



*Bulletin*  
*de la*

# SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



# **Sur l'intérêt systématique possible des inclusions cytoplasmiques précuticulaires chez les larves de Bryozoaires**

**Jean-Loup d'Hondt**

Muséum national d'Histoire naturelle, Département « Adaptations du vivant », BOREA, 55 rue Buffon,  
75005 Paris - jean-loup.dhondt@mnhn.fr

Résumé – Essai d'interprétation des différents types d'inclusions cytoplasmiques précuticulaires présents dans les tissus exosquelettogènes de différents modèles de larves de Bryozoaires.

Mots-clés – Bryozoaires, larves, cytologie, inclusions précuticulaires.

## **On the interest of the various types of precuticular cytoplasmic inclusions in the larvae of Bryozoa**

Abstract – An attempt of interpretation of the various types of precuticular cytoplasmic inclusions present in the tissues from which the exoskeleton is issued in some models of Bryozoa larvae.

Key-words – Bryozoans, larvae, cytology, precuticular inclusions.

### INTRODUCTION

Les classes et les ordres de Bryozoaires ont été définis sur des caractères macroscopiques, essentiellement morphologiques, beaucoup plus secondairement anatomiques, au milieu du 19<sup>e</sup> siècle. Aussi, sur des bases aussi anciennes et partielles, ne tenant compte ni de la plupart des critères anatomiques, ni des critères développementaux, était-il compréhensible qu'une telle systématique laisse à désirer au fur et à mesure des progrès de la connaissance, et ait été progressivement corrigée. En prenant ainsi en compte et en intégrant de nouveaux caractères fondés sur l'embryologie, le développement larvaire, la métamorphose en plus largement les « parties molles » des organismes ; des caractères dont l'incidence avait à la fois une signification systématique et phylogénétique.

Certes, pour les paléontologues travaillant sur les Bryozoaires, la mise en œuvre de tels caractères ne pouvait être qu'une source de difficultés, puisqu'ils n'ont à leur disposition que l'exosquelette des organismes, la seule partie de ces organismes qui soit fossilisable et qu'ils n'ont pas accès ni à leur tissus, ni à leurs stades de développement – sauf parfois si les ancestrulas (loges fondatrices de la colonie, dont chacune est issue de la métamorphose d'une larve) sont par chance calcifiées – pas plus qu'à la dynamique de leur développement. Ils ne peuvent donc prendre en considération que des squelettes figés, et non les manifestations de la dynamique qui caractérise une biologie et une organogenèse. Dans certains cas, leurs reconstitutions phylogénétiques ou leurs assignations de genres déterminés à certains taxons de rang plus élevé peuvent n'être que subjectives ou aléatoires, ce dont on ne peut évidemment pas leur tenir rigueur. Une nouvelle classification générale des

Bryozoaires a été proposée par D'HONDT (2016) en tenant compte des connaissances les plus récentes sur le développement larvaire et la morphogenèse des Bryozoaires, et donc actuellement la plus proche possible de la réalité. Mais il faut bien être conscient qu'une telle systématique de ce groupe ne constitue qu'un instantané, puisque les larves, la métamorphose et la morphogenèse nous sont encore inconnues dans certaines lignées majeures de Bryozoaires et que leur classification ne pourra à présent être que précisée lorsque les lacunes correspondantes auront été comblées.

Depuis les études histologiques pionnières de CALVET (1900), la connaissance fine des larves et celle des stades de métamorphose et de morphogenèse des Bryozoaires ont considérablement évolué, même si seuls quelques modèles ont été étudiés dans le détail, et même si quelques autres plus superficiellement ; aussi ce matériel offre-t-il encore de nombreuses perspectives de recherche. Selon les lignées phylogénétiques de Bryozoaires, les larves ont une morphologie et une anatomie différentes, dont chacune influera sur le déroulement de la métamorphose qui est également caractéristique. Certaines des différences sont reconnaissables extérieurement, mais beaucoup ne le sont pas et le recours à l'étude anatomique et cytologique est alors nécessaire. Certains organes peuvent être présents chez certains types larvaires mais absents chez d'autres, ou selon les lignées être hyper-développés ou au contraire régressés, certains différenciés cytologiquement et fonctionnellement, d'autres non. Aussi en fonction des modèles larvo-morphogénétiques qui nous sont connus, il est possible d'identifier un certain nombre de types bien individualisés de développement : type *Alcyonidium*, type *Flustrellidra*, type *Bowerbankia*, type *Scrupocellaria-Microporella*, type Cyphonautes, type *Crisia*. Les types *Hislopi*a et ceux correspondant à quelques petites familles de Cténostomes sont trop imparfaitement connus pour pouvoir être pris en considération ici.

Ces différences entre modèles larvaires ont une origine génétique pré-programmée, qui entraîne la disparition de lignées cellulaires embryonnaires et par suite celle des tissus ou des organes de l'adulte qui auraient dû normalement en procéder. Certaines d'entre elles n'apparaissent même pas au début de l'embryogenèse, d'autres disparaissent au cours de celle-ci, cette régression pouvant alors s'accompagner d'un changement de fonction. D'autres interviennent au début de la métamorphose, mais se nécrosent après qu'elles ont accompli leur fonction ; d'autres persistent jusqu'à la fin de la métamorphose. Mais en fait très peu d'entre elles seront transmises de l'embryon à l'adulte (normalement, d'une part, 4 catégories de cellules ectodermiques et, d'autre part, les cellules mésodermiques, avec ou non un changement cytologique et de fonction) ; toutes les autres auront donc disparu à un moment ou à un autre du développement. Certaines disparitions de groupes cellulaires correspondent à des phénomènes d'apoptoses, tandis la transformation de quelques-unes des autres catégories de cellules en des types cellulaires cytologiquement et fonctionnellement différents selon les lignées évolutives de Bryozoaires est une caractéristique de cellules-souches (D'HONDT, 2018). Il n'a pas été, pour le moment, mis en évidence des phénomènes épigénétiques lors du développement des Bryozoaires (changements d'expression des gènes, mais qui ne modifient pas les séquences d'ADN, qui sont mémorisés, mais susceptibles de s'effacer et donc réversibles sous l'influence de certains facteurs).

