

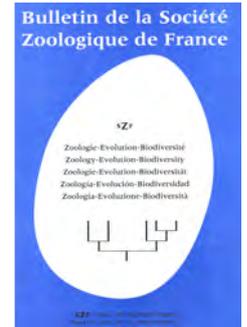


Bulletin de la Société Zoologique de France

2021, volume 146 (2), pages 75 à 86

ISSN : 0037-962X

<http://societe-zoologique.fr/>



Brève chronique du genre *Alcyonidium* Lamouroux, 1813, Bryozoaires, Cténostomes

Jean-Loup D'HONDT¹

¹. Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », CP 51, 55 rue de Buffon, F-75005 Paris
[dhondt@mnhn.fr]

Manuscrit reçu le 21/01/2021, accepté le 12/06/2021, mis en ligne le : 19/09/2021

Résumé Présentation générale de l'un des genres les plus intéressants des Bryozoaires, le genre *Alcyonidium*, inclus dans la sous-classe des Cténostomes, appartenant elle-même à la classe des Eurystomes. Il est riche d'une centaine d'espèces et constitue par ailleurs dans cet embranchement le meilleur matériel biologique pour une étude descriptive et expérimentale du développement de ces organismes.

Mots-clés Bryozoaires, Cténostomes, *Alcyonidium*, données générales, systématique.

Short chronicle of the genus *Alcyonidium* Lamouroux, 1813, Bryozoa, Ctenostomona

Abstract This is a general presentation concerning one of the most interesting genera of the Bryozoa, the genus *Alcyonidium* (Class Eurystomatoda, Sub-Class Ctenostomona), which comprises about one hundred species and represents moreover in this "Embranchement" the best biological material for a descriptive and experimental study of the development of these organisms.

Keywords Bryozoa, Ctenostomona, *Alcyonidium*, general data, systematics.

Introduction

Le genre *Alcyonidium*, très fréquent et bien connu de tous les familiers du littoral, est l'un de ceux parmi les Bryozoaires (et notamment les Cténostomes) dont la détermination spécifique est la plus redoutée par les systématiciens en raison du faible nombre de caractères diagnostiques observables en morphologie externe, la non-calcification des colonies et leur consistance charnue qui impliquent une certaine déformabilité de ces colonies, la variabilité intraspécifique et surtout une forte ressemblance morphologique entre les zoariums de nombreuses espèces cryptiques, encroûtantes d'une part, arborescentes d'autre part. Ce groupe est pourtant d'une étude passionnante pour qui s'astreint à accepter les contingences qu'implique son étude ; il faut en effet disséquer des individus (une manipulation compliquée par l'élasticité de leur exosquelette chitineux déformable) qui par ailleurs mesurent en général moins du millimètre, dont la couleur n'est pas toujours un critère fiable ; il faut savoir apprécier le moindre détail anatomique spécifique (dénombrement des tentacules, forme du tractus digestif à une période donnée de la vie

du polypide), obtenir leurs larves en élevage et observer, parfois en ayant recours à l'histologie, la manière dont elles se métamorphosent. Le hasard a voulu qu'en 1967, l'auteur de ces lignes, alors tout jeune chercheur en quête d'un bon matériel expérimental et de référence pour étudier la morphogenèse des Bryozoaires, ait eu l'occasion de découvrir que les *Alcyonidium* étaient pour différentes raisons le modèle le plus favorable à de tels travaux (d'HONDT, 2016b) ; et ce genre est devenu et est resté son matériel biologique de prédilection depuis un demi-siècle. Le but de ce texte est de présenter ces organismes prometteurs, à la fois dans leur unité et leur diversité, avec l'espoir qu'ils deviendront aussi sympathiques et attachants aux yeux d'autres collègues qu'ils sont devenus pour lui-même son matériel biologique privilégié, et le seront pour certains de ses collègues.

Dans les pages qui suivent, nous utiliserons la classification révisée et actualisée, essentiellement fondée sur des caractères biologiques et les « soft parts » des Bryozoaires Cténostomes, proposée par d'HONDT (2016a, 2020).

Quelques mots notés+ dans le texte sont expliqués en glossaire à l'attention du non-spécialiste.

Historique

John ELLIS (1710-1776) a reconnu, en 1755, que les organismes autrefois désignés sous le nom de Zoophytes appartenant en fait au règne animal et non, comme le pensaient les anciens auteurs, au règne végétal ; auparavant, par exemple en ce qui concerne les actuels *Alcyonidium*, leurs plus anciens spécimens représentés (des individus arborescents) figuraient dans des manuels de botanique, les anciens auteurs les ayant considérés comme des algues appartenant au genre *Fucus*. Nombre de ces Zoophytes ont alors été désignés sous le nom générique d'*Alcyonium*. Suite au progrès des connaissances, ceux-ci ont été démembré et ce genre ne désigne plus maintenant qu'un groupe d'Octocoralliaires ; les Zoophytes de consistance charnue appartenant eux-mêmes à ce que nous désignons aujourd'hui sous le nom de « Bryozoaires » (terme créé en 1832) ont été séparés des *Alcyonium* par LAMOUROUX (1813), qui a alors créé pour eux un nouveau genre, *Alcyonidium*.

LINNÉ avait décrit sous le même nom spécifique et apparemment confondu deux espèces animales distinctes de ces « *Alcyonium* », futurs Bryozoaires, celui de *gelatinosum*. L'une d'entre elles était encroûtante sur les thalles de *Fucus* (1761), mais ce nom la désignant a ensuite été oublié et inutilisé pendant 240 ans ; l'autre était arborescente, fixée par un pied sur des substrats durs (1767) et a porté sans discontinuer ce nom spécifique de *gelatinosum* depuis sa description. Aussi, pour éviter toute ambiguïté, d'HONDT & GOYFFON (1986, 1991) avaient-ils proposé qu'en fonction de la règle d'usage, le nom d'*A. gelatinosum* demeure spécifiquement réservé aux seules espèces arborescentes, et proposé de considérer le binôme *A. gelatinosum* comme *nomen oblitum* dès lors qu'il serait attribué à une espèce non-dressée.

Le nom d'*Alcyonidium polyoum* a été ensuite créé par HASSALL (1841) pour désigner une espèce qu'il considérait comme nouvelle et qui était encroûtante sur les *Fucus* ; ce binôme a été d'emblée accepté par la communauté scientifique. Donc, jusqu'aux années 1980, et sans que les chercheurs ne se posent d'autres questions, les spécimens dressés ont porté le nom d'*A. gelatinosum*, et ceux encroûtants sur *Fucus* celui d'*A. polyoum*. Mais cette terminologie a été contestée à partir de 1984.

Dans les années 1980, en effet, les chercheurs britanniques travaillant dans le laboratoire dirigé par John Ryland à l'université de Swansea ont découvert une autre espèce d'*Alcyonidium* encroûtante sur les thalles de *Fucus*, proche mais néanmoins différente du véritable *A. polyoum*. Elle a successivement porté au cours du temps les noms de *A. reticulum* Ryland & Porter, 2000 = *A. polyoum* subsp. *anglei* d'Hondt & Goyffon, 1991 = *A. polyoum* *prospicies*+ *porterae* d'HONDT & GOYFFON, 2005 ; mais déjà, dès 2003, RYLAND & PORTER avaient supposé qu'il s'agissait du véritable *Alcyonium gelatinosum* encroûtant de Linné, qu'ils redécouvraient donc, et que celui-ci n'était donc pas synonyme d'*A. polyoum*. Cet aspect a rapidement été adopté par d'autres chercheurs britanniques (cf. HAYWARD, 2005) ; finalement et définitivement, il a été retenu par la communauté bryozoologique internationale lorsqu'un travail de synthèse a fait le point de la situation et autorité (PORTER & RYLAND, 2008). Le nom de *gelatinosum* était donc précoc-

upé car dès lors attribué à l'espèce *encroûtante* ; il était en conséquence à proscrire pour l'espèce *dressée*. PORTER *et al.* (2001) ont alors proposé de lui attribuer le nom d'*Alcyonidium diaphanum*, celui qui avait été donné à cette dernière lors de sa propre re-description par LAMOUROUX (1813) qui la croyait nouvelle ; un nom que les auteurs ultérieurs, suivant les conceptions de HINCKS (1880), avaient pourtant cru bon de considérer comme un *junior synonym* du *gelatinosum* dressé de Linné, ce dernier nom étant jusqu'alors interprété à tort comme un *senior synonym*. Le mémoire de PORTER & RYLAND (2008), auquel nous renvoyons pour ne pas faire redondance, dresse un historique exhaustif de la complexité de l'affaire.

