



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



Propos et interrogations sur les relations phylogénétiques à l'intérieur de l'embranchement des Bryozoaires

Jean-Loup d'Hondt

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

Résumé. – Les relations phylogénétiques à l'intérieur des Bryozoaires actuels demeurent parfois incertaines. L'auteur les analyse et en propose des interprétations fondées sur la biologie, la morphogenèse et l'anatomo-cytologie larvaire et adulte de ces organismes.

Mots-clés. – Bryozoaires, phylogénie, questions, interprétations.

Purposes and interrogations on the phylogenetic relationships in the embranchment of the Bryozoa

Abstract. – The phylogenetical relationships into the recent Bryozoa remain sometimes doubtful. After analysis, the author proposes some interpretations based on the biology, the morphogenesis and the anatomo-cytology of these organisms.

Key words. – Bryozoa, phylogeny, interrogations, interpretations.

INTRODUCTION

Cinquante années d'études menées sur la morphogenèse des Bryozoaires nous ont progressivement permis d'en résoudre certains des problèmes, parmi ceux qui avaient été révélés au cours des générations de chercheurs par l'observation de phénomènes biologiques déconcertants ou paraissant révélateurs d'une surprenante discontinuité phylogénétique du groupe (D'HONDT, 2010, 2012, 2018a, 2019b). Les études récentes sur les gènes régulateurs, les cellules-souches et les phénomènes d'apoptoses nous ont ainsi permis de clarifier le déterminisme de la biosystématique du groupe et de révéler que bien des difficultés dont l'interprétation posait problème découlaient des accidents ou d'événements génétiques pré-programmés dans l'évolution respective des différentes lignées de Bryozoaires. Toutefois, de nombreux points, souvent déterminants, restent à résoudre, et le présent travail a pour but de les exposer et, dans quelques cas, de proposer une hypothèse explicative, qui restera pour le moment une hypothèse de travail, notamment à partir de recherches portant sur les « parties molles » et l'organogenèse descriptive et dynamique dans les différentes lignées majeures de Bryozoaires. En impliquant la prise en considération de ce que nos collègues anglophones dénomment les « soft parts », cette étude ne pouvait évidemment tenir compte des lignées exclusivement fossiles (Trépostomes, Cystoporata, etc.) dont tant l'anatomie polypidienne que les particularités morphogénétiques dans toute l'étendue de leur complexité nous sont inconnues ; la phylogénie des Sténolaemates nous échappe donc en très grande partie, faute d'informations sur les caractères biologiques fondamentaux. Or toute reconstitution de la phylogénie des Bryozoaires est fallacieuse si elle n'inclut pas les apports de la

biologie des organismes, l'évolution topographique, cytologique et fonctionnelle de leurs organes, la dynamique des remaniements structuraux que traverse l'organisme au cours de son cycle, et n'incorpore pour retracer l'évolution que les caractères portant sur le seul exosquelette, tout aussi intéressants (mais limités) soient-ils.

Dans un embranchement (terme à utiliser exclusivement en taxonomie et en systématique) ou dans un phylum (terme réservé à l'usage exclusif des phylogénéticiens) tel que les Bryozoaires (D'HONDT, 2018b), la reconstitution phylogénétique la plus fiable possible doit intégrer l'ensemble des informations sur les organismes (D'HONDT, 2015) et n'a pas à se limiter aux seuls caractères que peuvent utiliser dans la plupart des cas les paléontologues, c'est-à-dire ceux fournis par la simple étude de l'exosquelette. En effet, les caractères apportés par la biologie moléculaire n'en sont encore qu'à leurs balbutiements, parfois discutables, et sont encore surtout utilisés pour identifier les affinités potentielles entre taxons. Quant aux caractères morphologiques squelettiques, portant sur les structures calcifiées et donc seulement utilisables dans le cas de groupes à très large diversité spécifique mais d'organisation et de structure fondamentalement homogènes, les Cyclostomes et les Cheilostomes (ces derniers représentant 90 % environ des Bryozoaires actuels, presque tous édifiés selon le même modèle biologique), ils sont très limitatifs. En revanche les Bryozoaires à ectocyste uniquement chitineux, les Cténostomes, représentent en fait une multiplicité de lignées évolutives très distinctes dont la plupart ne sont représentées dans la nature actuelle (à l'exception de deux genres à large diversité spécifique, les *Alcyonidium* et les *Amathia*, dont chacun renferme une centaine d'espèces) que par un nombre d'espèces réduit.

Les Cheilostomes actuels représentent une multiplicité d'espèces correspondant à une très large diversification évolutive mais homogène autour d'un même plan d'organisation, bien que la calcification ait pu être acquise par convergence évolutive dans au moins deux lignées différentes (Malacostèges d'une part, autres taxons d'autre part). Tandis que les Cyclostomes actuels (qui sont des fins de lignée) peuvent être interprétés comme un buissonnement et une diversification à partir d'un modèle simple initial, et les Cténostomes à une pluralité de lignées évolutives distinctes tant par des caractères développementaux qu'imaginaires. En conséquence, les Cheilostomes intéresseront surtout (en tant que systématiciens, et notamment paléontologues) les chercheurs intéressés dans le détail par la diversité des organismes apomorphes et notamment en fin de lignées phylogénétiques ; tandis que les Cténostomes constitueront en priorité un matériel privilégié pour les phylogénistes, motivés par l'origine et la différenciation dès leur base des lignées phylogénétiques originelles et majeures.

CARACTÉRISATION DES BRYOZOAIRE PRIMITIFS

Dans un tel contexte, comment reconnaître les Bryozoaires les plus primitifs ? Ceux-ci sont selon nous ceux qui possèdent les types larvaires structurellement complets, ceux qui présentent les structures anatomiques et fonctionnelles les plus complètes, ceux où existent toutes les lignées cellulaires originelles, et ceci jusqu'à la fin de leur organogenèse (certaines d'entre elles peuvent néanmoins régresser

avant la métamorphose larvaire). Tandis que nous considérons comme appartenant à des taxons apomorphes les larves chez lesquelles certaines catégories cellulaires n'apparaissent même pas chez l'embryon ou se nécrosent durant l'embryogenèse, ce qui influe sur la structure des larves et les modalités de leur métamorphose, avec parfois apparition de phénomènes compensateurs suppléant à l'action des tissus manquants. Les Bryozoaires présumés les plus primitifs sont également ceux qui, à l'état adulte, présentent l'organisation zoariale et zoéciale la plus simple, c'est-à-dire un zoarium unisériel formé d'autozoécies simplifiées à l'extrême (absence de coénozoécies, dont les ovicelles et les aviculaires), ce qui signifie une incubation interne ; une organisation zoariale que l'on rencontre à la fois chez les Cheilostomes (genre *Pyrriporopsis*) et chez les Cténostomes (famille Hislopiidae) les plus simples.