Parmi les tissus larvaires qui sont transmis de l'embryon à l'adulte, deux d'entre eux, le tissu palléal et le sac interne, invaginés chez la larve mais qui se dévagent à la métamorphose pour donner naissance à l'épiderme ancestrulaire, présentent, outre cette capacité organogénétique, différentes autres particularités. Le tissu palléal est situé en position très aborale sur la larve, entourant la calotte neuro-sensorielle apicale, tandis que le sac interne lui est diamétralement opposé et correspond sensiblement au pôle oral de celle-ci. Relevons parmi ces particularités (D'HONDT, 1975) celle d'être, selon les modèles larvaires, présents soit tous deux (et agissant alors complémentirement), soit seulement l'un ou l'autre ; dans certaines lignées, le tissu palléal se dévagine déjà durant le développement embryonnaire alors que, chez d'autres, son éversion ne débute que lors de la métamorphose ; dans celles d'entre elles où il est présent, il peut n'avoir aucune capacité sécrétrice, ou sécréter une cuticule exclusivement chitineuse ou, dans d'autres, après avoir émis cet exosquelette chitineux il peut sécréter intérieurement à celui-ci une couche calcaire plus ou moins épaisse.

Enfin, au cours de la métamorphose, on voit progressivement disparaître, dans ces cellules épidermiques, des inclusions cytoplasmiques au fur et à mesure que cet exosquelette se développe. Nos observations des années 1973-1977 nous ont montré que ces inclusions semblaient différer selon les groupes de Bryozoaires et qu'elles n'étaient pas systématiquement caractéristiques des Cheilostomes ou des Cténostomes ni toujours identiques dans les familles appartenant pourtant à l'un ou l'autre de ces taxons. Le présent travail a pour objectif de clarifier ces observations préliminaires que nous n'avions pas reconsidérées depuis une quarantaine d'années, notamment pour confirmer, ou infirmer, le fait que les granulations cytoplasmiques observées étaient, ou n'étaient pas, les mêmes dans les différents grands groupes de Cténostomes – ceux où la sécrétion est pourtant uniquement chitineuse – et qu'elles peuvent ou non se ressembler cytologiquement aussi bien dans des lignées où la sécrétion est seulement chitineuse que dans celle où elle est calcaréo-chitineuse.

Nous avons ainsi souhaité vérifier si leur aspect cytologique variait indépendamment d'une lignée phylogénétique à l'autre et si elle dépendait ou non de la nature biochimique de l'exosquelette qui est alors sécrété. Ces premières observations, présentées ici, sont de nature à laisser supposer que ces granulations précuticulaires larvaires pourraient peut-être constituer un nouveau caractère systématique et phylogénétique chez les Bryozoaires et un moyen complémentaire de situer une larve, collectée par hasard sur le terrain, dans l'arbre phylogénétique du groupe. Ce travail, qui fait un point sur la question, constitue donc un point de départ pour une nouvelle thématique potentielle de recherche.

Il est d'ailleurs regrettable que si peu d'auteurs se soient intéressés ces dernières années aux larves et à la métamorphose larvaire des Bryozoaires, sujet qui avait sollicité l'engouement d'un certain nombre de chercheurs de différentes nationalités entre 1875 et 1910, avant de retomber dans l'oubli. Après un regain d'intérêt, notamment en France et aux USA entre 1970 et 1990, et qui était concrétisé par la contribution de la microscopie électronique à transmission à la compréhension du développement de ces organismes, l'auteur de ces lignes reste, depuis lors, le seul

bryozoologue continuant momentanément encore à poursuivre des travaux dans ce domaine de recherche. L'exemple du sujet traité ici, outre son intérêt (peut-être relatif !), peut apparaître comme un appel aux jeunes chercheurs désireux de prendre le relais et à poursuivre un programme de travail dans un champ disciplinaire encore prometteur.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les techniques de récolte des colonies de Bryozoaires, de leur élevage, d'obtention de leurs pontes, ainsi que les méthodes de fixation et de coloration des échantillons en prévision de leurs sections en coupes semi-fines et fines destinées à être étudiées en microscopie électronique à transmission, ont été longuement détaillées par D'HONDT (1973b : 543-545), travail auquel nous renvoyons.

Les espèces étudiées dans ce travail ont été collectées, coupées et photographiées entre 1968 et 1976. Les récoltes ont été effectuées dans le Finistère : à la grève, au pied du pont de la Corde (Saint-Pol-de-Léon) qui enjambe la Penzé (*Alcyonidium polyoum*, *Bowerbankia imbricata*), dans le chenal de l'île Verte à Roscoff (*Flustrellidra hispida*, *Microporella ciliata*, *Scrupocellaria reptans*, *Bugula turbinata*, *Bicellariella ciliata*, *Callopora lineata*, *Membraniporella nitida*), par dragage en baie de Morlaix (*Crisia denticula* et les autres espèces de Cheilostomes Neocheilostomidea). Les colonies ont été mises en élevage au laboratoire jusqu'à obtention de la ponte. Les larves cyphonautes de Malacostèges (*Membranipora membranacea* et *Electra pilosa*) ont été directement obtenues lors de prises de plancton réalisées devant la station biologique de Roscoff.

Les colonies ont été placées dans des cristallisoirs sous eau de mer courante au laboratoire, le débit étant interrompu durant toute la matinée afin de permettre la récolte à la pipette des larves libérées et montées en surface. Celles destinées à l'étude de la métamorphose larvaire ont été placées dans des coupelles aux parois enduites de collodion et l'heure du début de métamorphose de chacune d'entre elles a été précautionneusement relevée, en prévision du stade de métamorphose spécifiquement daté que nous souhaitions fixer et étudier. Les techniques de fixation et de coloration, pour lesquelles nous avons alors mis au point plusieurs formules tinctoriales sur coupes semi-fines désaralditées, ont été détaillées par D'HONDT (1973b). La pré-inclusion a été réalisée sur place à la Station biologique de Roscoff, l'inclusion définitive et les coupes ultrastructurales ayant été effectuées par nous-même et Madame Pierrette Lévi ; l'étude cytologique a été menée avec le microscope électronique à transmission Hitachi du Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie du Muséum national d'histoire naturelle de Paris.

### ÉTUDE CYTOLOGIQUE

1) **Modèle *Alcyonidium*** (Classe Eurystomatoda, sous-classe Ctenostomona, ordre Alcyonidiida) (D'HONDT, 1973b) : larve sensiblement sphérique sans coquille. Au cours de la métamorphose, les sécrétions du tissu palléal et du sac interne contribuent solidairement à la formation de la cuticule ancestrulaire chitineuse.

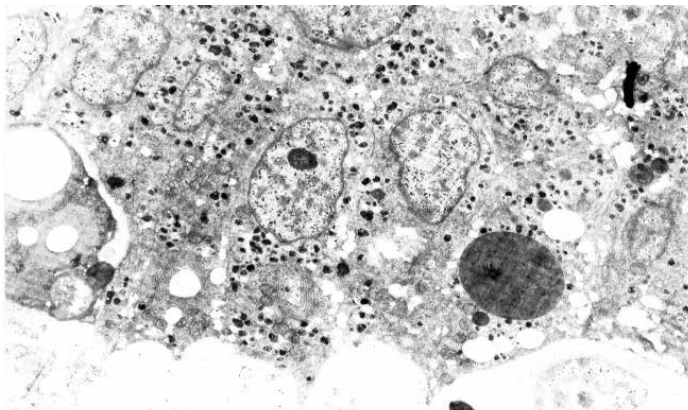


Fig. 1. *Alcyonidium polyoum*. Cellules palléales.  $\times 6000$ .