Les collections de Lamouroux étaient alors conservées au département de botanique de l'université de Caen. Elles avaient en effet été préservées par leur mise en herbier, d'abord au Jardin botanique de la ville, épargné contrairement à la plus grande partie de la cité par les bombardements, avant d'être transférées en 1985 dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris à l'initiative de Mme Paulette Gayral, professeur de botanique à l'Université. Parmi les spécimens ainsi conservés figuraient les échantillons d'*Alcyonidium diaphanum* (dressés) de Lamouroux. Certes, on savait depuis la fin de la deuxième guerre mondiale que ceux-ci avaient en effet échappé aux bombardements de la ville de Caen ; mais leur consultation en 1985 a révélé qu'aucun d'entre eux n'avait spécialement été désigné par Lamouroux comme spécimen-type. Toutefois, une seule de ces colonies dressées et conservées à Caen avait été à la fois étiquetée de la main de Lamouroux, collectée à proximité immédiate à Arrromanches, et enfin datée comme ayant été recueillie avant la parution de la description de *A. diaphanum* en 1813 ; cette colonie peut donc légitimement être admise comme ayant servi à la description de l'espèce, et donc en pratique être son spécimen-type actuel. En 1991b, d'HONDT a consacré l'un de ses travaux à cette collection et a alors spécialement dévolu un long paragraphe aux *Alcyonidium* dressés qu'elle renfermait, signalant notamment qu'elle incluait bien une huitaine des spécimens d'*Alcyonidium* arborescents de la collection de Lamouroux. Ces derniers proviennent tous de Normandie ; collectés à différentes dates, ils ont été regroupés après le décès de cet auteur ; aussi peuvent-ils actuellement être considérés concrètement comme les syntypes de l'espèce (N.B. : ils sont indiqués par d'HONDT (1991b) sous le nom d'*A. gelatinosum*, conformément à la terminologie de l'époque).

Dans le catalogue de TRICART & d'HONDT (2009), rédigé avant que ces auteurs n'aient eu connaissance du travail de PORTER & RYLAND (2008) mais paru après la publication de celui-ci, ils ont choisi le spécimen précédent d'Arrromanches pour constituer le néotype de l'espèce *A. gelatinosum* dressée de Linné. Mais cette désignation s'est révélée contestable une fois paru l'article de PORTER & RYLAND ; le nom spécifique de *gelatinosum* étant rétabli pour l'espèce encroûtante, et il convenait donc à présent de rectifier celui à accorder à l'espèce dressée. Puisque le seul des spécimens que Lamouroux avait collecté avant la parution de sa description de l'espèce *A. diaphanum* était inclus, tout comme ses autres spécimens, dans un même classeur d'échantillons, il convenait maintenant, en réalité

et plus judicieusement, de ne plus le considérer comme un « néotype » de l'espèce de HASSALL (1841), mais plutôt comme l'un des « syntypes », celui faisant référence, de celle de Lamouroux – sinon même, à la limite, l'holotype (puisqu'il est le seul de la série à être en notre possession et à avoir été publié avant la description de l'espèce – même encore, rappelons-le, s'il n'a pas été désigné spécifiquement comme « type » par Lamouroux !). L'existence à Caen de la collection et des syntypes des différentes espèces nouvelles décrites par Lamouroux, connue depuis le début du XIX^e siècle et confirmée par notre publication de 1991b, introduit cependant une nouvelle complication ; en effet, elle invalide toute autre désignation de lectotypes éventuels des espèces correspondantes ; car ces derniers ne sont admissibles que s'ils proviennent de la série originale des syntypes de Lamouroux, et à plus forte raison, ils est demandé qu'ils aient été collectés à la localité d'origine (article 74.2 du Code international de nomenclature zoologique) ; c'est le cas pour l'exemplaire d'Arromanches d'*A. diaphanum*.

Enfin, de *facto*, tous les spécimens jusqu'à présent décrits au cours des temps (dont par nous-même) comme étant les types de sous-espèces d'*A. gelatinosum* Linné, 1767 doivent-ils à présent être considérés comme ceux de sous-espèces d'*A. diaphanum* Lamouroux, 1813.

Ce travail a ainsi montré qu'il existait chez les *Alcyonidium* des espèces cryptiques, telles *A. polyoum* et *A. gelatinosum*, mais aussi comme entre *Alcyonidium rylandi* et *Alcyonidioides mitili*, qui sont indiscernables par leur aspect extérieur mais dont les larves sont indiscutablement complètement différentes. *A. polyoum* et *A. gelatinosum* ne se sont sans doute que récemment différenciés au cours de l'évolution, puisqu'ils présentent sur gel à gradient de porosité le même profil, ce qui révèle leur profonde parenté ; ceci a alors montré les limites de la technique d'approche aux niveaux spécifique et infraspécifique. Aussi leur ont succédé les techniques de séquençage moléculaire qui ont été plus significatives puisqu'elles permettaient de différencier des espèces cryptiques* et d'éviter certains artefacts. Ceci a amené PORTER *et al.* (2001) à proposer la mise en synonymie d'espèces jusqu'alors considérées comme distinctes et de dissocier des groupes d'espèces jumelles.

Quant à l'électrophorèse iso-enzymatique sur gels de polyacrylamide à gradient de porosité, même si elle ne s'est plus révélée avec le temps aussi déterminante ou performante qu'auparavant du fait des progrès techniques, nous lui sommes redevable d'apports essentiels. Elle a offert l'avantage de révéler l'étroite proximité d'espèces, d'en différencier des ensembles de groupes infraspécifiques affines, de révéler des discontinuités génétiques de part et d'autre d'une barrière géographique naturelle (estuaires, insularité) et enfin de mettre en évidence des effets de stress par l'emploi de révélateurs de systèmes enzymatiques appropriés ; certains systèmes sont plutôt révélateurs d'une parenté phylogénétique, tandis que d'autres témoignent de l'expression d'un stress ou d'une perturbation métabolique. C'est ainsi que les phénotypes diffèrent selon que les populations analysées viennent de différentes stations distribuées soit sur une grande longueur côtière du continent, soit des deux côtés d'un estuaire, soit encore d'une île et d'un continent relativement éloignés. Au-delà du Kattegat ou du

Skagerrat (détroits bordant le Danemark), il existe plusieurs espèces différentes ayant extérieurement le même phénotype, celui d'*A. polyoum*, mais aux profils électrophorétiques très différents ; sur les côtes britanniques existent parfois dans les mêmes stations deux espèces encroûtantes quasiment identiques d'un point de vue morphologique, désignées par les auteurs actuels sous les noms d'*A. gelatinosum* et d'*A. polyoum*. Différente des deux espèces précédentes, l'*Alcyonidium rylandi* des côtes françaises est lui-même indifférenciable morphologiquement de l'*Alcyonidioides mitili* des côtes britanniques, les deux genres se distinguant par leurs types larvaires et leurs modèles de métamorphose.

Caractères généraux, aspect

Selon LAMOUROUX (1813), les Alcyonées (Alcyoneae) sont des polypiers polymorphes, formés d'une masse charnue, arrondie, quelquefois inerte, quelquefois sensible, remplie de polypes rétractiles qui s'épanouissent à sa surface. Sa définition est incontestablement plus satisfaisante que celle, floue, de LAMARCK (1816) qui y voit des productions marines arrondies apportées par les flots sur le rivage, et qui peuvent être benthiques ou littorales.

C'est peut-être au moins en partie pour cette raison, et plus généralement en se rendant alors compte de l'avance des travaux de Lamouroux (qui était naguère pourtant son admirateur) sur les siens, que Lamarck a tenté de ralentir comme il le pouvait les publications de son rival. Et aussi que Henri Milne-Edwards, en élève zélé de Lamarck, a repris à son compte l'hostilité de son maître parisien contre son concurrent provincial ; en ne manquant aucune occasion de discréditer l'œuvre scientifique de Lamouroux, y compris après la mort de celui-ci (Lamarck : 1744-1829 ; Henri Milne-Edwards : 1800-1885 ; Lamouroux : 1779-1825). Notre hypothèse est que le décès prématuré de Lamouroux n'est pas étranger au « climat » moral qui régnait alors autour de lui.

Pour les zoologistes actuels, le genre *Alcyonidium*, genre type de la famille Alcyonidiidae, désigne des Bryozoaires Cténostomes marins, charnus, dont un modèle a été illustré par D'HONDT (2017) dans un article récemment paru dans le *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux*, aux colonies souvent épaisses, à exosquelette+ chitineux, à consistance gélatineuse parfois modérément visqueuse en surface, sans dispositif différencié d'occlusion zoéciale, dont l'orifice est entouré par une couronne (dite tentaculaire) membraneuse et dévaginable soutenue par des soies, comme par des baleines de parapluie ; l'ensemble affecte l'apparence d'une collerette ; ils sont larvipares, la larve étant de contours circulaires, sans coquille, et à métamorphose toujours complexe. Ce sont des organismes d'aspect répulsif, dont certaines espèces contiennent des substances allergènes initiant des eczéma de contact (« maladie du Dogger Bank ») ; la plupart d'entre elles ont une couleur terne (souvent brunâtre ou grise). La colonie peut être de forme variée : arborescente, flabelliforme, tubulaire, plus ou moins ramifiée, encroûtante et formée d'autozoécies+ toutes identiques ou présentant des lobules constitués de zoécies plus grosses, les encroûtements pouvant être très minces ou former des sortes de coussins ; il n'existe habituellement

pas de coénozoécies+, mais certaines espèces adhèrent à la vase par des rhizoïdes.

Ils peuvent être benthiques, fixés à des cailloux, des parois rocheuses, des perrés+, des algues, des coquilles de Mollusques ; quelques espèces ont des colonies refermées sur elles-mêmes, délimitant une cavité remplie d'air qui les allège et facilite leur flottaison en pleine eau.

