

Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino	Vol. 35 - N. 1-2	pp. 5-32	15.05.2019
----------------------------------	------------------	----------	------------

Jean-Loup D'HONDT*

Stratégies de reproduction chez les bryozoaires: diversités morpho-anatomique et systématique et signification évolutive

ABSTRACT

Reproductive strategies in the bryozoa: morpho-anatomical diversity and systematics, and evolutionary significance

The various patterns of embryogenetical, larval and morphological strategies of development known among the Bryozoa, ontogenetically pre-programated phenomena, peculiarly characterized by the distinct destinies of the endodermic primordium according to the evolutive lineages, correspond to so much reproductive models for ameliorate the survival, the capacities of dispersion and the prosperity of these given species. It is matter, according the structures of the larvae, the phylogenetic lineages and consequently the taxa, of plantotrophy, transformation of an abortive alimentary canal to an energetic reserve or to an amorphic mineral concretions, or to a most ordinary lecitotrophy without a particular regression. Beyond the direct budding on new zoecia, are known in some of these evolutive series another whole of strategies of reproduction: the capacity of an asexual reproduction. The latter corresponds to some different modalities: nautozoids, sessoblasts, flottoblasts, *succuli*, hibernacles; in other groups, the authors pointed out phenomena of polyembryony (cyclostomes) or of viviparity (phylactolaemates). The various aspects are analyzed and interpreted according the phylogenetic lineages, the delimitation and the definition of the taxa, and also the advantages drowed by the organisms.

Keywords: Bryozoa, reproductive strategies, anatomy, evolution.

* Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

INTRODUCTION

La biosystematique actuelle des bryozoaires: bases, classification et grandes lignées phylogenetiques

Le néologisme de “évo-dévo” ne renouvelle guère la biosystématique, puisque celle-ci était fondée depuis déjà l’époque de Lacaze-Duthiers sur l’analyse descriptive et expérimentale du développement des organismes, et il suggère une impression fallacieuse de modernisme, peut-être avec une arrière-pensée carriériste des utilisateurs de cette expression. Dans le cas des bryozoaires, par exemple, la systématique a d’abord reposé comme dans celui de nombreux groupes zoologiques sur des critères phénotypiques et macroscopiques: la morphologie des différents types zoariaux et zoéciaux, des ovicelles, la présence ou non et la forme des aviculaires, etc.), le port des colonies, leur complexité, en corrélation avec les phases présumées de l’évolution du groupe. Elle a ensuite intégré d’autres critères, dont la structure et la composition chimique de l’exosquelette, les dispositifs d’occlusion de la zoécie, les diételles (pores périphériques), et autres. L’étape suivante a été la prise en considération des “parties molles”, telles que la présence, l’absence ou la localisation de la musculature, ou encore le dispositif d’incubation. Selon nous, la classification des bryozoaires doit en fait reposer plus fondamentalement encore, sur les caractères les plus précoces, ancestraux et significatifs de l’ontogénie, c’est à dire ceux – plésiomorphes - qui sont co-partagés par plusieurs - sinon un très grand nombre des lignées (et, par suite, de taxons). Les catégories systématiques qui leur sont subordonnées, chacune comportant un nombre de plus en plus réduit d’espèces en fonction de la décroissance de leur rang hiérarchique, étant elles-mêmes basées sur des caractères zoariaux et zoéciaux de niveau inférieur (soit, en fait, des apomorphies) ne définissant parfois que des taxons des groupes –familles et -genre.

Les bryozoaires sont des organismes aquatiques marins et d’eau douce, coelomates, coloniaux et deutérostomiens, supposés être le groupe-frère des autres deutérostomiens (d’Hondt, 2015); ils ont été redéfinis par d’Hondt (2005b). Leur reproduction s’effectue à la fois par voie asexuée, et par voie sexuée avec fécondation interne, production d’œufs, segmentation, élaboration d’une larve, métamorphose en général très complexe et conduisant à la formation d’une zoécie fondatrice, l’ancestrula; cette dernière, qui provient directement de la transformation de la larve au terme de sa métamorphose, est l’individu fondateur à partir duquel sera bourgeonnée une nouvelle colonie de bryozoaires et dont tous les individus posséderont le même patrimoine génétique (clone).

Leur biosystématique actuelle repose actuellement en priorité sur l’ontogénie, l’embryologie, le type larvaire et le mode de métamorphose qui leur est corrélié. Elle se fonde sur la diversité des types larvaires qui se sont différenciés au cours de l’évolution et dont l’importance a été simultanément et indépendamment mise en évidence par d’Hondt (1977d) et Woollacott & Zimmer (1977), le premier auteur ayant alors élaboré une classification plus précise que les seconds. Cette systématique a elle-même été affinée dans des publications ultérieures auxquelles nous renvoyons (d’Hondt, 1985, 1997, 2001, 2016) pour les noms, niveaux

systematiques et définition actualisée des taxons. Les nouveaux critères discriminatifs ainsi introduits ont conduit à un profond remaniement de la classification phylogénétique des bryozoaires, incluant les particularités comparées de l'embryogenèse, d'anatomie et de morphogenèse larvaire, qui dépendent d'une expression génétique pré-programmée se manifestant dès le début de l'embryogenèse. A chaque type larvaire correspond un mode particulier de métamorphose et de genèse de l'ancestrula, puis de morphogenèse post-larvaire particulière. Les différentes situations actuellement connues seront répertoriées ci-après.

1. *L'absence chez telle ou telle larve de certaines des catégories cellulaires*, et par suite de certains organes, qui se différencient normalement durant l'organogenèse larvaire (d'Hondt, 2015). Elle se caractérise par la non-différenciation des organes auxquels elles étaient supposées devoir donner naissance, matérialisée par l'entrée en dégénérescence dès les stades précoces de l'embryogenèse, notamment dès la gastrulation, de groupes de cellules localisés, dont l'entrée en nécrose est montrée par la microscopie ultrastructurale. Ces phénomènes d'apoptose modèlent ainsi, dont mécaniquement, la morphologie et l'anatomie des larves qui en dérivent. On peut citer comme exemples le sac interne des larves de cténostomes Vesiculariida, l'organe piriforme de celles des cyclostomes en totalité, et d'une partie de celui-ci chez les cténostomes Hislopiida (type larvaire "paracyphonaute"). Chez ces dernières, la corona locomotrice est pluristratifiée (paucistratifiée) aux deux extrémités du corps (Nielsen & Worsaae, 2010), alors qu'elle y est monostratifiée chez les autres membres de la classe Eurystomatoda; en outre, ces organismes forment des colonies encroûtantes et unisériées (caractère considéré comme primitif) et ont l'exclusivité d'un mode particulier de reproduction asexuée, les nautozoïdes. Il est impossible à ce stade de nos connaissances de considérer de tels cas, génétiquement programmés, plutôt comme des caractères primitifs que comme des apomorphies ou des caractères neutres. L'hypothèse la plus vraisemblable est que la pluristratification de la corona est un caractère plésiomorphe, puisque les larves des cyclostomes, organismes considérés comme primitifs, ont également une corona plurisériée, mais constituant un épithélium formé de plusieurs dizaines d'anneaux cellulaires monostratifiés successifs sur toute la hauteur du corps.

2. *L'hyper-développement de certains organes*. L'exemple le plus ostensible en est le volume important acquis au cours de la croissance par le collet du sac interne larvaire, qui est rejeté vers la région antéro-ventrale, et qui est corollaire de la non-différenciation du sac interne lui-même (d'Hondt, 1977a); cette structure est en outre synergique du développement considérable - vers l'arrière et en profondeur - du tissu palléal, chez les Vesiculariida.

3. Les modulations différentes intervenant dans le développement au cours de l'embryogenèse, de la vie larvaire et de la métamorphose, conduisent toutes à une morphogenèse identique quelles qu'aient été les premières étapes de ce développement, à partir de l'ancestrula dont le modèle est unique. Ces modulations ont été à l'origine de la classification actuelle des bryozoaires récents (d'Hondt,

2016). Les grandes lignes de celle-ci correspondent chacune à une lignée évolutive différente, et dont chacune est caractérisée par des stratégies reproductrices distinctes procédant de leurs morphogénèses individuelles respectives, sont les suivantes:

1. Classe Eurystomatoda

A. Sous-Classe Ctenostomona (exosquelette chitineux), redéfinie par d'Hondt (1997): 9 ordres (respectivement caractérisés par d'Hondt, 1977d, 1997, 2001 et 2016), dont les Hislopiida, les Alcyonidiida, les Flustrellidrida, les Alcyonidioidesida, les Vesiculariida sont ceux dont le développement a été relativement bien étudié.

B. Sous-Classe Cheilostomona (exosquelette calcaire), redéfinie par d'Hondt, 1997: 6 super-ordres, respectivement redéfinis par d'Hondt (1997, 2016) dont le développement diffère (mais est imparfaitement connu chez 4 d'entre eux), les mieux étudiés étant les Malacostegidea et les Neocheilostomidea. Ces derniers sont partagés en deux ordres, Flustrida et Ascophorida, chacun scindé en quatre sous-ordres, tous les ordres de Neocheilostomidea présentant le même type d'ontogenèse, de larves et de métamorphose; les différences selon les taxons de rang supraspécifiques portent sur la distribution ou le nombre des taches pigmentaires, ou la hauteur de l'anneau de cellules locomotrices qui constituent la corona, déterminant parfois alors le port de la colonie.

2. Classe Stenolaematoda

Un seul ordre actuel: Cyclostomida (exosquelette calcaire)

1. Classe Phylactolaematoda (exosquelette chitineux), directement subdivisée en familles).

Les bryozoaires ne se livrent à aucun choix du lieu d'émission de leurs larves, et ne dispensent pas de soins à leurs pontes ou à leur juvéniles. Tout au plus peut-on noter la protection des embryons et des jeunes larves durant leur incubation, soit dans des zoécies spécialisées (le plus souvent: les ovicelles), soit à l'intérieur de l'organisme parental; les malacostèges, présumés être parmi les cheilostomes les plus primitifs, émettent même des embryons morphologiquement et physiologiquement indifférenciés qui poursuivent leur développement et se transforment en larves en pleine eau. Cette émission de larves immatures est-elle un caractère primitif (ce qui est notre avis), ou une apomorphie acquise au cours de l'évolution?