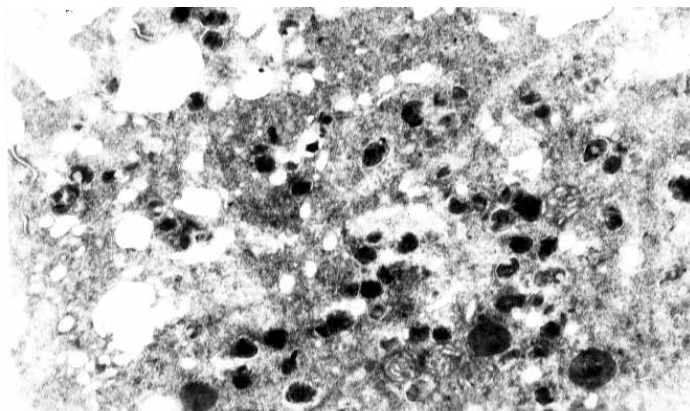


Fig. 2. *Alcyonidium polyoum*. Cellules palléales.  $\times 19200$ .

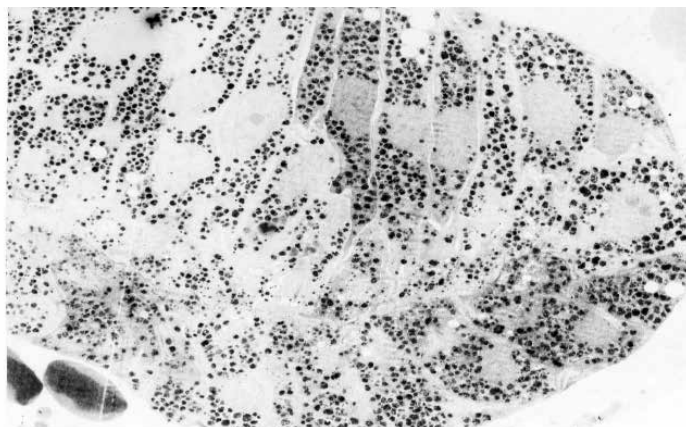


Fig. 3. *Alcyonidium polyoum*. Vue partielle du sac interne.  $\times 3200$ .

#### A – Tissu palléal

Il occupe les deux versants d'un sillon circulaire séparant la calotte neuro-sensorielle apicale du reste du corps de la larve. Il est formé de cellules hautes et allongées ( $20-25 \times 2,5 \mu\text{m}$ ), surmonté vers l'extérieur de microvillosités claviformes de  $4-7,5 \mu\text{m}$  de haut et de  $1 \mu\text{m}$  de diamètre, à la face inférieure desquelles s'implantent de nombreux muscles. Les noyaux, allongés selon le grand axe de la cellule, mesurent  $3,2 \times 1,7 \mu\text{m}$  et présentent un (plus rarement deux) nucléole sphérique de  $0,8 \mu\text{m}$  de diamètre. Le cytoplasme, peu dense, présentant de nombreuses petites vacuoles incolores, surtout situées dans la partie distale de la cellule, est faiblement colorable à l'acide périodique-Schiff, l'est davantage par le bleu Nil, ce qui témoigne de sa richesse en lipides. Il renferme d'assez nombreuses mitochondries de  $0,6-0,8 \mu\text{m}$  de diamètre et un ergastoplasme très dense contenant des granulations en forme de pelotons (Fig. 1 et 2), comparables à celles décrites ci-après dans le cas du sac interne, présentant les mêmes réactions de colorabilité spécifique et mesurant de  $0,3$  à  $0,5 \mu\text{m}$ .

#### B – Sac interne

Chez la larve morphologiquement et anatomiquement achevée, il constitue une volumineuse poche au contact de l'épiderme ventral de la larve. Les cellules du sac interne atteignent, à l'endroit où il est le plus épais, une longueur de  $35 \mu\text{m}$  pour un diamètre de  $5-6 \mu\text{m}$ . Le noyau, allongé selon leur grand axe, mesure  $5 \times 3,5 \mu\text{m}$  le diamètre du nucléole étant compris entre  $1$  et  $1,8 \mu\text{m}$ . L'apex de la lumière, au contact de la cavité intérieure du sac interne, émet des villosités claviformes de  $5-6 \mu\text{m}$  de haut. Le cytoplasme, assez dense, renferme des mitochondries petites, peu nombreuses et à crêtes espacées, et un ergastoplasme très développé. Les membranes intercellulaires présentent des interdigitations flexueuses, renflées en ampoules à leurs extrémités, souvent très allongées et parallèles aux parois. Elles sont très riches en granulations accumulant le citrate de plomb et présentant la réaction caractéristique des polysaccharides à l'acide périodique-Schiff et une décoloration-recoloration par acétylation réversible, de dimensions comprises entre  $0,35$  et  $0,80 \mu\text{m}$ . Dans la partie la plus épaisse du plafond du sac interne, elles sont quasiment sphériques et se présente comme une masse imbriquée de globules irréguliers et de colorabilité différente ; dans la plus grande partie du sac interne, chacune d'entre elles se présente au contraire comme une motte de petits pelotons fibrilleux (Fig. 3, 4 et 5) plus ou moins dissociés les uns des autres, donnant parfois l'impression d'être traversés par des crêtes ou des tubulures sinueuses.

2) **Modèle *Flustrellidra*** (Classe Eurystomatoda, sous-classe Ctenostomona, ordre Flustrellidrida) (D'HONDT, 1977a) : larve aplatie latéro-latéralement et recouverte de valves chitineuses. Au cours de la métamorphose, la cuticule ancestrulaire est issue de la sécrétion chitineuse du sac interne et conflue avec les valves également chitineuses secrétées durant la vie embryonnaire par le tissu palléal.

