

## Polymorphisme

# OBSERVATIONS COMPLEMENTAIRES SUR LE POLYMORPHISME ENZYMATIQUE D'ELECTRA PILOSA ET D'E. VERTICILLATA (BRYOZOAIRES CHEILOSTOMES)

par

Jean-Loup d'HONDT<sup>1</sup>

et Max GOYFFON<sup>2</sup>

De nouvelles observations sur le polymorphisme enzymatique du Bryozoaire Cheiostome *Electra pilosa* (Linné, 1767), étudié sur gels de polyacrylamide à gradient, confirment que les populations insulaires de Bryozoaires peuvent présenter une divergence génétique assez marquée avec celles du continent, ainsi que l'hypothèse selon laquelle le brassage génétique est plus accentué chez les espèces dont les larves ont de larges capacités de dispersion et une durée de vie importante que chez celles à vie larvaire courte et à possibilités de dispersion réduites. La méthode utilisée ne permet pas de corroborer les multiples caractères biologiques, significatifs bien que controversés, qui différencient cette espèce d'*E. verticillata* (Ellis et Solander, 1786).

### Further observations on the enzymatic polymorphism of *Electra pilosa* and *E. verticillata* (Cheiostomatous Bryozoa)

This paper completes some previous observations on the enzymatic polymorphism of *Electra pilosa* (Linnaeus, 1767), a cheiostomatous bryozoan, from Northern Brittany, Wales, British coasts of the Channel, and Norway. Our data concerns populations from the Basque coast (Guetary), Charente-Maritime (Oléron island ; Fouras) and Jersey ; they confirm that the genetic divergence in the marine sessile species can be emphasized in the case of insular populations, and that a long larval life and capacities of dispersion increase the genetic brewing and genetic homogeneity of populations on a large scale - much more than species with a short larval life and metamorphosing *in situ*. Among enzymatic systems, alkaline phosphatase and non-specific esterases are the better markers of clinal variation in this species. Malate dehydrogenase and aminopeptidase leucine are good indicators of

monospecificity. The comparison of phenograms of Basque populations of *Electra pilosa* and *E. verticillata* cannot confirm the hypothesis of their monospecificity ; if these species are distinct according to the numerous biological characters analyzed by BOBIN and PRENANT, other authors conclude that *E. verticillata* could be a morphotype of *E. pilosa*. Their zymograms are identical for the main enzymatic systems.

## Introduction

Un précédent travail (d'HONDT et GOYFFON, 1993) a été consacré à l'analyse des profils électrophorétiques de différentes populations d'*Electra pilosa* (Linné, 1767) (Bryozoaires, Cheilostomes) distribuées sur les côtes continentales européennes entre le Nord-Finistère et la Norvège septentrionale, ainsi que du Pays de Galles et des côtes britanniques de la Manche. Des études ultérieures ont montré par ailleurs que chez des Bryozoaires soumis à une certaine variation des paramètres écophysiologiques (d'HONDT et GOYFFON, 1994, 1996b ; MARCUS et d'HONDT, 1998 ; d'HONDT et MARCUS, 2001), les allèles qui s'exprimaient dans une population donnée pour certains systèmes enzymatiques pouvaient différer en fonction des facteurs du milieu de récolte et, par suite, que l'on ne pouvait fiablement comparer entre eux que des phénogrammes de populations échantillonnées dans des environnements similaires, notamment en milieu intercotidal. Ainsi peut-on différencier d'une part des systèmes enzymatiques marqueurs écologiques, dont l'expression est modulée par les facteurs du milieu, et d'autre part des systèmes exprimant invariablement le même profil électrophorétique, utilisables comme marqueurs génétiques ou d'une variation géographique clinale.