Stratégies adaptatives propres aux lignées phylogénétiques: leurs incidences en systématique

1. Les Cyclostomida

En plus de se dérouler dans une gonozoécie particulière et spécialisée, et qui contrairement à l'ovicelle des Cheilostomes n'a pas uniquement une fonction de nutrition des embryons (celle qui existe chez la presque totalité des bryozoaires, cyclostomes, cténostomes et cheilostomes, et qui est matérialisée par une sorte de placentation, le développement des cyclostomes se caractérise par deux autres particularités biologiques (Harmer, 1893, 1895): 1) d'une part une dissociation temporaire des premiers blastomères embryonnaires, qui se ré-agglomèrent ensuite normalement, un phénomène qui n'affecte dans l'état actuel de nos connaissances que certaines lignées (Lichenoporidae); 2) d'autre part une polyembryonie qui constitue un phénomène général. Si la signification du premier phénomène nous échappe encore, le second a pour but de toute évidence d'accroître l'étendue d'une même descendance dotée du même patrimoine génétique, certainement dans un but de compétitivité extensive. Cette stratégie caractérise les cyclostomes, apparemment dans leur totalité, sans que l'on puisse préjuger de l'existence ou non de ce mécanisme chez les ordres fossiles de Stenolaemata ni de son ancienneté chez les cyclostomes. Elle a été mise en évidence à partir de coupes sériées effectuées dans des ooécies préalablement fixées et décalcifiées. Il faut remarquer que dans certains genres de bryozoaires, et notamment chez tous les phylactolaemates, la placentation ne se produit pas dans une zoécie spécialisée, mais sous une forme plus rudimentaire à l'intérieur-même de l'autozoécie parentale.

Durant les premières phases de l'embryogenèse, les blastomères, d'abord cohérents entre eux, les restent chez les Crisiidae, alors que chez les Lichenoporidae ils se séparent ensuite les uns des autres, et sont alors isolés par des travées de cellules folliculeuses (Harmer, 1893). Ces cellules folliculeuses forment une masse au contact des embryons, les entourant en partie; elles se vacuoliseront (ce qui selon toute vraisemblance correspond à des images de lyse), au fur et à mesure que l'embryon primaire émettra des embryons secondaires. Ceci pourrait correspondre à une perturbation dans la mise en place, une dégradation ou à une interruption dans l'élaboration de la matrice intercellulaire, riche en calcium et en magnésium, celle-ci pouvant être dissoute expérimentalement dans une eau de mer artificielle dépourvue de ces deux éléments, séparant ainsi les unes des autres les cellules embryonnaires et larvaires (d'Hondt, 2015). Comme les cyclostomes sont des organismes marins, une carence en calcium semble peu probable, et il pourrait plutôt s'agir, selon notre hypothèse, d'une perturbation temporaire de la mobilisation, peut-être des glycoprotéines mais surtout ionique, ce qui reste à démontrer. Une telle diphyllie nous paraît devoir constituer un caractère évolutif et systématique essentiel chez les cyclostomes. S'agit-il d'une défaillance précoce, mais temporaire, dans la structuration, l'efficacité, ou simplement la genèse du ciment intercellulaire?

Plus tardivement, on observera que les macromères se regroupent après régression des cellules folliculeuses, pour constituer à nouveau un organisme compact, l'embryon définitif, qui évoluera par étapes pour acquérir (tout comme

l'autozoécie fonctionnelle de tout bryozoaires) l'organisation anatomique d'une gastrula. Il sera alors formé en effet d'une assise épithéliale externe de cellules cohérentes entre elles, représentant donc un "ectoderme", et d'une masse interne – séparée, par un intervalle optiquement vide, de la précédente -, interprétée comme étant un "endo-mésoderme" présomptif aux limites cellulaires indistinctes. On ignore si le développement des cellules folliculeuses contribue à l'isolement des blastomères ou en est la conséquence. De même, nous ne savons pas si cette masse interne provient d'une délamination de l'"ectoderme" supposé, s'il s'agit de cellules intrusives ayant pénétré avant la fermeture de la sphère épidermique, ou s'il s'agit de la ségrégation d'une même lignée cellulaire initiale ayant divergé vers deux directions différentes, sous l'influence d'un effet de position ou d'une action encore inconnue. Aucune ébauche d'un tractus digestif ne se différenciera, et cette masse cellulaire interne deviendra un mésenchyme inorganisé, puis avec le temps un mésoderme mieux structuré.

Par la suite, après individualisation topographique et histologique de l'épiderme et du mésoderme, l'embryon didermique primaire présentera une invagination tandis que la disposition épithéliale des cellules de son épiderme deviendra moins palissadique. A partir de la formation de cette invagination, il émettra des pseudopodes qui se renfleront à l'extrémité pour différencier de petites vésicules (Harmer, 1893; Calvet, 1900), également didermiques, qui constitueront des embryons secondaires (Fig. 1); ces derniers pourront dans certains cas émettre encore des embryons tertiaires, qui puiseront leurs substances nutritives dans le milieu ambiant, c'est-à-dire en pratique à l'intérieur l'ooécie. Il semble que ce soient des cellules folliculaires nourricières, issues de la transformation de certains des blastomères et incluses dans la gaine tentaculaire, qui rempliront ce rôle nutritif; les autres blastomères forment, après leur ré-agrégation, des structures pleines et compactes en forme de morulas, puis de gastrulas primaires bistratifiées et creuses, qui grossiront progressivement avant de bourgeonner des embryons secondaires et tertiaires (Harmer, 1893; Calvet, 1900). Les embryons viables se transformeront enfin en des larves de structure simple, pourvues d'un très petit nombre de catégories cellulaires, dépourvues de la plupart des organes caractéristiques de celles des eurystomes (absence d'organe piriforme et de système nerveux différencié, musculature réduite, sac interne compact et sans lumière interne - et par ailleurs à corona pluristratifiée). L'anatomie de ce modèle larvaire a été décrite par Nielsen (1970) et d'Hondt (1977c).

Il était logique de considérer que tous les embryons secondaires issus d'un même embryon primaire possèdent le même patrimoine génétique. Jenkins & al. (2017) ont effectivement montré que tous les embryons secondaires issus d'un même embryon primaire présentaient le même génotype, ce qui est une confirmation élégante et indirecte de ce phénomène de polyembryonie multiple à partir d'un individu unique initial; ils estiment que ce polymorphisme est apparu très anciennement au cours des temps géologiques et qu'il est général à l'ensemble des cyclostomes. Pour eux, chaque gonozoïde (ou ooécie) produit des larves au génotype distinct, chaque embryon primaire étant le résultat d'une fécondation séparée; ils estiment aussi que le nombre de ces génotypes est peu élevé, et que

l'environnement assure une sélection et privilégie selon les cas l'un ou l'autre d'entre eux.

Cet événement aux multiples aspects: altération temporaire de l'élaboration, la mise en place et du fonctionnement de la matrice intercellulaire, et expression de différents caractères biologiques (cytologie, durée, mécanismes impliqués, etc.) pourrait constituer un champ de recherche prometteur et novateur. Son originalité caractérise les cyclostomes.

La viviparité des phylactolaemates

Les phylactolaemates partagent avec les cténostomes la possession d'un exosquelette uniquement chitineux et l'absence d'un dispositif d'occlusion différencié (opercule). Ils sont caractérisés par les grandes dimensions et la forme tubuleuse des autozoécies, ainsi que par un panache tentaculaire plus ou moins en forme de fer à cheval, plus accentuée chez les espèces les plus évoluées. Au voisinage de ce dernier, quelques espèces seulement - mais pas toutes - présentent une languette susceptible de se rabattre sur l'orifice et présumée pouvoir l'obturer, l'épistome; les autres phylactolaemates présentent au même emplacement un champ cilié sans différenciation morphologique particulière; aussi l'épistome n'est-il pas une caractéristique des phylactolaemates. Enfin, le polypide qui vit quelques semaines ne se renouvelle pas durant le reste de la vie de la loge; il n'est pas remplacé après son entrée en dégénérescence, probablement sous influence hormonale (neurosecrétions?); la zoécie ne sera alors plus fonctionnelle.