#### A – Tissu palléal

La hauteur des cellules varie de  $3,5 \mu\text{m}$  sous les valves à  $9,5 \mu\text{m}$  au point de contact de ce tissu avec l'épiderme suprapalléal. Elles présentent à leur partie

supérieure, au contact des valves, des microvillosités souvent claviformes de 2 µm de hauteur et de 0,3 de diamètre. Les noyaux, de forme irrégulière, sont aplatis parallèlement à la cuticule, et mesurent 4,5-5,5 × 4 µm, avec un nucléole de 2 µm. L'ergastoplasme granuleux est très développé ; les mitochondries ont un diamètre de 0,9-1 µm. Il n'existe aucune granulation précuticulaire, ce qui est logique puisqu'elles ont été utilisées pour la sécrétion précoce des valves, pendant l'embryogenèse. Les embryons et les jeunes larves n'ayant pas été étudiés, nous ignorons la morphologie et la structure des granulations précuticulaires qui ont été à l'origine de la précoce sécrétion des valves larvaires (pelotons ? sphérules homogènes ou hétérogènes ?). Il serait intéressant de poursuivre cette étude en étudiant les phases successives de l'embryologie de *Flustrellidra hispida*, des stades les plus jeunes à la larve presque formée, par étude en microscopie électronique à transmission, pour observer les stades successifs de formation de ces granulations.

#### B – Sac interne

Sa plus grande épaisseur, correspondant à la hauteur maximale (35 µm) de ses cellules, s'observe dans son plafond, là où elles sont les plus chromaffines. La surface distale est hérissée de microvillosités superficielles de 7 µm de hauteur et en moyenne de 0,65 µm d'épaisseur. Les noyaux, de forme irrégulière, mesurent 8 × 3 µm, et renferment un nucléole de 1,5 µm de diamètre. Le cytoplasme contient quelques mitochondries de 0,75-1 µm de diamètre, de nombreuses vacuoles incolores de taille variable (jusqu'à 1,1 µm de diamètre), de nombreux grains de glycogène, un ergastoplasme très dense ; mais surtout de nombreuses granulations précuticulaires atteignant 0,6 µm de diamètre, les unes globuleuses, plus homogènes du côté proximal et devenant hétérogènes du côté distal des cellules, d'autres (dans la partie la plus distale) d'aspect plus pelotonné (Fig. 6) plus dense que chez les *Alcyonidium*, colorables à l'APS-Schiff et présentant la réaction d'acétylation réversible (du côté distal des cellules). Il est possible, mais cela demande confirmation, que le stade globuleux corresponde à un stade plus primitif, et le plus pelotonné un stade plus tardif, de l'évolution d'un même type de granulation cytoplasmique, le phénomène s'accroissant à l'approche de la métamorphose.

3) **Modèle *Bowerbankia*** (Classe Eurystomatoda, sous-classe Ctenostomona, ordre Vesiculariida) (D'HONDT, 1977b) : larve sphérique à tendance cylindrique, sans coquille. La cuticule ancestrulaire, chitineuse est uniquement sécrétée par le tissu palléal, le sac interne ne se formant pas.

#### A – Tissu palléal

Il forme un sillon délimitant la calotte larvaire, très peu profond sinon quasiment virtuel à l'avant, s'enfonçant très profondément dans l'intérieur de la larve à l'arrière. Les cellules, reliées par un grand nombre de desmosomes terminaux, sont recouvertes de microvillosités irrégulières (0,30-0,53 µm), ont une hauteur de 12-15 µm et un diamètre de 5,5 µm, et contiennent un noyau de 3-3,5 µm présentant un ou deux nucléoles de 1,5 µm de section. L'ergastoplasme est extrêmement développé, affectant parfois une forme spiralée pouvant atteindre 4 µm de diamètre. Les mitochondries

(0,4-1,5  $\mu\text{m}$ ) sont très abondantes, de même que les appareils golgiens (0,9-1  $\mu\text{m}$ ). Les granulations précuticulaires (Fig. 7 et 8) se présentent sous la forme de plages vacuolaires denses, à contours convexes, à limites peu nettes, et à structure interne hétérogène ; elles sont colorables par l'APS-Schiff et présentent la réaction d'acétylation réversible ; elles mesurent de 0,3 à 1,5  $\mu\text{m}$ . Avec l'âge, ces granulations prennent des formes très complexes dans l'espace, présentent des plages plus claires qui peuvent correspondre à une hétérogénéité de leur composition et acquièrent une structure fibrillaire longitudinale et parallèle, sans doute corrélée avec l'approche de la métamorphose et l'acquisition de leur vocation sécrétrice, mais sans former de pelotons comme dans les types *Alcyonidium* et *Flustrellidra*.

#### B – Sac interne

Chez les larves de *Bowerbankia*, le sac interne est abortif et ne s'ébauche même pas chez l'embryon. En revanche, un tissu qui lui est limitrophe, celui du collet, très riche en grosses vacuoles très colorables et qui intervient dans les premières phases de la fixation larvaire au substrat, présente par comparaison avec les autres types larvaires un hyper-développement spectaculaire.

4) **Modèle *Scrupocellaria-Microporella*** (Classe Eurytomatoda, sous-classe Cheilostomona, ordre Neocheilostomidea) : larve sphérique, sans coquille. La cuticule est formée de deux couches externes secrétées successivement par le sac interne, d'abord chitineuse, puis plus intérieurement calcaire ; le tissu palléal n'intervient pas dans son élaboration (WOLLACOTT & ZIMMER, 1971 ; d'Hondt, inédit).

N. B. Outre *Scrupocellaria reptans* et *Microporella ciliata*, des observations identiques ont été réalisées sur les larves et la morphogenèse des 12 autres espèces de Neocheilostomidea dont nous avons obtenu la ponte et la métamorphose en laboratoire à la Station biologique de Roscoff : *Celleporella hyalina*, *Haplopoma impressum*, *Omalosecoosa ramulosa*, *Schizomavella auriculata*, *Schizomavella linearis*, *Chartella papyracea*, *Callopora lineata*, *Scrupocellaria scrupea*, *Bugula turbinata*, *Bugula flabellata*, *Bicelliella ciliata* et *Membraniporella nitida*.

#### A – Tissu palléal

Il est disposé de façon à former autour de la calotte un sillon périphérique peu profond à lumière quasiment virtuelle. Les cellules sont aplaties (3,5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur au maximum) et renferment des noyaux allongés de 3,5  $\times$  2,5  $\mu\text{m}$ , apparemment sans nucléole. Le cytoplasme est peu dense, l'ergastoplasme réduit et dilaté en petites vésicules, les formations golgiennes (2,5  $\mu\text{m}$  de long) très nombreuses et les mitochondries (1  $\mu\text{m}$  de diamètre) peu abondantes et, enfin, différents types de vacuoles de 1,5  $\times$  1  $\mu\text{m}$  ; parmi elles, certaines sont incolores, les autres très chromaffines, sphérolaires, différemment teintées au citrate de plomb. Il n'a pas été identifié de granulations précuticulaires caractéristiques, mais peut-être pouvons-nous leur attribuer certaines images nécrotiques. Les membranes cellulaires présentent de nombreuses et profondes interdigitations.

