



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques

Jean-Loup d'Hondt

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55 rue Buffon, F-75005 Paris

Résumé. – Proposition d'une nouvelle reconstitution phylogénétique des Bryozoaires fondée sur les connaissances actuelles, dont les plus récentes concernent : 1) les accidents survenus pendant l'ontogenèse, 2) l'anatomie larvaire et 3) les modalités de la métamorphose. Cette étude est toutefois encore incomplète et sera à poursuivre dans l'avenir, le développement étant encore inconnu dans quelques lignées majeures de Bryozoaires, notamment de Cténostomes et chez les Aeteidae et les Scrupariidae. La place des Malacostèges dans ce système est discutée, en raison de l'ambiguïté qui a duré pendant plus d'un siècle sur la signification biologique du « polster » des cyphonautes.

Mots-clés. – Bryozoaires, biosystématique, phylogénie, morphogenèse.

Phylogeny of the Bryozoa actualized on biological and ontogenetical characters

Abstract. – Proposition of a new phylogenetic reconstruction of the Bryozoa established on the recent knowledges, including the most new ones: 1) the accidents occurring during the ontogenesis, 2) the larval anatomy, 3) the modalities of the metamorphosis. This study is meanly incomplete and would be continued in the future, the development being up to now unknown in some lineages of Bryozoa, particularly in the Ctenostomes and in the Aeteidae and Scrupariidae. The situation of the Malacostegidea in this system is discussed, because of the ambiguity, since more of one century, concerning the biological significance of the « polster » of the cyphonautes.

Keywords. – Bryozoa, biosystematics, phylogeny, morphogenesis

INTRODUCTION

Tenant compte de l'état actuel des connaissances, ce travail représente l'aboutissement – en cette année 2018 – d'un programme de recherche que nous avons entrepris en 1967, et qui s'est donc étendu sur une cinquantaine d'années d'observations, d'interprétations et de discussions critiques de nos anciennes données à la lumière d'informations apportées par un certain nombre d'auteurs plus récents. Il s'agit donc d'une mise au point portant sur une thématique d'étude que nous espérons maintenant voir poursuivie fructueusement par d'autres chercheurs à qui nous transmettons le relais, selon les nouvelles méthodologies et approches actuellement disponibles et qui ne l'étaient pas durant la plus grande partie de la période où a été mené ce programme (dont la mise en œuvre aurait nécessité un recyclage trop tardif quant aux méthodes d'expérimentation préalablement développées par l'auteur). Il est devenu plus facile actuellement d'expérimenter sur les embryons et les jeunes stades de l'ontogenèse, de coupler la morphogenèse avec la génétique, d'isoler des cellules, de les cultiver, d'expérimenter sur des cultures organotypiques, de tenter d'obtenir expérimentalement des chimères, ceci sur un matériel de laboratoire neuf à certains égards, mais que les essais préliminaires actuellement réalisés ont rendu prometteur, les Bryozoaires.

Le développement des Bryozoaires est plus ou moins bien connu selon les lignées phylogénétiques identifiées à l'intérieur de cet embranchement (unité systématique) ou de ce phylum (unité phylogénétique) ; les larves sont encore inconnues chez un certain nombre d'entre elles (Aeteidae, Cténostomes perforants, Stoloniférines, Paludicellines) et chez d'autres ont été décrites soit imparfaitement soit avec des détails déconcertants, ce qui soulève des interrogations sur la fiabilité des observations correspondantes (Scrupariines, Thalamoporellidae). En revanche, le développement d'autres groupes de Bryozoaires a été beaucoup mieux étudié sur différents modèles (embryologie, larve, métamorphose, morphogenèse post-larvaire), par exemple *Alcyonidium* (D'HONDT, 1973a, 1973b, 1974) et *Flustrellidra* (D'HONDT, 1977a). Certaines espèces comme *Alcyonidium polyoum* constituent un bon matériel pour des études descriptives et expérimentales ; d'autres représentent un moins bon matériau pour l'expérimentation, mais permettent d'utiles comparaisons morphologiques et anatomiques aux stades larvaires et morphogénétiques avec le modèle *Alcyonidium* et, ainsi, d'interpréter et si possible de confirmer les observations correspondantes à la lumière des connaissances biologiques modernes, notamment celles qui ont été obtenues et développées à partir d'autres organismes de laboratoire d'élevage plus aisé.

Au nombre des outils utilisés avec plus ou moins de bonheur ou de fiabilité (d'où les controverses qui en ont parfois résulté) par les phylogénistes figurent ceux qu'emploient les praticiens de la biologie dite moléculaire. Or la plupart d'entre eux (pas tous heureusement) ignorent tout ou partie de la structure des organismes sur lesquels ils travaillent : au point de ne les connaître parfois que disséqués et de ne pas toujours avoir une idée satisfaisante de leur aspect sur le vivant, de leur biologie, des homologies ou des analogies entre organes et tissus, de leur développement et des notions suffisamment précises d'anatomie comparée ; ceci ne leur permet donc pas de discuter leurs résultats avec toute la fiabilité nécessaire. Ils publient parfois *de facto* des cladogrammes extravagants, écartant des organismes indiscutablement apparentés et en rapprochant d'autres qui n'ont rien de commun (D'HONDT, 2015), peut-être parfois à la suite d'une simple contamination expérimentale, ainsi que l'ont reconnu PHILIPPE *et al.* (2011). Ils confortent parfois leurs conclusions par des observations morphologiques, mais pas toujours assez approfondies ; ce n'est pas parce que de nombreux organismes possèdent une queue, un panache de tentacules, ou même une symétrie bilatérale, qu'ils sont indiscutablement de proches parents.

Il est néanmoins illégitime d'opposer les apports de la biologie moléculaire et ceux de la biologie traditionnelle, qui sont complémentaires dans la mesure où les outils qu'ils impliquent ambitionnent tous une approche rigoureuse et complète d'un même problème, en absence de sectarisme. Ceci même s'il faut parfois déplorer l'intransigeance de quelques chercheurs qui accordent une foi absolue au moléculaire en rejetant les résultats des études non molécularistes, ou en prétextant une certaine labilité ou une certaine plasticité de leurs caractères biologiques, ceci d'ailleurs peut-être simplement pour ne pas avoir à perdre du temps à se familiariser avec eux et donc à ne pas avoir à les discuter ou à nuancer leurs propres affirmations

(COHEN *et al.*, 1998a, 1998b). Ceci revient *de facto* à les faire alors considérer comme non significatifs, à les éliminer « élégamment » de toute prise en compte, à ne pas avoir à les interpréter avec la rigueur que cela implique, sinon à les discréditer ; et ce peut être le cas aussi bien de toute bonne foi qu'hypocritement. C'est là oublier que l'ensemble des techniques moléculaires n'est qu'un outil parmi d'autres, même s'il révèle phénotypiquement et de façon ostensible par des codes-barres agréablement colorés l'expression de génotypes, et que la complémentarité des approches sans parti pris ne peut être que constructive.