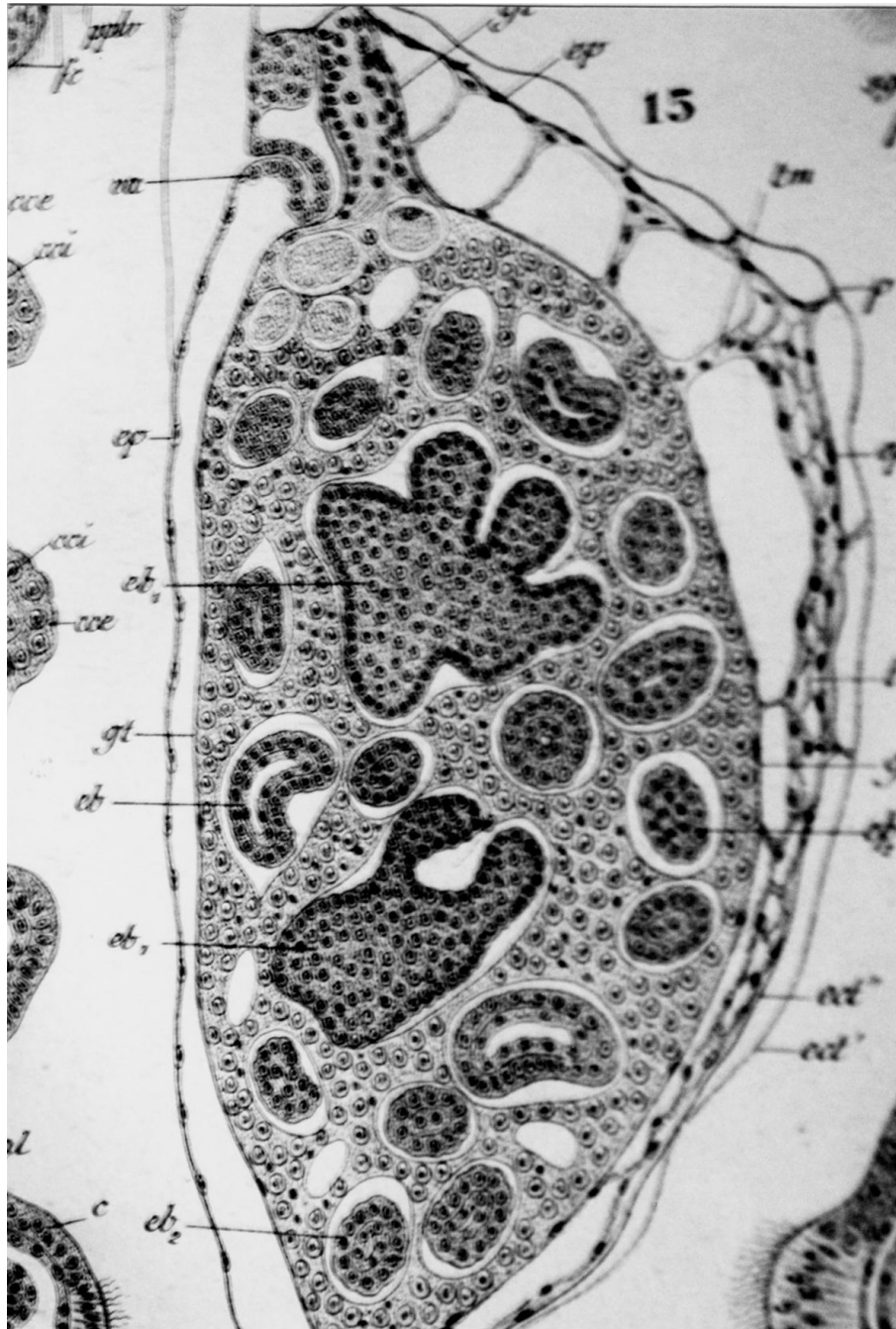


Fig. 1. Polyembryonie dans une oécie de bryzoaire cyclostome (d'après Calvet, 1900).

Les phylactolaemates se caractérisent par une stratégie reproductrice unique chez les bryozoaires, la reproduction par viviparité, alors que les autres bryozoaires sont larvipares (les larves étant émises chez ces derniers à maturité ou avant maturité physiologique - et plus ou moins anatomiquement achevées - selon les espèces; si leur maturation est incomplète à l'émission, elles devront alors finir leur croissance ou/et acquérir leur maturité et leur capacité de réagir à des neuro-hormones pour pouvoir se métamorphoser) (d'Hondt, 1981). L'embryologie des phylactolaemates est incomplètement connue, car toujours interne, la segmentation de l'œuf et les stades successifs du développement et de la croissance embryonnaires se déroulant à l'intérieur d'une poche incubatrice tégumentaire incluse dans l'individu maternel (Brien, 1953; d'Hondt, 2005a). Le développement se trouve ainsi télescopé à l'intérieur de celui-ci, et l'individu "pondu" est constitué par une petite colonie en miniature autonome dont les individus sont déjà aptes à se nourrir, formée d'un flotteur transitoire (qui disparaîtra lors de la fixation au substrat) recouvert de cils dont le mouvement propulsera l'animal, et – selon les espèces – d'une ou de deux jeunes autozoécies fonctionnelles. Le phylactolaemate n'émet pas de larves différenciées et structurées; les phases du développement sont abrégées en continuité, sans qu'il soit possible d'y définir des phases individualisées. La "larve" qui se fixe au substrat n'a pas la vocation de mener une vie libre puis de se métamorphoser, puisqu'elle a déjà franchi ces étapes durant sa vie embryonnaire. L'organisme propagateur du phylactolaemates, n'est pas une larve, mais est un individu planctonique autonome émis à l'état adulte, libéré au terme d'une morphogenèse atypique, et dont la croissance semble avoir été assurée par la lyse de certains des autres œufs, abortifs avant d'entreprendre leur segmentation.

Modalités et stratégies de reproduction sexuée par voie larvaire suivie de métamorphose (bryozoaires eurystomes)

Les zoécies, tout comme les zoariums, des eurystomes affectent une grande variété de types morphologiques (encroûtants, dressés, avec des joints ou non, rétéporiformes, etc.); les cheilostomes présentent en outre des modèles de zoécies qui n'existent pas chez les cténostomes et les cyclostomes: dispositifs d'incubation (des individus spécialisés ou ovicelles issus plus ou moins complètement de la zoécie distale, des sacs incubateurs externes appendus à l'orifice, parfois une autozoécies d'apparence banale mais comportant un placenta interne).

Les stratégies de reproduction reposent sur différentes adaptations qui permettent à la larve d'assurer sa survie tant qu'elle n'a pas contribué à la propagation de l'espèce et bourgeonné une nouvelle colonie. Chacune de ces stratégies nécessite une organogenèse larvaire particulière, impliquant donc que c'est la morphogenèse de la larve qui permet de définir fondamentalement, à l'origine, la lignée évolutive dans laquelle l'espèce se situe, et par voie de conséquence le taxon dans lequel le biosystématicien estimera légitime de la ranger. Les caractères morphologiques et phénotypiques, en particulier la forme des colonies, celle des autozoécies ou la présence et les modèles d'hétérozoécies (dont

les aviculaires) sur lesquels se fonde la classification pratique des bryozoaires, dans toute leur diversité, ne correspondent qu'à un vaste éventail de modulations et de ramifications à partir d'un modèle morphogénétique unique et original.

Les larves de bryozoaires peuvent être:

A. *Planctoniques et planctotrophes*, un tube digestif se différenciant au cours de leur développement embryonnaire (Kupelwieser, 1906; Stricker, 1988; Stricker & al., 1988a & b). La formation de ce tractus est corrélée à d'autres spécialisations: 1) la protection du corps durant une vie prolongée, aventureuse, et la rencontre de multiples dangers, par un exosquelette calcaire, la coquille bivalve; 2) une forme hydrodynamique facilitant le transport par les courants et permettant une transmission à longue distance; 3) une autonomie accrue du fait d'une capacité à s'alimenter et à trouver ses ressources énergétiques dans le milieu ambiant; 4) - la différenciation d'un tissu spécial, absent chez les autres types larvaires, le "polster", à fonction inconnue (remplissage des "vides", élasticité pour l'absorption des chocs, stabilisation du corps, pneumatisme, etc.?). Ainsi susceptible de renouveler en permanence ses ressources énergétiques, de telles larves, fines et légères, dites cyphonautes, sont armées pour plusieurs semaines de survie dans des conditions périlleuses; elles sont en effet émises morphologiquement et anatomiquement inachevées; elles termineront leur développement et survivront plusieurs semaines dans le plancton avant de se métamorphoser. Cette stratégie n'a été développée que par les malacostèges (c'est-à-dire par une demi-douzaine de familles de cheilostomes), est donc minoritaire (et il est fautif de l'extrapoler à l'ensemble des bryozoaires ou même aux seuls cheilostomes). Il n'est pas impossible que les larves d'un groupe mal connu, les Scrupariidae, en constituent une variante, la morphologie larvaire étant ressemblante, mais les embryons sont incubés à plusieurs dans une chambre incubatrice externe à l'autozoécie maternelle, alors que ce dispositif est absent chez les malacostèges.

B. *Secondairement lécitotrophes*, par suite de la régression de l'ébauche du tube digestif, qui cesse de se différencier et ne subsiste dans la larve sous une forme vestigiale. Deux modalités en sont connues:

a - transformation du tube digestif abortif en réserve énergétique (d'Hondt, 1977b) (Fig. 2). Il devient vestigial en dégénéralant à la fin du développement embryonnaire; il se présente alors comme une vaste poche densément bourrée de grains de glycogène, se formant et s'en enrichissant progressivement pendant l'embryogenèse, constituant alors une réserve énergétique utilisable pendant plusieurs jours. Cette stratégie est présentée par les Flustrellidrida (genre *Flustrellidra*) (Fig. 3), qui ont des larves aérodynamiques (beaucoup plus longues et volumineuses que les cyphonautes, et dont le déplacement est plus malhabile), à exosquelette chitineux constitué de deux proportionnellement lourdes valves mal adaptées, et qui ne se métamorphosent souvent que 2 ou 3 jours après leur émission. Anatomiquement différentes, ayant des larves apparemment plus primitives (ce que confirmerait aussi l'étude des autozoécies adultes), les

larves d'Hislopiida pourraient être rapprochées phylogénétiquement des pseudocyphonautes

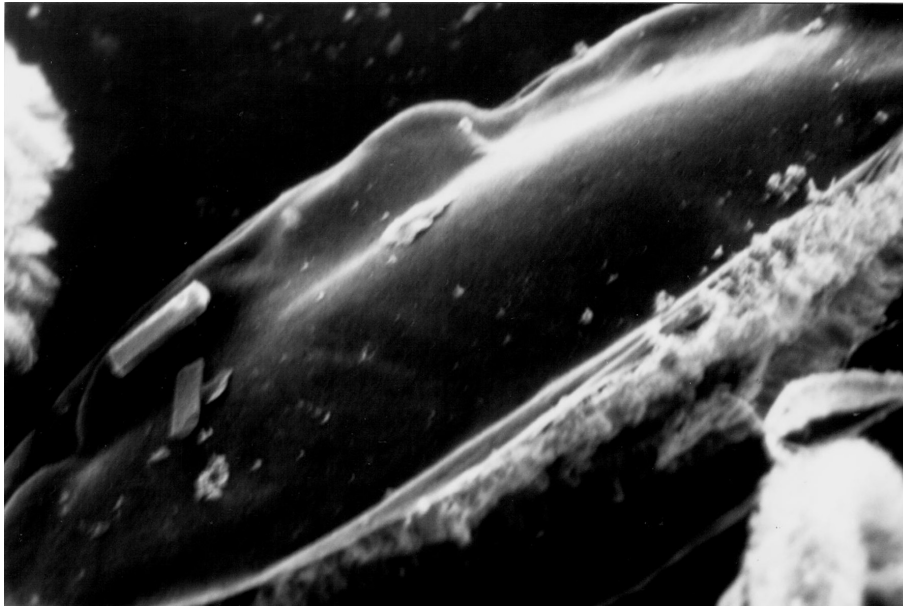


Fig. 2. Exemple de larve de bryozoaire cténostome à tube digestif régressé (*Flustrellidra hispida*) et transformé en réserve de glycogène (X 400) (d'après d'Hondt, 1977).