Notre précédente étude avait montré que l'on observait chez *E. pilosa*, espèce caractérisée par la maturation graduelle des larves lors de leur séjour de plusieurs semaines dans le plancton – ces larves sont dès lors capables de se métamorphoser loin de leur lieu d'émission, phénomène susceptible d'être à l'origine d'un brassage génétique potentiel important sur une grande distance –, une variation clinale du nord vers le sud beaucoup plus progressive que chez les espèces à longévité larvaire réduite. Leurs larves se métamorphosant *in situ*, les espèces à vie larvaire courte sont caractérisées par une divergence génétique parfois très marquée entre des populations éloignées seulement sur le terrain de quelques kilomètres. Chez *Electra pilosa* où la variation clinale est très graduelle, les discontinuités géographiques majeures liées à la présence d'un estuaire, d'un large bras de mer ou d'une grande longueur de côtes privée des substrats préférentiels de l'espèce, césures radicales dans son aire clinale de distribution, déterminent les divergences génétiques majeures. De ce fait, nous avions reconnu à l'intérieur de cette espèce plusieurs grands groupes géographico-génétiques de populations : Nord-Bretagne, Normandie - Pas-de-Calais, Devon, Pays de Galles, sud de la Norvège, nord de la Norvège. Cette étude, comme celle dont nous détaillerons les résultats ci-après, avait été menée sur des gels de polyacrylamide à gradient de porosité, substrat privilégié pour de tels travaux, et dont les avantages, les inconvénients et les limites ont été analysés dans de précédentes publications (d'HONDT, 1995a, 2001 ; d'HONDT *et al.*, 1989).

Nous avons étendu par la suite notre aire de prospection vers le sud, ce qui nous a permis de collecter des spécimens d'*Electra pilosa* dans quatre nouvelles localités ; les spécimens récoltés ont été étudiés pour 5 des systèmes enzymatiques que nous avions

### *Electra pilosa* et *E. verticillata*

testés quelques années plus tôt sur notre première série de manipulations. Deux de ces populations sont insulaires mais situées à proximité de localités continentales que nous avions préalablement (Normandie) ou par ailleurs (Charente-Maritime) échantillonnées : Jersey au large de la côte, Ile d'Oléron à proximité immédiate de celle-ci ; les deux autres populations sont continentales (Fouras, presque face à l'Ile d'Oléron, et Guétary).

Dans leur faune des Bryozoaires Cheilostomes de Grande-Bretagne, HAYWARD et RYLAND (1998) ont proposé de mettre en synonymie *E. pilosa* et une autre espèce congénérique beaucoup plus localisée, *E. verticillata* (Ellis et Solander, 1786), se développant comme elle sur des substrats algaux dans les mêmes types de faciès. Ayant récolté des spécimens caractéristiques d'*E. verticillata* au nord-est d'Hendaye, à une dizaine de kilomètres de notre station d'*E. pilosa* de Guétary, il nous a paru intéressant d'essayer de clarifier ce problème en comparant leurs zymogrammes respectifs. S'il ne s'agit que de deux écotypes pour HAYWARD et RYLAND (1998), les deux espèces sont bien distinctes pour BOBIN et PRENANT (1960, 1968), PRENANT et BOBIN (1966) et BOBIN (1968). Outre son intérêt d'un simple point de vue taxinomique, la clarification de ce point revêt une tout autre importance ; en effet, *E. verticillata* est la seule espèce que LAMOUROUX (1816, p. 120-121) a classée dans son nouveau genre *Electra* lorsqu'il l'a défini (du nom d'une « Océanide suivant Hésiode ») ; elle en constitue donc l'espèce-type par monotypie.

PRENANT et BOBIN justifient longuement la validité de l'espèce *E. verticillata* par différents caractères biologiques : la présence d'un faisceau de rhizoïdes bien développés (et susceptibles de régénérer à eux seuls une nouvelle colonie), absents chez les différentes formes arbustives d'*E. pilosa* ; la quasi-spécificité de l'algue-substrat (*Gracilaria verrucosa*) ; la non-modification de l'agencement des autozoécies d'*E. verticillata*, régulièrement en verticilles palissadiques, chez les colonies qui se développent exceptionnellement sur *Fucus serratus* et *Rhodymenia palmata* (substrats courants d'*E. pilosa*, dont les loges ont toujours une distribution irrégulière quel que soit le port de la colonie) ; l'incompatibilité entre les zoaria d'*E. verticillata* et *E. pilosa* résultant d'une apparente action inhibitrice exercée par la seconde sur la première ; le mode de croissance zoarial typique, en séries linéaires chez *E. verticillata*, nettement distinct de celui décrit par SILÈN (1987) chez *E. pilosa*. Cette étude était donc *a priori* susceptible d'apporter des éléments en faveur ou non de la mise en synonymie de ces deux espèces – synonymie que PRENANT et BOBIN réfutaient d'ailleurs déjà en invoquant l'existence de confusions probables entre les ports respectifs des colonies d'*E. verticillata* et des zoariums dressés de certaines formes de croissance d'*E. pilosa*.