Du point de vue anatomique, les individus (zoécies, ou loges) sont fondamentalement constitués de deux parties. La première, externe, est appelée cystide+ et correspond principalement à l'exosquelette chitineux, l'épiderme et la somatopleure+. La seconde, interne, reliée à la précédente par des fibres musculaires et nerveuses et des travées de cellules mésenchymateuses (funicule), constitue la partie viscérale ou polypide+ recouverte par la splanchnopleure+. Le tractus est essentiellement formé d'un tube digestif recourbé en U, débutant par un panache tentaculaire susceptible d'être dévaginé vers l'extérieur en couissant dans un fourreau (la gaine tentaculaire) lors de la prise de nourriture, et d'un centre nerveux situé à la base des tentacules. La rétraction du polypide met en jeu un gros muscle spécialisé s'insérant de l'autre côté sur l'exosquelette. Le tube digestif débute par la bouche située au centre de la couronne tentaculaire, et qui donne accès aux segments successifs suivants : pharynx (cilié), œsophage (il n'existe pas de gésier chez les *Alcyonidium*), estomac prolongé par un volumineux caecum digestif, intestin, pylore (cilié) et rectum, l'orifice anal étant situé à l'extérieur de la couronne tentaculaire.

Plusieurs types de larves, dont la section est toujours cylindrique, qui sont également nues et dépourvues de coquille, qu'elles soient planctoniques ou non planctoniques, peuvent présenter une trentaine de catégories cellulaires différentes. Elles sont caractérisées par la présence en position équatoriale d'une étroite couronne monostratifiée de cellules locomotrices, la *corona**. Elles sont incubées dans une région de la gaine tentaculaire qui s'est localement différenciée pour devenir une sorte de placenta, avant d'être émises à maturité morphologique ; après une courte période de vie libre et de maturation physiologique durant laquelle elles acquièrent l'aptitude hormonale à la métamorphose*, elles se fixent à un substrat, généralement préférentiel et auquel elles sont même souvent strictement inféodées. Elles subissent alors un remaniement profond de leur structure au cours d'une métamorphose complexe qui conduit à la formation de l'ancestrula, loge fondatrice, à partir de laquelle le reste de la colonie sera progressivement bourgeonné, de proche en proche. Comme tous les Bryozoaires, ce sont des animaux deutérostomiens, coelomates, monomères, dont le coelome (une cavité unique) ne se différencie par schizocoelie+ (dans la masse indivise des cellules mésenchymateuses qui constituent alors le mésoderme) qu'à la fin de la métamorphose larvaire. Contrairement à celles d'autres espèces, les larves d'*Alcyonidium* ne présentent aucune macule pigmentaire photoréceptrice, mais peut-être les fines cellules insérées entre les grosses cellules de la corona en sont-elles homologues.

Des différences cytologiques comparées entre les phases adultes et larvaires de plusieurs espèces ont été menées, mais ceci n'a pas encore fait l'objet d'une étude d'ensemble. Ainsi MATRICON (1960) a-t-elle révélé celles permettant

de différencier *Alcyonidium polyoum* d'*Alcyonidium rylandi* (celle-ci étant à l'époque désignée sous le nom d'*A. mytili*).

Position phylogénétique

Les affinités des Alcyonidiidae avec les autres genres de Bryozoaires, et même à l'intérieur des Cténostomes, demeurent imprécises. Les séquençages moléculaires menés pendant plusieurs années par PORTER montreraient qu'*A. proliferans* Lacourt, 1949, même si sa distribution géographique était réduite, entrerait probablement dans la variabilité morphologique d'*A. diaphanum*, espèce très largement distribuée dans l'Atlantique Nord, même si aucun cas de dermatose ne lui avait encore été incriminé (contrairement à *A. diaphanum*). Les différences anatomiques constatées (LACOURT, 1949) entre les tractus digestifs respectifs de ces deux espèces, dont une seule est allergène, nous incitent personnellement à faire preuve de plus de prudence et à les considérer comme des espèces distinctes tout en étant phylogénétiquement proches ; l'outil moléculaire révèle des parentés, mais ne permet pas, en l'absence d'autres caractères (ou à plus forte raison en présence de caractères contradictoires), de mettre obligatoirement des espèces en synonymie, et les interprétations auxquelles il conduit nécessitent, comme pour les autres approches, beaucoup de précautions.

En revanche, *A. topsenti* Roehrich, 1910 dont la localisation géographique est également étroite (Pas-de-Calais), est supposé à tort – par usage de ce même outil moléculaire dont il permet ainsi de jauger les limites – être également une forme intraspécifique de *A. diaphanum* ; alors qu'il en diffère considérablement tant par ses branches noueuses que par sa couleur et la forme de son orifice (sensiblement bilabié, avec ébauche de deux lèvres) et est indiscutablement un taxon valide. Rien ne justifie que la phylogénie moléculaire bénéficie d'une primauté sur les autres approches, vu les aberrations qui en ont déjà résulté. Quant à l'espèce longtemps désignée en France sous le nom d'*Alcyonidium mytili* Dalyell, 1848 (espèce britannique maintenant rangée dans le genre Alcyonidioides), elle se caractérise par son mode de reproduction qui la différencie de celui des *Alcyonidium* et notamment de l'espèce française avec laquelle elle était confondue, ce qui en conséquence a justifié la création pour cette dernière du nouveau taxon *Alcyonidium rylandi* d'Hondt & Goyffon, 2005. *A. mytili* était auparavant considérée comme une exception parmi les *Alcyonidium*, possédant des larves bivalves et aplaties, et non nues et columnaires comme les autres espèces. Par la suite, ce caractère a justifié la création d'une nouvelle famille, les Alcyonidioidesidae, et à la base d'une lignée évolutive proche de celle-ci à l'origine, mais distincte et qui se situerait selon notre hypothèse au départ d'une voie évolutive différente, celle regroupant l'ensemble des familles de Cténostomes à larves bivalves.

Les larves d'Alcyonidiidae partagent avec celles des Flustrellidridae certains caractères évolutifs, tels une musculature transversale qui est homologue des muscles adducteurs des valves de Flustrellidridae et, chez les adultes de quelques espèces seulement d'*Alcyonidium*, comme *A. topsenti*, on relève la présence de lèvres aperturales (certes, moins bien différenciées que chez *Flustrellidra*), mais

l'ensemble de leur organisation justifie leur maintien dans deux familles distinctes. Ce muscle spécifique étant selon toute logique génétiquement programmé lors de l'ontogénèse, nous l'interprétons comme un caractère plésiomorphe. L'orifice des *Flustrellidra* rappelle beaucoup celui quadrilabré des Hislopiidae, famille supposée être l'une des plus primitives des Cténostomes. Le problème des affinités des *Alcyonidium*, dont les larves sont par ailleurs parmi les plus complètes chez les Bryozoaires (caractère présumé primitif) mais chez lesquels l'origine des homologues demeure phylogénétiquement inconnue – ceci concernant les Cténostomes –, reste néanmoins irrésolu. Certains genres de *Flustrellidridae*, comme les *Elzerina*, mais pas tous, possèdent par ailleurs des coénozoécies⁺ typiques et différentes de celles que l'on trouve chez quelques *Alcyonidium* (ceux-ci étant porteurs de rhizoïdes à leur partie inférieure).

Enfin, les autozoécies⁺ fonctionnelles qui constituent le capitule pédonculé dans la famille des Clavoporididae d'une part, et d'autre part le coussinet dans la famille des Pachyzoontidae (deux familles dont toutefois les larves et la métamorphose sont inconnues), sont identiques à celles des Alcyonidiidae. Il existe différents intermédiaires entre le modèle « *Alcyonidium* » typique et le modèle « *Pseudalcyonidium* », le plus évolué des Clavoporididae, famille caractéristique constituant une chaîne évolutive partant du genre *Cephaloalcyonidium* ; chez celui-ci, les pédoncules sont constitués de zoécies intermédiaires entre le modèle « autozoécie » (avec polypide abortif, mais encore présent) et le modèle « coénozoécie⁺ pédonculaire unique » selon plusieurs étapes successives de régression. Ces dernières sont concrétisées et graduées par les genres *Clavopora*, puis *Ascorhiza*, puis *Metalcyonidium*, et enfin *Pseudalcyonidium* qui correspondent à des phases de spécialisation croissante. Quelques *Alcyonidium* indo-pacifiques présentent d'ailleurs déjà une ébauche de pied caractérisée par des autozoécies basales de dimensions plus réduites. Selon notre hypothèse, les Clavoporididae, les Monobryozoontidae et les Pachyzoontidae constitueraient trois voies évolutives indépendantes issues des Alcyonidiidae, la première par suite d'une spécialisation, les deux dernières par régression, et ces familles sont phylogénétiquement indépendantes des autres familles de Cténostomes solitaires que sont les Aethozoidae et les Arachnidiidae.