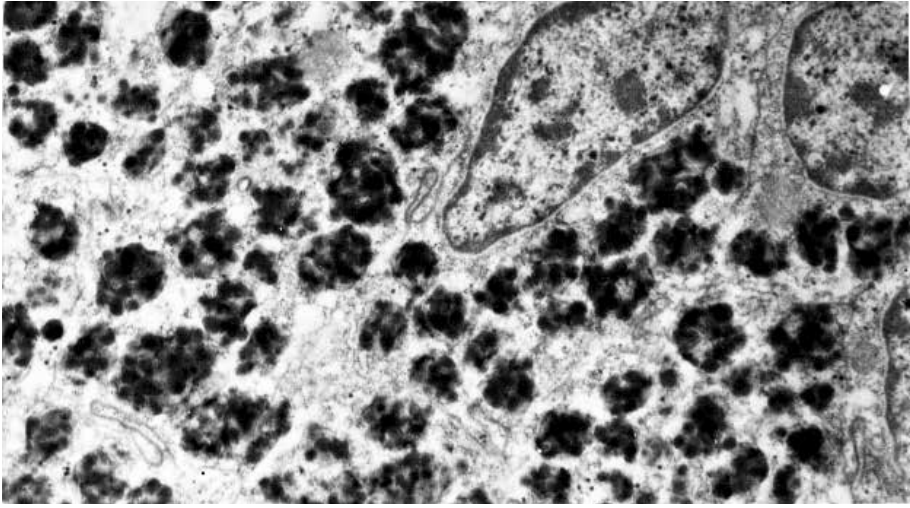


Fig. 4. *Alcyonidium polyoum*. Cellules du sac interne.  $\times 15400$ .

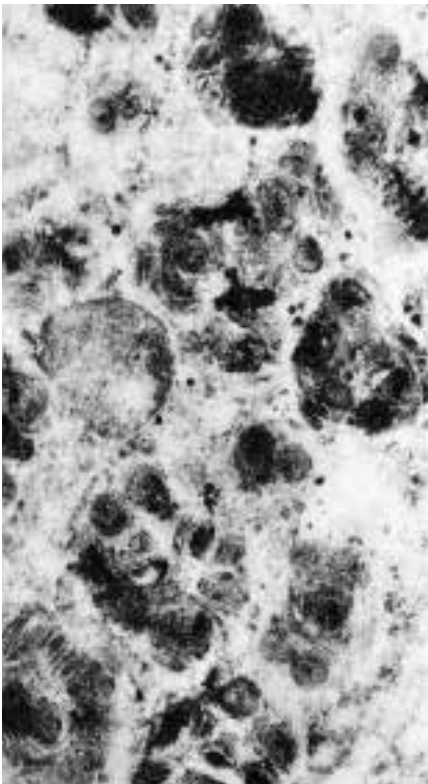


Fig. 5. *Alcyonidium polyoum*. Granulation cytoplasmique précuticulaire en motte du sac interne.  $\times 10200$ .

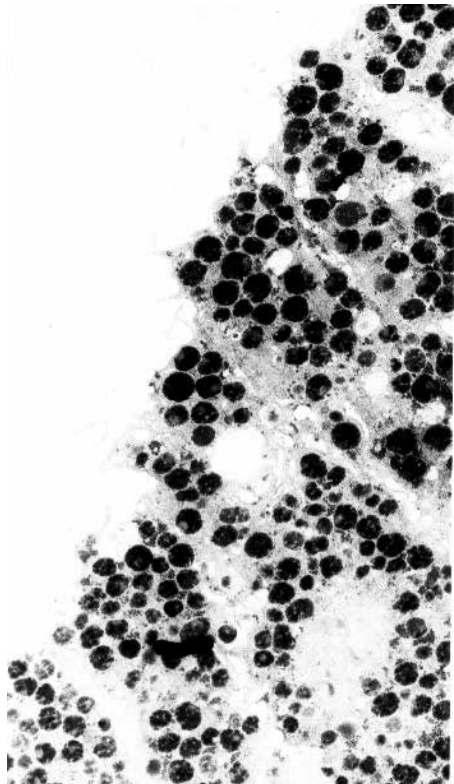


Fig. 6. *Flustrellidra hispida*. Cellules du sac interne.  $\times 6000$ .

B – Sac interne

La hauteur des cellules varie considérablement entre la partie centrale et la région périphérique du plafond, et entre le plafond et le plancher ; leur diamètre est presque uniforme : 3,8 µm. Leur noyau mesure 6 × 4 µm et renferme un nucléole de 2 µm de diamètre. L'ergastoplasme est très dense et concentrique au noyau, les ribosomes très abondant, les mitochondries (0,8 µm de diamètre) et les amas de grains de glycogène assez nombreux. Les granulations précuticulaires (Fig. 9 et 10) sont sphériques, très chromaffines (citrate de plomb, APS-Schiff, bleu alcian, bleu Nil) et sont plus abondantes du côté distal, au voisinage de la lumière du sac interne ; elles sont d'un diamètre très variable, de 0,55 à 0,05 µm chez *Scrupocellaria reptans*. Certaines paraissent homogènes, d'autres présentent souvent une aréole périphérique beaucoup plus colorable au citrate de plomb que leur partie centrale. Leurs dimensions maximales pourraient différer d'une espèce à l'autre, puisque leur section atteint par exemple 0,9 µm chez *Haplopoma impressum*.

5) **Modèle Cyphonautes** (Classe Eurytomatoda, sous-classe Cheilostomona, ordre Malacostegidea) (KUPELWIESER, 1905 ; D'HONDT, 1976b, 2019 ; STRICKER *et al.*, 1988a et b) : larve comprimée latéro-latéralement à coquille chitino-calcaire. La cuticule ancestrulaire formée de deux couches superposées, la première chitineuse et la seconde calcaire, est secrétée par le sac interne et s'accole aux valves chitino-calcaires élaborées par le tissu palléal après la ponte et durant la maturation larvaire en eau libre.

A – Tissu palléal

Les cellules mesurent 6-8 µm de haut pour un diamètre moyen de 2,2 µm. Leur noyau, de forme irrégulière, a 4 µm de diamètre et ne semble pas renfermer de nucléole individualisé. Elles présentent de grosses villosités au contact des valves, mais les structures golgiennes et l'ergastoplasme sont réduits. Il n'a logiquement pas été observé de structures cytoplasmiques précuticulaires, celles-ci ayant vraisemblablement été utilisées et consommées lors de la sécrétion des valves, élaborées pendant les premières phases de la vie libre ; en effet le cyphonaute est pondu à un stade d'embryon peu âgé, sans coquille, et acquiert progressivement celle-ci au cours de la morphogénèse larvaire.