Selon DEUTSCH (2012), il existerait différents types de gènes dont on peut émettre l'hypothèse que le séquençage aurait un intérêt phylogénétique très inégal, les gènes de fonction et de constitution, et les gènes homéotiques et régulateurs intervenant sur l'expression des précédents en modifiant les transcriptions. L'expression de ces derniers module l'activité d'autres gènes, ou les détourne de la voie qu'ils auraient dû normalement suivre, ceci pour programmer le développement d'une structure distincte de celle qu'ils auraient dû produire ou déterminer (par exemple la dualité patte-aile). De tels gènes interférant sur l'expression d'autres gènes est certainement plus fréquente qu'on ne le pense, affectant des structures plus diversifiées qu'on ne l'a cru, et peut être à l'origine de discontinuités subites dans l'évolution, qui peut ne pas relever toujours d'un pointillisme darwinien. Le phylogéniste moléculaire peut travailler sur une « bonne » ou une « mauvaise » molécule, sur un gène significatif ou non, ceci variant d'un taxon à un autre, qui s'exprimera de façon déterminante et extrapolable ou non, de façon différente selon les groupes d'organismes abordés. Enfin sa méthode sera plus ou moins révélatrice selon le niveau auquel il s'intéressera dans la hiérarchie animale ; un gène permettant de déterminer l'origine géographique d'une population européenne au sein d'une espèce animale donnée et d'identifier ses migrations par rapport à d'autres populations d'une même espèce pourra ne pas être aussi riche d'enseignements, sinon aussi significatif, aux niveaux les plus élevés de la phylogénie ou pour différencier et définir correctement, en valeur absolue, deux espèces, ou deux ordres, ou deux classes, qu'elles appartiennent ou non au même embranchement. La biologie moléculaire est en soi un outil performant, mais elle ne permet pas la résolution de tous les problèmes et dans tous les contextes, parfois en révèle d'autres plus ou moins légitimement et est loin d'être une panacée.

Selon nous, les caractères biologiques, y compris développementaux, devraient être étudiés en tout premier lieu, pour « débroussailler » une question donnée avant la mise en œuvre de toute autre approche. L'étude moléculaire serait à entreprendre dans une phase plus tardive, pour juger de sa concordance et de sa pertinence avec les précédentes et notamment dans les cas où la molécule conduit à des conclusions différentes voire inacceptables, comme placer aux extrémités de cladogrammes des espèces indéniablement proches par ailleurs, ou trouver une proche parenté entre des organismes appartenant à embranchements incontestablement très éloignés. Nous ne rejetons évidemment pas les approches de la biologie moléculaire dans leur ensemble, même si leurs champs et leurs limites d'application demandent à être sérieusement définies (sinon codifiées) et « encadrées », et nous n'estimons pas que les apports de

la biologie moléculaire soient tous à regarder avec suspicion d'emblée, puisqu'ils ont fait dans certains cas leurs preuves ; il suffirait de définir les cas dans lesquels ils peuvent être effectivement appliqués avec fiabilité (SAMADI & BARBEROUSSE, 2006). Ainsi sont-ils incapables de résoudre tous les cas d'affinités douteuses constatés dans la nature mais, confrontés à d'autres approches, ils peuvent faire la différence et renforcer une présomption en faveur d'une conclusion donnée.

Pour la compréhension de l'exposé, nous renverrons à D'HONDT (2016) pour le rappel de l'ordre hiérarchique, du niveau dans la classification et des désinences correspondantes, pour les différents taxons de Bryozoaires mentionnés dans les pages ci-après.

Remarques :

1) ZIMMER & WOOLLACOTT (1977), indépendamment et sans en avoir été informés, ont proposé une classification des modèles larvaires de Bryozoaires parallèle et assez proche de celle que nous avons nous-même établie la même année (D'HONDT, 1977d), mais moins précise et moins détaillée, n'apportant aucune information additionnelle par rapport aux nôtres, notamment impliquant des critères d'anatomie portant sur les « parties molles ».

2) Les photographies illustrant le présent travail ont été réalisées par l'auteur sur le microscope électronique à transmission Hitachi qui dépendait en propre à l'époque (de 1968 à 1989) du Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

LIMITES DE L'ÉTUDE

Cette étude est fondée sur la prise en compte dans les reconstitutions phylogénétiques des caractères biologiques, dont morphologiques et morphogénétiques, révélés par des phénotypes. Or, ceux de ces critères révélés par l'analyse de la reproduction et le développement dans un certain nombre de lignées de Bryozoaires, notamment chez les Cténostomes, n'ont pas encore été suffisamment bien pris en considération, même si certains d'entre eux ont ponctuellement attiré l'attention, comme la localisation spécifique des capacités blastogénétiques stoloniales et rhizoïdales ou la longueur de la zone concernée, chez les Vésicularines (GORDON & SPENCER JONES, 2013).

Les larves et le développement des Aeteidae, groupe d'affinités énigmatiques et au port zoarial original, reste inconnu, seules quelques observations sur leur embryogenèse ayant été rapportées (COOK, 1977). Si leur morphologie (et la possible absence de valves) différencie quelque peu les larves des Scrupariines (tels qu'ils ont été redéfinis par D'HONDT, 2016) des cyphonautes de Malacostèges, certaines de leurs particularités biologiques (dont la capacité de gemmiparité sur la face frontale de l'autozocie) sont en faveur de leur proximité phylogénétique ou du moins de la conservation d'une même capacité. En ce qui concerne la plupart des familles fossiles de Cheilostomes, elles ne constituent morphologiquement et à l'état imaginal que des

variantes d'un double point de vue zoarial et zoécial autour du modèle « standard » encore présent dans la nature actuelle ; on peut donc raisonnablement supposer que leurs larves appartiennent également au même type que celles des espèces plus récentes ; aussi n'entrons-nous pas dans leur détail.

Le cas des Sténolaemates requiert davantage d'attention. En effet, ils ne sont plus représentés dans la nature actuelle que par un seul ordre, les Cyclostomes, dont la structure larvaire et le développement post-larvaire sont bien connus dans une famille, les Crisiidae (NIELSEN, 1970 ; D'HONDT, 1977c). Or rien ne prouve ni n'infirme l'idée selon laquelle l'ontogenèse est identique chez les autres Cyclostomes, puisqu'ils présentent déjà au moins deux modèles de développement embryonnaire (avec ou sans dissociation temporaire des blastomères), et à plus forte raison chez les autres Sténolaemates ; on peut extrapoler cette remarque aux autres ordres de Bryozoaires qui ne nous sont connus qu'à l'état fossile et uniquement par leur exosquelette. En l'absence d'informations sur leur organisation larvaire, toute généralisation est donc impossible. Sur cette base, notre interprétation ne peut porter que sur une fraction limitée des Sténolaemates. Nos résultats sont également partiels concernant les Eurystomes, puisque nous ne connaissons notamment rien sur la reproduction sexuée d'un certain nombre de familles bien différenciées de Cténostomes. De même nous ne pouvons pas prendre en compte le développement télescopé des Phylactolaemates, puisqu'il ne comprend aucune forme larvaire.

Enfin, le fait de vouloir faire dériver un groupe déterminé de Bryozoaires à partir d'un autre groupe relève, dans de nombreux cas, d'une simple spéculation. D'une part, certains stades intermédiaires ou de transition ont pu être rapides et fugaces, sans laisser de trace. Il a pu suffire de l'intervention d'un gène régulateur sur un gène de structure pour détourner la vocation de celui-ci et lui faire programmer un caractère tout à fait différent et susceptible dans certains cas d'entraîner une mutation importante, de sorte qu'il est devenu impossible de certifier de quelle souche, connue ou inconnue, elle dérive. Mais ces remarques ne permettent aucunement de progresser dans la connaissance du mécanisme pratique par lequel le génotype conditionne l'élaboration du phénotype.

LA DIPHYLIE FONDAMENTALE DES EX-GYMNOLAEMATES

Nous utiliserons ici par commodité l'ancien terme de Gymnolaemates sous lequel était naguère désigné un ensemble artificiel de familles par opposition aux Phylactolaemates (qui, eux, constituent un ensemble d'organismes homogène et naturel, bien circonscrit), bien qu'il ne corresponde plus à une entité systématique réelle. Les Phylactolaemates sont en effet les seuls Bryozoaires à être vivipares et à être dépourvus de larves et de métamorphose, de même qu'ils sont incapables de générer un polypide de remplacement : dans ce groupe, une loge dont le polypide a dégénéré n'est plus fonctionnelle.