La structure des larves d'Hislopiidae confirme cette hypothèse (NIELSEN & WORSAAE, 2010) du fait de la présence de caractères primitifs (sac interne incomplet, corona plurisériée aux extrémités, possibilité pour certaines zoécies de se détacher et de mener une vie libre), mais le fait qu'ils sont des organismes d'eau douce laisse supposer qu'il s'agit déjà d'organismes phylogénétiquement évolués mais ayant conservé des caractères ancestraux. La colonialité avec bourgeonnement de zoécies-filles latérales et leur accollement correspondrait à une étape ultérieure de l'évolution, tant chez les Cténostomes que chez les Cheilostomes. Quant à la formation de l'asque et aux multiples diversifications de l'exosquelette correspondant aux différentes phases évolutives concrétisées par les grandes subdivisions systématiques définies par GORDON (1984), elles représenteraient des progrès et des « fioritures » apparaissant ultérieurement durant l'évolution, même s'il s'agit dans ces différents cas de caractères génétiquement programmés, mais plus apomorphes.

L'apparition de la colonialité qui conduit à l'élaboration de zoariums se développant dans l'espace, parfois de façon complexe, représente une phase majeure dans l'évolution. Faisant phylogénétiquement suite aux colonies originelles simples et monosérielles ont logiquement dérivé des zoariums constitués d'autozoécies, de structure tout aussi simple, sans coénozoécies, issues les unes des autres et se développant accolées et juxtaposées. Une dichotomie, sans doute par mutation, a alors dû apparaître tant chez les Cténostomes que chez les Cheilostomes, dissociant assez précocement chacun de ces deux groupes en deux catégories, celle à larves globuleuses et celle à larves allongées et aplaties latéro-latéralement. Deux morphologies chez lesquelles on rencontre les mêmes types cellulaires épidermiques disposés selon des anneaux successifs du pôle aboral au pôle oral (d'HONDT, 1976a, 2019a), mais dont la disposition sur les flancs de la larve dépend de la dévagination ou non du tissu palléal en fonction des lignées. Lorsque la colonialité a permis d'obtenir une disposition zoéciale juxtaposée, les autozoécies toutes construites selon le même modèle seront *de facto* sinon identiques mais au moins similaires les unes aux autres. Elles constitueront pour les plus primitives d'entre elles des couches zoéciales monostratifiées et monotones.

Le muscle reliant les côtés gauche et droit de la calotte pourrait être une structure d'origine, possédée par toutes les larves, intervenant naturellement dans la vie de l'organisme et notamment dans la contractibilité latéro-latérale chez les larves globuleuses, et transformé en muscle rétracteur des valves chez les larves coquillères, cyphonautes et pseudocyphonautes. Ce muscle a été identifié chez les larves nues et

globuleuses de Cténostomes et, à un emplacement un peu différent, chez les larves coquillères de Cténostomes et de Cheilostomes ; rien ne s'oppose à ce qu'il existe aussi chez les larves globuleuses et nues de Cheilostomes, mais sans qu'on l'ait encore découvert. Cette hypothèse nous amène à reconsidérer notre point de vue antérieur, selon lequel les Alcyoniidae et les Flustrellidridae seraient phylogéniquement proches puisque possédant le même muscle larvaire ; si en réalité ce muscle existe chez toutes les larves (il serait donc à rechercher chez les Cheilostomes à larves globuleuses), l'étroitesse de la parenté entre ces deux familles s'avère plus sujette à caution. Le muscle adducteur des valves apparaîtrait alors simplement comme une utilisation plus spécialisée d'une structure préexistante.

Les Sténolaemates (actuellement représentés par les seuls Cyclostomes) et les Phylactolaemates constituent deux lignées indépendantes des Eurystomes (Cténostomes + Cheilostomes) qu'il est actuellement impossible et illusoire de « raccrocher » à ces derniers dans l'état actuel des connaissances. Les Cyclostomes ont des autozoécies de section circulaire et sans dispositif différencié d'occlusion ; ils se caractérisent par leur polyembryonie (HARMER, 1893), ont des larves excessivement simplifiées (NIELSEN, 1969 ; D'HONDT, 1977b) par rapport à celles des Eurystomes, avec absence de certains types cellulaires, une topographie tout à fait différente de la région apicale (tissu palléal situé au fond d'une cavité communiquant avec l'extérieur par un orifice unique) et absence de centre nerveux différencié. Ils se situent donc sur une lignée évolutive divergente dont la différenciation reste ancienne et inconnue et présentant de multiples caractères primitifs. Les Phylactolaemates, au contraire, sont des animaux très évolués, dulcicoles, constituant probablement une impasse évolutive, reconnaissables par de multiples singularités (D'HONDT, 2005) : condensation du développement embryonnaire, viviparité, anatomie particulière du lophophore (avec des degrés de différenciation successifs), possibilité d'élaborer des structures de résistance spéciales, les statoblastes. Le fait que leur exosquelette soit uniquement chitineux est-il suffisant pour le rattacher phylogénétiquement aux Cténostomes ? Rien ne permet de l'affirmer, tandis que les Cténostomes partagent avec les Cheilostomes un même modèle d'organisation, le modèle Eurystome.

Dans les pages qui suivent et par ignorance, nous nous limiterons aux seuls Eurystomes, puisque nous ignorons comment « greffer » les Sténolaemates et les Phylactolaemates sur l'arbre évolutif qui regroupe – sous ce nom collectif d'Eurystomes – les deux groupes apparentés que sont les Cténostomes et les Cheilostomes. Dans l'état actuel des connaissances, faute de mieux, nous sommes dans l'obligation de garder une certaine neutralité en considérant provisoirement ces trois groupes comme paraphylétiques.

À PROPOS DE LA SOUCHE DES CTÉNOSTOMES

Chez les Cténostomes (comme d'ailleurs à un bien moindre degré chez les Cheilostomes) les larves sont nues ou coquillères selon les familles ou les taxons de rang plus élevé (D'HONDT, 1977d, 2012). Dans les cas actuellement étudiés, on rencontre des larves structurellement complètes, présentant toutes les catégories cellulaires épidermiques, chez des larves avec aussi bien que sans coquille, et ce point

ne peut donc pas nous renseigner sur le fait que la présence d'une coquille est ou non un caractère primitif, ou plutôt un caractère d'évolution ; seule leur disposition topographique diffère, puisque ces catégories cellulaires sont disposées en totalité sur les flancs de la larve lorsqu'elle est nue, alors que les plus orales d'entre elles sont refoulées vers la base de la face interne des valves en présence d'une coquille.