b - dans la deuxième partie du développement embryonnaire, transformation du tube digestif régressé en petite concrétion minérale de structure amorphe (d'Hondt, 1973) (Fig. 4). Le mode de formation et les étapes de son élaboration demeurent inconnues. Ces larves lécitotrophes sont également très riches en réserves de glycogène, mais celui-ci est disséminé dans tout l'intérieur de la larve, et notamment dans le mésoderme. La consistance de cette concrétion est particulièrement dure chez la larve juste émise, puisqu'elle ébrèche ou indente le rasoir du microtome lors de la réalisation des coupes pour la microscopie électronique, alors que son diamètre n'est que de quelques dizaines de microns; en revanche, cette concrétion présente des images de lyse (Figs. 5-6) et se ramollit à la fin de la vie larvaire, ce qui suggère qu'elle possède bien une fonction métabolique; celle-ci reste à déterminer. Ce cas est présenté par les larves globuleuses d'Alcyonidiida, dépourvue de valves mais qui présentent comme les larves bivalves des cyphonautes et les pseudocyphonautes, une musculature adductrice vestigiale. La nature et le mode de formation de cette concrétion n'ont pas été étudiés et n'ont fait

l'objet que d'observations histologiques et en microscopie électronique à transmission chez l'espèce *Alcyonidium polyoum*. Elle est de forme plus ou moins irrégulière selon les individus, et est constitué d'une matrice renfermant d'innombrables inclusions de forme sensiblement globuleuse (0,9 microns de diamètre) et à double paroi chromaffine d'épaisseur constante, le centre ne prenant pas les différentes colorations testées (Fig. 7). Quelques globules plus petits et uniformément colorables, situés localement en périphérie, pourraient en être les précurseurs. Vers le centre de la concrétion, la colorabilité de la matrice et celle de la double paroi des inclusions diminuent, la membrane la plus interne de ces dernières se résorbe, elles se présentent dès lors avec une membrane simple entourant une plage arrondie ou lobée. Elles fusionnent alors, peut-être en raison d'une consistance devenue plus molle ou d'une liquéfaction (ce qui explique pourquoi on parvient maintenant les sectionner), et leurs plages internes fusionnent aussi entre elles pour acquérir également une forme générale plurilobée (qui renferment elle-même souvent un ou plusieurs inclusions).

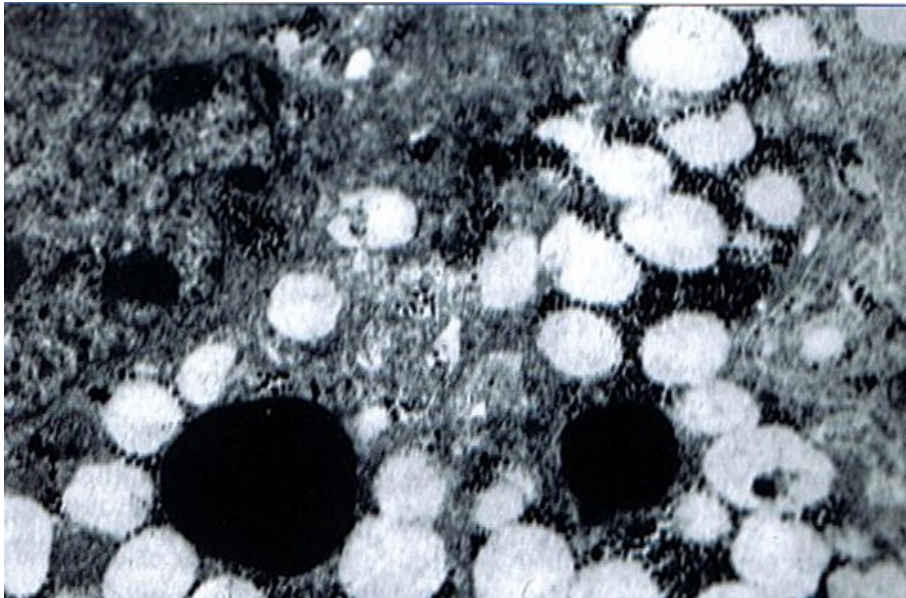


Fig. 3. Aspect cytologique d'un groupe de cellules du tractus digestif avorté de *Flustrellidra hispida* et transformé en réserve de glycogène (X 9600) (d'après d'Hondt, 1977).

C. *Fondamentalement lécitotrophes, aucune ébauche de tractus digestif n'apparaissant durant l'embryogenèse*; l'endo-mésoderme embryonnaire ne produira que le mésoderme (d'Hondt, 1982, 1983). Cette catégorie hétérogène regroupe des bryozoaires très éloignés phylogénétiquement, et aux architectures larvaires distinctes. Il s'agit dans les divers cas de larves nues, à glycogène disséminé dans le mésoderme, et dont la stratégie ne relève plus d'une adaptation du tractus digestif des larves, mais d'une compensation d'anomalies anatomiques larvaires ontogénétiquement programmées:

1. Plus ou moins en forme de diabolos, mais comportant des tissus aux caractères cytologiques indifférenciés, formés de cellules-souches comme chez les Alcyonidiida (collet, cellules sous-coronales) (d'Hondt, 1973), et qui intervenaient seuls ou en corrélation avec d'autres tissus lors de la métamorphose, sont ici remplacés par un épiderme banal. La fonction qu'ils remplissaient en partie chez les Alcyonidiida, en association avec un autre tissu, est alors totalement assurée par leurs tissus partenaires (suppléances morphogénétiques) (d'Hondt, 1982, 2010, 2012): cas des Neocheilostomidea). La fixation au substrat est alors uniquement assurée par le sac interne larvaire (Woollacott & Zimmer, 1971; Zimmer & Woollacott, 1989), l'épiderme ancestrulaire provient du seul tissu suprapalléal de la larve, et l'essentiel de la partie ectodermique du polypide dérive du tissu infracoronal (d'Hondt, 2015). Les larves se métamorphosent à distance les unes des autres, et donnent naissance à des colonies éparpillées sur toute la surface d'un substrat qu'elles peuvent coloniser de façon intensive, et à quelques centimètres de la surface jusqu'à quelques dizaines de mètres de profondeur, et ceci jusqu'en milieu abyssal.

2. En forme de colonnes, avec hyperdéveloppement de certains tissus larvaires et régression d'autres tissus (Vesiculariida; cf. d'Hondt, 1976, 1977a; Reed, 1977; Reed & Cloney, 1982 a & b; Zimmer & Woollacott, 1993). Mais le sac interne a alors disparu, ainsi qu'en presque totalité les cellules de la région antérieure des tissus palléal et supra-palléal. En revanche, le tissu palléal est très développé postérieurement, le sac interne, absent et le collet, hypertrophié, est déplacé vers l'avant. La fixation au substrat est uniquement dévolue au tissu palléal, et le polypide procède du tissu infracoronal. Les larves s'accolent les unes contre les autres lorsqu'elles se métamorphosent, et donnent naissance à des touffes de colonies se développant tout près de la surface.

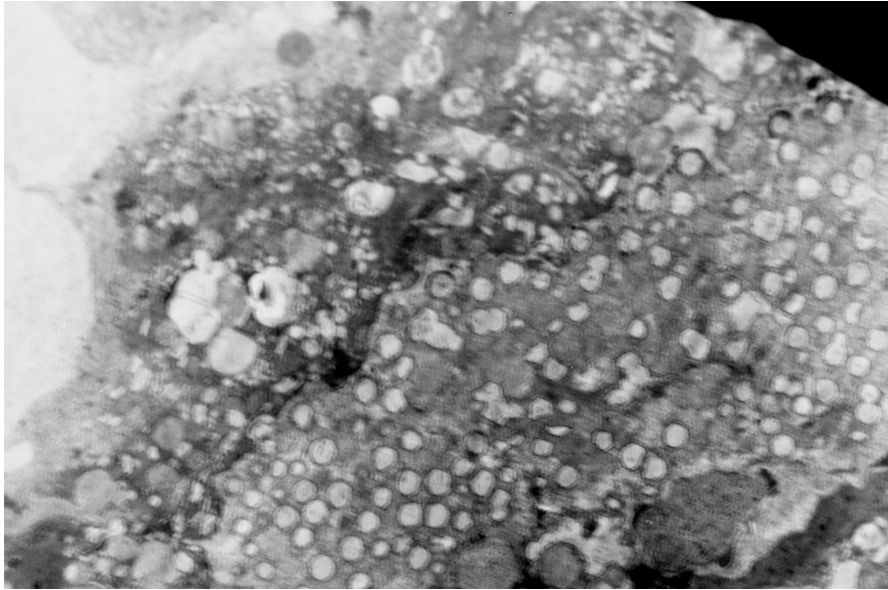


Fig. 4. Concrétion résultant de la dégénérescence du tube digestif d'*Alcyonidium polyoum* (X 400).