### Matériel et méthodes

La méthode d'analyse utilisant les gels de polyacrylamide à gradient de porosité a été décrite dans plusieurs travaux antérieurs (d'HONDT et GOYFFON, 1988 ; d'HONDT *et al.*, 1991 ; d'HONDT, 1995a et b), et ses multiples applications ont fait l'objet d'un article de synthèse (d'HONDT, 2001) auquel nous renvoyons. Les références des formules spécifiques de coloration ont été rappelées dans d'HONDT et GOYFFON (1986, 1989). Nous avons également révélé les protéines totales chez différents échantillons de chaque population par une coloration d'ensemble au bleu de Coomassie.

### Observations

Dans les tableaux ci-après, les populations étudiées seront symbolisées comme suit : A : Jersey ; B : Oléron ; C : Fouras ; D : Guétary (A-D : *E. pilosa*, zone intercotidale) ; E. (*E. verticillata*, zone intercotidale) : Hendaye. Les distances de stabilisation dans le gel des bandes les plus contrastées sont écrites en caractères gras.

Tableau 1

Phosphatase acide (*Table 1: Acid phosphatase*)

A	B	C	D	E
0-2	0-1	0-1	0-1	0-1
49-50	48-52	40-52	45-53	40-52
58				
59				
62			62	62
	66	66		
	72	72	72	72
83				

Tableau 2

Phosphatase alcaline (*Table 2: Alkaline phosphatase*)

A	B	C	D	E
	34-35			
			41-45	41-43
	58			
	59	59	59	

Tableau 3

Estérases non spécifiques (*Table 3: Non-specific esterases*)

A	B	C	D	E
0-1	0-1	0-1	0-1	0-1
39-41	21-42	21-45	25-45	28-45
	49-50	49-50	49-52	49-51
	53	53	53	53
	61-62	61-62	61	61
63-69	64-66	64-66	64-69	64-69
	73	73	73	73
	75	75	75	75
80-81				

*Electra pilosa* et *E. verticillata*

Tableau 4

Leucine aminopeptidase (Table 4: Aminopeptidase leucine)

A	B	C	D	E
<b>25-31</b>	24-27	24-27	<b>21-28</b>	23-27
39-42	39-41			
<b>50-51</b>	<b>49,5-51</b>	<b>49,5-51</b>	<b>49,5-51</b>	<b>49,5-51</b>

Tableau 5

Malate deshydrogénase (Table 5: Dehydrogenase malate)

A	B	C	D	E
		22	22	22-26
36-38	36-38	36-38	38	38
60				<b>65-68</b>
73	<b>73</b>	73	73	73
			82	

Tableau 6

Protéinogrammes totaux (Table 6: Total proteinograms)

A	B	C	D	E
0-1	<b>0-1</b>	<b>0-1</b>	<b>0-1</b>	<b>0-1</b>
<b>20</b>				
24	<b>23-24</b>	<b>21-25</b>	<b>23-24</b>	<b>23-24</b>
<b>30-36</b>	25-34	34	<b>25-34</b>	25-34
			35	
<b>52-60</b>				
70-74				

### Résultats et interprétations

Les résultats de ce travail ont été comparés avec ceux obtenus lors de notre précédente étude (1993) qui avait porté sur des populations d'*E. pilosa* des côtes françaises et britanniques de la Manche, du Pays de Galles et de Norvège.

**1. Phosphatase acide.** Les bandes révélées pour la population de Jersey sont moins nombreuses que pour celles de Normandie, ce qui peut témoigner de la perte de certains allèles en liaison avec l'insularité et à un relatif isolement géographique. Elle ne présente avec celles de Normandie qu'une seule bande en commun, la moins significative car correspondant à l'ensemble des molécules protéiques de poids moléculaire et d'encombrement spatial importants, stabilisées près du point de dépôt des échantillons

sur le gel. Elle présente deux bandes co-partagées avec la population de Roscoff, trois avec celle de Plymouth, 2 autres avec celles d'Oléron, Fouras, Guétary et l'*E. verticillata* d'Hendaye ces quatre dernières ayant un profil identique. Bien qu'individualisée génétiquement, la population d'*E. pilosa* de Jersey présente, pour ce système enzymatique, davantage d'affinités avec celles du Devon qu'avec celles des côtes françaises, tant normandes que du golfe de Gascogne. Les deux espèces d'*Electra* présentent, sur la côte basque, un zymogramme identique.