En revanche, il a été signalé dans la littérature des types larvaires chez lesquels le tissu palléal se dévagine précocement (PACE-CLARK, 1906) durant le développement embryonnaire, mais selon les cas il ne différencie pas de valves tandis que dans d'autres lignées la coquille est déjà bien formée lors du rejet des larves dans le milieu. Cela signifie donc que la dévagination palléale est un phénomène génétiquement préprogrammé, mais qu'il n'est pas automatiquement suivi de la sécrétion valvaire, qui se révèle donc comme un épiphénomène. En d'autres termes, la dévagination palléale est un phénomène normal dans certaines lignées (Hislopiidae, Triticellidae), mais qui n'est pas automatiquement suivi d'une genèse coquillière qui ne se déroule que chez quelques-unes des lignées phylogénétiques correspondantes (Flustridae, Pherusellidae) (D'HONDT, 1977d). Chez celles de ces lignées où sont présentes dans l'épiderme des granulations précuticulaires (qui n'existent donc peut-être pas chez les autres, ce qui serait à vérifier) intervient alors une activation conduisant à une sécrétion prématurée de la cuticule. Un autre problème vient se surajouter, puisque les larves coquillères bien connues présentent du côté aboral une charnière relativement bien différenciée et partiellement co-adaptée à l'emboîtement des valves (D'HONDT, 1977a), ce qui correspond à une spécialisation bien plus complexe et élaborée qu'une simple sécrétion de matrice cuticulaire qui n'aurait alors donné naissance qu'à une banale couche chitineuse uniforme. Une adaptation que les larves de Bryozoaires coquillères partagent avec une partie des Brachiopodes et les Mollusques Lamellibranches.

On pourrait donc argumenter sur la possibilité d'une diphyllie originelle des Cténostomes, selon deux options : larves nues-larves coquillères. Selon notre hypothèse, les larves les plus primitives présenteraient une corona locomotrice sous forme d'un épithélium pavimenteux qui recouvre la totalité de la larve, inconnue (disparue) chez les espèces actuelles, mais qui existe toujours chez les plus primitifs des Bryozoaires actuels, les Cyclostomes. Nous supposons, mais encore sans absolue certitude, que les larves ont évolué dans deux directions principales.

- 1) L'une à sillon palléal restant invaginé jusqu'à la métamorphose (modèle « *Alcyonidium* »), de forme globuleuse (D'HONDT, 1973), présentant chez l'embryon les 12 lignées cellulaires épidermiques fondamentales (D'HONDT, 1973, 1976a, 1976 b). Le modèle « Vésicularines » serait dérivé du modèle « *Alcyonidium* », se caractérisant par un allongement du corps en hauteur concomitant de la disparition du sac interne et de l'apparition d'une dissymétrie du tissu palléal (D'HONDT, 1977c ; REED, 1977 ; REED & CLONEY, 1982), des caractères dont on ignore s'ils sont génétiquement liés ou non.
- 2) L'autre à sillon palléal dévaginé au cours de l'embryogenèse, et apparue par mutation à partir du modèle « *Alcyonidium* », caractérisée par un allongement du corps, lui-même corollaire de la dévagination palléale précoce (D'HONDT, 1977a). Dans cette seconde direction évolutive, certaines lignées auraient conservé un

tissu palléal aux caractéristiques cytologiques et fonctionnelles inchangées jusqu'à la métamorphose, tandis que d'autres lignées auraient pu acquérir par mutation « néoténique » la capacité précoce de sécrétion cuticulaire. Le problème à résoudre serait alors celui de la sécrétion cuticulaire directement sous la forme de valves, donc une adaptation déjà sophistiquée. Il n'est d'ailleurs pas à exclure que l'évolution ait permis la différenciation d'un stade intermédiaire et maintenant disparu, la sécrétion d'une couche cuticulaire uniforme qui ait elle-même précédé celui de la différenciation de valves, structures spécialisées.

Le cas des larves d'Hislopiidae, bien qu'il s'agisse sans doute de forme dérivées et évoluées, ceci du fait de leur présence en eau douce et de la capacité de ces organismes à émettre des nautozoïdes (WOOD *et al.*, 2006), peut nous apporter de précieuses informations. Les Hislopiidae présentent en effet des larves allongées, comprimées latéro-latéralement, pourvues de valves, et ont une corona locomotrice multisériée (bisériée) aux deux extrémités du corps (ce que nous interprétons comme un stade de régression intermédiaire avec l'état pavimenteux présent chez les Cyclostomes) et monosériée latéralement. Ces larves ont aussi un sac interne et un organe piriforme incomplets (caractères qui nous semblent devoir relever d'un inachèvement plutôt que d'une régression). Si la larve d'Hislopiidae présente bien des caractères d'évolution par certains côtés, et est néanmoins primitive à de nombreux autres points de vue, elle constituerait un argument en faveur d'une disjonction entre la dévagination palléale et la sécrétion cuticulaire précoce, qui seraient deux phénomènes distincts, même si l'un ne peut se produire que si l'autre a déjà eu lieu. Cela conforterait l'hypothèse du schéma évolutif reconstitué ci-dessus.

Malheureusement, les larves des Cténostomes considérés comme les plus primitifs du fait de leur morphologie zoéciale et du mode de ramification zoariale, celles des espèces de la famille des Benedeniporidae (marins), nous sont toujours inconnues, et leur connaissance serait sans nul doute déterminante pour reconstituer la phylogénie des Cténostomes. Les Benedeniporidae sont des organismes dressés, mais dont la face dorsale ne présente aucune différenciation, et de ce fait la structure de leurs colonies est très proche de celle d'espèces encroûtantes ; elle évoque celle de zoariums encroûtants qui se seraient juste redressés et présentant des modes de bourgeonnement encore simples, tout en conservant les autres aspects des colonies adhérentes au substrat, un passage d'un port zoarial à un autre qui semblerait *a priori* mécaniquement assez facile.