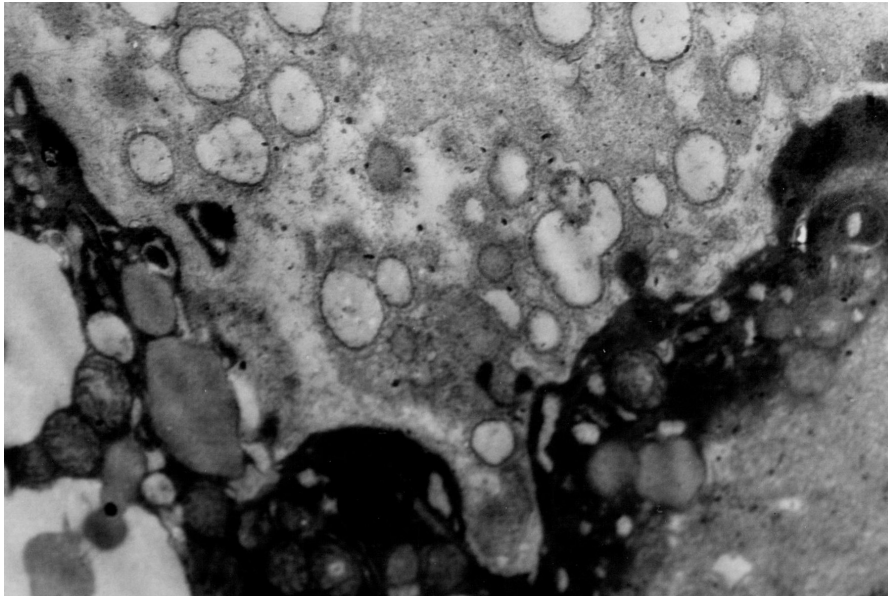


Fig. 5. Image de lyse de la concrétion chez une larve d'*Alcyonidium polyoum* prête à se métamorphoser (X 13000).

Il faut remarquer que quel que soit le type larvaire et les modalités de la métamorphose qui lui sont corrélées, ces différents processus dans toute l'étendue de leur diversité conduisent à la formation de l'ancestrula, dont le plan d'organisation est uniforme, correspondant à un modèle unique. La diversité histologique, cytologique et fonctionnelle, exprimée: 1) par les accidents survenus durant la segmentation et l'embryogenèse, l'évolution de l'endomésoderme; 2) par la diversité des types larvaires et d'organogenèse ancestrulaire, ou par celle des couples de tissus intervenant lors des suppléances morphogénétiques, conditionne l'unicité morphologique et organogénétique et l'unité fonctionnelle de l'ancestrula. Les différences porteront dès lors sur les structures que celle-ci bourgeonnera: port de la colonie, différenciation d'hétérozoécies, ornementation des loges.

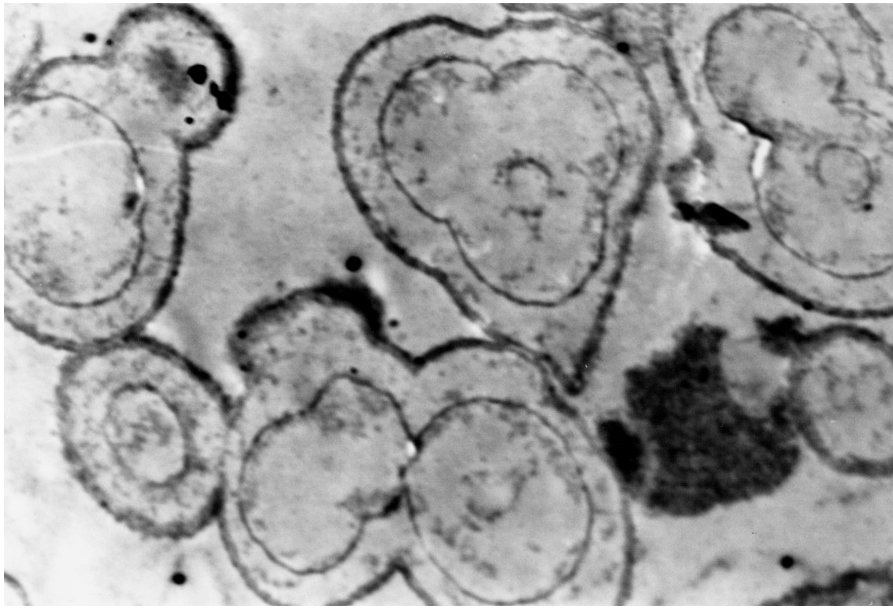


Fig. 6.- Détail de la Fig. 5 (X 28000).

Modalités et stratégies de reproduction asexuée

1. *Par bouturage.* Celle-ci s'effectuera par l'intermédiaire des nautozoïdes (cténostomes Hislopiidae).

Ce phénomène n'est connu pour le moment (Wood & al., 2006) que chez les *Hislopia*, un genre de bryozoaires cténostomes d'eau douce encroûtant, considéré comme primitif. Les autozoécies situées en périphérie de la colonie émettent à leurs extrémités de petites excroissances qui s'isolent en se cloisonnant, puis se détachent. L'organisme libéré (le nautozoïde) est constitué de deux individus, une zoécie

fonctionnelle à polypide bien formé qui assure la nutrition, et une zoécie immature apparaissant du côté latéro-dorsal sous la forme d'une petite excroissance, et renfermant un polypide immature, incomplètement formé. Le nautozoïde nage grâce au mouvement de ses tentacules et du battement des cils recouvrant ceux-ci, jusqu'à ce qu'il trouve un substrat favorable pour s'y fixer et fonder une nouvelle colonie. Une hypothèse à confirmer (ou à infirmer) est que la zoécie fonctionnelle est, à un stade totalement différent dans le cycle biologique, l'équivalent d'une ancestrula: c'est-à-dire une zoécie particulière à vocation fondatrice.

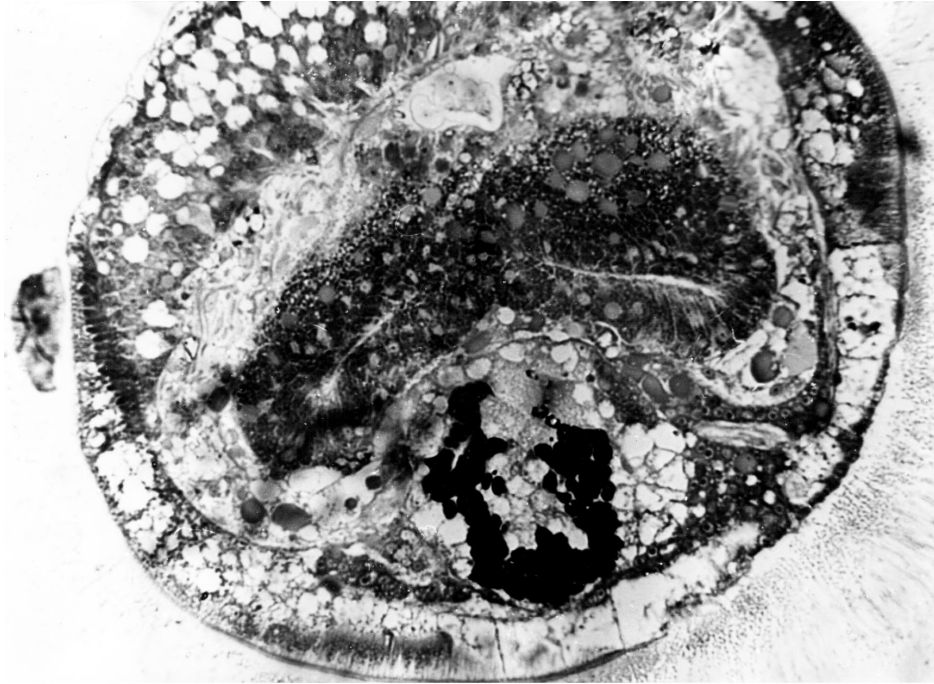


Fig. 7. Coupe frontale d'une larve d'*Alcyonidium polyoum* (coloration au bleu de méthylène), diamètre 0,55 mm. L'espace triangulaire non colorable, en haut de la photographie, correspond à la concrétion issue de la nécrose du tube digestif (X 260) (d'après d'Hondt, 1973).

2. *Par gemmiparité externe.* Chez les bryozoaires, les autozoécies (dites alors: zoécies-mères) ont la capacité de bourgeonner des zoécies-filles fonctionnelles (Barrois, 1877; Lutaud, 1961). Mais généralement elles restent solidaires de la colonie qui leur a donné naissance. Toutefois, dans le cas des zoariums arborescents, les extrémités des colonies peuvent être fragiles, cassantes, et les fragments détachés peuvent alors être emportés par les courants, et libérer à distance des larves qui propageront l'espèce dans l'espace.

3. *Par gemmiparité interne et pseudogastrulation.* Ce phénomène intervient normalement de façon régulière chez tous les bryozoaires, sauf les phylactolaemates (Barrois, 1877; d'Hondt, 2015). En l'absence d'organe excréteur, les déchets du métabolisme s'accumulent à l'intérieur des tissus polypidiens du tractus digestif, qui finissent par en être déformés, boursoufflés et intoxiqués, jusqu'au point où le polypide sera incapable d'accomplir sa fonction. Ce tractus entre alors totalement en dégénérescence, et est alors partiellement phagocyté par les cellules mésodermiques, tandis qu'un nouveau polypide est bourgeonné vers l'intérieur de la loge à partir d'un territoire épidermique pluripotent, formé de cellules ayant gardé les capacités morphogénétiques du pôle végétatif d'une gastrula de bryozoaires. C'est-à-dire que ces cellules ont conservé une aptitude à se diviser et se multiplier en direction centripète pour donner naissance à un massif de cellules. Cette multiplication cellulaire vers l'intérieur évoluera pour donner dans sa partie la plus interne et à partir d'un épiderme, une structure à vocation endodermique. Cette infraction à la théorie des feuilletts embryonnaires est désignée sous le nom de pseudogastrulation; elle est conservée par les cellules de la région correspondante l'épiderme de la zoécie durant toute la vie de celle-ci; elle pourra donc bourgeonner en théorie de façon illimitée de nouveaux polypides de remplacement, et ce phénomène de dégénérescence cyclique du tractus digestif (et du centre nerveux central) et de régénération à partir de cellules ectodermiques est unique dans le règne animal.

4. *Par élaboration de structures de résistance et de dispersion.* Plusieurs mécanismes existent, mais à de rarissimes exceptions près ils ne sont l'apanage que des phylactolaemates et des cténostomes; rarissimes chez les cheilostomes, ils sont inconnus chez les Staenolaemates.