**2. Phosphatase alcaline.** Les deux populations continentales du golfe de Gascogne n'ont qu'une bande en commun, co-partagée avec *E. verticillata* ; celle d'Oléron est génétiquement isolée. Le test s'est révélé négatif pour celle de Jersey, alors qu'il était positif pour des échantillons d'autres populations traitées simultanément comme témoins, ce qui signifie vraisemblablement que cette enzyme – dont l'absence complète semble peu probable – existe en trop faible concentration pour pouvoir être décelée par cette méthode. Aucune de ces populations ne présente la première bande qui était constante et caractéristique (d'HONDT et GOYFFON, 1993) des phénogrammes des différentes populations (françaises et britanniques) de la Manche et du Pays de Galles précédemment testées, mais qui faisait défaut chez les populations scandinaves. Ces résultats confirment une observation réalisée lors de notre précédente étude : le nombre des bandes révélées pour ce système enzymatique est toujours faible, et très peu sont co-partagées par une population et ses voisines.

**3. Estérases non spécifiques.** Les profils électrophorétiques des populations d'*E. pilosa* d'Oléron, de Fouras et de Jersey et de celle d'*E. verticillata* d'Hendaye sont identiques et révèlent un grand nombre d'allèles. Dans notre précédente étude (1993), nous avions également relevé un nombre élevé de bandes chez la plupart des populations échantillonnées, mais aussi que sans raison apparente ce nombre était très faible dans deux cas (Roscoff et Plymouth) sans que nous puissions établir de corrélation satisfaisante entre cette observation et une caractéristique donnée du milieu. À une seule exception près, les quatre bandes présentes dans la population de Jersey existent chez les trois du golfe de Gascogne, ainsi que chez celles de Dinard et de Luc-sur-Mer ; celle de Roscoff n'en partage en revanche qu'une seule avec elles. Elle n'en co-partage aucune avec celles du Pays de Galles. Ces observations sont en faveur de l'hypothèse de MARCUS et d'HONDT (1998) selon laquelle le système enzymatique des Estérases non spécifiques comporte simultanément des allèles dont l'expression est liée aux facteurs de l'environnement, et d'autres qui sont toujours révélés quels que soient les paramètres du milieu.

**4. Leucine aminopeptidase.** La population d'*E. verticillata* d'Hendaye et les populations d'*E. pilosa* de Guétary et de Fouras présentent le même zymogramme, constitué seulement de deux bandes ; celles-ci sont deux des trois bandes existant dans la population d'Oléron, qui sont elles-mêmes 3 des 4 de celle de Jersey ; il semblerait donc exister, pour ce système enzymatique, un cline Jersey-Oléron-Fouras-Côte basque caractérisé par une diminution progressive du nombre d'allèles - c'est-à-dire le phéno-

### *Electra pilosa* et *E. verticillata*

mène inverse de ce que nous avions observé pour la Phosphatase acide et les Estérases. Ce fait confirme l'hypothèse d'une évolution individuelle des systèmes enzymatiques les uns par rapport aux autres (d'HONDT et GOYFFON, 1989). La population de Jersey ne partage d'ailleurs qu'un seul allèle avec celles de Roscoff, de Dinard, de Saint-Malo, de Luc-sur-Mer et de Plymouth – mais qui est rarement le même dans ces différents cas – et aucun avec celles du Pays de Galles.

**5. Malate deshydrogénase.** Trois bandes (sur les quatre) présentes dans la population d'*E. verticillata* se rencontrent aussi chez deux des quatre populations d'*E. pilosa* étudiées ici, Fouras (3 bandes) et Guétary (quatre) ; deux d'entre elles (sur quatre) existent chez les spécimens de Jersey, deux (sur deux) chez ceux d'Oléron et deux (sur trois) dans celles de Normandie, une (sur deux) à Roscoff. Les populations continentales du golfe de Gascogne sont donc nettement affines entre elles, les populations normandes et bretonnes d'une part, insulaires d'autre part étant un peu plus divergentes.