Systématique

Dans l'état actuel des connaissances, le genre *Alcyonidium* Lamouroux comporte (d'HONDT, 1983 ; actualisations : 2014, 2019) 98 espèces valables distinctes (sur les 408 espèces – 413 en comptant celles qui demandent confirmation – que regroupe l'ensemble des Cténostomes) ; la plus grande partie d'entre elles correspond à deux morphotypes, l'un à zoarium encroûtant ou mamelonné, l'autre arborescent [une liste exhaustive des espèces et leurs principaux caractères distinctifs a été établie par d'HONDT, 1983, et complétée (voir ci-dessus) à partir des données plus récentes par d'HONDT, 2014, 2019 ; une troisième réactualisation est en préparation]. Chacun d'entre eux est représenté par de nombreuses espèces dans les cinq parties du monde et dans les grandes provinces géographiques et océanographiques du globe ; elles semblent moins nom-

breuses en Méditerranée, en Océanie et dans l'Antarctique, mais cette hypothèse procède peut-être d'un effort de prospection moins intense. Les deux genres *Alcyonidium* et *Amathia* regroupent à eux seuls quasiment 50 % des espèces actuelles de Cténostomes.

Les espèces du genre *Alcyonidium* appartenant à la faune française sont récapitulées à la fin de ce travail en annexe (les localités situées en dehors du territoire français ne sont pas mentionnées) ; on décompte 13 espèces en France métropolitaine.

Écologie, bathymétrie

La plupart des *Alcyonidium* sont fixés, le plus souvent, sur un substrat dur (*A. topsenti*, *A. diaphanum*). *A. gelatinosum*, *A. hirsutum* et *A. polyoum* se rencontrent essentiellement sur les *Fucus*, voire exclusivement sur *F. serratus*. *A. duplex*, *A. variegatum*, *A. rylandi* sur des coquilles de Mollusques, essentiellement de Lamellibranches (moules, *Pecten*), parfois aussi de Buccins ou sur des galets ; il est possible qu'*A. rylandi* soit l'espèce que l'on rencontre sur des carapaces de crabes vivants dans le golfe du Morbihan (un tel substrat laisse planer un doute sur l'identification des spécimens). *Alcyonidium* sp., une espèce dont l'état de conservation du polypide n'a pas permis une étude anatomique, se développe sur les piquants d'oursins, *A. cellarioides* sur les colonies des Bryozoaires Cheilostomes du genre *Cellaria*. *A. diaphanum* et *A. topsenti* voisinent sur les épaves de la région de Wimereux et d'Ambleteuse et se reconnaissent facilement en plongée. En France, il n'est pas connu d'espèces fixées au substrat (vaseux) par des rhizoïdes, ni d'espèces au zoarium pélagique et flottant [il est probable que ces dernières ont dû être fixées à l'état jeune, même s'il n'est pas impossible que des métamorphoses larvaires aient lieu à la surface de l'eau, au contact du film superficiel : cas rares, mais observés (inédit, observation personnelle) chez *A. polyoum*].

Toutes les espèces d'*Alcyonidium* vivent en milieu franchement marin, rarement en dessous de cent mètres. Certaines espèces intercotidales (*A. polyoum*, *A. hirsutum*) se rencontrent dans des estuaires où la salinité baisse sensiblement et temporairement à basse mer, et où elles se trouvent à sec pendant quelques heures pratiquement à chaque marée (estuaire de la Penzé en Bretagne, Bassin d'Arcachon, régions de Dinard et de Boulogne-sur-Mer). Le « stress » qui en résulte (MARCUS & d'HONDT, 1998) se traduit sur les profils électrophorétiques iso-enzymatiques, mais ce rythme circadien n'entraîne aucune mortalité. Des transplantations réciproques de colonies de deux provenances différentes, conservées en continu pendant plusieurs mois dans des cages immergées (zone intercotidale de l'aber Roscoff transposées dans l'estuaire de la Rance, et inversement), montrent des modifications limitées, mais constantes, de leurs profils électrophorétiques respectifs. Les colonies du port de Dinard présentent selon les places des profils électrophorétiques très différents qui correspondent très probablement à des introductions successives dans le temps de colonies d'origines géographiques différentes. Néanmoins, une partie du profil électrophorétique, celle qui est située dans la partie supérieure du gel de migration à gradient de porosité, est toujours caractéris-

tique d'une espèce donnée et sert de base de référence : deux bandes larges séparées par une plus fine et peu marquée chez *A. polyoum*, figure qui lui est commune avec *A. gelatinosum* (ce qui doit correspondre à un isolement récent de ces deux espèces) ; chez *A. rylandi*, il n'existe qu'une bande large très contrastée suivie d'une fine bien marquée ; la population identifiée comme *A. polyoum* à Bergen ne présente qu'une seule bande, très marquée, qui ne correspond pas à l'unique bande de la population de Tromsø ; il n'est pas impossible qu'en Norvège existent donc une ou plusieurs espèces cryptiques* à définir. Les résultats partiels obtenus à partir de la population, incomplètement étudiée, de l'île frisonne de Texel la différencient également des autres.

On rencontre des *Alcyonidium* de la région intercotidale à la partie supérieure de l'étagage bathyal (comme *A. erectum* Silén, 1942, du Japon), ce qui les différencie des Clavoporidae, qui en dérivent vraisemblablement, et qui sont des espèces plus profondes, les *Pseudalcyonidium* et *Metalcyonidium* atteignant le milieu abyssal. Beaucoup d'entre elles ne sont présentes que dans une aire géographique limitée, qui leur semble donc spécifique.

Intérêt expérimental

À l'exception de la « maladie du Dogger Bank » (rappelée ci-dessus et ayant fait l'objet de travaux de chercheurs de différentes nationalités), qui a frappé les pêcheurs de plusieurs ports britanniques et scandinaves de la Mer du Nord, et dont l'agent allergène est l'ion chlorure de 2-hydroxyethyl-dimethylsulfonium, il ne semble pas que d'autres recherches pharmacologiques aient été entreprises à partir des *Alcyonidium*.

Étant donné la (relative) grande taille (un demi-millimètre) des larves d'*Alcyonidium polyoum* par ailleurs dépourvues de valves (ce qui aurait pu faire obstacle à une intervention chirurgicale), que certaines de leurs catégories cellulaires présentent un marquage cytologique naturel, et que leurs membranes intercellulaires sont proportionnellement peu interdigitées, elles constituent un matériel biologique expérimental de qualité. C'est ainsi (d'HONDT, 1976 a, b) qu'une dissociation cellulaire de ces larves a pu être réalisée dans une eau de mer artificielle sans calcium ni magnésium, constituants de la matrice intercellulaire. Cette manipulation permet d'obtenir dans une coupelle un mélange de cellules parfaitement sphériques de diamètres différents (dont les plus lourdes ou les plus volumineuses localisées dans la partie centrale de l'amas) et dont les inclusions sont parfois visibles (dont celles à contenu dense du sac interne* et du tissu palléal*), et donc les plus facilement repérables sont les grosses cellules ciliées locomotrice de la corona*, et non-ciliées du sac interne*, au contenu plus dense. Normalement, au bout d'un temps encore indéterminé, les cellules se réorganisent spontanément les unes par rapport aux autres pour constituer un amas globuleux de contours réguliers. Les cellules infracoronales* n'ont pas été systématiquement recherchées, mais leur noyau volumineux et leur nucléole devraient permettre de les identifier avec un appareil d'optique suffisamment performant. À partir d'un isolement spécifique de ces types cellulaires, maintenant possible grâce aux moyens modernes, il devrait être possi-

ble expérimentalement de réaliser des cultures de cellules d'un même tissu, ou d'associations de plusieurs types de cellules différents afin d'étudier leurs interactions possibles, la reconstitution des tissus, l'influence de l'un d'entre eux sur un autre, et les limites de la réélaboration d'une larve viable.

Si la réaggrégation (uniquement passive ?) des cellules ainsi dissociées est artificiellement favorisée par une centrifugation à 33 tours à la minute, aucun déplacement cellulaire n'a été observé, à l'exception de la régularisation des contours. Les cellules de la périphérie, probablement les plus petites ou celles d'entre elles qui avaient déjà une vocation épidermique, semblent reconstituer un épithélium continu (dont on ne sait pas encore s'il est formé d'un seul type de cellules larvaires ou de plusieurs) recouvrant les cellules internes, plus denses, à l'intérieur desquelles les cellules prisonnières se transformeront en corps bruns nécrotiques, lyse qui se poursuivra durant quelques jours jusqu'à gagner toute la chimère.