A . Par élaboration de statoblastes

Chez les phylactolaemates, et en plus grand nombre à l'approche de la mauvaise saison, les zoïdes élaborent dans leurs tissus des structures de résistance, les statoblastes, constitués vers l'extérieur d'une coque chitineuse résistante et protectrice, au centre d'une masse de cellules vitellines nourricières osmiophiles (Mukai, 1973; Pourchet & d'Hondt, 1986-1987), et entre les deux d'une fine assise de cellules indifférenciées à partir desquelles se développera le polypide. Ces statoblastes, sont dans certains cas dépourvus de flotteur et persistent à l'intérieur des tissus de la colonie; celle-ci mourant souvent durant l'hiver, ils perpétuent alors l'espèce sur place (sessoblastes). Dans d'autres cas ils sont munis d'un flotteur et de dispositifs d'accrochage, sont emportés par le courant après leur libération, se fixent quand ils rencontrent un substrat favorable, et contribuent à la propagation de l'espèce dans l'espace (flottoblastes). Certains flottoblastes s'accrochent aux pattes des oiseaux limicoles qui les transportent ainsi dans de nouvelles pièces d'eau ou dans de nouveaux cours d'eau et accroissant ainsi l'aire de distribution colonisée.

B . Par élaboration d'hibernacles

Sous le terme d'hibernacles on désigne collectivement trois types

structuraux et différents et indépendants de reproduction asexuée (Braem, 1951), et ceci essentiellement dans deux familles de cténostomes, les Victorellidae et les Paludicellidae. Dans le premier cas, des chaînes de nodules émettront des rhizoïdes qui différencieront un péristome au printemps et se transformeront en zoécies fondatrices. Dans le second il s'agit de kystes externes ou internes bourgeonnés par les autozoécies qui différencieront un polypide à partir d'une ébauche indifférenciée qu'ils renferment, les valves de l'hibernacle s'écartant lorsque ce polypide est arrivé à maturation. Une troisième variante, les *succuli*, existe chez les cheilostomes Inovicellatina: des processus dressés bourgeonnés par les autozoécies qui s'individualisent pour donner des individus fonctionnels.

DISCUSSION

Stratégies de reproduction et biosystématique

La biosystématique peut se définir comme la pratique ou l'art de la classification fondée sur la biologie des organismes et la prise en considération de leurs "parties molles" ("soft parts" des auteurs anglophones), celles dont la conservation est labile, et inclut les apports des études anatomiques, histologiques, cytologiques, embryologiques, morphogénétiques, écologiques, éthologiques et moléculaires des structures comme de leurs fonctions, descriptives, expérimentales et comparées. Elle constitue ainsi une approche concrète, vitale et dynamique des organismes, utilisable comme moteur de la classification, et en priorité de celle du règne animal à ses niveaux les plus élevés, se fondant tant sur des caractères structuraux et considérés comme statiques que sur des caractères dynamiques et soumis à variabilité dans le temps.

Grâce à l'anatomie comparée, on sait depuis le XIXe siècle (Barrois, 1877) que les bryozoaires sont embryologiquement des deutérostomiens, et que certains d'entre eux, les malacostèges, le sont même successivement et à deux reprises, au cours de leur ontogenèse: les études embryologiques plus fines réalisées ont montré que chez les malacostèges, bryozoaires connus pour présenter un tube digestif fonctionnel, l'orifice oral se creusait à côté du blastopore après occlusion de celui-ci (Zimmer, 1997).

La biosystématique des bryozoaires diffère de la systématique traditionnelle, en introduisant des caractères biologiques, dynamiques et fonctionnels, dont ceux issus de l'ontogenèse basique; la systématique traditionnelle est fondée en premier lieu sur l'état (estimé stable et faisant ainsi référence) d'un caractère, souvent apomorphe, acquis au cours de l'évolution par les individus adultes. Cette acquisition découle parfois d'étapes complexes, d'apparitions ou de disparitions de structures - qui peuvent être tant récapitulatives de l'évolution du groupe que totalement indépendantes de celle-ci et *de facto* sans signification phylogénétique apparente (exemple des acariens) -. Dans d'autres cas, les jeunes individus d'une famille peuvent temporairement arborer au cours de leur

développement des stades morphogénétiques identiques aux adultes d'autres familles, ce qui peut être la source de confusion pour un non-spécialiste (brachiopodes). Dans le cas des bryozoaires, les suppléances morphogénétiques présentées ci-dessus peuvent correspondre à une alternative entre des directions évolutives et à des bifurcations de l'arbre phylogénétique, peut-être par l'intervention de gènes homéotiques.

Elle se différencie de la systématique biochimique, qui peut prendre par exemple en l'existence d'hormones ou de protéines co-partagées et permettre d'argumenter la reconstitution d'une phylogénie. La systématique moléculaire permet de mettre en évidence des séquences communes d'ARN ou d'ADN, d'établir des pourcentages de séquences communes à deux organismes, de montrer – sans plus – qu'ils ont des gènes en commun (de toute façon, il en existe toujours), ce caractère est-il toujours réellement significatif? Peut-être a-t-on aussi trop tendance à extrapoler les observations et résultats obtenus à partir d'une espèce à l'ensemble des organismes du groupe auquel il appartient. De même est-il téméraire de considérer que la possession d'une séquence en commun implique une parenté; des organismes tout à fait différents peuvent co-partager une séquence, simplement parce qu'elle code pour une fonction ou un organe que présentent en commun ces deux organismes (ou ces deux groupes zoologiques), mais qu'ils ont acquis indépendamment par des voies évolutives différentes. Une homologie apparente dans l'état d'un tel caractère peut n'être aucunement significatif d'une proximité phylogénétique, mais peut résulter d'un concours de circonstances complètement artificiel, et constituer en fait une analogie exprimant sans plus une même fonction. Et dans les cas où cette communauté de séquences traduit effectivement un apparentement phylogénétique, elle ne permet pas de préjuger du niveau taxinomique à attribuer aux organismes correspondant, sachant qu'une faible différence génétique peut se traduire par une différence phénotypique importante, et inversement d'une différence génétique importante, pouvant correspondre à une mutation ou à un pas évolutif majeur, peut ne pas être phénotypiquement perceptible. Le recours à la zoologie descriptive et plus encore à la zoologie expérimentale, discipline fondée par Henri de Lacaze-Duthiers entre 1870 et 1880, reste fondamental.

Plus spécialement chez les bryozoaires, la biosystématique, et notamment lorsqu'elle est fondée sur les arguments morphogénétiques, a contribué à préciser tant les relations phylogénétiques entre les taxons que l'emplacement des coupures à effectuer dans une série évolutive, séparant les taxons afin de les délimiter et de les définir. Ces coupures ne correspondent pas toujours aux subdivisions systématiques fondées sur la seule prise en compte des caractères phénotypiques, à plus forte raison des seuls adultes. Même si tous les critères sont *a priori* diagnostiques, il nous paraît logique que ceux affectant les stades les plus précoces de l'embryogenèse, dont les accidents ou événements survenant durant la segmentation de l'œuf, avec des phénomènes d'apoptoses, de dégénérescences de tissus déterminés ou d'ébauches d'organes qui caractérisent les premières phases du développement des organismes, sont parmi les plus significatifs et soient plus aptes à nous permettre de définir les taxons que ceux apparaissant plus tardivement dans l'évolution et

concernent des subdivisions taxinomiques de moindre importance; ceci même si aucune règle générale ne peut être invoquée et s'il est exclu de généraliser. Sans prise en compte de ces types de caractères, les organismes – quel que soit leur rang taxinomique - peuvent être rangés tout à fait arbitrairement dans un même “ tiroir ” en fonction de considérations purement phénotypiques et parfois subjectives (dont il n'est d'ailleurs pas exclu qu'elles puissent s'appliquer aussi aux critères ontogénétiques), mais en ne tenant aucun compte de leurs histoires évolutives respectives. C'est ainsi qu'ont été introduits des regroupements systématiques tout à fait artificiels, tel que celui autrefois désigné sous le terme de “ gymnolaemates ” et qui ne correspond plus actuellement à une réalité ni phylogénétique ni systématique; et dont l'usage est *de facto* à proscrire.

Vouloir établir actuellement une classification phylogénétique fiable des bryozoaires à partir des seuls caractères morphologiques est devenu une aberration. Les sténolaemates ne sont probablement pas plus éloignés des phylactolaemates que de certains eurystomes, trois lignées que l'on ne peut que considérer que comme paraphylétiques si l'on fait référence à l'ensemble et à la diversité de leurs caractères distinctifs fondamentaux entre lesquels il est subjectif de vouloir introduire une priorité. Comment expliquer dans la pratique le mécanisme intervenant dans la réaggrégation des blastomères embryonnaires des cyclostomes? Ou l'absence de stades larvaires libres, le télescopage des étapes de la segmentation et de la gastrulation à l'intérieur de l'organisme parental, et la viviparité, couplées à un dispositif particulier de reproduction asexuée, la flottoblaste, pourvu d'un appareil pneumatique de flottaison chez les phylactolaemates? Les bryozoaires constitueraient par ailleurs un bon matériel pour l'étude de la mise en place de la matrice intercellulaire, celle-ci apparaissant normalement vers la fin de la segmentation (Hourdry & al., 1998), avant que ne se forme la basale épidermique de l'embryon.

Interprétation biologique des stratégies de reproduction

La “ vocation ” des stratégies de reproduction, issues de la sélection naturelle, est d'améliorer les performances en matière de succès et de productivité de la descendance, ceci en vue de la survie et de la compétitivité de l'espèce. Il faut constater que différentes situations sont biologiquement appropriées à un tel objectif. Les espèces dont les larves sont émises au stade le plus immature (malacostèges) sont capables de se nourrir pour achever leur croissance, ce qui leur permet en outre de survivre plus longuement et d'aller développer des colonies à de longues distances. Des espèces à vie larvaire courte sont capables de subsister plusieurs jours, grâce à à leur accumulation de réserves énergétiques dans des organes ainsi détournés de leurs fonctions. Celles ayant une longévité intermédiaire ont des réserves leur permettant de vivre quelques jours, mais plus de se métamorphoser au bout d'un certain délai. Les réserves et la durée de vie larvaire efficace conditionnent la capacité d'une survie durant quelques temps, mais donc de ne coloniser qu'une aire restreinte autour de leur lieu de ponte; seuls les malacostèges peuvent, grâce à leur larves cyphonautes, avoir des capacités

reproductrices plus étendues.