B – Sac interne

Le collet n'a pas été observé, devant être extrêmement réduit ou absent. Les cellules sont hautes et présentent des noyaux d'un diamètre de 6 µm renfermant des nucléoles d'un micromètre. Elles ne renferment pratiquement que des vacuoles précuticulaires caractéristiques et d'un modèle unique, séparées par un ergastoplasme assez dense, et elles sont assez riches en mitochondries. Ces vacuoles se présentent comme un réseau sphérique de canalicules anastomosées, plus ou moins concentriques, reliées par un feutrage transversal de microfibrilles très dense et serrées ; le diamètre de ces vacuoles varie de 0,30 à 0,75 µm ; elles ont été figurées dans un précédent article (D'HONDT, 2019 : 81, fig. 3 et 4) auquel nous renvoyons.

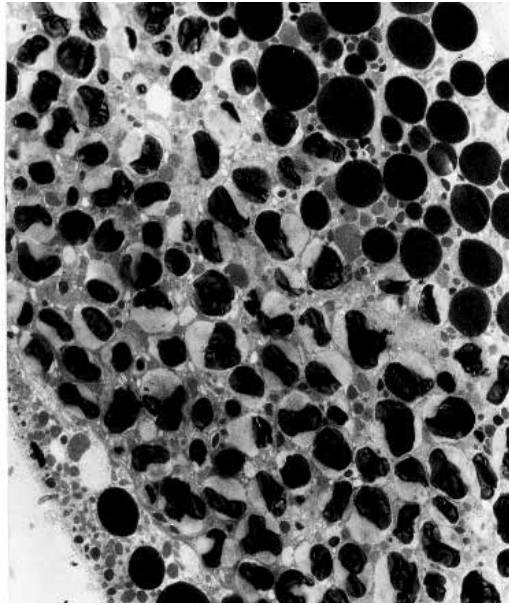


Fig. 7. *Bowerbankia imbricata*. Un aspect des inclusions cytoplasmiques précuticulaires du tissu palléal.  $\times 3200$ .

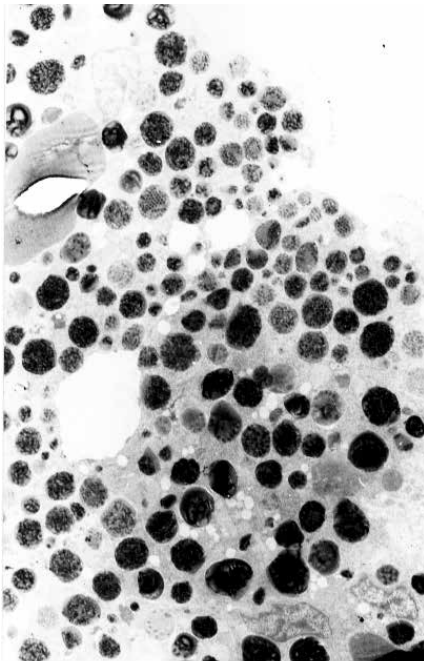


Fig. 8. *Bowerbankia imbricata*. Inclusions cytoplasmiques précuticulaires du tissu palléal. Autre aspect.  $\times 3200$ .

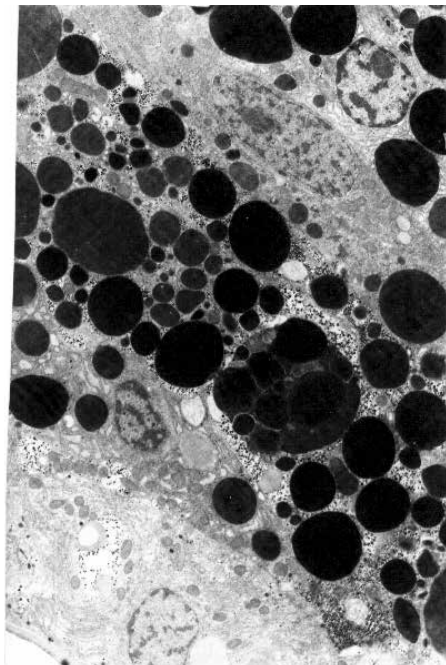


Fig. 9. *Scrupocellaria reptans*. Cellules de la partie proximale du sac interne.  $\times 6000$ .

6) **Modèle *Crisia*** (Classe Cyclostomatoda) (NIELSEN, 1970 ; D'HONDT, 1977c) : larve sphérique de structure très simplifiée, sans coquille. La cuticule ancestrulaire est formée de deux couches superposées, l'externe, formée la première, étant chitineuse, l'interne calcaire. Elles sont secrétées conjointement :

- a - par le tissu palléal, avant même la ponte larvaire ;
- b - par le sac interne, mais seulement lors de la métamorphose.

#### A – Tissu palléal

Il est disposé de façon à former les versants d'une cavité apicale assez développée, limitée vers l'intérieur par une fine cuticule (qui se déploiera lors de la métamorphose pour donner la cuticule de l'adulte). Cette cavité se présente comme une poche s'ouvrant vers l'extérieur par un canalicule débouchant lui-même à l'extérieur par un petit pore. Le noyau, de forme très irrégulière, a 4 µm de diamètre et contient un nucléole lui aussi irrégulier de 1 à 1,8 µm de diamètre (Fig. 11). Le cytoplasme des cellules qui forment la partie la plus profondément invaginée de cette poche apicale contient des vacuoles d'un seul type : presque sphériques, atteignant 3,5 µm de diamètre, elles renferment des inclusions denses, au nombre de 1 à 5 par plan de coupe, et de taille variable (diamètre : de 0,7 à 1,3 µm), mais il n'a pas été observé de granulations précuticulaires.

#### B – Sac interne

Les cellules renferment de nombreux amas de grains de glycogène, généralement disposés autour de vacuoles incolores, et surtout situés dans la région proximale. Le noyau, de forme irrégulière, mesure 3-4 x 2 µm, le diamètre nucléolaire étant au maximum de 1 µm. Le cytoplasme est dense ; l'ergastoplasme, abondant et surtout développé dans la région péri-nucléaire, est souligné de nombreux ribosomes. Le cytoplasme est riche de nombreuses vésicules incolores ; dans la partie distale des cellules on observe un nombre croissant de vacuoles très chromaffines, de structure généralement homogène, dont les plus grandes mesurent 2 x 1 µm ; dans la partie proximale on note la présence de nombreuses petites vacuoles semblant constituer un agrégat pulvérulent. On remarque aussi l'existence de vacuoles chromaffines comparables à celles du tissu palléal et surtout celle de vacuoles précuticulaires très chromaffines et de structure hétérogène (Fig. 12), de 0,7 à 2,1 µm de diamètre. Avec l'âge, on ne discerne pas l'apparition d'images en pelotons ou de dissociations en fibrilles, mais celle de plages plus claires et de forme inconstante à l'intérieur des vacuoles chromaffines sphériques ou ovoïdes, ce qui pourrait correspondre à des changements de structure et de fonction.