Si on lèse une larve de façon à enlever une partie de ses tissus (dont ceux de la région centrale), elle se condensera en reconstituant une larve en miniature (la plaie pourra parfois se refermer par rapprochement des tissus), qui continuera à nager, pourra parfois amorcer un début de métamorphose, mais cette métamorphose sera rapidement bloquée, probablement soit par insuffisance de réserves énergétiques, soit parce que l'opération a extrait les cellules neurosécrétrices*, soit parce qu'une grande partie des cellules demeurées indifférenciées, assimilables à des cellules-souches* et intervenant dans la morphogenèse, a été éliminée lors de l'opération d'ablation. L'évolution sera fonction du volume des tissus enlevés, et une ébauche de morphogenèse se manifesterait dès lors que la corona locomotrice reste continue. Lorsque la corona est profondément lésée, incisée et coupée pendant l'intervention, la larve pourra acquérir une forme dissymétrique, se reconstituer plus ou moins bien, mais n'amorcera aucune métamorphose et dégénérera vite. Des mélanges de cellules issues de larves de différentes espèces, ou des chimères de larves d'*Alcyonidium* à corona coupée et emboîtées l'une dans l'autre, et enfin des mélanges de cellules provenant de larves de différentes espèces (*Alcyonidium polyoum* et *Bowerbankia imbricata* – celles-ci se dissociant assez mal, et celles de *Flustrellidra hispida* quasiment pas) n'ont pas vécu ; les chimères monospécifiques entre larves d'*Alcyonidium polyoum* ont été les seules à continuer à survivre temporairement, même après la perte spontanée de leur faculté locomotrice, après leur déplacement soit devenu dans un premier temps désordonné.

L'exosquelette* des *Alcyonidium* adultes est chitineux, relativement souple et déformable un peu à la manière d'un coussin, contrairement à celui des Cheilostomes et des Cyclostomes où il est calcifié et donc facilement et définitivement fragile ; chez ces derniers, le bris ou la lésion de l'exosquelette entraîneront l'écrasement et la mort de l'individu. Chez les *Alcyonidium*, on peut arriver en lésant l'individu, mais ceci pas toujours de façon irrémédiable, à procéder avec une aiguille très fine à la destruction ou à l'ablation d'un polypide, même si l'intervention se traduit souvent par des dégâts collatéraux. Avec un matériel de micro-chirurgie plus performant que celui dont nous

dispositions durant les années 1975-1980, une telle expérimentation devrait être moins aléatoire, plus précise chirurgicalement, et devrait apporter des résultats plus probants à partir d'espèces à exosquelette chitineux relativement mince (*A. polyoum*, *A. rylandi*, la première vivant dans des eaux plus superficielles que la seconde et étant donc métaboliquement différente).

L'induction de la métamorphose des *Alcyonidium* relève de l'émission de neurosécrétions* chez la larve libre et mûre. Une larve n'ayant pas émis ces sécrétions au moment voulu ne se métamorphosera pas ou plus, notamment si l'expérimentateur a veillé à constamment l'éloigner de son substrat de fixation au moment opportun (manque de neurosécrétions ou de constituants énergétiques ?) ; une larve ayant consommé une trop grande partie de ses sources énergétiques (glucides, lipides, ou les deux) ne disposera alors plus de réserves métaboliques suffisantes pour répondre à la demande nécessitée par l'effort de la métamorphose. L'analyse de ses neurosécrétions (LOEB & WALKER, 1977) pourrait être reprise avec des méthodes modernes.

Un polypide* de remplacement d'un autre polypide préexistant et entrant en dégénérescence, n'entreprendra lui-même son développement que lorsque la nécrose de son prédécesseur sera largement amorcée, comme si la levée d'une inhibition se produisait à partir d'un certain stade de dégénérescence de ce dernier. La levée d'une telle inhibition pourrait correspondre à la cessation de l'émission d'une neurosécrétion par suite du déclin, ou du moins d'une perte d'activité, du centre nerveux du premier polypide. Ce point nécessiterait d'être étudié.

Les débuts du développement d'une jeune colonie d'*Alcyonidium* se traduisent par le bourgeonnement, en nombre et en disposition variant selon les espèces, de plusieurs zoécies-filles. Pour une espèce donnée, ceci suggère que les ressources énergétiques étaient insuffisantes pour permettre le développement de tous et qu'une sélection s'était alors opérée. Une sécrétion conditionnerait-elle le phénomène ?

Le déterminisme de la nécrose de certaines lignées cellulaires, aux phases embryonnaires ou larvaires, conditionnant l'absence ultérieure de certains organes chez les larves mûres de Bryozoaires (ceci n'est pas limité aux seuls *Alcyonidium*) est très vraisemblablement d'origine génétique, ce qui justifierait une étude.

Les dissociations cellulaires faciles à obtenir à partir d'une larve d'*Alcyonidium* sont riches de perspectives expérimentales : capacités régénératives, cultures cellulaires, ré-aggrégations d'une ou de plusieurs larves, greffes homotypiques* et hétérotypiques*, effets de différentes substances sur les cellules isolées ou groupes de cellules, etc.

Les spécialistes des *Alcyonidium*

Les auteurs qui se sont tout spécialement occupés du genre *Alcyonidium*, quels que soient leurs centres d'intérêt respectifs, ont été proportionnellement peu nombreux par comparaison avec les chercheurs s'étant spécialisés dans d'autres taxons de Bryozoaires récents, dont les Cheilostomes et les Cyclostomes. Contrairement aux néontologues, les paléontologues s'y sont peu intéressés, les *Alcyonidium* au sens strict du terme n'étant pas connus

à l'état fossile (d'HONDT & HOROWITZ, 2007). Historiquement, les premières monographies des Bryozoaires accordant une large place aux Cténostomes, en leur consacrant parfois un fascicule complet, ont été celles de HINCKS (1880), de BUSK (1886), de HARMER (1915) et de KLUGE (1962). À cette période, il est arrivé qu'un auteur consacre un article isolé et de qualité à ces organismes, et nous rappellerons à cet égard les travaux d'Annandale, McGillivray, Tennison-Wood, plus récemment de Chimonides, de d'Hondt, de Hayward, de Fernandez Pulpeiro et de Fernandez Pulpeiro & Reverter Gil. Des monographies plus récentes et détaillées, sous forme d'ouvrages, leur ont été consacrées par OSBURN & SOULE (1953), d'HONDT (1983, complétée par deux articles en 2014 et 2019) et HAYWARD (1985). L'importance de l'étude des « parties molles » a été soulignée par SOULE (1953, 1954), JEBRAM (1973), par d'HONDT (35 publications publiées concernant l'embryologie, la cytologie des larves de Bryozoaires et leur métamorphose et dont il ne nous semble pas nécessaire de donner ici la liste puisqu'elles sont facilement accessibles), et par RYLAND et ses élèves dont principalement PORTER et THORPE (nombreuses publications concernant surtout les résultats d'études par électrophorèse depuis les années 1978, et également faciles à identifier). Plusieurs des travaux de Bobin ont impliqué la réalisation de coupes histologiques et de tests biochimiques. Parmi ces différents auteurs, d'HONDT, RYLAND, PORTER et THORPE se sont plus particulièrement attachés à l'étude des *Alcyonidiidae*.

Place des *Alcyonidium* dans l'art et la littérature

Si la qualité de certaines des illustrations d'articles consacrés aux *Alcyonidium* publiées dans la littérature a parfois été remarquable et au point de pouvoir être qualifiées d'œuvres artistiques, comme ce fut le cas des dessins d'anciens auteurs (même s'il n'est pas toujours évident d'identifier l'espèce figurée) ou plus récemment de KLUGE, d'HAYWARD (190 dessins, dont 27 d'*Alcyonidium*, regroupés en 53 figures, en 1985) ou de Marie-José d'HONDT (216 dessins dont 49 d'*Alcyonidium* en 55 figures pour illustrer la monographie de son époux, Jean-Loup d'HONDT, en 1983), les *Alcyonidium* n'ont presque jamais été figurés pour eux-mêmes par des peintres ou des sculpteurs. Toutefois, certaines des toiles de l'artiste-peintre bordelais Metschenoff (décédé vers 1975), ancien trésorier de l'association artistique bordelaise Polytendances, spécialiste des peintures de fonds marins et qui puisait souvent son inspiration dans la littérature océanographique, ont représenté simultanément des algues (*Fucus*, Laminaires) et des *Alcyonidium* dressés, même s'il ignorait probablement de quels organismes il s'agissait et leur nom scientifique.

Quant aux « doux Alcyons » chantés par Lamartine dans son hommage attendrissant à la Jeune Tarentine, ce poème ne faisait pas référence à des invertébrés marins, mais à des Oiseaux de Mer. Même si nous aurions été heureux de saluer à cette occasion la mémoire de Jean-Vincent-Félix Lamouroux, créateur du genre *Alcyonidium*, un aquitain (né à Agen) devenu parisien, et enfin normand, puisqu'il a achevé sa courte mais brillante carrière scientifique comme professeur à l'université de Caen et a été un animateur actif

des activités naturalistes de cette région et auquel il convient de rendre hommage.

Conclusions

Nous avons voulu présenter dans ce travail les caractères généraux d'un genre, *Alcyonidium*, en nous attachant davantage sur une espèce-modèle, *A. polyoum*, des organismes qui constituent dans de multiples circonstances un matériel de choix pour l'étude de phénomènes biologiques, dans le domaine descriptif comme dans les conditions expérimentales, et qui ouvre la voie à de vastes champs de recherche. L'âge implacable venant, nous laissons ce matériau biologique et ses capacités entre les mains de ceux qui souhaiteront dorénavant reprendre le flambeau en poursuivant ce programme de recherche riche de perspectives que nous avons commencé à débroussailler.

N.B. Les Alcyoniidae n'ont pas été signalés de façon irrefutable à l'état fossile, mais VISOVA & IVANTSOV (1999) proposent d'y inclure le genre monospécifique et énigmatique *Syringothenia*. Obut, 1953 décrit à partir d'affleurements ordoviciens de la région de Saint-Petersbourg.