Les Cténostomes les plus primitifs semblent logiquement devoir être des espèces encroûtantes unisériées, et c'est à partir d'elles que se sont selon toute vraisemblance différenciés les taxons plus élaborés. Sans doute ces derniers ont-ils pu se différencier lors d'une simple mutation affectant la physiologie de la sécrétion de l'exosquelette (devenant calcaréo-chitineux, alors qu'il était simplement chitineux chez les Cténostomes). Les Cheilostomes unisériés sont alors interprétés comme étant les formes les plus primitives du groupe, bien que nous ignorions la structure (significative) de leurs larves et comment celle-ci conditionne leur métamorphose : les plus plésiomorphes d'entre eux sont selon nous les *Pyriporopsis* (cf. TAYLOR, 1981) et les genres apparentés, puis ultérieurement au cours de l'évolution les Cheilostomes

d'apparence primitive mais déjà plurisériés appartenant à la famille Calloporidae (ou Alderinidae). L'apparition de la bisériation zoariale verticillée chez les Cténostomes Benedeniporidae a dû apparaître précocement, puisque l'on observe dans cette famille les formes les plus primitives d'insertion d'une zoécie-fille sur une zoécie-mère. Le passage d'une colonie primitive encroûtante à une colonie d'aspect tout aussi primitif mais dressée, peut simplement s'expliquer par l'intervention d'une mutation génétique, portant sur une modification de la localisation topographique ou du sens de prolifération de cellules gemmipares ancestrulaires. De toute façon, l'absence d'informations sur la structure larvaire et la manière dont se déroulent les premières phases de la gemmiparité à partir de l'ancestrula des Benedeniporidae constitue l'une des lacunes essentielles dans la reconstitution de la phylogénie des Bryozoaires.

À PROPOS DE LA SOUCHE DES CHEILOSTOMES

Dans des travaux antérieurs (D'HONDT, 2012, 2015) nous avons émis l'hypothèse, fondée sur différents caractères, que les Malacostèges et les Néocheilostomes étaient deux taxons paraphylétiques dont l'origine commune était probable et lointaine mais ne pouvait être fiablement argumentée ; et d'autre part que la calcification pouvait être apparue indépendamment dans ces deux lignées différentes des Cheilostomes. Les Aeteidae, à la reproduction inconnue, sont *de facto* impossibles à situer dans cette reconstitution synthétique ; en ce qui concerne les Scrupariidae, qui présentent un mélange de caractères de Malacostèges et de Néocheilostomes, leur place exacte dans le système et qui sera évoquée plus loin reste discutable. *Scruparia chelata* qui possède des ovicelles n'est d'ailleurs probablement pas congénérique de *Scruparia ambigua* qui en est dépourvue, même si toutes deux présentent une capacité de bourgeonnement frontal.

L'anatomie des larves de Cyclostomes contraste de manière spectaculaire avec celle des Eurystomes, à la fois par la simplification de leur structure et par l'absence apparente d'appareils biologiques essentiels. Chez ces organismes il n'a pu être mis en évidence que 6 catégories cellulaires larvaires (contre une trentaine chez les Eurystomes ; cf. D'HONDT, 1973, 1974, 1977b) : quatre ectodermiques et deux mésodermiques. Les cellules ectodermiques correspondent à leurs homologues accomplissant les mêmes fonctions biologiques essentielles que chez les Eurystomes : le tissu suprapalléal (qui serait à l'origine du premier polypide ancestrulaire), les cellules palléales (qui deviendront l'épiderme de l'ancestrula), les cellules coronales (porteuses de cils dont le battement permettra le déplacement de la larve) et le sac interne (qui serait à l'origine de l'ancrage de la larve au substrat, lui permettant ainsi de se métamorphoser). Les cellules mésodermiques sont d'une part une musculature réduite et une accumulation de cellules internes constituant un mésenchyme. Les tissus sont donc limités à l'essentiel, ceux qui permettent la vie et la métamorphose larvaire et donc la perpétuation de l'espèce dans le temps. La larve (de section radiaire et non bilatérale) se déplace rapidement en ligne droite, et non par rotation comme chez les Eurystomes, et ceci est peut-être à mettre en corrélation avec l'absence des cellules ectodermiques et mésodermiques de l'organe piriforme qui constituent le « gouvernail » de la larve. Les cellules du collet et infracoronales manquent,

l'épiderme procédant simultanément des tissus palléal et du sac interne (ce qui laisse supposer qu'il provient originellement de leur co-intervention), tandis que le polypide n'a qu'une origine unique, le tissu suprapalléal. Il faut relever l'absence de centre nerveux différencié (rien n'exclut toutefois l'existence d'un réseau de filaments nerveux diffus, formant alors un plexus très discret). Une différence essentielle avec les larves d'Eurystomes réside dans l'absence de la calotte, à la base de laquelle se situe habituellement le ganglion nerveux central ; la partie aborale de la larve est complètement recouverte par une cuticule préformée, précocement sécrétée par le tissu palléal durant l'embryogenèse. Ce dernier constitue une assez profonde dépression invaginée à l'intérieur de l'organisme larvaire et qui communique avec le milieu extérieur par un pore central. Ainsi, chez les Cyclostomes, le tissu palléal ne constitue pas un sillon périphérique à l'apex larvaire, mais une cavité à orifice unique. Enfin, chez les Eurystomes, la corona n'est constituée (BARROIS, 1877 ; CALVET, 1900) que par un seul anneau cellulaire uniformément monosérié (sauf chez les Hislopiidae où il est plurisérié aux deux extrémités du corps, cf. NIELSEN & WORSAAE, 2010), formant un anneau soit équatorial, soit occupant toute la hauteur de la larve ; mais il est constitué chez les Cyclostomes par un épithélium occupant toute la hauteur de la larve et dans lequel on n'observe aucune stratification de cellules. Ainsi, si les larves de Cyclostomes présentent bien une partie des caractères spécifiques au groupe, ils se situent sur une voie évolutive très divergente des Eurystomes.

À PROPOS DE LA SOUCHE DES PHYLACTOLAEMATES

Les Phylactolaemates ne possèdent pas de larves et tous les stades de leur morphogenèse sont télescopés dans l'épaisseur de l'épiderme de l'autozoécie parentale (BRIEN, 1953, 1954) ; l'organisme pondu, par viviparité, n'est pas une larve mais déjà une petite colonie en miniature, formée d'un ou de deux individus déjà fonctionnels. Dans le cas de ces organismes très évolués (anatomie du lophophore, élaboration de ces formes de résistance particulières et spécifiques que sont les différents types de statoblastes, présence selon les genres d'une structure orale présumée sensorielle ou réceptrice, se présentant sous la forme d'une languette appelée épistome ou d'un champ de cellules ciliées, télescopage des phases du développement), il est difficile de différencier celles de ces structures qui expriment des plésiomorphies de celles qui correspondent à des spécialisations apparues par mutation au cours de l'évolution du groupe. Et ceci d'autant plus que la vie de ces organismes en eau douce s'accompagne très souvent de l'apparition de spécialisations, comme la fabrication d'hibernacles et de nautozoïdes, des caractères affectant également la reproduction dans différentes familles de Cténostomes dulcicoles, donc des animaux ayant aussi un exosquelette chitineux.