Les Bryozoaires autres que les Phylactolaemates se reproduisent par voie sexuée, concrétisée par l'élaboration de larves, qui subissent une métamorphose complète conduisant à la formation de l'ancestrula, loge primaire d'où sera issue une nouvelle colonie par bourgeonnement successif de zoécies-mères, puis de zoécies-filles ; l'accroissement numérique des zoïdes conduira progressivement à la formation d'une nouvelle colonie, composée parfois de milliers d'individus. Avant l'émission larvaire dans le milieu, les embryons se différencient en larves et sont incubés, le plus souvent jusqu'à maturité anatomique, dans une structure particulière et au contact d'un placenta. Cette structure (OSTROVSKY, 2013) peut être une loge incubatrice spécialisée, l'ovicelle, un sac membraneux externe ou une différenciation interne et localisée de la gaine tentaculaire. Compacte et continue chez les familles les plus évoluées, l'ovicelle sous sa forme ancestrale se présente dans les familles les plus primitives, par exemple les Tendridae (OSTROUMOFF, 1886 ; OCCHIPINTI AMBROGI & D'HONDT, 1981), comme un bouclier discontinu d'épines initialement non cohérentes entre elles, et dont des espèces de transition permettent de graduer les étapes phylogénétiques ultérieures de la différenciation.

Chez les Bryozoaires, deux modèles larvaires sont à opposer, le premier dans lequel il n'existe que 5 catégories larvaires épidermiques (D'HONDT, 1977b), le second qui en présente fondamentalement 12 (D'HONDT, 1976a, 1976b), qu'il s'agisse dans ce dernier cas des Cténostomes (tégument uniquement chitineux) ou des Cheilostomes (tégument calcaréo-chitineux), deux modèles que nous ne considérerons indépendamment que plus loin.

Dans le cas à 12 catégories cellulaires, il peut exister outre le modèle fondamental deux types d'exceptions :

1) l'absence de l'une de ces catégories suite à la nécrose des macromères correspondants au début de l'embryogenèse ; aussi, la lignée cellulaire correspondante fait-elle défaut chez la larve (Vésicularines) ;

2) l'un de ces types cellulaires peut se différencier histologiquement ou acquérir une disposition un peu différente dans l'espace en fonction des taxons (corona des cyphonautes ; tissu supra-coronal des mêmes Cyphonautes, dont certaines des cellules se sont tellement transformées qu'elles paraissent former en apparence et à tort un treizième modèle cellulaire, le « polster »). Contrairement à ce que nous avons précédemment admis (D'HONDT, 1976a, 1976b ; D'HONDT, sous presse) en faisant référence à KUPELWIESER (1906), le « polster » ne constitue pas en fait un tissu indépendant (voir ci-après) ; ceci nous permet de rectifier l'ambiguïté ou l'erreur figurant dans la littérature antérieure et que nous avons nous-même reprise, selon laquelle les Malacostèges constitueraient une exception à la règle générale des Eurystomes en possédant une lignée épidermique supplémentaire. Nous en discuterons plus loin.

LE CAS DES CHEILOSTOMES

Comme dans les pages ci-dessus, nous opposerons les Neocheilostomina aux Malacostèges (auxquels il faut peut-être associer les Scrupariines). Nous rappellerons

que nous avons limité (D'HONDT, 2012) le terme de « cyphonautes » aux seules larves de Cheilostomes Malacostèges, leur organisation différant de celles des larves à coquille bivalve présentes chez quelques familles de Cténostomes.

Remarque : Selon JACKSON & CHEETHAM (1994), la théorie des équilibres ponctués est supportée par l'étude phylogénétique des caractères généraux des Bryozoaires. Mais ces auteurs ont surtout travaillé sur du matériel fossile et n'ont fondé leurs conclusions que sur l'étude des exosquelettes, ce qui nous a conduit à relativiser leurs interprétations.

A – SITUATION GÉNÉRALE (NEOCHEILOSTOMINA)

En raison de la possession en commun d'un même type larvaire et de métamorphose, nous réunirons en un même ensemble les Flustrina et les Ascophorina, deux subdivisions fondées en fait sur un caractère imaginal, la structure de la paroi frontale des zoécies adultes (absence ou différenciation d'un sac compensateur, l'asque, en liaison avec le développement, la rigidité et la calcification de la face supérieure de la loge). Nous rappellerons que les quatre subdivisions majeures des Ascophorina admises ou créées par GORDON (1989) correspondent à différents états de différenciation et de complexification de l'asque et en graduent l'évolution ; nous les estimons de ce fait comme valides et justifiées. Les Ascophorina pourraient procéder d'une souche proche de celle de la famille Calloporidae, les plus simples d'entre eux (Cribrimorphes) apparaissant comme des Calloporidae densément recouvertes d'épines frontales.

Nous considérerons indépendamment le cas de la famille Thalamoporellidae (rangée dans les Flustrellina). Celle-ci se caractérise par un zoarium segmenté, ses aviculaires et par la possession d'ovicelles (de forme et de genèse d'ailleurs un peu aberrantes). Ces ovicelles se différencient à partir de deux primordiums latéraux au lieu de l'être par un seul, axial, chez les autres Neocheilostomina. Nous considérons avec réserves les informations trouvées dans la littérature sur l'anatomie larvaire. Cette dernière présenterait un tissu palléal déjà dévaginé avant même l'émission larvaire (comme chez les Malacostèges et les Flustrellidridae), mais sans différenciation de coquille, et dont la surface externe serait ornée de nombreuses papilles évoquant de possibles sites de rejet de sécrétion cuticulaire. Les colonies de Thalamoporellidae sont parsemées de nœuds chitineux séparant des entre-nœuds calcaires ; mais ceci ne nous semble pas devoir être une caractéristique phylogénétique de la famille puisqu'un tel port zoarial s'observe chez des familles isolées de Cyclostomes (Crisiidae), de Pseudomalacostèges (Cellariidae) et d'Ascophorina (Margarettidae), mais pas chez tous les genres de certaines de celles-ci (Cellariidae, par exemple).

B – CAS DES MALACOSTÈGES ET PROBLÈME DU « POLSTER »

KUPELWIESER (1906) a montré que la larve cyphonaute des Malacostèges était d'une complexité structurale inhabituelle par rapport à celles des autres Cheilostomes. Elle présente en premier lieu la caractéristique d'être recouverte d'une

coquille bivalve ; cette coquille est apparemment chitino-calcaire. La structure des cyphonautes est à considérer doublement, à la fois sous un angle évolutif (celui d'une lignée génétiquement divergente, sinon paraphylétique, par rapport aux autres Cheilostomes), et d'un point de vue adaptatif.