Glossaire*

Autozoécie : zoécie (ou loge) fonctionnelle de Bryozoaire, pourvue d'un polypide. Une zoécie sans polypide est appelée coénozoécie.

Cellules infracoronales : tissu situé immédiatement sous et dans le prolongement de la conona, et dont la particularité est, au moment de la métamorphose, d'évoluer selon différentes modalités, chacune d'entre elles étant caractéristique d'une lignée phylogénétique donnée de Bryozoaires.

Cellules neurosécrétrices : elles occupent selon les espèces une plus ou moins grande partie du pôle apical de la larve, délimité par le tissu palléal, la calotte. Celle-ci contient le ganglion nerveux dont les sécrétions conditionnent le début de la métamorphose.

Cellules-souches : cellules présentant des caractères cytologiques indifférenciés, *a priori* pluripotentes, et susceptibles dans certaines conditions de se transformer en cellules spécialisées.

Coénozoécie : zoécie sans polypide et incapable de se nourrir par elle-même.

Corona : anneau de grosses cellules épidermiques de la larve, situé en position équatoriale sur celle-ci, portant de longs cils dont le battement assure le déplacement de l'animal.

Cryptiques (espèces) : espèces impossibles à différencier par des caractères morphologiques, mais seulement par des particularités anatomiques, cytologiques, biologiques ou biochimiques très ténues.

Cystide : paroi de la zoécie, constituée d'un exosquelette soit uniquement chitineux, soit chitino-calcaire (le cystide), surposé à l'épiderme, puis en-dessous de ce dernier à la couche externe du mésoderme (somatopleure).

Exosquelette : la partie rigide du tégument du Bryozoaire adulte, sécrétée par l'épiderme, est formée, soit unique-

ment de chitine (Cténostomes, Phylactolaemates), soit d'une couche calcaire, plus ou moins continue selon les familles, située sous la couche chitineuse (Cheilostomes, Cyclostomes).

Greffes homotypiques : le greffon et l'individu greffé (désigné sous le nom de porte-grefte) appartiennent à la même espèce.

Greffes hétérotypiques : le greffon et l'individu greffé appartiennent à des espèces différentes.

Métamorphose : à l'exception des Phylactolaemates, vivipares, toutes les colonies des autres espèces de Bryozoaires sont issues à l'origine d'une reproduction sexuée précédant l'élaboration d'une larve dont la métamorphose, très complexe, conduit à la formation de la colonie adulte, qui s'accroîtra ensuite, selon un phénomène de reproduction asexuée, par bourgeonnement, par les zoécies, de zoécies-filles. Sur la trentaine de catégories cellulaires susceptibles de se rencontrer chez les larves les plus élaborées, presque toutes disparaissent à la métamorphose et une demi-douzaine seulement d'entre elles participe à l'organogenèse de l'adulte.

Perrés : revêtements en pierres sèches ou en maçonnerie, destinés à renforcer un remblai, les rives d'un fleuve, les parois d'un canal, etc.

Polypide : partie viscérale d'un individu de Bryozoaire, reliée au cystide d'une part par des faisceaux musculaires, et d'autre part par des travées de cellules mésodermiques mésenchymateuses (le funicule) ; il est constitué du panache tentaculaire (organe de capture de la nourriture) porté par une base commune (le lophophore), du tractus digestif et du centre nerveux central. Sauf chez les Phylactolaemates où il est permanent, il ne vit qu'environ trois semaines chez les autres Bryozoaires et est donc périodiquement remplacé par un nouveau polypide néoformé, bourgeonné vers l'intérieur par l'épiderme.

Prospécies : c'est l'une des espèces composant une superspécies, c'est-à-dire un groupe monophylétique d'espèces complètement vicariantes+ (selon la définition de BERNARDI, 1980).

Sac interne : vaste poche ventrale constituée de cellules adhésives, invaginée dans la larve, et dont la dévagination permettra sa fixation définitive au substrat lors de la métamorphose.

Schizocoelie : formation de la cavité coelomique, avec différenciation de la somatopleure et de la splanchnopleure, par creusement à l'intérieur de la masse indivise du mésoderme.

Somatopleure : paroi externe, sous-épidermique, du coelome.

Splanchnopleure : paroi interne du coelome emballant le polypide.

Tissu palléal : il constitue les flancs d'un sillon circulaire séparant les pôles apical et ventral de la larve.

Vicariantes : espèces se remplaçant l'une l'autre pour occuper la même niche écologique dans deux biotopes ou deux localités différentes, la présence de l'une excluant celle de l'autre. C'est un terme surtout utilisé en biogéographie.

Références

- BERNARDI, G. (1980).- Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. In : *Les problèmes de l'espèce dans le Règne Animal*, tome III, C. Bocquet, J. Générumont et M. Lamotte (ed.), Éditions de la Société zoologique de France, Paris (Mém. 40), pp. 373-421.
- BUSK, G. (1886).- Report on the Polyzoa collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Part II.- The Cyclostomata, Ctenostomata and Pedicellinea. Reports of the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876, *Zoology*, **17** (3), VIII + 47 p.
- HARMER, S.F. (1915).- The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part I. Entoprocta, Ctenostomata and Cyclostomata. *Siboga-Expedition*, **28a**, 1-180.
- HASSALL, A.H. (1841).- Description of two new genera of Irish Zoophytes. *Annals and Magazine of Natural History*, **7** (46), 483-486.
- HAYWARD, P.J. (1985).- *Ctenostome Bryozoans*. Synopses of the British Fauna (N. S.), **33**, Linnean Society of London and Estuarine and Brackish-Water Science Association, 169 p.
- HINCKS, Th. (1880).- A history of the British marine Polyzoa. London, John Van Voorst, vol. I : 601 p., vol. II : 83 pl.
- HONDT, J.-L., d' (1976a).- *Les larves, la métamorphose larvaire et la morphogénèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates (Étude anatomique et ultrastructurale)*. Thèse de Doctorat d'État, Université 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).- Effets de l'ablation de l'ancestrula ou des premières zoécies-filles sur le développement d'une jeune colonie du Bryzoaire *Alcyonidium polyoum* (Hassall). *Bulletin de la Société zoologique de France*, **101** (5), 993-995.
- HONDT, J.-L. d' (1983).- Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa. *Mémoires de l'Institut océanographique de Monaco*, **14**, 134 p.
- HONDT, J.-L. d' (1991a).- Étude d'un cas de spéciation en cours chez les Bryozoaires : la population de la superspecies *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) d'Angle (Pays de Galles). *Cahiers de Biologie Marine*, **32** (4), 487-502.
- HONDT, J.-L. d' (1991b).- The Bryozoa of the Lamouroux collection In : *Bryozoaires actuels et fossiles : Bryozoa living and fossil*, F. Bigey & J.-L. d'Hondt (eds.), 1991, *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, Mém. H.S.1, 161-168.
- HONDT, J.-L. d' (2005).- Les premiers Bryozoologues et la connaissance des Bryozoaires de Rondelet à Linnaeus. In : *Moostiere (Bryozoa)*, E. Wöss (éd.), *Denisia*, 16, Oberösterreichischen Museum, Linz, N.S. **28**, 329-350.
- HONDT, J.-L. d' (2014).- *Addendum and Corrigendum* aux « Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa (1983). *Bulletin de la Société zoologique de France*, **139** (1-4), 143-197.
- HONDT, J.-L. d' (2016a).- Biosystématique actualisée des Bryozoaires Eurystomes. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **141** (1), 15-23.
- HONDT, J.-L. d' (2016b).- Quelques aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires. *Société zoologique de France* (éd.). *Mémoire n°45*, 151 p.
- HONDT, J.-L. d' (2017).- Le roman du Bryzoaire Ctenostome de l'« Astrolabe ». *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 152, nouv. série, **45** (1), 119-125.
- HONDT, J.-L. d' (2019).- Nouveaux compléments aux « Tabular keys for identification of the recent Ctenostomatous Bryozoa » et remarques sur la systématique des Bryozoaires Ctenostomes. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **144** (1), 89-96.
- HONDT, J.-L. d' (2020).- Les Bryozoaires Eurystomes : une mosaïque de caractères structuraux et ontogénétiques. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **145** (3), 199-213.
- HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1986).- Étude de la variabilité intraspécifique d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) (Bryozoaires, Ctenostomes) sur gels de polyacrylamide à gradient. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1986 (1987), **111** (3-4), 183-194.
- HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1991).- Étude d'un cas de spéciation en cours chez les Bryozoaires : la population de la superspecies *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) d'Angle (Pays de Galles). *Cahiers de Biologie Marine*, **32** (4), 487-502.
- HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1996a).- Étude électrophorétique d'isolats géographiques d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaires, Ctenostomes, en Manche et en Mer du Nord. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **121** (4), 321-329.
- HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1996b).- Evolutionary observations on discontinuous populations of *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) (Bryozoa, Ctenostomida) along the coasts of Galicia and the Bay of Biscay. *Miscellanea Zoologica*, **1996b**, 19 (2), 1-8.
- HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1996c) Étude électrophorétique comparée sur gels à gradient de quelques populations intraspécifiques d'*Alcyonidium* (Bryozoaires) recueillies à des profondeurs ou sur des substrats différents. *Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, **83** (1-2), 31-36.
- HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (2005).- À propos de la variabilité électrophorétique de quelques invertébrés benthiques des côtes scandinaves. Contribution à la systématique des Alcyonidiidae. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **130** (3), 287-302.
- HONDT, J.-L. d' & HOROWITZ, A.S. (2007).- Matériaux pour une révision systématique des Bryozoaires Ctenostomes fossiles. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 142, nouv. série **35** (3), 265-280.
- JEBRAM, D. (1973).- Stolonen-Entwicklung und Systematik bei den Bryozoa Ctenostomata. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **11** (1), 1-48.
- KLUGE, G.A. (1962).- Bryozoaires des Mers du Nord de l'URSS (en russe). *Fauna USSR*, **76**, 584 p.
- LACOURT, A. (1949).- Bryozoa of the Netherlands. *Archives néerlandaises de Zoologie*, **8** (3), 289-321.