**6. Protéinogrammes totaux.** Les profils de toutes les populations étudiées ici, à l'exception de celui de Jersey (qui présente davantage de bandes), sont identiques ou quasiment identiques et très proches de ceux de Dinard et de Saint-Malo. En revanche, les profils de Jersey et de Roscoff présentent des bandes alléliques supplémentaires faisant défaut chez les autres populations.

### Discussion et conclusions

Pour plusieurs systèmes enzymatiques, les populations d'*E. pilosa* de Jersey et de Roscoff semblent génétiquement les mieux individualisées. Pour quelques systèmes, il existe en outre un début de divergence dans le cas de celles de Fouras et d'Oléron. Les populations d'*E. pilosa* et d'*E. verticillata* du golfe de Gascogne sont pratiquement identiques pour certains des systèmes enzymatiques considérés ici (Phosphatase alcaline, Leucine aminopeptidase) ; celles du Devon, et plus encore celles du Pays de Galles, sont génétiquement plus isolées. En définitive, c'est avec celles du Devon et de Roscoff que la population de Jersey présenterait le plus d'affinités pour la Phosphatase acide, la Phosphatase alcaline, les Estérases non spécifiques et la Leucine aminopeptidase. Les profils obtenus pour la Malate deshydrogénase témoignent des affinités entre toutes les populations étudiées. Les meilleurs marqueurs de la variabilité intraspécifique d'une population à une autre sont, pour cette espèce et parmi les systèmes testés, la Phosphatase alcaline et les Estérases. Malheureusement, les systèmes enzymatiques pris ici en considération n'apportent pas d'arguments déterminants en faveur de l'appartenance d'*E. pilosa* et d'*E. verticillata* à deux espèces distinctes, les profils révélés pour les populations de Guétary et d'Hendaye différant moins entre eux que ceux de populations conspécifiques d'*E. pilosa* de différentes régions de la côte occidentale française.

Cet ensemble de nouvelles données conforte les conclusions de notre précédente étude sur la variabilité isoenzymatique d'*Electra pilosa* :

- a) relative homogénéité génétique pour certains systèmes sur d'assez grandes distances, phénomène découlant de la longévité et des capacités de déplacement larvaires, caractères biologiques susceptibles d'induire une capacité de brassage génétique beaucoup plus importante que chez les espèces à larves sédentaires ;
- b) divergence génétique plus marquée des populations insulaires. Cette hypothèse est corroborée par les observations réalisées (d'HONDT et GOYFFON, 1996a) sur une autre espèce de Bryozoaires, *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), qui coexiste avec *Electra pilosa* sur des algues de la zone intertidale ; chez celle-ci également, la Phosphatase alcaline, les Estérases et la Leucine aminopeptidase sont parmi les meilleurs marqueurs de la variation clinale intraspécifique.

Le problème des affinités entre *E. verticillata* et *E. pilosa* reste incomplètement résolu au terme de cette étude. Il paraît indéniable, à la vue des arguments très séduisants apportés par BOBIN et PRENANT (1960), que ces deux taxons correspondent bien à des espèces différentes. Mais leurs profils électrophorétiques sont très voisins et seraient en faveur de l'hypothèse d'une monospécificité (voir ci-dessus), du moins pour tous les systèmes enzymatiques que nous avons testés. Si ces deux espèces sont réellement distinctes, comme nous avons tout lieu de continuer actuellement à l'admettre sur la base du faisceau de caractères biologiques convergents et significatifs rappelés au début de ce travail (caractères dynamiques dont il faut regretter qu'ils soient par trop sous-estimés par les systématiciens, qui ne prennent trop souvent en compte que des caractères morphologiques *post-mortem* et en général exclusivement squelettiques), il est vraisemblable que leur isolement spécifique est récent. Notre étude comparée n'a pu porter que sur une unique population d'*E. verticillata*, et sur cinq systèmes enzymatiques, ce qui a évidemment limité la portée des caractères diagnostiques considérés, en ne permettant encore que d'émettre qu'une hypothèse de travail. En pratique, seule une étude comparée et simultanée de nouvelles séries d'*E. verticillata* et d'*E. pilosa* provenant conjointement d'une même station pourrait permettre d'apporter une réponse plus catégorique à notre question de départ quant à la synonymie éventuelle des deux taxons ; et par-là même de confirmer ou d'infirmer que le binom *E. verticillata* doit effectivement continuer à désigner en tant que tel l'espèce-type du genre *Electra*.