Contrairement aux autres larves de Malacostèges, le cyphonaute n'est pas émis après avoir achevé sa maturation anatomique, mais encore à l'état d'embryon ; il n'a alors atteint ni sa forme ni ses dimensions définitives, n'a pas encore acquis ses valves, et est donc certainement bien loin d'avoir acquis sa maturation physiologique (dont l'aptitude à la métamorphose). Comme chez les autres larves de Bryozoaires, sans doute cette aptitude ne se manifeste-t-elle que quelques dizaines de minutes avant l'apparition d'un comportement natatoire caractéristique aux alentours du substrat, qui signifie que la larve est capable d'assurer sa métamorphose. Le cyphonaute est ainsi capable de vivre plusieurs semaines dans le plancton (ATKINS, 1955) en menant successivement une vie lécitotrophe puis planctotrophe, puisque son tube digestif incomplètement formé lors de la « ponte » est ensuite anatomiquement achevé et fonctionnel. Sa forme caractéristique, avec un corps triangulaire en observation de profil et comprimé latéro-latéralement, lui permet *a priori* d'avoir une forme plus aérodynamique pour se mouvoir, même si son déplacement semble autant passif, sous l'effet des courants, qu'actif ; lors du déplacement, la larve est couchée sur le côté et effectue un mouvement ascendant selon une spirale. Enfin, différentes adaptations dont la fonction n'a jamais été étudiée ont certainement un rôle fonctionnel efficace ; ainsi les cellules de la corona (Fig. 1) des cyphonautes diffèrent-elles le long du corps en fonction de leur emplacement, mais aussi dans le sens vertical puisque cette corona est elle-même formée de plusieurs rangées successives de cellules dont les plus proches topographiquement du « polster » sont biciliées. Cette plurisériation coronale serait à interpréter comme un caractère primitif, étant donné que la corona des larves de Cyclostomes, considérées comme les plus primitives, constitue un épithélium multicilié occupant les flancs de la larve sur toute leur hauteur, et que les larves paracyphonautes des Cténostomes Hislopiidae présentent quant à elles une corona paucistratifiée aux deux extrémités du corps (mais monostratifiée sur la plus grande partie de sa longueur). Sur ce point, le cyphonaute apparaît comme une larve primitive, adaptée à un certain mode de vie (planctonique), mais de structure complexe par comparaison avec celles des autres Eurystomes ; enfin, selon les espèces, le tout jeune cyphonaute paraît dépourvu de valves ou ne les présenter qu'à l'état de primordium, avant de s'accroître ultérieurement, et ce point nécessite des observations complémentaires.

Par ailleurs, le sac interne des cyphonautes est constitué de cellules d'un modèle actuellement unique chez les larves de Bryozoaires, renfermant des noyaux parfois très gros (jusqu'à 6 μm de diamètre) et surtout de très volumineuses vacuoles chromaffines apparemment lipidiques et contenant un faisceau de canalicules anastomosés, plus ou moins concentriques, reliés par un feutrage transversal de microfibrilles très serrées (Fig. 3 et 4).

Les observations de KUPELWIESER (1906), confirmées par les nôtres, montrent qu'entre, d'une part, le tissu palléal et le tissu infrapalléal qui s'achèvent au niveau du bord libre des valves et, d'autre part, la corona rejetée entre les valves du côté oral, s'étend un tissu épithélial épaissi, au cytoplasme très dense, riche en grosses vacuoles comprimées les unes contre les autres, que cet auteur a désigné sous le nom de « polster ». Selon l'interprétation alors fautive de D'HONDT (1976a) que nous rectifions ici, cet épiderme épaissi paraissait être, en allant du pôle aboral vers le pôle oral, constitué de deux tissus successifs différents bien que cytologiquement très proches, le premier formé d'un seul anneau de cellules, le second constitué de plusieurs de rangées cellulaires successives, et respectivement désignés par d'Hondt comme tissu supracoronal et comme « polster ». Ils avaient en commun d'être pauvres en mitochondries, d'avoir de gros noyaux aplatis de forme irrégulière ($3,5 \times 2,2 \mu\text{m}$) situés en périphérie et avec un nucléole globuleux de $1 \mu\text{m}$ et, d'autre part, de ne présenter en surface que de rares et discrètes microvillosités. La différence entre ces deux tissus supposés venait de ce que le premier ne présentait que de petites vacuoles, et que celles, très volumineuses, observées par KUPELWIESER (1906) n'étaient présentes que dans le second. En fait, de nouvelles observations (inédit) ont confirmé que ces supposés deux types de cellules n'en constituaient réellement qu'un seul. En pratique, les cellules de la région supérieure du « polster » sont aplaties à leur sommet ; l'erreur d'interprétation vient de ce qu'elles débutent par une région aplatie superficielle, dans laquelle les grosses vacuoles ne peuvent pas pénétrer. Aussi ces vacuoles sont-elles concentrées dans la partie la plus épaisse du « polster », là où elles peuvent trouver place ; *de facto* l'épaississement correspondant forme un anneau épidermique qui repousse et déprime le mésoderme vers l'intérieur de l'animal (Fig. 2). Ainsi, il n'existe là en réalité qu'un seul tissu, le tissu supracoronal, qui se différencie localement en coussinet glandulaire. En conséquence, l'hypothèse selon laquelle le « polster » aurait constitué une treizième et aberrante catégorie tissulaire épidermique est erronée et le cyphonaute correspond au plan larvaire normal des Eurystomes.

LE CAS DES CTÉNOSTOMES

En ce qui concerne les Cténostomes, le développement des espèces perforantes est inconnu. Celui des genres psammicoles vivant dans les fonds marins : Clavoporidae (qui se présentent comme des Alcyonidiidae pédonculés avec une gradation et une spécialisation dans l'évolution du pied), Pachyzoontidae et Monobryozoontidae (qui sont sans doute aussi à rapprocher aussi des Alcyonidiidae en raison de leur organisation) l'est également, tout comme celui de quelques familles, y compris mineures (Bathyalozoontidae, Buskiidae, Arachnidiidae). D'autre part, nous ne disposons que d'informations ponctuelles sur les larves d'autres familles ; ainsi n'est-il pas certain que celles des Triticellidae finissent par posséder une coquille bivalve en avançant en âge ; celles des Victorellidae et des Paludicellidae nécessitent une re-description.

L'orifice oral des Hislopiidae présente des analogies (ou des homologies) avec celui des Flustrellididae, avec transformation d'une lèvre de l'orifice de façon à

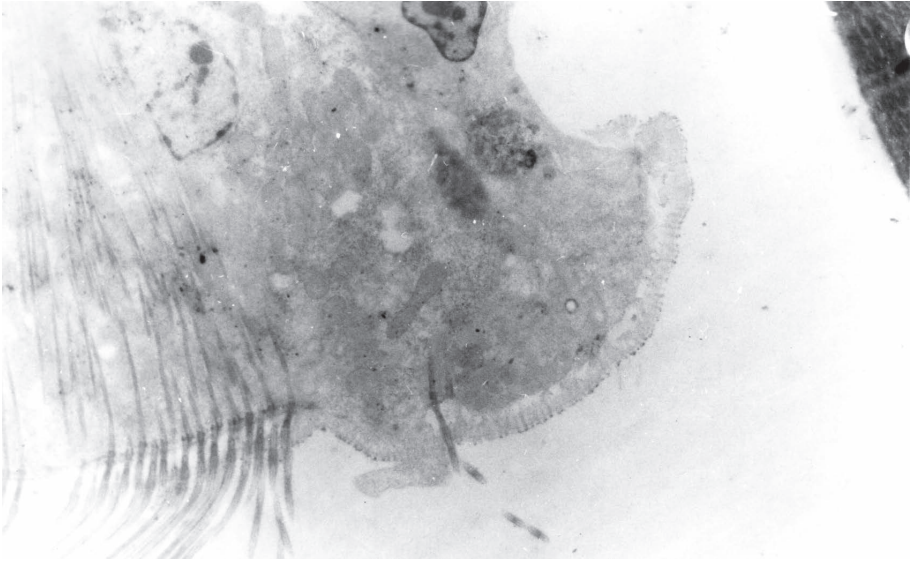


Figure 1. Cyphonaute de *Membranipora membranacea*. Cellules du « polster ». $\times 4600$.