Aucun des Bryozoaires d'eau douce ne présente un exosquelette calcifié, et nous formulons l'hypothèse que ce caractère est à corrélérer avec la qualité chimique ou la nature du milieu où vivent ces organismes (pauvreté en ion chlore, mais pas en ion calcium puisqu'on trouve des Bryozoaires dulcicoles dans des eaux très calcaires des terrains jurassiques et crétacés). Peut-être, mais ce n'est là qu'une hypothèse, seraient-ils alors plus proches des Cténostomes, à ectocyste chitineux, que des Cheilostomes,

du fait de la nature uniquement chitineuse de l'exosquelette des Phylactolaemates. Nous rappelons à ce propos que JEUNIAUX (1982) avait confirmé que la cuticule des Bryozoaires Phylactolaemates était bien de nature chitineuse. Mais il n'est pas prouvé que la nature biochimique de la cuticule soit obligatoirement un caractère strictement phylogénétique : peut-être est-elle plutôt corrélée au milieu ; la supposition d'une origine commune des Cténostomes et des Phylactolaemates n'est qu'hypothétique en raison de leurs modes de reproduction respectifs. Cette hypothèse demande évidemment à être soutenue par des recherches appropriées.

REMARQUES

1) Les zoariums de différentes familles de Cheilostomes sont parsemés de joints chitineux (très probablement traversés par des nerfs) qui segmentent la colonie en entre-nœuds de zoécies calcifiées, et ce fait est distribué tant dans des familles de Néocheilostomes (par exemple : Candidae, Cellariidae) que d'Ascophores (par exemple : Margaretidae), sans règle générale. Cette segmentation de la colonie, procédant évidemment d'un déterminisme génétique stabilisé dans le génome des espèces correspondantes, n'affecte pas tous les genres d'une même famille (Cellariidae : *Mesostomaria*), puisque certains d'entre eux y échappent. Pour expliquer ce fait, nous serions tenté par l'hypothèse de l'intervention occasionnelle d'une mutation concernant un gène de structure largement présent chez les Bryozoaires, et sur laquelle influencerait un possible gène régulateur (ou d'un gène homéotique ?), qui déterminerait chez les espèces – au cas par cas – la levée d'une inhibition agissant soit au niveau de l'œuf, soit moins vraisemblablement chez l'embryon.

2) Dans certaines lignées de Bryozoaires, comme la famille Aeteidae (Cheilostomes) considérée comme très primitive et dont les affinités sont encore inconnues, qui est caractérisée par la présence d'un haut péristome zoécial bien distinct de la portion zoéciale – encroûtante – et portant l'orifice buccal à son extrémité, l'incubation des larves (dont l'organisation est encore inconnue) se déroule dans un sac membraneux incubateur accroché à la zoécie parentale (COOK, 1977). Cette structure est-elle un « ancêtre » de l'ovicelle calcifiée largement présente chez les Cheilostomes, se formant à partir d'un primordium tissulaire homologue dans tous les cas, ou un dispositif d'incubation complètement indépendant de celle-ci ?

3) Les Malacostèges ne présentent pas non plus d'ovicelles (de même d'ailleurs que d'aviculaires) et leur dispositif d'incubation est sommaire (probablement une placentation) et limité dans le temps. La zoécie émet des embryons qui sont loin d'être anatomiquement et physiologiquement achevés (COOK, 1960, 1962) et qui poursuivent leur organisation et leur maturation en pleine eau ; mais le nombre de mois durant lesquels s'effectue le développement complet jusqu'à ce que cet organisme devienne une larve fonctionnelle n'est pas connu avec certitude. L'émission d'un embryon, encore immature et structurellement inachevé, constitue-t-elle un caractère néoténique, ou primitif, lié à l'impossibilité matérielle d'une incubation normale, ou encore sans aucun rapport ? D'un point de vue fonctionnel, l'émission de larves se développant dans le plancton sur un large espace de temps favorise la dissémination de l'espèce par les courants marins. Le fait que les Malacostèges ne présentent ni ovicelles ni

aviculaires procède-t-il de caractères génétiquement liés ? La présence d'un velum chez toutes les larves coquillères quelles qu'elles soient, nous paraît constituer un caractère adaptatif associé à l'existence de valves, et non phylogénétique. Enfin, nous formulerons l'hypothèse selon laquelle la possession par les Scrupariines de larves allongées ressemblant à des larves bivalves, mais dépourvues de coquilles, pourrait témoigner d'une parenté phylogénétique entre elles et les Malacostèges.

4) L'acquisition de la plurisériation des zoariums est également sous contrôle génétique, dépendant de la multiplication ou de la régression du nombre des territoires épidermiques, des primordiums eux-mêmes localisés, déterminés ontogénétiquement, présentés par la zoécie parentale, des primordiums présentant soit la capacité de gemmiparité de loges-filles, soit des groupes de cellules dotées de capacités morphogènes que n'ont pas les autres cellules non gemmipares. Le nombre de ces territoires cellulaires capables de bourgeonnement varie considérablement, même d'une espèce à l'autre à l'intérieur d'un même genre (*Alcyonidium*). Il semble logique que le bourgeonnement de zoécies-filles soit celui que présentent les Cheilostomes les plus primitifs (genre *Pyriporopsis*, un genre selon toutes vraisemblance à classer dans les Malacostèges, fait qui ne pourra toutefois être confirmé que par l'étude de leurs larves), c'est-à-dire les Bryozoaires au zoarium unisériel et aux zoécies au bourgeonnement uniquement distal. Chez d'autres Bryozoaires, le bourgeonnement reste terminal, mais affecte deux files de zoécies adjacentes, soit alternantes (*Scrupocellariidae*) soit jumelles (Malacostèges). Chez certaines Malacostèges telles que *Membranipora membranacea*, la partie gemmipare de la colonie est constituée par les extrémités d'un ensemble de loges accolées (LUTAUD, 1961), mais il n'y a pas de bourgeonnement latéral, faute de la présence des zoécies spécialisées. Lorsqu'il y a plurisériation, c'est quand une zoécie-mère présente des régions gemmipares sur une plus ou moins grande quantité de plages gemmipares distribuées sur sa périphérie, et susceptibles de s'accoler puisque leur exosquelette n'est pas encore solidifié.