Il faut aussi remarquer que les modèles de larves dont le tube digestif est présent et régressé, détourné de sa fonction, ne se rencontrent que chez les cténostomes, notamment les *Alcyonidium* dont la métamorphose survient dans la première heure de vie libre. Les larves à tube digestif complet et fonctionnel, chez les cheilostomes, n'ont été observés que chez des familles considérées comme primitives, et qui n'ont actuellement qu'une faible diversité spécifique. Dans la nature actuelle, le groupe de bryozoaires le plus richement diversifié, les néocheilostomes (environ les 9/10 des espèces actuelles), est le seul avec les alcyonidiidae à avoir les larves sont anatomiquement complètes, celles auxquelles il ne manque aucun des types cellulaires fondamentaux (quel que soit leur état); leurs caractéristiques communes sont de ne présenter que des amas de glycogène épars dans le mésoderme, et de se métamorphoser en général dans les premières heures qui suivent celles de leur émission. Mais des larves lécitotrophes trop éloignées du plan "standard" et qui présentent des anomalies par rapport à celui-ci, et n'ont pas beaucoup de réserves, perdent plus rapidement que les néocheilostomes l'aptitude à la métamorphose.

Dans les cas de reproduction asexuée, les espèces qui présentent des structures de résistance et de survie enkystée ne se rencontrent que chez des cténostomes d'eau douce, ainsi que une famille très particulière de cheilostomes (*Aeteidae*). La viviparité ne concerne que les phylactolaemates, probablement le groupe de bryozoaires le plus évolué. La polyembryonie n'affecte que les cyclostomes. Ces différents cas sont supposés procéder de phénomènes ontogénétiques passés et sélectifs.

En définitive, selon les modèles larvaires et en fonction de phénomènes d'apoptoses sélectifs d'origine ontogénétique, telle ou telle lignée cellulaire fondamentale peut ne pas apparaître, ou dégénérer lors de l'embryogenèse, la fonction qu'elle exerçait pouvant être suppléée par une autre lignée cellulaire qui présente des caractères cytologiques assez proche. Une autre caractéristique du développement des bryozoaires est le devenir de certaines lignées cellulaires embryonnaires qui soit font défaut, soit restent indifférenciées et interviennent dans la morphogenèse, soit deviennent un épiderme banal. Ces lignées de cellules peuvent être assimilées à des cellules-souches dont l'évolution ultérieure différera, selon leur programmation propre, dans chaque lignée phylogénétique.

On peut établir des corrélations ou des adéquations entre les stratégies reproductives sélectionnées au cours de l'évolution et la biologie des groupes de bryozoaires concernés. Les malacostèges ne doivent leur longévité, surtout que leurs larves sont émises à un stade où elles sont particulièrement vulnérables, que parce que parce que la planctotrophie leur donne un avantage sérieux concernant leur survie. Les larves d'*Alcyonidioides* sont trop imparfaitement connues pour que nous puissions argumenter leur cas. A un moindre degré, et parce que leurs larves sont pondues morphologiquement et anatomiquement achevées, les larves planctoniques mais non planctotrophes de *Flustrellidridae* sont aussi être dotées d'une certaine longévité et d'une aptitude tardive à la métamorphose. En revanche sont fragilisées à cet égard les larves lécitotrophes et à faibles réserves nutritives que sont celles des

Alcyonidiidae, Neocheilostomidea et vésicularines, pour lesquelles il est impératif de trouver rapidement un lieu adéquat pour se métamorphoser. C'est notamment le cas pour les vésicularines, dont la morphologie et l'anatomie larvaires se caractérisent par l'absence d'organes essentiels, et qui compensent ces déficiences par la production d'un grand nombre de larves; celles-ci sont proportionnellement plus actives que celles des autres espèces, alors que leur petite taille et leurs faibles possibilités de déplacement peuvent par ailleurs les rendre plus facilement victimes de prédateurs.

Quant à la " fission " des embryons primaires de cyclostomes, elle relève selon notre hypothèse d'une mutation ou de mécanismes génétiques, ayant programmé et affecté très précocement un ou plusieurs constituants de la matrice intercellulaire des blastomères, ceci avant que le groupe n'ait été l'objet de que nous connaissons aujourd'hui; ce qui confirmerait par conséquent sa monophylie. Considérant par ailleurs que les larves de cyclostomes ont une structure tout à fait primitive (absence de certains organes, pluristratification de la corona), la polyembryonie nous apparaît devoir être aussi un caractère archaïque, soit perdu par les autres bryozoaires, soit comme une régression survenue au cours de l'évolution, la seconde hypothèse nous paraissant la plus plausible. Sans que ce caractère ne soit obligatoirement à corrélérer avec les précédents, mais peut-être est-il néanmoins lui aussi primitif, il nous faut relever que les larves des cyclostomes sont les seules à nager de façon rectiligne, alors que celles des autres espèces de bryozoaires se déplacent en tournant sur elles-mêmes, avec plus ou moins de rapidité selon les familles, les plus lents étant de beaucoup les pseudocyphonautes de Flustrellidridae qui peuvent même parfois brièvement se déplacer longitudinalement.

CONCLUSIONS

Les stratégies de reproduction affectent différentes modalités chez les bryozoaires, et concernent tant la reproduction sexuée qu'asexuée. La classification des bryozoaires repose à la base sur les particularités de l'ontogenèse dans les différentes lignées, celles-ci déterminant les stratégies de reproduction, même si elle reste encore fondée en pratique sur des caractères visuellement observables mais donc beaucoup pourraient correspondre à des phénotypes plus tardifs dans l'évolution. Chacune de ces modalités est spécifique d'un taxon et en constitue l'un des caractères distinctifs. Elles sont la conséquence des événements ontogénétiques survenues lors de l'individualisation de chaque lignée et en représentent des spécificités fondamentales génétiquement pré-programmées, les caractères discriminatifs portant sur la zoécie ou le zoarium de la colonie adulte n'en étant que des modulations ou des variantes affectant les phases plus tardives du développement. C'est donc finalement l'ontogénie et ses pré-programmations, la présence de cellules-souches, les apoptoses, qui sont à l'origine de leur classification et conditionne originellement la systématique des bryozoaires, par l'intermédiaire d'un large éventail d'adaptation et de stratégies de reproduction. Une telle classification sera progressivement à substituer à l'actuelle, fondée sur les caractères phénotypiques qui sont les plus faciles à mettre en évidence, mais ces caractères sont

selon nous plus apomorphes puisqu'ils apparaissent plus tardivement dans les lignées phylogénétiques, et ceci bien qu'il ne soit pas exclu que certains d'entre eux soient parfois fallacieux ou résultants d'une convergence.

Du point de vue phylogénétique, celui dont devrait découler par voie de conséquence une systématique rationnelle et logique des bryozoaires, en la fondant en priorité sur les enseignements apportés par la biologie du développement et les stades les plus précoces de l'ontogenèse, et dans l'état actuel de nos connaissances, la classification de cet embranchement devrait être établie selon les normes ci-après. Mais il faut aussi admettre qu'une telle systématique doit demeurer provisoire, car les larves et le déroulement de la métamorphose en sont encore très insuffisamment connus dans plusieurs taxons: Aeteidae, Scrupariidae, Thalamoporellidae, Victorelloidea, Paludicellidae, Monobryozoidae, cténostomes à zoarium perforant). La classification doit suivre les principes suivants:

- Les phylactolaemates et les cyclostomes apparaissent chacun comme monophylétiques;
- Les cheilostomes sont au moins diphylésiques (malacostèges, néocheilostomes);
- Les cténostomes sont hautement polyphylétiques, au moins une demi-douzaine de lignées, mais il est encore prématuré de les dénombrer avec précision.

Enfin, si la morphologie des plus anciens cheilostomes identifiés, uniquement à partir de restes fossiles (Jurassique), et dont le genre *Pyriporopsis*, est le mieux connu, nous ne savons rien de leurs larves, non fossilisables, ni de leur métamorphose, ni de leur développement post-métamorphose. Certes, ce sont des espèces à zoarium unisériel, élargie dans sa partie distale, caractères que présentent également les cténostomes considérés comme les plus primitifs. Mais ces cheilostomes présumés primitifs et ancestraux ne présentent apparemment pas la capacité de bourgeonnement frontal qui caractérise les malacostèges et les Scrupariidae. En l'absence d'informations sur leur reproduction sexuée, il est impossible de les placer dans la lignée phylogénétique des malacostèges plutôt que dans celle des eurytomes (= cténostomes + autres cheilostomes). Si les *Pyriporopsis* et les genres fossiles présumés voisins doivent selon toute vraisemblance être des taxons primitifs, ils doivent en toute objectivité et dans l'état actuel de nos connaissances demeurer "*incertae sedis*". Aucun caractère biologique ou reproductif ne permet en effet d'inclure avec certitude, ni les *Pyriporopsis*, ni les genres voisins, dans les malacostèges ni même dans aucune des familles qui y sont rangées.

RIASSUNTO

Strategie riproduttive nei briozoi: diversità morfo-anatomica e sistematica e significato evolutivo

I diversi tipi di sviluppo embrionale, larvale e morfogenetico osservati nei briozoi, fenomeni ontogeneticamente preprogrammati, e caratterizzati da divenire distinti dell'apertura endodermica basati su linee evolutive, corrispondenti ad altrettante strategie riproduttive finalizzate a migliorare la sopravvivenza, la capacità di dispersione e la prosperità delle specie relative. Si tratta, a secondo delle larve, dei lignaggi e dei taxa, di planctotrofia, trasformazione di un tubo digerente abortivo in riserva energetica o concrezione minerale amorfa, o di una lecitotrofia banale senza particolare regressione. Oltre al germogliamento diretto di nuove zoecie, alcune di queste linee sono note per avere un'altra strategia riproduttiva, la capacità riproduttiva per via asessuata. Questa viene realizzata in diversi modi: nautozoidi, sessoblasti, flottoblasti, *sacculi*, ibernaculi; in altri casi si segnala la poliembrionia (cyclostomes) o viviparità (phylactolaemates). Questi diversi aspetti sono analizzati e interpretati in base ai lignaggi filogenetici, alla delimitazione e alla definizione dei taxa, nonché ai benefici che gli organismi possono trarre da essi.