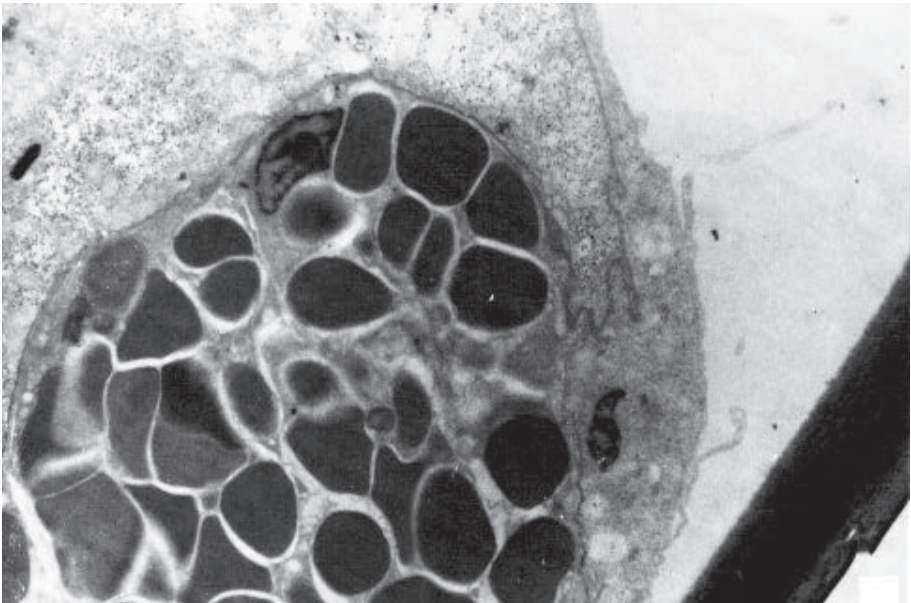


Figure 2. Cyphonaute de *Membranipora membranacea*. Cellules du « polster ». $\times 15200$.

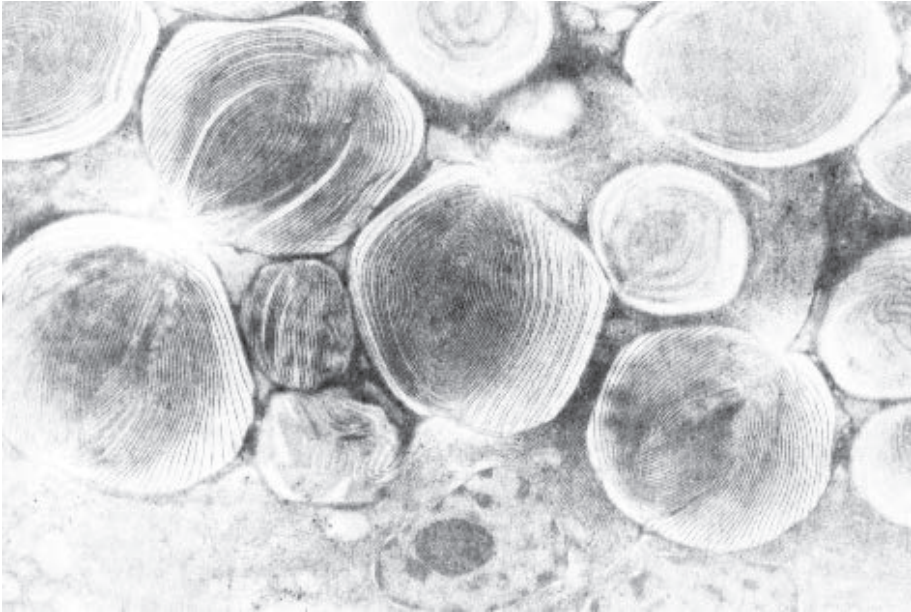


Figure 3. Cyphonaute de *Membranipora membranacea*. Vacuoles du sac interne. $\times 4600$.

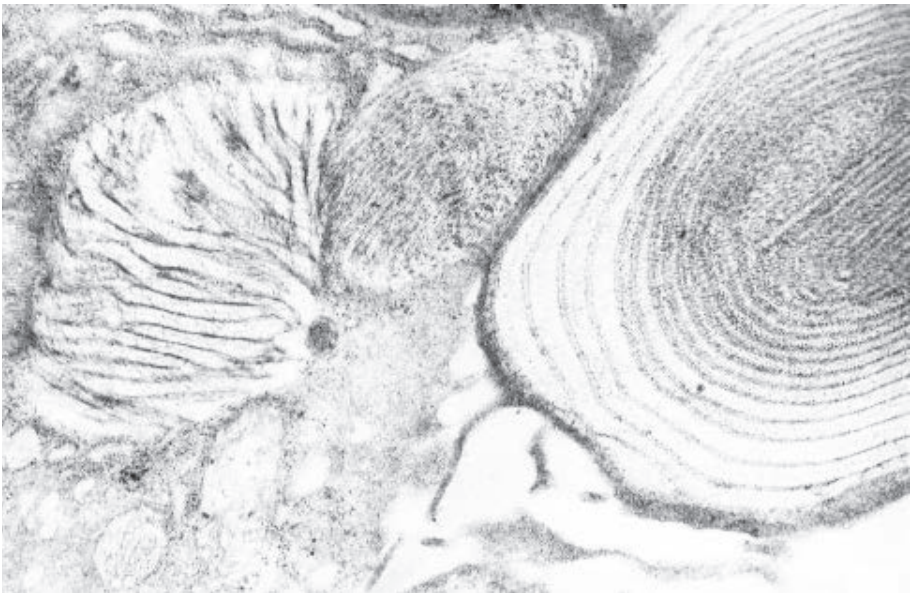


Figure 4. Cyphonaute de *Membranipora membranacea*. Vacuoles du sac interne (agrandissement partiel du cliché précédent). $\times 10600$.

former une sorte d'opercule et épaissement quadrangulaire cuticularisé des bords aperturaux ; ces caractères permettent de présumer qu'elles descendent d'une souche commune. Si les Flustrellidridae présentent un type coenozoécial particulier, nous estimons plausible l'hypothèse d'une origine commune des deux familles. Par ailleurs, les Flustrellidridae présentent, comme les Alcyonidiidae – elles sans coquille – (et sans doute aussi les Alcyonidioidesidae et les autres familles à larves bivalves), une musculature adductrice reliant les côtés gauche et droit du tissu palléal (D'HONDT, 1973a). Sans doute s'agit-il là d'un caractère vestigiel, témoignant d'une plésiomorphie commune entre les Alcyonidiidae et les Flustrellidridae. Enfin, les Alcyonidioidesidae ont le même port zoarial et la même structure zoéciale que les Alcyonidiidae, et nous les supposons issues d'un « tronc » évolutif commun, mais leur séparation peut résulter de l'influence modificatrice d'un gène régulateur ou homéotique sur une partie des rejets procédant de ce « tronc ». Nous les considérons comme proches de la base de deux lignées évolutives divergentes, pas obligatoirement en ligne directe. La première conduirait vers les Alcyonidiidae (larves columniforme lécitotrophes) puis vers des organismes plus complexes, ceux-ci étant concrétisées au départ par les *Alcyonidium* au zoarium lobé et, enfin, aux modèles successifs d'organisation de plus en plus spécialisés des types *Cephaloalcyonidium*, *Clavopora*, *Ascorhiza*, *Metalcyonidium* et *Pseudalcyonidium*. La deuxième, constituée par les Alcyonidioidesidae (larves aplaties bivalves, présumées, au moins pour certaines d'entre elles, planctotrophes), situées (sans que ce soit nécessairement en ligne directe) dans la direction évolutive conduisant aux Triticellidae et aux Farrellidae.

Les Vesicularines constituent une lignée phylogénétique spécialisée caractérisée par la disparition du sac interne et l'hyper-développement, dissymétrique vers l'arrière, du tissu palléal (D'HONDT, 1977c), ainsi que par l'allongement du collet pendant le développement embryonnaire. Ils se situent selon toute vraisemblance dans une lignée paraphylétique des familles traitées au paragraphe précédent.