5) Alors que l'on aurait pu s'attendre à un fait contraire, puisque l'organe piriforme, cilio-glandulaire (CALVET, 1900), est situé à la partie tout à fait antérieure de la larve des Bryozoaires, il est interprété à la fois comme une structure de préfixation au substrat (grâce à ses cellules muqueuses) lors de la métamorphose, et comme une sorte de gouvernail pendant les périodes de locomotion (grâce à ses plumets ciliés, axial et latéraux). Les larves possédant cet organe se déplacent lentement en tournant sur elle-même (Eurystomes), tandis que celles qui en sont dépourvues se propulsent en ligne droite et très rapidement (Cyclostomes). Ne se déplacent ainsi de façon rectiligne que précisément les larves qui ne possèdent pas ce dispositif présumé faciliter et orienter leur mouvement, l'organe piriforme ; sa présence semble au contraire diminuer la célérité de la locomotion tout en accroissant la dépense d'énergie conséquente. Nous ignorons si l'organe piriforme des Hislopiidae, dépourvu de certains de ses plumets de soies (NIELSEN & WORSAAE, 2010), se déplace lui aussi par rotation, et si cette rotation est aussi accentuée que chez les autres Eurystomes. L'absence de l'organe censé polariser la nage la complique au contraire, et paradoxalement sa présence la freine ; aussi serait-on tenté de conclure, d'une part, à l'inutilité fonctionnelle complète des cellules ciliées de l'organe piriforme et, d'autre part, que la larve, au moins si elle est de petite taille et plus « dynamique », peut aussi se passer des cellules glandulaires de ce même organe.

6) La calotte larvaire comprend essentiellement des cellules ciliées, peut-être sensorielles, de distribution différente selon les familles, et connectées par leurs axones au ganglion nerveux central sous-jacent, situé topographiquement vers la base de cette calotte (CALVET, 1900 ; D'HONDT, 1973). Cette disposition est celle présentée par l'ensemble des Eurystomes. Aucun ganglion nerveux n'existe chez les Cyclostomes et, si l'absence d'un système nerveux est inconcevable chez ces organismes, celui-ci ne peut donc que se limiter à une sorte de plexus, discret et dont les fibres nerveuses sont tellement ténues qu'elles sont passées jusqu'à présent inaperçues. L'une des différences fondamentales entre les Eurystomes et le Cyclostomes est la présence d'un centre nerveux chez les premiers, son absence chez les seconds, et l'anatomie du système nerveux représente donc un caractère systématique et phylogénétique important pour différencier ces deux lignées majeures de Bryozoaires. La calotte et le centre nerveux larvaire semblent en conséquence ne pas être des caractères généraux des Bryozoaires, mais seulement de l'ensemble des Eurystomes, tandis que l'anatomie du complexe « cellules ciliées de la calotte-ganglion nerveux » est déjà connue, de son côté, comme spécifique des taxons de rang subordonné chez les Eurystomes. En revanche, l'appareil sensoriel larvaire est encore trop insuffisamment étudié pour pouvoir être utilisé de façon fiable aux niveaux élevés de la classification des Bryozoaires, mais il peut être employé pour différencier des larves d'espèces voisines (Cheilostomes). Les organes des sens sont uniquement connus par leur localisation et par quelques observations cytologiques (cellules intercoronales, macules pigmentaires épidermiques), ou par des observations microscopiques portant sur des cellules sensorielles présumées (calotte).

7) L'organisme « Bryzoaire » ne peut se concevoir sans l'existence de l'exosquelette (composante cystide), puisqu'un tégument dépourvu de rigidité serait difficilement viable et plus facilement victime de prédateurs parce qu'alors la partie viscérale ou polypide ne bénéficierait d'aucune protection. À l'intérieur de la loge d'un Bryzoaire, le polypide est d'une part de dimensions très limitées par rapport au volume total, et il a par ailleurs une existence transitoire, le développement de l'embryon impliquant une protection pour assurer son succès. La juxtaposition du polypide et du cystide, ainsi que leurs profondes intrications anatomiques et leurs complémentarités physiologiques, témoignent de l'unité intégrée – dans l'ensemble de ses fonctions – de ce groupe zoologique et de son originalité. Le modèle « Bryzoaire » est unique dans toute l'étendue de sa diversité et de ses adaptations, en dépit d'une certaine modulation autour d'un modèle « central » ou d'un archétype théorique que les connaissances actuelles permettent ainsi de cerner (D'HONDT, 1976a). L'appartenance aux Bryozoaires est ainsi facile à définir (D'HONDT, 2004), et l'embranchement des Bryozoaires au sens cuviérien du terme, qui est considéré par les phylogénistes comme un phylum à part entière, pourrait aussi tout à fait légitimement être scindé : les espèces qu'il réunit seraient alors naturellement considérées par les taxinomistes comme regroupées en trois phylums haeckeliens d'un point de vue évolutif ; ceci si l'on se réfère aux définitions initiales et si l'on reconnaît sans mauvaise foi que le terme de « phylum » est à proscrire en systématique et à réserver au domaine de la phylogénie.

8) Il convient aussi de rappeler que certains caractères évolutifs amènent à moduler la classification des Bryozoaires à des rangs hiérarchiques plus inférieurs de la systématique. Ainsi est-ce le cas de la non-calcification de l'opercule (qui reste alors pratiquement membraneux) : cela constitue un phénomène déterminant caractérisant le genre *Conopeum* qui s'écarte et s'oppose ainsi aux autres Malacostèges, avec lesquels il partage par ailleurs le même modèle larvaire déterminant l'homogénéité de ce groupe. Chez les Bryozoaires lunulitiformes détachés du substrat et plus ou moins mobiles, la croissance en spirale de la colonie et l'hyperdéveloppement de vibraculaires latéraux impliqués dans la locomotion ou le redressement zoarial, qui sont peut-être des phénomènes liés, impliquent la différenciation conjointe de plusieurs adaptations complémentaires et synergiques. Celles-ci ne peuvent elles-mêmes s'expliquer que par une co-adaptation simultanée et convergente surprenante de plusieurs caractères phénotypiques que l'on aurait pu supposer être indépendants. De même apparaît comme inutile et relevant d'un fait évolutif accidentel la différenciation des stolons porteurs des autozoécies chez certaines des familles de Vésicularines ; ce fait est-il phylogénétiquement et génétiquement lié, ou indépendant, de la structure tout à fait spéciale des larves de ce groupe (absence de sac interne, hyperdéveloppement du sillon palléal à l'arrière) ?