- LAMARCK, J.P.B.A. de (1816).- *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. 2 : *Les Polypes*. Paris, Verdrière, 568 p.
- LAMOUREUX, J.V.F. (1813).- Essai sur les genres de la famille des Thalassophytes articulés. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, **20**, 267-293.
- LAMOUREUX, J.V.F. (1816). - *Histoire des Polyptiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés Zoophytes*. Caen, F. Poisson, 599 p.
- LINNÉ, C. (1761).- *Fauna Svecica*. Stockholm, I. Salvius, 578 p.
- LINNÉ, C. (1767).- *Systema Naturae*. 12^e édition. Stockholm. I (2), p. 127-137.
- LOEB, M.J. & WALKER, G. (1977).- Origin, Composition, and Function of Secretions from Pyriform Organs and Internal Sacs of Four Settling Cheilo-Ctenostome Bryozoan larvae. *Marine Biology*, **42**, 37-46.
- MARCUS, S. & d'HONDT, J.-L. (1998).- Expression des micro-facteurs du milieu sur les phénogrammes d'un invertébré marin sessile : *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) (Bryozoaires Ctenostomes). *Bulletin de la Société zoologique de France*, **123** (2), 125-139.
- MATRICON, I. (1960).- Étude histologique d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall) – Caractères structuraux spécifiques d'*Alcyonidium mytili* Dalyell, Bryozoaires Ctenostomes. *Cahiers de Biologie Marine*, **1**, 359-395.
- OSBURN, R.C. & SOULE, J.S. (1953).- Order Ectoprocta, Suborder Ctenostomata. *Allan Hancock Pacific expeditions*, **14** (3), Bryozoa of the Pacific Coast of America, Part 3: Cyclostomata, Ctenostomata, Entoprocta, and Addenda, pp. 726-758.
- PORTER, J.-S., HAYWARD, P.J. & SPENCER-JONES, M.E. (2001).- The identity of *Alcyonidium diaphanum* (Bryozoa, Ctenostomida). *Journal of the Marine Biological Association U. K.*, **81**, 1001-1008.
- PORTER, J.S., RYLAND, J.S. & SPENCER-JONES, M.E. (2008).- *One name, two species: the history behind the Linnean Zoophyte, Alcyonidium gelatinosum*. In : *Annals of Bryozoology*, P. Wyse Jackson & M.E. Spencer-Jones, International Bryozoology Association, Trinity College, Dublin, p. 247-270.
- PRENANT, M. & BOBIN, G. (1956).- *Bryozoaires. Première partie : Entoproctes, Phylactolèmes, Ctenostomes*. Faune de France, **60**, Paris, Lechevalier, 398 p.
- ROEHRICH, O. (1910).- Description d'un *Alcyonidium* nouveau (*Alcyonidium topsenti* n. sp.). *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **45**, Notes et Revue, 6, 164-168.
- RYLAND, J.S. & PORTER, J.S. (2003).- The identity of *Alcyonidium gelatinosum* (Linnaeus, 1761). *Journal of Natural History*, **37** (18), 2179-2189.
- SOULE, J.S. (1953).- Post-larval zoarial development in *Carnosa* (Bryozoa Ctenostomata). *Bulletin of the South California Academy of Sciences*, **52** (3), 88-92.
- SOULE, J.S. (1954).- Post-larval development in relation to the classification of the Bryozoa Ctenostomata. *Bulletin of the South California Academy of Sciences*, **53** (1), 13-54.
- THORPE, J.P. & WINSTON, J.E. (1984).- On the identity of *Alcyonidium diaphanum* Lamouroux, 1813 (Bryozoa, Ctenostomata). *Journal of Natural History*, **20**, 845-848.
- TRICART, S. & d'HONDT, J.-L., (2009).- Catalogue des spécimens-types de Bryozoaires, Brachiopodes, Ptérobranches et Entéropeustes du Département « Milieux et peuplements aquatiques » (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris). *Mémoires de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **11**, 144 p.
- VISKOVA, L.A. & IVANTSOV, A.Yu. (1999).- The Earliest uncalcified Bryozoan from the Ordovician in the vicinity of Saint-Petersburg. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **33** (1), 25-28.
- WAESCHENBACH, A., VIEIRA, L.M., REVERTER-GIL, O., SOUTO-DERUNGS, J., NASCIMENTO, K.B. & FEHLAUER-ALE, K.H. (2015).- A Phylogeny of Vesiculariidae (Bryozoa, Ctenostomata) supports synapomorphization of three genera and reveals possible cryptic origin. *Zoologica Scripta*, **44** (6), 667-683.

Annexe

Bryozoaires Ctenostomes connus de la faune de France métropolitaine

N.B. Cinq espèces d'*Alcyonidium* non encore signalées de France, mais connues de pays limitrophes et dont la présence y est possible, sont mentionnées pour mémoire ; leur nom est précédé d'un astérisque (*).

Sous-Ordre ALCYONIDINA Johnston, 1847

FAMILLE CLAVOPORIDAE Soule, 1953

Ascorhiza mawatarii d'Hondt, 1983

Clavopora hystricis (Busk, 1874)

Metalcyonidium gautieri d'Hondt, 1975

Pseudalcyonidium bobinae d'Hondt, 1975

FAMILLE ALCYONIDIIDAE Hincks, 1880

1) France métropolitaine

Alcyonidium albidum Alder, 1857 : Méditerranée occidentale, Manche, Golfe de Gascogne, en profondeur. Encroûtant, par 20-100 m de profondeur, sur des substrats animaux, souvent vivants, variés.

Alcyonidium argillaceum Castric-Fey, 1972 : Golfe de Gascogne, baie de Concarneau, par 20-30 m de profondeur. Encroûtant.

Alcyonidium cellarioides Calvet, 1900 : Méditerranée occidentale, trouvé entre 20 et 80 mètres de profondeur. Encroûtant.

Alcyonidium diaphanum Lamouroux, 1813 : toutes les côtes occidentales françaises, signalé en Méditerranée, de quelques mètres à quelques dizaines de mètres de profondeur. Dans le Boulonnais, cohabite sur les mêmes épaves avec *A. topsenti*. A longtemps été fautiveusement désigné dans la littérature française jusqu'en 2010 sous le nom d'*A. gelatinosum* (Linné, 1767) (espèce dressée).

Alcyonidium duplex Prouho, 1892. Méditerranée occidentale, région de Banyuls-sur-Mer/Marseille, 60-80 m de fond. Encroûtant sur des coquilles de Bivalves.

**Alcyonidium gelatinosum* (Linné, 1761) (= *A. reticulum* Ryland & Porter, 2000 = *A. polyoum* subsp. *anglei* d'Hondt & Goyffon, 1991a = *A. polyoum* prospectus+ *porterae* d'Hondt & Goyffon, 2005) : il n'est pas à exclure que cette espèce, notamment présente sur la côte sud de la Grande-Bretagne, en Belgique et aux Pays-Bas, en zone intertidale sur les *Fucus* ou parfois à faible pro-

fondeur, puisse se rencontrer dans le nord de la France ou en Normandie (golfe du Morbihan ?). Encroûtant. Couleur brune, fonçant avec l'âge.

Alcyonidium hirsutum (Fleming, 1828) : Mer du Nord, Manche, Atlantique Nord, jusqu'au golfe du Morbihan. *Fucus serratus* constitue son substrat préférentiel. Intercotidal. Encroûtant, parfois mamelonné.

Alcyonidium parasiticum (Fleming, 1828) : Pas-de-Calais, Bretagne, embouchure de la Rance, Normandie, à quelques mètres de profondeur. Encroûtant.

Alcyonidium polyoum (Hassall, 1841) : espèce cryptique + d'*A. gelatinosum* dont elle ne se différencie que par des caractères ténus, quasiment exclusive de *Fucus serratus* ; toute la côte occidentale française, en Galice et en Grande-Bretagne, dans la zone intercotidale, mais répartition très incomplètement connue. À confirmer de Méditerranée. Encroûtant.