Les larves des Alcyonidioidesidae sont adaptées à la vie planctonique et sont émises à maturité tout comme celles des Alcyonidiidae et des Flustrellidridae et contrairement à celles des Triticellidae. Comme les cyphonautes de Cheilostomes dont elles sont très éloignées phylogénétiquement, les larves de Triticellidae sont rejetées à un stade immature ; elles constituent le seul cas actuellement connu de « ponte » à un stade encore embryonnaire chez les Cténostomes, analogue en cela à celui des Malacostéges chez les Cheilostomes.

Rappelons enfin que les Eurystomes les plus primitifs, selon les informations paléontologiques dont nous disposons, ont des colonies unisériées. Ce morphotype est présenté par certains Cheilostomes du Jurassique (exemple : genre *Pyriporopsis*) et différents Cténostomes, tels les Arachnidiidae, dont les larves sont inconnues et de l'étude desquelles on peut attendre beaucoup.

La distinction entre Alcyonidiidae et Alcyonidioidesidae, impossible par des caractères externes mais seulement par l'anatomie larvaire (ce qui a longtemps

conduit les systématiciens à n'y reconnaître qu'un seul genre), illustre les regrets de BOERO (2010) concernant l'abandon par les taxinomistes des critères biologiques (ce qu'il qualifie de « stupidity ») au détriment des arguments plus ou moins significatifs apportés des molécularistes.

DISCUSSION

Les reconstitutions phylogénétiques des Bryozoaires actuellement proposées reposent sur des critères de calcification et de complexité de la structure et de l'ornementation de l'exosquelette, c'est-à-dire seulement sur une partie des critères diagnostiques utilisables, ceux qui relèvent de la morpho-anatomie d'une seule structure, et qui ne constituent souvent que des phénotypes révélateurs d'apomorphies. Elles négligent les caractères ontogénétiques discernables par des études morphogénétiques comparées et expérimentales qui procèderaient quant à elles de plésiomorphies.

Pour tenter de reconstituer l'évolution d'un groupe zoologique, quel que soit son niveau dans la classification animale, il importe de prendre en compte les caractères les plus variés et diversifiés (tout en sachant d'une part que l'expression d'un même gène peut intervenir sur la différenciation de plusieurs caractères apparemment non corrélés et d'autre part que plusieurs gènes peuvent intervenir en synergie sur l'expression d'un seul caractère) ; mais il est important aussi de connaître et d'évaluer le « poids » relatif des critères pris en considération, et de ne pas accorder la même importance aux critères fondamentaux plésiomorphes et aux critères dérivés apomorphes, ceux-ci n'intervenant qu'aux niveaux des taxons de rang inférieur, donc des fins potentielles de lignées. Plus un critère est significatif par rapport à d'autres, plus il intervient précocement en début de lignée phylogénétique à l'intérieur du groupe zoologique considéré, de toute façon, le plus tôt possible avant sa ramification et sa diversification évolutive ; il concerne alors un nombre élevé de taxons et d'organismes et s'avère déterminant. L'étude de l'ontogenèse d'un groupe d'animaux précède et nous semble devoir prédominer sur celle des caractères apparus plus tardivement au cours de sa phylogenèse et sa diversification pendant l'évolution, quels que soient les facteurs intervenant alors sur celle-ci au travers de ses ramifications. Toutefois, une phylogénie doit reposer sur la prise en compte intégrale de l'ensemble des résultats fournis par tous les moyens d'étude des organismes incriminés, même si leur « poids » doit être quantifié et relativisé par la suite, et non pas sur la seule considération de ses apomorphies tardives ne reposant que sur un nombre restreint de paramètres comparatifs, la priorité revenant aux plus ancestraux. Dans le cas des Bryozoaires, fonder une reconstitution évolutive de ce groupe sur la seule considération des caractères squelettiques ne peut que s'avérer insuffisant, à plus forte raison quand il s'agit d'organismes non fossilisables comme les Cténostomes ; c'est un choix trop aléatoire pour permettre d'apprécier cette phylogénie dans toute sa plénitude.

La diversité du « monde » des Bryozoaires s'est progressivement révélée, au cours des générations de chercheurs, d'une grande richesse de morphotypes zoéciaux

et zoariaux, de modèles de métamorphoses et de morphogenèses, aux conséquences inimaginables pour nos prédécesseurs. Ils sont obtenus et s'expriment par des voies morphogénétiques nombreuses et variées, mais qui conduisent toutes à édifier une loge fondatrice d'une structure uniforme, l'ancestrula ; ceci indépendamment des vicissitudes et des complications morphogénétiques au terme desquelles elle a été élaborée. Les colonies de Bryozoaires qui en dérivent peuvent être sessiles, planctoniques, mobiles, pélagiques ou benthiques, parfois dotées d'un mouvement d'ensemble coordonné comme dans le cas des Lunulitiformes. Si les colonies de certaines familles peuvent être uniquement dressées ou exclusivement encroûtantes, les deux ports coloniaux peuvent coexister à l'intérieur d'une même famille. Ce port peut même dans quelques cas, et en particulier chez les Cyclostomes, varier en fonction des conditions de milieu pour une espèce donnée. Les critères morphologiques peuvent donc ne pas constituer toujours (et seuls) un critère irréfutable de classification et de détermination.

Les stolons, les formations pseudostoloniales et les rhizoïdes ne se rencontrent que de façon sporadique dans les différents grands taxons de Bryozoaires, et ne constituent pas en eux-mêmes des critères systématiques suffisants. En revanche, la région du stolon qui possède la capacité de bourgeonnement des autozoécies (Vésicularines) peut varier topographiquement et en longueur selon les espèces d'un même genre. La présence d'un gésier est significative, car constituant un caractère exceptionnel spécifique de quelques familles de Cténostomes et de Cheilostomes. Selon les taxons, notamment chez les espèces calcifiées, les épines frontales ont des relations différentes avec la zoécie sur laquelle elles sont implantées, se formant ou non à partir du cadre zoécial, qu'elles soient creuses ou non et, dans le premier cas, susceptibles de renfermer un diverticule épidermique sinon cœlomique, ou de constituer une coénozoécie indépendante de la loge-mère qui les porte. Il résulte de ces quelques exemples que la compréhension des grandes directions et des étapes de l'évolution des Bryozoaires doit donc originellement reposer sur la biologie du développement ; ceci même si l'étude des morphologies zoariale et zoéciale permettent de l'affiner dans le détail, en témoignant du rayonnement évolutif qui concrétisera dans la suite de l'évolution la richesse génétique potentielle des lignées correspondantes.

Il est possible, sur de telles bases, de rectifier des apparentements, artefactuels ou artificiels, entre taxons et reposant sur des convergences ou des caractères apomorphes en restaurant à la juste place, fondamentale, les caractères biologiques. Ceux-ci résultent d'une dynamique en constante évolution, alors que les critères apportés par la paléontologie sont statiques, figés et partiels, sans référence au développement actif, à l'anatomie et à la cytologie comparées. Il ne faut quand même pas oublier que, dans d'autres groupes zoologiques, l'anatomie apporte des arguments essentiels (par exemple dans la systématique et la phylogénie des oiseaux, ou pour suivre l'origine et la diversification des Insectes à partir de lignées de Crustacés).

En conclusion, la diversité des Bryozoaires ne peut se comprendre qu'au travers de l'étude de leur développement pré-ancestrulaire, et leur phylogénie s'explique dès

l'abord par la diversité exceptionnelle des modèles ontogénétiques présents dans ce groupe ; à partir de ces modèles biologiques, s'ouvre une perspective de thématiques descriptives et expérimentales d'une richesse exceptionnelle. Les Bryozoaires proposent et présentent un panorama de recherches d'avenir largement ouvertes aux chercheurs, allant de l'embryon vers la larve et, au-delà, en direction la métamorphose. Les Bryozoaires constituent certainement l'un des matériaux biologiques et l'un des modèles les plus propices pour établir une classification rationnelle et phylogénétique sur l'ontogénie et la morphogenèse d'un groupe zoologique ; mais ils représentent aussi un matériel expérimental prometteur aux possibilités encore très insuffisamment explorées.