9) Chez les Eurystomes, la forme de la larve permet de prédire le port de la colonie. Les larves globuleuses aplaties produiront des zoariums rampants, des larves nettement plus hautes que larges dériveront des colonies arborescentes, et des larves qui sont juste un peu plus hautes que larges des colonies mamelonnées. Il existe toutefois des cas litigieux, dont celui des *Thalamoporellidae* (cf. MARCUS, 1939), dont les espèces à l'intérieur d'un même genre sont selon les cas dressées ou encroûtantes, mais l'incertitude planant sur la morphologie larvaire (et dont on peut même supposer qu'elle a été décrite de façon fantaisiste !) suscite de légitimes interrogations sur le cas de cette famille. On peut également s'interroger sur la signification éventuelle du gésier chez les Bryozoaires (puisque cette structure est disséminée et n'est présente que chez quelques familles parfois très éloignées aussi bien de Cténostomes que de Cheilostomes et de Cyclostomes sans lien phylogénétique apparent entre elles) ou sur l'apparition de la haute tubulure péristomiale des Aeteidae.

CONCLUSION

En ultime remarque, il nous convient d'insister à nouveau sur la diversité, tant dans l'organisation larvaire que dans celle de l'adulte dans le monde des Bryozoaires (D'HONDT, 2020), et dans la dynamique des opportunités et directions morphogénétiques qui relient entre eux chaque modèle développemental dans le temps. Nous considérons chacun de ces modèles comme une combinaison d'agencements multiples entre caractères indépendants, regroupant un ensemble de situations variées et génétiquement programmées. La structure des larves ainsi que le déroulement de la métamorphose et de la morphogenèse varient selon les lignées, des événements apomorphes pouvant caractériser certaines d'entre elles pendant que d'autres, plésiomorphes, sont ontogénétiquement et génétiquement programmés de plus longue date. Ceux-ci induisent, dans certaines lignées évolutives, l'apparition d'une apomorphie ou l'évolution différentielle de structures à partir de cellules-souches

restées pluripotentes, évoluant sous l'influence probable de gènes homéotiques ou de structure. Il s'agit donc d'un groupe zoologique excessivement complexe, et d'autant plus difficile à débroussailler tant en systématique qu'en phylogénie de par sa diversité. Les caractères morphologiques, et tout particulièrement ceux fondés sur l'ornementation de la couche calcaire exosquelettique des Cheilostomes, même s'ils sont sans doute génétiquement programmés depuis longtemps, n'affectent pourtant que des structures qui ne correspondent elles-mêmes qu'à des différenciations survenant en fin de lignées évolutives, et ne concernent donc phylogénétiquement *de facto* que des phénomènes tardifs dans l'évolution. Des phénomènes presque anecdotiques à certains points de vue, puisque les reconstitutions phylogéniques fondées sur ces critères reposent sur l'expression des caractères qui ne se sont différenciés que quand les grandes lignes de l'évolution des Bryozoaires avaient elles-mêmes déjà été définies par des caractères développementaux. S'ils reposent tous sur un déterminisme génétique, ils ne se situent pas tous au même niveau, tant par leur ordre historique d'apparition dans l'évolution que par leur importance dans la modélisation des directions évolutives primitives ; ils sont chronologiquement espacés dans le temps.

Les phénomènes évolutifs qui ont permis le passage d'une reproduction par voie larvaire et métamorphose à une reproduction vivipare avec, alors, télescopage dans l'organisme parental de tous les événements morphogénétiques allant de l'embryon à la métamorphose comprise, sont d'une extrême complication qui nous échappe encore. Il existe parfois des hiatus considérables – impossibles à combler dans l'état actuel de nos connaissances (et dont beaucoup le resteront) – entre les plans d'organisation larvaire et adulte des différents groupes de Bryozoaires. Il en est de même dans la dynamique des événements complexes qui conduisent de l'œuf fondateur d'une nouvelle colonie à l'œuf qui sera émis par le zoarium qui en dérive ; en cela, il est justifié de considérer les Bryozoaires à la fois comme un embranchement (catégorie systématique définie par Cuvier) et comme un regroupement de phylums (catégorie phylogénétique définie par Haeckel) (D'HONDT, 2018b). Et aussi d'envisager ces animaux comme un extraordinaire champ d'investigations potentielles, à partir duquel pourront se développer de multiples travaux de recherche descriptive et expérimentale à la lumière de nombre de domaines de recherche privilégiés de la biologie actuelle. Ceci constitue un argument en faveur d'une conception prioritairement phylogénétique de la systématique, du moins dans les cas où – comme chez les Bryozoaires – il est possible de considérer cette dernière autrement que comme un meuble à tiroirs de rangement de classeurs et de sous-chemises.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARROIS J., 1877. Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. *Travaux de la Station zoologique de Wimereux*, 1 : 1-305.
- BRIEN P., 1953. Étude sur les Phylactolaemates. *Annales de la Société royale de Zoologie de Belgique*. 84 (2) : 301-440.
- BRIEN P., 1954. À propos des Bryozoaires Phylactolaemates. Processus épigénétiques de l'évolution. Ontogenèse multiple. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 79 (4) : 203-239.
- CALVET L., 1900. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Travaux de l'Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier*, N. S. 8 : 1-458.