### INTERPRÉTATION ET CONCLUSION

Les granulations cytoplasmiques précuticulaires intervenant lors de la métamorphose dans les modèles *Alcyonidium* (tissu palléal et sac interne) et *Flustrellidra* (dont seul le sac interne est sécréteur à ce stade) sont comparables, le type « peloton » étant probablement un stade fonctionnel du type « globule » (cette transformation pouvant être le produit d'une évolution naturelle ou sous l'effet d'une

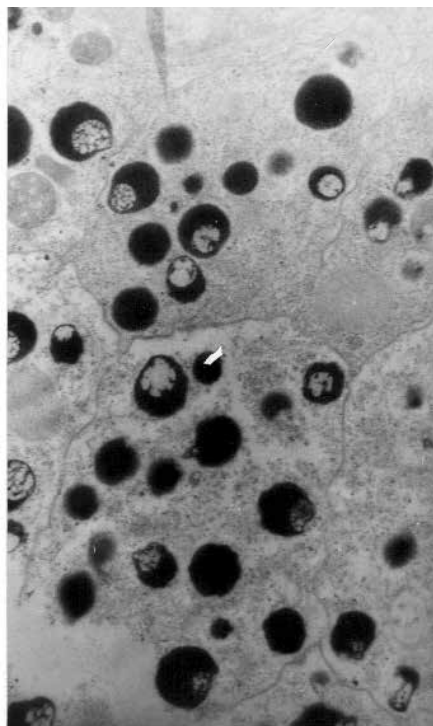


Fig. 10. *Celleporella hyalina*. Cellules de la partie distale du sac interne.  $\times 15200$ .

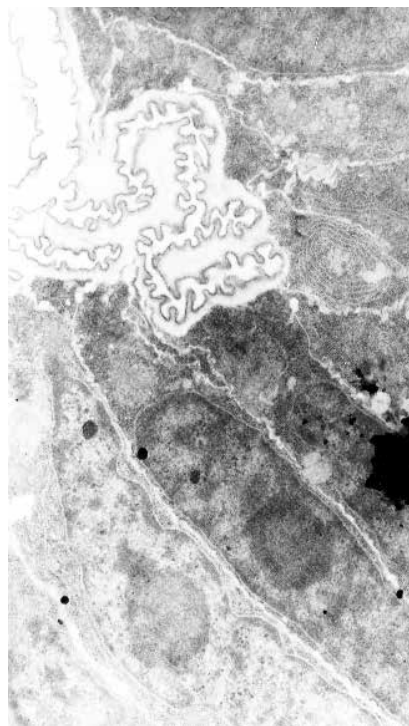


Fig. 11. *Crisia denticulata*. Cellules palléales.  $\times 10600$ .



Fig. 12. *Crisia denticulata*. Granulations précuticulaires du sac interne.  $\times 24000$ .

neurosecrétion), les deux coexistent dans le même organe. Le type « peloton » n'a pas été observé chez les autres modèles larvaires et pourrait donc correspondre à un caractère systématique présenté par deux familles alors susceptibles d'être phylogénétiquement affines, le type « globule » n'ayant quant à lui aucune signification systématique.

Ceci pourrait confirmer la parenté phylogénétique des Alcyonidiidae et des Flustrellidridae, bien que les premières aient des larves nues et que les secondes soient bivalves. En effet, dans ces deux familles, le zoarium est cohérent, il n'existe pas de stolons, et les tissus palléaux larvaires sont reliés par une musculature adductrice (D'HONDT, 1973a). En fonction de ce caractère, nous soulevons l'hypothèse, soit d'une préadaptation des larves d'*Alcyonidium* à la différenciation de valves au cours de l'histoire de cette lignée phylogénétique, même si elles ne s'y différencient pas, soit à une perte par ces organismes de la capacité originelle d'édifier des valves, corrélée par le maintien (atavisme ?) de la musculature correspondante. Nous ne pouvons actuellement privilégier aucune de ces hypothèses.

On aurait pu s'attendre, puisque l'exosquelette des Cheilostomes et des Cyclostomes est chitino-calcaire, à ce que la nature hétérogène des granulations précuticulaires en soit le reflet. Les inclusions correspondant respectivement à chacune de ces sécrétions pourraient alors être réunies simultanément dans le même globule, les précurseurs du constituant chitineux cohabitant avec ceux du composant calcaire. Et, en conséquence, quand l'exosquelette est exclusivement chitineux, la structure de ces granulations serait homogène, ne correspondant à la production et à l'apport que d'un seul des constituants biochimiques précuticulaires. En fait la situation s'avère plus complexe, puisque si les granulations précuticulaires globuleuses sont de structure bien homogène dans le modèle *Alcyonidium*, elles sont hétérogènes, pour des raisons que nous ignorons, dans le modèle *Flustrellidra* ; ce caractère ne peut donc pas être utilisé d'un point de vue systématique. Dans le modèle *Bowerbankia*, ces granulations présentent également un aspect hétérogène, mais ce qui les individualise par rapport au modèle précédent c'est la forme très complexe qu'elles acquièrent dans l'espace puisqu'aucune d'entre elles est identique à la voisine ; elles peuvent être plurilobées, piriformes, en forme de diabolos, en croissant, sub-hémisphériques, etc.

Chez les Cheilostomes Pseudomalacostèges et les Cyclostomes, il n'a pas été observé de granulations précuticulaires en pelotons (comme chez les Alcyonidiidae et les Flustrellidridae) ni de formes d'évolution acquérant une morphologie complexe dans l'espace (comme chez les *Bowerbankia*), ni devenant fibrillaires, comme dans les trois cas précédents. Ces granulations, chez les Pseudomalacostèges et les Cyclostomes, conservent leur forme globuleuse et les altérations peu avant la métamorphose ne se manifestent que par l'apparition de plages de lyse plus claires. Correspondraient-elles, selon un mode différent de celui observé chez les Cténostomes, à la sécrétion de la composante chitineuse de l'exosquelette, les portions demeurant sombres pouvant ultérieurement être à l'origine de la composante calcaire ?

Bref, ces inclusions précuticulaires paraissent bien avoir une signification systématique, mais toutefois relativement limitée et moins importante que nous l'avions supposé à l'origine, et dont les variantes ne paraissent pas toujours coïncider avec les grandes lignes de la systématique et de la phylogénie des Bryozoaires ; tandis que le mécanisme lui-même de la formation de l'exosquelette présente dans ses

grandes lignes des homologies à l'intérieur du groupe, à part le passage ou non par le stade « peloton » et les changements – de forme, générale ou non, et structurels – des vacuoles originelles.