CONCLUSION

Une classification phylogénétique des Bryozoaires peut se concrétiser comme suit en fonction des connaissances sur les différentes étapes de leur développement, du moins à partir de ceux d'entre eux qui constituent des modèles biologiques suffisamment bien connus.

- Les Phylactolaemates, vivipares et sans émission de larves, constituent une lignée paraphylétique indépendante.

- Les Bryozoaires larvipares et présentant une métamorphose larvaire constituent eux-mêmes deux lignées paraphylétiques d'un rang inférieur : les Stenolaemates (en extrapolant, peut-être téméairement, les informations acquises sur les seuls Cyclostomes) et les Eurystomes. Ces derniers sont eux-mêmes polyphylétiques, scindés, en raison de la nature chimique de leur tégument, en Cténostomes (chitineux) et Cheilostomes (calcaréo-chitineux).

- Chez les Cheilostomes, il est possible que la calcification ait été acquise à deux reprises, dans deux lignées distinctes, d'une part par les Malacostèges et peut-être les Scrupariines, d'autre part par les Neocheilostomidea, la constitution larvaire de ces dernières paraissant plus proche de celle des Cténostomes supposés les plus primitifs que de celle des Malacostèges. Sur des critères imaginaires, les Neocheilostomidea (à l'exception de quelques taxons énigmatiques, comme la famille Aeteidae, laissés en dehors de ce système) ont été scindés en Flustrida et Ascophorida. Chez ces derniers, les quatre grandes subdivisions reconnues ou confirmées par GORDON (1989) graduent les différentes grandes étapes de leur évolution apomorphe.

- Le cas des Thalamoporellidae (Cheilostomes, Flustrida), dont le mode de formation de l'ovicelle est déjà particulier, demeure par ailleurs problématique en raison de ce que nous connaissons de sa morphologie larvaire présumée ; la place d'insertion de ce groupe dans la classification demeure discutable et à reconsidérer.

- La partition des Cyclostomes en deux lignées évolutives (en raison, chez l'une, de la dissociation puis de la reconstitution du jeune embryon et, chez l'autre, du maintien de son intégrité) a-t-elle une signification phylogénétique en permettant de reconnaître deux lignées évolutives ? N'y en aurait-il pas davantage, compte tenu de la diversité des Stenolaemates ? Le port de la colonie est par ailleurs tout à fait différent dans ces deux modèles.

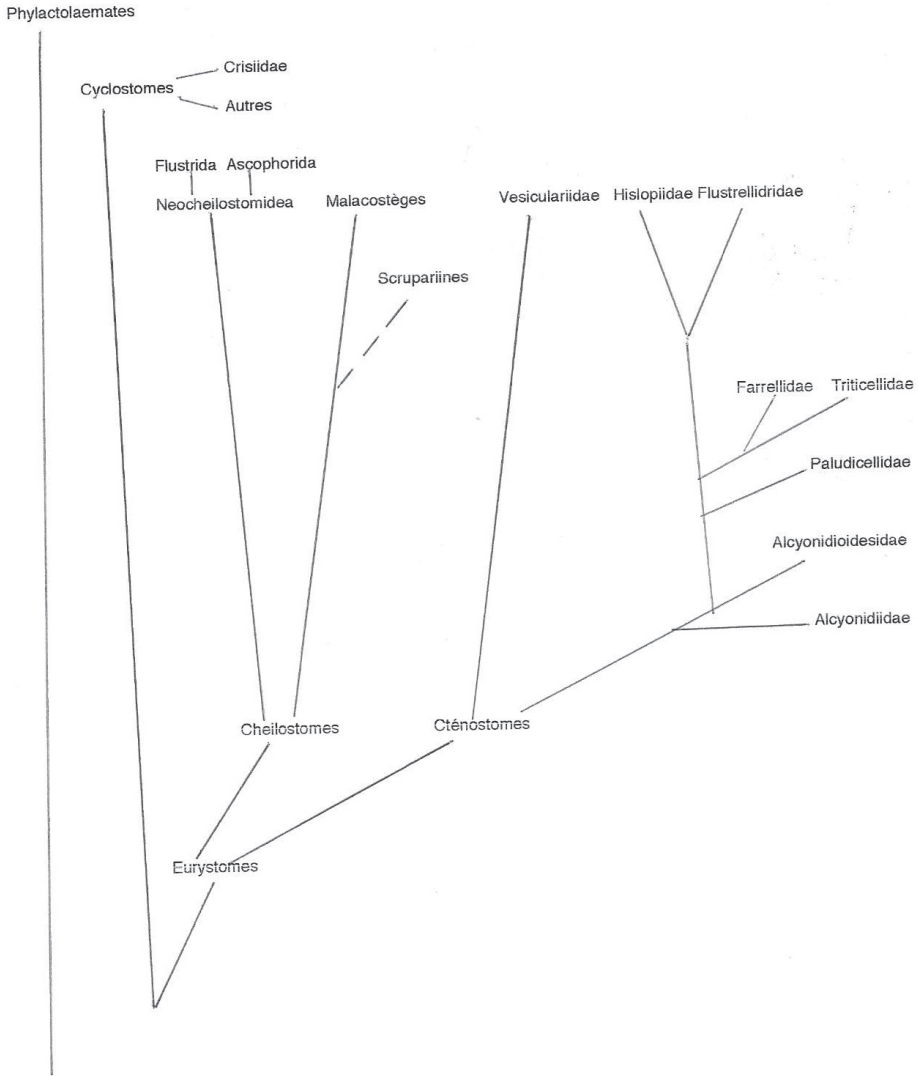


Figure 5. Proposition de reconstitution phylogénétique, limitée aux groupes de Bryozoaires dont le développement est convenablement connu (sans tenir compte de leur rang taxinomique) (la longueur relative des branches, adoptée pour la clarté de l'illustration, n'a aucune signification quantitative).

- Les ordres de Cténostomes constituent un véritable puzzle. Certains d'entre eux ont des larves « classiques », d'autres bivalves avec des aberrations anatomiques, d'autres présentent des nécroses ou des différenciations particulières de certains organes ; quelques-unes ont une morphologie intermédiaire entre le modèle normal et le modèle cyphonaute, avec ou sans coquille. Ce groupe a dû faire l'objet d'une considérable diversification et d'un buissonnement évolutif très complexe durant les temps géologiques ; mais l'absence de fossiles nous interdit toujours d'en reconstituer l'histoire.

- Les Alcyonidiidae et les Alcyonidioidesidae se situent vraisemblablement vers le point de départ de deux lignées évolutives divergentes ; la différenciation de l'une ou l'autre d'entre elles est peut-être survenue sous l'effet d'une mutation drastique (gènes régulateurs ou homéotiques ?). La musculature transversale des Alcyonidiidae (sans coquilles) est l'équivalent d'une musculature intervalvaire et traduit leur plus grande parenté potentielle avec les Flustrellidridae qu'avec les Vésicularines.