- COOK P.L., 1960. The development of *Electra crustulenta* (Pallas) (Polyzoa-Ectoprocta). *The Essex Naturalist*, 30 (4): 258-266.
- COOK P.L., 1962. The early larval development of *Membranipora seurati* (Canu) and *Electra crustulenta* (Pallas), Polyzoa. *Cahiers de Biologie Marine*, III: 57-60.
- COOK P.L., 1977. Early colony development in *Aetea* (Bryozoa). *American Zoologist*, 17: 55-61.
- GORDON D.P., 1984. The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata from the Kermadec Ridge. *Memoirs of the New Zealand Oceanographic Institute*, 91: 1-198.
- HARMER S.F., 1893. On the occurrence of embryonic fission in Cyclostomatous Bryozoa. *Quarterly Journal of the Microscopical Science*, N. S., 34: 199-241.
- HONDT J.-L. D', 1973. Étude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 114 (4) : 537-602.
- HONDT J.-L. D', 1974. La métamorphose larvaire et la formation du « cystide » chez *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 115 (4) : 577-606.
- HONDT J.-L. D', 1976a. *Les larves, la métamorphose larvaire et la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates (Etude anatomique et ultrastructurale)*. Th. Doctorat d'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 (paru 1977). Évolution des lignées cellulaires larvaires des Bryozoaires Gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogenèse ancestrulaire. *Bull. Soc. zool. Fr.*, suppl. 5 (Colloque sur les Métamorphoses) : 41-47.
- HONDT J.-L. D', 1977a. Structure larvaire et organogenèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryozoaires Cténostomes. *Zoomorphologie*, 87 : 165-189.
- HONDT J.-L. D', 1977b. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816), Bryozoaire Cyclostome (Articulata). *Zoologica Scripta*, 6 (1) : 55-60.
- HONDT J.-L. D', 1977c. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryozoaire Cténostome. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 118 (2) : 211-243.
- HONDT J.-L. D', 1977d. Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, 123 (3): 463-483.
- HONDT J.-L. D', 2004. *Revised biological definition of the Bryozoa*. In : *Bryozoan Studies 2004*, H.I. Moyano, J.M. Cancino & P.N. Wyse Jackson (éd.), Balkema Publ., Leiden: 119-131.
- HONDT J.-L. D', 2005. *État des connaissances sur le développement embryonnaire des Bryozoaires Phylactolaemates*. In : *Moostiere* (Bryozoa), E. Wöss (éd.). *Denisia*, 16, Oberösterreichischen Museum, Linz, N.S. 28: 59-68.
- HONDT J.-L. D', 2010. De l'œuf à l'ancestrula : phases, péripéties et stades critiques de l'élaboration d'une future colonie de Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 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. Fr.*, 137 (1-4) : 259-290.
- HONDT J.-L. D', 2015. *Aspects mal connus ou ignorés de la biologie de Bryozoaires*. Éd. Société zoologique de France (mémoire 45), 149 p.
- HONDT J.-L. D', 2018a. Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 87 (3-4) : 97-110.
- HONDT J.-L. D', 2018b. Embranchement versus Phylum : comment la conjoncture internationale peut influencer la nomenclature scientifique et la classification animale. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 87 (3-4) : 111-120.
- HONDT J.-L. D', 2019a. Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversité morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Bolletino del Museo regionale de Ciencias naturales di Torino*, 35 (1-2) : 5-32.
- HONDT J.-L. D', 2019b. Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 88 (3-4) : 71-88.
- HONDT J.-L. D', 2020. Les Bryozoaires Eurystomes : une mosaïque de caractères structuraux et ontogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr.* 145 (3) : 199-213.
- JEUNIAUX C., 1982. La chitine dans le règne animal. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107 : 363-386.

- LUTAUD G., 1961. Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* (Linné), Bryzoaire Ctenostome. *Annales de la Société royale de Zoologie de Belgique*, 91 : 157-300.
- MARCUS E., 1939. Briozoários Marinhos Brasileiros, III. Boletim de la Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São-Paulo. *Zoologia*, 2: 111-299.
- NIELSEN C., 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans. *Ophelia*, 7: 217-256.
- NIELSEN C. & WORSAAE K., 2010. Structure and occurrence of Cyphonautes larvae (Bryozoa, Ectoprocta). *Journal of Morphology*, 27: 1094-1109.
- PACE-CLARK R.M., 1906. On the early stages in the development of *Flustrella hispida* (Fabricius) and on the existence of a "yolk nucleus" in the egg of this form. *Quarterly Journal of microscopical Science*, N. S., 50: 35-478.
- REED G.C., 1977. Larval morphology and settlement of the Bryozoan *Bowerbankia gracilis* (Vesicularioidea, Ctenostomata). Structure and eversion of the internal sac. In : Settlement and metamorphosis of marine Invertebrate larvae. Fu-Shiang Chia & M. C. Rice (eds.), Elsevier, New York: 41-48.
- REED G.C. & CLONEY P.A., 1982. The larval morphology of the marine Bryozoan *Bowerbankia gracilis* (Ctenostomata, Vesicularioidea). *Zoomorphology*, 100: 23-54.
- TAYLOR P.D., 1981. Bryozoa of the Jurassic Portland bed of England. *Palaeontology*, 24 (4): 863-875.
- WOOD T.S., ANURACEPONSATORN P. & MAHUCHWONGARIYA J., 2006. Swimming zooids: an unusual dispersal strategy in the Ctenostome Bryozoans *Hislopia*. *Linzer Biologische Beiträge*, 38 (1): 71-75.
- 

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

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

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

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

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

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Gérard KECK

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 89 Fascicule 9-10 novembre - décembre 2020

SOMMAIRE

Brunet-Lecomte P. – Étude comparée de la boucle antérieure de la première molaire inférieure chez les campagnols des Pyrénées et des champs (Rodentia, Arvicolinae)	220-226
Guillaume N. & Tison J.M. – <i>Cyperus strigosus</i> L., 1753 dans la Loire (région Auvergne-Rhône-Alpes) : une espèce bien implantée	227-234
Béguinot J. – Investigations sur la distribution des arthropodes cécidogènes au long de la Côte bourguignonne, entre Chatillon-sur-Seine et Mâcon	235-250
d'Hondt J.L. – Propos et interrogations sur les relations phylogénétiques à l'intérieur de l'embranchement des Bryozoaires.....	251-265
Gereys B. – Contribution à la connaissance de la distribution des Vespidae solitaires de France (Hymenoptera : Eumeninae, Masarinae). I. <i>Alastor</i> , <i>Alastorynerus</i> , <i>Allodynerus</i>	267-274
Caro O. & Bertrand A. – <i>Huetriphora raymondi</i> nov. gen. & nov. sp. de l'infra littoral, île de la Réunion (Mollusca : Gastropoda : Triphoridae).....	275-281
Dierkens M. – Description d'une nouvelle espèce de Silphidae (Coleoptera) de Tanzanie.	283-287

Couverture : *Carex acuta* formant des îlots sur le Rhône à Pierrelatte (Drôme). Crédit : J.-L. Amiet (Sur quelques Cypéracées et Joncacées rares ou peu connues du sud de la Drôme.)

CONTENTS

Brunet-Lecomte P. – Comparative study of the anterior loop of the first lower molar in Pyrenean vole and common vole (Rodentia, Arvicolinae).....	220-226
Guillaume N. & Tison J.M. – <i>Cyperus strigosus</i> L., 1753 in Loire department (région Auvergne-Rhône-Alpes) : a well-established species	227-234
Béguinot J. – Investigations into the distribution of gall-inducing arthropods on land plants along the Côtes de Bourgogne, between Chatillon-sur-Seine and Mâcon	235-250
d'Hondt J.L. – Purposes and interrogations on the phylogenetic relationships in the embranchement of the Bryozoa	251-265
Gereys B. – Contribution to knowledge of the distribution of solitary Vespidae of France (Hymenoptera : Eumeninae, Masarinae). I. <i>Alastor</i> , <i>Alastorynerus</i> , <i>Allodynerus</i>	267-274
Caro O. & Bertrand A. – <i>Huetriphora raymondi</i> nov. gen. & nov. sp. from infralittoral, Reunion Island (Mollusca : Gastropoda : Triphoridae)	275-281
Dierkens M. – Description of a new species of Silphidae (Coleoptera) from Tanzania	283-287

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 2020

Copyright © 2020 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.