Parole chiave: Briozoi, strategie riproduttive, anatomia, evoluzione.

RESUMÉ

Reproductive strategies in the bryozoa: morpho-anatomical diversity and systematics, and evolutionary significance

Les différents types de développements embryonnaires, larvaires et morphogénétiques observés chez les bryozoaires, phénomènes ontogénétiquement pré-programmés, et qui sont notamment caractérisés par des devenir distincts de l'ébauche endodermique en fonction des lignées évolutives, correspondent à autant de stratégies reproductrices destinées à améliorer la survie, la capacité de dispersion et la prospérité des espèces correspondantes. Il s'agit, selon les larves, les lignées et par suite des taxons, de planctotrophie, de transformation d'un tube digestif abortif en réserve énergétique ou en concrétion minérale amorphe, ou d'une lécitotrophie banale sans régression particulière. Outre le bourgeonnement direct de nouvelles zoécies, on connaît dans certaines de ces lignées une autre stratégie reproductrice, la capacité de reproduction par voie asexuée. Celle-ci s'effectue selon différentes modalités: nautozoïdes, sessoblastes, flottoblastes, *sacculi*, hibernacles; chez d'autres on a signalé des phénomènes de polyembryonie (cyclostomes) ou de viviparité (phylactolaemates). Ces différents aspects sont analysés et interprétés en fonction des lignées phylogénétiques, de la délimitation et de la définition des taxons, ainsi que des avantages que les organismes peuvent en retirer.

Mots-clés: bryozoaires, stratégies reproductives, anatomie, évolution.

Jean-Loup D'HONDT
Muséum National d'Histoire Naturelle
Département "Adaptations du Vivant" BOREA,
55, rue Buffon
F-75005 Paris
jean-loup.dhondt@mnhn.fr

REFERENCES

- BARROIS J., 1877. Recherches sur l'embryogénie des bryozoaires. - Travaux de la Station Zoologique de Wimereux, I: 1-305.
- BRAEM F., 1951. Über *Victorella* und einiger ihrer nächsten Verwandten, sowie über die Bryozoenfauna des Ryck und Greifswald. - Zoologica, 37 3 (102): 1-59.
- BRIEN P., 1953. Etude sur les phylactolaemates. - Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique, 84 (2): 301-440.
- 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.
- HARMER S. F., 1893. On the occurrence of embryonic fission in cyclostomatous Bryozoa. - Quarterly Journal for microscopical Science, N. S. 34: 199-241.
- HARMER S. F., 1895. Preliminary notes on embryonic fission in *Lichenopora*. - Proceedings of the Royal Society of London, 57: 88-92.
- HONDT J.-L. d', 1973. 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.
- HONDT J.-L. d', 1976. Evolution des lignées cellulaires larvaires des bryozoaires gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogenèse ancestrale. - Bulletin de la Société zoologique de France, 102, Suppl. 5 (Colloque sur les Métamorphoses): 41-47.
- HONDT J.-L. d', 1977a. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), bryzoaire cténostome. - Archives de Zoologie expérimentale et générale, 118 (2): 211-243.
- HONDT J.-L. d', 1977b. Structure larvaire et organogenèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), bryozoaires cténostomes. - Zoomorphologie, 87: 165-189.
- HONDT J.-L. d', 1977c. Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816), bryzoaire cyclostome (Articulata). - Zoologica Scripta, 6 (1): 55-60.
- HONDT J.-L. d', 1977d. Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogenèse post-larvaire chez les bryozoaires gymnolaemates. - Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch, 123 (3): 463-483.
- HONDT J.-L. d', 1981. Note préliminaire sur les neurosécrétions larvaires des bryozoaires. - Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris 293 (sér. III): 329-332.
- HONDT J.-L. d', 1982. Reproduction et morphogenèse chez les bryozoaires eurystomes. - Bulletin de la Société zoologique de France, 107 (2): 267-289.
- HONDT J.-L. d', 1983. Sur l'évolution des quatre macromères du pôle végétatif chez les embryons de bryozoaires eurystomes. - Cahiers de Biologie Marine, 24 (2): 177-185.
- HONDT J.-L. d', 1985. Contribution à la systématique des bryozoaires eurystomes. Apports récents et nouvelles propositions. - Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, 13 sér., 7 (1):1-12.
- HONDT J.-L. d', 1997. La classification actuelle des bryozoaires eurystomes. - Bulletin de la Société zoologique de France, 122: 299-301.

- HONDT J.-L. d', 2001. *Flustrina versus* Neocheilostomina (bryozoaires). Remarques sur la biosystématique aux niveaux supraspécifiques. - Bulletin de la Société zoologique de France, 126: 391-406.
- HONDT J.-L. d', 2005a. Etat des connaissances sur le développement embryonnaire des bryozoaires phylactolaemates. - Moostiere (Bryozoa), E. Wöss (ed.), Denisia, 16, Österreichischen Museum, Linz, N.S. 28: pp. 59-68.
- HONDT J.-L. d', 2005b. Revised Biological definition of the Bryozoa 2004. In: Moyano H. I., Cancino J. M., Wyse Jackson P. S (eds.), Bryozoa Studies, (pp. 119-131). - Taylor & Francis, London.
- 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. - Bulletin de la Société zoologique de France, 135 (3-4): 163-204 (erratum: 2011, 136 (1-4): 312.
- HONDT J.-L. d', 2012. Morphologie, anatomie et diversité fonctionnelle des larves "cyphonautes" (bryozoaires). Interprétations phylogénétiques. - Bulletin de la Société zoologique de France, 137 (1-4): 259-290.
- HONDT J.-L. d', 2015. Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des bryozoaires. - Société zoologique de France, Paris (Mémoire 45), pp. 1-149.
- HONDT J.-L. d', 2016. Classification actualisée des bryozoaires eurystomes. - Bulletin de la Société zoologique de France, 141 (1): 15-23.
- HOUDRY J. (coord.), et al. 1998. Biologie du développement. - Editions Ellipses, Paris, pp. 1-320.
- JENKINS H. L., WAESCHENBACH A., OKAMURA, B., HUGUES, R. N., BISHOP, J. D. D., 2017. Phylogenically widespread polyembryony in cyclostome bryozoans and the protracted asynchronous release of clonal brood-mates. - PLOS One, 12 (1): 1-15.
- KUPELWIESER, H., 1906. Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose der cyphonautes. - Zoologica, 9: 1-50.
- LUTAUD G., 1961. Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* Linné), bryzoaire cheilostome. - Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique, 9: 157-300.
- MUKAI H., 1973. Histological and histochemical studies on the formation of statoblasts of a Fresh-water Bryozoan, *Pectinatella gelatinosa*. - Journal of Morphology, 1: 411-426.
- NIELSEN C., 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous Bryozoa. - Ophelia, 7: 217-256.
- NIELSEN C., WORSAAE K., 2010. Structure and occurrence of cyphonautes larvae (Bryozoa, Ectoprocta). - Journal of Morphology, 271: 1094-1109.
- POURCHET A.-M., d'HONDT J.-L. 1986-1987. Etude ultrastructurale et microstructurale des flottoblastes et des sessoblastes chez *Plumatella fungosa* (Pallas, 1768) (bryozoaires, phylactolaemates). - Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, 13^e sér., 8 (3): 209-216.
- REED C. G., 1977. Larval morphology and settlement of the bryozoan, *Bowerbankia gracilis* (Vesicularioidea, Ctenostomata): structure and eversion of the internal sac. - In: Chang Fu-Chia, Rice J. R. (eds.), Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae (pp. 41-48). - Elsevier, North Holland, Medical Press, Amsterdam.
- REED C. G., CLONEY R. A., 1982a. The larval morphology of the marine Bryozoan *Bowerbankia gracilis* (Ctenostomata: Vesicularioidea). - Zoomorphology, 100: 23-54.

- REED C. G., CLONEY R. A., 1982b. The Settlement and metamorphosis of the marine bryozoan *Bowerbankia gracilis* (Ctenostomata: Vesicularioidea). - *Zoomorphology*, 101: 103-132.
- STRICKER S. A., 1988. Metamorphosis of the marine bryozoan, *Membranipora membranacea*. An ultrastructural study of rapid morphogenetic movements. - *Journal of Morphology*, 196: 53-72.
- STRICKER S. A., REED G. C., ZIMMER R. L., 1988a. The cyphonautes larva of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. I. General morphology, body wall, and gut. - *Canadian Journal of Zoology* 66: 368-383.
- STRICKER S. A., REED G. C., ZIMMER R. L., 1988b. The cyphonautes larva of the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. II. Internal sac, musculature, and pyriform organ. - *Canadian Journal of Zoology*, 66: 384-398.
- WOOD T. S., ANURACPOONGSATOM P., MAHUJCHATIYAWONG J., 2006. Swimming zooids: an unusual dispersal strategy in the ctenostome bryozoans, *Hislopia*. - *Linzer Biologische Beiträge*, 38 (1): 71-75.
- WOOLLACOTT R., M., ZIMMER R. L., 1971. Attachment and Metamorphosis of the Cheilostenostome *Bugula neritina* (Linné). - *Journal of Morphology* 134 (3): 351-382.
- ZIMMER R. L., 1997. Phoronids, Brachiopods and bryozoans, the lophophorates. In: Gilbert S. C. Raunio A. M.(eds.), *Embryology, constructing the organisms.* (pp. 279-305). - Sinauer Ass., Sunderland.
- ZIMMER R. L., WOOLLACOTT R. M., 1977. Structure and classification of gymnolaemate larvae. In: R. M. Woollacott & R. L. Zimmer (eds.), *Biology of Bryozoans* (pp. 57-89). - Academic Press, New York.
- ZIMMER R. L., WOOLLACOTT R. M., 1989. Larval morphology of the bryozoan *Watersipora arcuata* (Cheilostomata: Ascophora). - *Journal of Morphology*, 199: 151-164.
- ZIMMER R. L., WOOLLACOTT R. M., 1993. Anatomy of the larva of *Amathia vidovici* (Bryozoa: Ctenostomata) and phylogenetic significance of the Vesiculariiform Larva. - *Journal of Morphology*, 215: 1-29.