La classification présomptive qui résulte de ces considérations (Fig. 6) est fondée sur une analyse récemment publiée ici-même (D'HONDT, 2018) et diffère donc par certains côtés de celles que nous avons précédemment proposées (D'HONDT, 1986, 2010) et dans lesquelles nous accordions un place plus importante et plus centrale aux Hislopiidae dans le déroulement de l'évolution des Bryozoaires. Elle devra évidemment être confrontée à l'épreuve des faits lorsque nos lacunes dans la connaissance du développement de certaines lignées de Bryozoaires auront été comblées. Mais elle semble la plus rationnelle dans l'état actuel des données encore partielles dont nous disposons.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ATKINS D., 1955. The cyphonautes larvae of the Plymouth area and the metamorphosis of *Membranipora membranacea* (L.). *J. marine biological Assoc. United Kingdom*, 34: 441-449.
- BOERO F., 2010. The study of species in era of biology: a tale of stupidity. *Diversity*, 2: 115-126.
- COHEN B.L., STARK S., GAWTHORP A.B., BURKE M.E. & THAYER C.W., 1998a. Correlation of articulate Brachiopods nuclear and mitochondrial genes trees and clade-based redefinition of protostomes (Protostomozoa) and deuterostomes (Deuterostomozoa). *Proc. Royal Soc. London*, B, 265: 2039-2061.
- COHEN B.L., GAWTHORP A.B. & CAVALIER-SMITH, T., 1998b. Molecular phylogeny of Brachiopods and Prononids based on nuclear-encoded small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Proc. Royal Soc. London*, B, 353: 475-482.
- COOK P. L., 1977. Early colony development in *Aetea* (Bryozoa). *American Naturalist*, 116: 55-61.
- DEUTSCH J., 2012. *Le gène, un concept en évolution*. Ed. Seuil, 210 p.
- GORDON D.P., 1989. *The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata (Cheilostomatida Ascophorina) from the western South island continental shelf and slope*. New Zealand Oceanographic Institute, Mem. 97: 1-158.
- GORDON D.P. & SPENCER JONES M., 2013. The amathiiform Ctenostomata (Phylum Bryozoa) of New Zealand, including four new species, two of them of probable alien origin. *Zootaxa*, 3647 (1): 75-95.
- HONDT J.-L. D', 1973a. La musculature de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall), Bryozoaire Cténostome. Comparaison avec la musculature larvaire d'autres Bryozoaires Eurystomes. *C. R. séances Acad. Sc. Paris*, 276 (9), D : 1449-1452.
- HONDT J.-L. D', 1973b. Étude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 114 (4) : 537-602.

- HONDT J.-L. D', 1974. La métamorphose larvaire et la formation du « cystide » chez *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 (4) : 577-606.
- HONDT J.-L. D', 1976a. *Les larves, la métamorphose larvaire et la morphogénèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates (Étude anatomique et ultrastructurale)*. Th. Doct. État, 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. Évolution des lignées cellulaires larvaires des Bryozoaires Gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogénèse ancestrale. *Bull. Soc. zool. France*, 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 histogénèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816), Bryozoaire Cyclostome (Articulata). *Zoologica Scripta*, 6 (1) : 55-60.
- HONDT J.-L. D' 1977c. Structure larvaire et histogénèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryozoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 118 (2) : 211-243.
- HONDT J.-L. D', 1977d. Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogénèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, 123 (3): 463-483.
- HONDT J.-L. D', 1986. État des connaissances sur la position phylogénétique et l'évolution des Bryozoaires. *Bolletino di Zoologia*, 53 : 247-269.
- 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. 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. Soc. zool. France*, 137 (1-4) : 259-290.
- HONDT J.-L. D', 2015. *Quelques aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires*. Société zoologique de France (éd.). Mém. n°45 (publié à compte d'auteur), 151 p.
- HONDT J.-L. D', 2016. Biosystématique actualisée des Bryozoaires Cténostomes. *Bull. Soc. zool. France*, 141 (1) : 15-23.
- 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', (sous presse). Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversité morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Bolletino di Museo Regionale di Scienze naturali di Torino*.
- JACKSON J.B.C. & CHEETHAM A.M., 1994. Phylogeny reconstruction of the tempo of speciation in Cheilostome Bryozoa. *Phylogeny*, 20 (4): 407-423.
- KUPELWIESER H., 1906. Untersuchungen über des feineren Bau and die Metamorphose of Cyphonautes. *Zoologica* (Stutt.), 97: 1-50.
- NIELSEN C., 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans. *Ophelia*, 7: 217-256.
- OCCHIPINTI AMBROGI A. & D'HONDT J.-L., 1981. *Distribution of Bryozoans in brackish waters of Italy*. In : Recent and fossil Bryozoa, G. P. Larwood & C. Nilsen (eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg: 191-198.
- OSTROUMOFF A.A., 1886. Contribution à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires du golfe de Sebastopol. *Archives slaves de Zoologie*, 557-569, 8-25, 184-190 et 329-355.
- OSTROVSKY A. N., 2013. *Evolution of sexual reproduction in marine invertebrates. Exemple of Gymnolaemate Bryozoans*. Springer Verlag, Dordrecht, Heidelberg, New York & London, 387 p.
- PHILIPPE H., BRINCKMANN H., AVROW D.V., LITTLEWOOD D.T.J., MANUEL M., WÖRHEIDE G. & BOURAIN D., 2011. Resolving difficult phylogenetic questions: why more sequences are not enough. *PLoS Biol.*, N° 9-1000602.
- SAMADI S. & BARBEROUSSE A., 2006. The tree, the mechanisms and the species. *Biol. J. Linnaean Soc.*, 89: 509-521.
- STRICKER S.A., REED, G.C. & ZIMMER R.L., 1988. The cyphonautes larvae of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. I. General morphology, body wall and gut. *Can. J. Zoology*, 66: 368-383.
- ZIMMER R.L. & WOOLLACOTT R.M., 1977. *Structure and classification of gymnolaemate larvae*. In : Biology of Bryozoans, R.M. Woollacott & R. L. Zimmer (eds.), Acad. Press, New York: 57-89.

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

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 88 Fascicule 3-4 Mars - Avril 2019

SOMMAIRE

Bange C. – Sur la présence ancienne de <i>Cryptogramma crispa</i> (Pteridophyta, Filicales) au Pilat et dans les monts de Tarare.....	62-66
Brunet-Lecomte P. – Observation de deux campagnols des champs <i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778) (Rodentia, Arvicolinae) caractérisés par une troisième molaire supérieure atypique.....	67-70
D'Hondt J.L. – Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques.....	71-88
Nikol'skii A.A., Vanisova E.A. & Ramousse R. – Dénudation naturelle d'un terrier de marmotte de l'Himalaya, <i>Marmota himalayana</i> Hodgson (1841).....	89-96
Matocq A. & Streito J.C. – Présence dans le sud de la France du rare <i>Pilophorus scutellaris</i> Reuter, 1902 (Hemiptera, Heteroptera, Phylinae, Pilophorini).....	97-100
Roubaudi L. – Mini-session dans l'Aude : le massif de la Clape et le littoral (18-20 mai 2018).....	101-112

Couverture : Les Goules, dans la montagne de La Clape (Aude). Crédit : Didier Roubaudi

CONTENTS

Bange C. – <i>Cryptogramma crispa</i> (Pteridophyta, Filicales) in Pilat and Tarare mountains (Auvergne-Rhône-Alpes, France).....	62-66
Brunet-Lecomte P. – Observation of two common voles <i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778) (Rodentia, Arvicolinae) characterized by an atypical third upper molar.....	67-70
D'Hondt J.L. – Phylogeny of the Bryozoa actualized on biological and ontogenetical characters.....	71-88
Nikol'skii A.A., Vanisova E.A. & Ramousse R. – Unique natural denudation of Himalayan marmot <i>Marmota himalayana</i> Hodgson (1841) burrow.....	89-96
Matocq A. & Streito J.C. – Presence in the south of France of the rare <i>Pilophorus scutellaris</i> Reuter, 1902 (Hemiptera, Heteroptera, Phylinae, Pilophorini).....	97-100
Roubaudi L. – Session in Aude department: La Clape (18-20 May, 2018).....	101-112

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 - N° d'inscription à la CPPAP : 0719G85671

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

Imprimé en France • Dépôt légal : mars 2019

Copyright © 2019 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.