscrite dans la pierre</i> . 1 vol., 251 p.....			10
--	--	--	----

BIOLOGIE GÉNÉRALE

2008. <i>Peut-on classer le vivant ? Actes du colloque de Dijon, 2007</i> , 438 p.	40	40	
Les naturalistes rhodaniens, 2014. <i>Oiseaux du Rhône. Les passereaux nicheurs</i> , 199 p.	25	25	
Collectif, 2014. <i>Jubilé de l'hydrobiologie lyonnaise</i> . Bull. SLL hors série n°4, 64 p.	10	10	

Aux prix indiqués, il faut ajouter les frais de port et d'emballage (consulter le secrétariat de la Société).

Commandes à adresser au secrétariat de la Société, accompagnées du chèque correspondant.

Pour l'étranger, une facture pro forma, incluant les frais de port et d'emballage, sera adressée. L'expédition aura lieu dès son règlement.

La liste complète des ouvrages disponibles est accessible sur notre site Internet : www.linneenne-lyon.org

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Bernard GUÉRIN

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 87 Fascicule 3-4 Mars - Avril 2018

SOMMAIRE

- Prudhomme J.C. - Une étude locale de la biodiversité : inventaire des coléoptères du domaine de la fondation Pierre Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 6. Coléoptères coprophages, nécrophages, mycophages et autres saprophages..... 54-72
- Fridlender A. - Observations sur le Genêt de l'Etna en Corse : *Genista aetnensis* (Biv.) DC. subsp. *fraiseorum* subsp. *nova*..... 73-95
- D'Hondt J.L. - Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de la classification phylogénétique des Bryozoaires..... 97-110
- D'Hondt J.L. - Embranchement versus Phylum : comment la conjoncture internationale peut influencer la nomenclature scientifique et la classification animale 111-120
- Couverture : Floraison des Genêts de l'Etna en Sardaigne, Urzulei (Nuoro) ca. 600 m, 24 juillet 2003.
Crédit : Alain Fridlender

CONTENTS

- Prudhomme J.C. - A local study of biodiversity: inventory of the beetles of the property of Pierre Vérots Foundation in Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 6. Coprophagous, necrophagous, mycophagous and other saprophagous beetles..... 54-72
- Fridlender A. - Observations about Etna broom in Corsica: *Genista aetnensis* (Biv.) DC. subsp. *fraiseorum* subsp. *nova*..... 73-95
- D'Hondt J.L. - Apoptosis and stem cells, main bases of the phylogenetical classification of the Bryozoa..... 97-110
- D'Hondt J.L. - Embranchement versus Phylum: how the international contingency could influence the zoological nomenclature and the animal classification..... 111-120

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 - N° d'inscription à la CPPAP : 0418G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : mars 2018

Copyright © 2018 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.