Aussi, la présente étude doit-elle être considérée comme un point de départ ou comme un travail de « déblayage », une mise au point des connaissances actuelles et très lacunaires sur une thématique en systématique et en phylogénie encore très insuffisamment abordée, et qui offre de ce fait un nouveau champ de perspectives à développer. En premier lieu déjà, l'étude ultrastructurale de l'embryogénie des *Flustrellidra* (marins) et des Hislopiidae (marins, dulcicoles et d'eaux saumâtres) – une famille qui occupe peut-être par ailleurs une place essentielle dans l'évolution des Bryozoaires –, aisée à accomplir, et, plus délicate, celle de la maturation, depuis l'origine, des larves cyphonautes. Sans oublier le vaste programme expérimental qui pourrait être développé à partir des larves d'*Alcyonidium polyoum*, et la ré-étude des cas litigieux que sont les développements des Cténostomes perforants, des Aeteidae, des Scrupariidae et des Thalamoporellidae. Un problème particulièrement attrayant à résoudre serait celui de l'évolution du tissu infracoronal, formé à partir de cellules-souches embryonnaires et qui peut se différencier selon les lignées phylogénétiques

- en cellules indifférenciées macronuclées et macronucléolées intervenant dans la genèse polypidienne (*Alcyonidium*, *Bowerbankia*),
- en vélum à fonction inconnue (*Flustrellidra*, cyphonautes),
- en épiderme banal (Cheilostomes Néomalacostèges),
- être complètement absent (*Crisia*).

Enfin, aucune étude en microscopie électronique à transmission n'a jamais été réalisée sur l'incubation et la viviparité des Phylactolaemates, le groupe de Bryozoaires d'eau douce qui est, selon toute vraisemblance, le plus évolué à l'intérieur cet embranchement.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CALVET L., 1900. Contributions à l'Histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, N. S., 8, 458 p.
- D'HONDT J.-L., 1973a. La musculature de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall), Bryzoaire Cténostome. Comparaison avec la musculature larvaire d'autres Bryozoaires Eurystomes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276 (9), D : 1449-1452.
- D'HONDT J.-L., 1973b. Etude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 114 (4) : 537-602.
- D'HONDT J.-L., 1977a. Structure larvaire et organogenèse post-larvaire chez *Flustrallidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryozoaires, Cténostomes. *Zoomorphologie*, 87 : 165-189.
- D'HONDT J.-L., 1977b. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryzoaire, Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 118 (2) : 211-243.
- D'HONDT J.-L., 1977c. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816), Bryzoaire Cyclostome (Articulata). *Zool. Scripta*, 6 (1) : 55-60.
- D'HONDT J.-L., 1976b. Evolution des lignées cellulaires larvaires des Bryozoaires Gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogenèse ancestrulaire. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 102, Suppl. 5 (Colloque sur les Métamorphoses) : 41-47.
- D'HONDT J.-L., 2015. Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires. Ed. Société zoologique de France, Mém. 45, 149 p.
- D'HONDT J.-L., 2016. Classification actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 141 (1) : 15-23.

- D'HONDT J.-L., 2018. Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 87 (3-4) : 76-89.
- D'HONDT J.-L., 2019. Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 88 (1-4) : 71-88.
- KUPELWIESER H., 1905. Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes. *Zoologica (Stuttgart)*, 97: 1-50.
- NIELSEN C., 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous Bryozoa. *Ophelia*, 7: 217-256.
- STRICKER S.A., REED C.G. & ZIMMER R.L., 1988a. The Cyphonautes larva of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. I. General morphology, body wall and gut. *Can. J. Zool.*, 66: 368-383.
- STRICKER S.A., REED C.G. & ZIMMER R.L., 1988b. The Cyphonautes larva of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. II. Internal sac, musculature and pyriform organ. *Can. J. Zool.*, 66: 384-398.
- WOLLACOTT R. M. & ZIMMER R. L., 1971. Attachment and metamorphosis of the Cheilo-ctenostome *Bugula neritina* (Linné). *J. Morph.*, 134 (3): 351-382.

## VIENT DE PARAÎTRE

Jacques ZAFFRAN - Floristique crétoise  
Tome 2. Mémoires de la Société linnéenne n°8

Enfin, voici la suite du Tome1, avec toutes les familles qui manquaient : Asteraceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Poaceae, Scrophulariaceae, ainsi que les Gymnospermes et les Ptéridophytes.

165 pages. Nombreuses photos en couleurs.

Disponible à la Société linnéenne de Lyon au prix de 45 € (40 € pour les adhérents).

Les 2 tomes : 80 €.

Pour un envoi, ajouter les frais de port et d'emballage (consulter le secrétariat).



# 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](mailto: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 : Gérard KECK

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



**Tome 88 Fascicule 9-10 Novembre - Décembre 2019**

## SOMMAIRE

Béguinot J. - Micromycètes parasites des plantes sauvages de France : liste commentée de quelques taxons présumés inédits.....	191-204
D'Hondt J.L. - Sur l'intérêt systématique possible des inclusions cytoplasmiques précuculaires chez les larves de Bryozoaires .....	205-220
Liagre J., Gaillot St., Dessaint Ph. & Fernandes P. - Bilan des ressources en silex dans le Lyonnais.....	221-253
Gonzales D. - Contribution à l'étude des Tenebrionidae d'Amérique du Sud décrits par Maurice Pic. 1. <i>Strongylium quattuordecimmaculatum</i> Pic, 1918 (Coleoptera, Tenebrionidae, Stenochiinae, Stenochiini).....	254-262

Couverture : *Ebenus cretica* L., une endémique de la flore de Crète, mai 2010.

Crédit : Jacques Zaffran

## CONTENTS

Béguinot J. - Parasitic microfungi on land plants in France: a commented list of presumably unpublished taxa.....	191-204
D'Hondt J.L. - On the interest of the various types of precuticular cytoplasmic inclusions in the larvae of Bryozoa.....	205-220
Liagre J., Gaillot St., Dessaint Ph. & Fernandes P. - Result of flint formations in the Lyon's area .....	221-253
Gonzales D. - Contribution to the study of Tenebrionidae from South America described by Maurice Pic. 1. <i>Strongylium quattuordecimmaculatum</i> Pic, 1918. (Coleoptera, Tenebrionidae, Stenochiinae, Stenochiini).....	254-262

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 - N° d'inscription à la CPPAP : 0724G85671

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

Imprimé en France • Dépôt légal : octobre 2019

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