Alcyonidium proliferans Lacourt, 1949 : Charente-Maritime (un individu). Nous considérons cette espèce, décrite des Pays-Bas, comme différente de *A. diaphanum*, en fonction des caractères propres de son anatomie poly-pidienne. Dressé.

Alcyonidium rylandi d'Hondt & Goyffon, 2005 (= *A. mytili* auct., e.g. LE BROZEC, 1955, PRENANT & BOBIN, 1956 ; d'HONDT, 1973) : Bretagne nord (Roscoff) ; identification à confirmer d'Arcachon et du golfe du Morbihan (où l'espèce est également présente sur des carapaces de crabes du genre *Pisa*) ; espèce pouvant morphologiquement et écologiquement être confondue avec *Alcyonidioides mytili* Dalyell, 1848 (l'examen des larves est nécessaire) : de quelques mètres à quelques dizaines de mètres de profondeur, sur des coquilles, des pierres, des blocs de rochers. Encroûtant.

Alcyonidium topsenti Roehrich, 1910 : de la Bretagne au Pas-de-Calais, à quelques mètres de profondeur. Dressé de façon anarchique (branches cylindriques de couleur beige-clair et d'aspect spongieux, très noueuses).

Alcyonidium variegatum Prouho, 1892 : Banyuls-sur-Mer, à 50 m de profondeur. Encroûtant sur les coquilles de Bivalves.

2) Départements et Territoires d'Outre-Mer

Alcyonidium mamillatum Alder, 1857 : Iles Kerguelen. Est-ce un morphotype de l'*Alcyonidium mamillatum* européen (mais non observé en France) ? En est-il différent, une espèce cryptique ? Encroûtant, parfois mamelonné, sur des coquilles de Bivalves et des carapaces de Crustacés.

Alcyonidium torpedo d'Hondt, 2006 : Terre Adélie. Flabelliforme, fixé sur un caillou.

Alcyonidium vahine d'Hondt & Mascarell, 2010 : Iles Marquises. Encroûtant une coquille de Bivalve.

Alcyonidium sp. d'Hondt & Redier, 1977. Iles Kerguelen. Encroûtant sur des piquants d'Oursins.

N.B. - Nous rappellerons qu'en plus des *Alcyonidium*, dont la liste est récapitulée ci-dessus, la faune de France et du plateau continental français comporte 53 autres espèces de Bryozoaires Cténostomes, auxquelles il convient d'ajouter potentiellement 3 espèces (des genres *Buskia*, *Arachnoidea* et *Valkeria*), signalées ci-après par un astérisque,

susceptibles selon nous de s'y rencontrer, mais qui n'y ont pas encore été trouvées. Ces espèces sont les suivantes :

FAMILLE LOBIANOPORIDAE Delage & Hérouard, 1897
Lobiancopora hyalina Pergens, 1909

FAMILLE MONOBRYOZOONTIDAE Remane, 1936
Monobryozoon ambulans Remane, 1936

FAMILLE PACHYZOONTIDAE d'Hondt, 1983
Pachyzoon atlanticum d'Hondt, 1983

Sous-Ordre PALUDICELLINA Jebram, 1973

FAMILLE PALUDICELLIDAE Allman, 1844
Paludicella articulata (Ehrenberg, 1831). N. B. Espèce d'eaux douces et saumâtres.

FAMILLE IMMERGENTIIDAE Hincks, 1880
Immergentia orbignyana (Fischer, 1866)

FAMILLE ARACHNIDIIDAE Hincks, 1880
Anguinella palmata Van Beneden, 1845

Arachnidium fibrosum (Hincks, 1880)
Arachnidium hippothooides (Hincks, 1862)

**Arachnoidea annoscaie* d'Hondt & Geraci, 1976 (connue des côtes italiennes)

Arachnoidea dubia d'Hondt, 1975

Arachnoidea prenanti d'Hondt, 1975

Arachnoidea thalassae (d'Hondt, 1979)

Nolella dilatata (Hincks, 1880)

Nolella gigantea (Busk, 1856)

Nolella soulei (d'Hondt, 1975)

Sous-Ordre VICTORELLINA Jebram, 1973

FAMILLE VICTORELLIDAE Hincks, 1880

Victorella pavidata Saville Kent, 1870. N. B. : espèce d'eaux douce et saumâtre.

Sous-Ordre VESICULARINA Johnston, 1847

FAMILLE BUSKIIDAE Hincks, 1880

Buskia nitens Alder, 1857

**Buskia socialis* Hincks, 1877

FAMILLE VESICULARIIDAE Hincks, 1880

N.B. Nous n'admettons pas la fusion, récemment proposée par différents phylogénistes moléculaires, des trois genres *Zoobothryon*, *Amathia* et *Bowerbankia*, indéniablement faciles à distinguer les uns des autres sans ambiguïté de par leur organisation. Les homologues de séquences mises en évidence par WAESCHENBACH *et al.* (2015) confirment simplement la proche parenté de ces genres (ce qui n'est pas une nouveauté !) et ne constituent pas en elles-mêmes, tant en valeur absolue qu'en valeur relative, des critères irréfutables de portée nomenclaturale pour un tel regroupement. Pourquoi ne pas mener plus loin un tel raisonnement et ne pas alors poursuivre les fusions à l'extrême en réunissant, par exemple, des taxons distincts, tels deux embranchements ou deux phylums très différents morphologiquement et structurellement, en considérant qu'entre lesquels on finira toujours par trouver quelques séquences identiques ? La réunion de ces trois genres nécessiterait par surcroît la création de taxons de rang intermédiaire afin d'en organiser et d'en clarifier la classification, des taxons qui s'avèreraient alors indispensables vu la complexité qu'entraînerait leur validation, et surtout qui feraient double emploi tout en compliquant inutilement la systématique.

Amathia distans Busk, 1886
Amathia lendigera (Linné, 1758)
Amathia pruvoti Calvet, 1911
Amathia semiconvoluta Lamouroux, 1824
Amathia vidovici (Heller, 1867)
Avenella fusca Dalyell, 1848
Bowerbankia citrina (Hincks, 1877)
Bowerbankia gracillima (Hincks, 1877)
Bowerbankia gracilis Leidy, 1857
Bowerbankia imbricata (Adams, 1800)
Bowerbankia pustulosa (Linné, 1758)
Vesicularia spinosa (Linné, 1758)
Zoobothryon verticillatum Ehrenberg, 1828
 Sous-Ordre STOLONIFERINA Ehlers, 1876
 Superfamille Triticelloidea d'Hondt, 1977
 FAMILLE TRITICELLIDAE G. O. Sars, 1874
Triticella calveti d'Hondt & Hayward, 1891
Triticella fusiformis d'Hondt & Hayward, 1981
Triticella koreni Sars, 1874
Triticella pedicellata (Alder, 1857)
Triticellopsis tissieri Gautier, 1961
 Superfamille Valkerioidea Silén, 1942
 FAMILLE HYPOPHORELLIDAE Prenant & Bobin, 1956
Hypophorella expansa Ehlers, 1876
 FAMILLE VALKERIIDAE Hincks, 1880
 **Valkeria atlantica* (Busk, 1886)
Valkeria tuberosa Heller, 1867
Valkeria uva (Linné, 1758)
 FAMILLE MIMOSELLIDAE Hincks, 1877
Mimosella gracilis Hincks, 1851
Mimosella verticillata (Heller, 1867)
 Superfamille Aeverrilloidea d'Hondt, 1983

FAMILLE FARRELLIDAE d'Hondt, 1983
Farrella repens (Farre, 1837)
 Superfamille Terebriporoidea d'Hondt, 1977
 FAMILLE TEREBRIPORIDAE d'Orbigny, 1847
Spathipora comma (Soule, 1950)
Spathipora sertum Fischer, 1866
 Sous-Ordre FLUSTRELLIDRINA d'Hondt, 1975
 FAMILLE PHERUSELLIDAE Soule, 1953
Pherusella tubulosa (Ellis & Solander, 1786)
 FAMILLE FLUSTRELLIDRIDAE Bassler, 1953
Flustrellidra hispida (Fabricius, 1780)
 FAMILLE AETHOZOIDAE d'Hondt, 1983
Aethozoon pellucidum Hayward, 1978
Franzenella limicola (Franzén, 1980)
Solella monniotae (d'Hondt, 1975)
 SUPERFAMILLE ALCYONIDIOIDESOIDEA d'Hondt, 2015
 Famille ALCYONIDIOIDESIDAE d'Hondt, 2015
 **Alcyonidioides mytili* (Dalyell, 1848) sensu Cadman & Ryland, 1996
 (Remarque : la création et la construction de ces noms générique et familial, bien que grammaticalement critiquables, a été délibérée, ceci pour le différencier indubitablement de ceux du groupe-famille Alcyonidiidae, et afin d'éviter aux lecteurs des confusions ou des *lapsus calami* ; selon toute logique, la famille correspondante aurait en effet dû être définie sous le nom d'Alcyonidioididae).
 Espèce désignée à tort jusqu'en 2007 dans la littérature française sous le nom d'*A. mytili* Dalyell, 1848, à présent rangée dans le genre *Alcyonidioides*, qui est présente en Grande-Bretagne, en Belgique et aux Pays-Bas, mais qui n'a jamais été recueillie avec certitude en France.