#### Remerciements

Les auteurs sont heureux de remercier M. M. MERCIER-BALAZ (LERAI, MNHN, Paris) de l'aide efficace qu'il leur a apportée lors de la réalisation de ce travail. M. le Professeur J. TARDY et Mme BORDES (Université de La Rochelle) et M. F. CHEVALLIER (Musée de la Mer, Biarritz) ont également participé à certaines des récoltes sur le terrain et nous leur témoignons toute notre gratitude.

1. Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie,  
Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
2. LERAI, Muséum national d'Histoire naturelle,  
57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

*Electra pilosa* et *E. verticillata*

RÉFÉRENCES

BOBIN, G. (1968).- Morphogenèse du termen et des épines dans les zoécies d'*Electra verticillata* (Ellis et Solander) (Bryozoaire Chilostome, Anasca). *Cah. Biol. Mar.*, **IX**, 63-68.

BOBIN, G. & PRENANT, M. (1960).- *Electra verticillata* (Ellis et Solander 1786) Lamouroux 1816 (Bryozoaire Chilostome). *Cah. Biol. Mar.*, **1**, 121-156.

BOBIN, G. & PRENANT, M. (1968).- Sur le calcaire des parois auozoéciales d'*Electra verticillata* (Ell. et Sol.), bryozoaire chilostome, anasca. *Arch. Zool. exp. gén.*, **109** (2), 157-191.

HAYWARD, P.S. & RYLAND, J.S. (1998).- *Cheilostomatous Bryozoa*. Part 1 : *Aetoidea - Cribelinoidae*. Synopses of the British Fauna (New Series), The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association, Londres, 366 p.

HONDT, J.-L. d' (1995a).- Apports et limites de deux approches, biologique et technologique, de l'évolution des Bryozoaires : la morphogenèse et l'électrophorèse des protéines. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **120** (4), 415-424.

HONDT, J.-L. d' (1995b).- Emploi des gels de polyacrylamide à gradient en systématique et en écophysiologie. Principes et mode opératoire. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon.*, **64** (2), 54-56 et 89-96.

HONDT, J.-L. d' (2001).- The use of polyacrylamide gel electrophoresis in animal systematics, phylogeny and ecophysiology. *Electrophoresis*, **22** (3), 404-412.

HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1986).- Étude de la variabilité intraspécifique d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) (Bryozoaires Cténostomes) sur gels de polyacrylamide à gradient. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **111** (2), 183-194.

HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1988).- Emploi des clés tabulaires de détermination dans l'interprétation des gels de polyacrylamide à gradient en électrophorèse qualitative. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **113** (4), 355-364.

HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1989).- New data on the intraspecific variability of *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoa : Ctenostomida, studied with gradient polyacrylamide gels. In : Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms, J.S. Ryland & P.A. Tyler (eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg, 273-282.

HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1993).- Observations sur le polymorphisme de quelques populations européennes d'*E. pilosa* (Linné, 1767) (Bryozoaires, Cheilostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **118** (4), 375-386.

HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1994).- Experimental transplantations of Bryozoa : Utilization of electrophoretic techniques to show environmental effects. In : Biology and Palaeobiology of Bryozoans, P.J. Hayward, J.S. Ryland & P.D. Taylor (eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg, 75-81.

HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1996a).- Étude électrophorétique d'isolats géographiques d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaires, Cténostomes, en Manche et en Mer du Nord. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **121** (4), 321-329.

HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1996b).- 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' & MARCUS, S. (2001).- L'expression phénotypique du polymorphisme enzymatique sur gels de polyacrylamide à gradient de porosité : nouvelles observations. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **126** (1-2), 195-203.

HONDT, J.-L. d' et al. (1989).- Électrophorèse et Systématique. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **114** (2) : 61-83.

HONDT, J.-L. d' et al. (1991).- Contributions des techniques électrophorétiques à la connaissance de la systématique des Bryozoaires. In : Bryozoaires actuels et fossiles : Bryozoa living and fossil. F. Bigey & J.-L. d'Hondt (eds.), *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, Mém. H.S. 1, 169-177.

**Bulletin de la Société zoologique de France 127 (3)**

LAMOUROUX, J.V.F. (1816).- *Histoire des Polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés Zoophytes*. Imprimerie F. Poisson, Caen, 599 p.

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, Cténostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **123** (2), 125-139.

PRENANT, M. & BOBIN, G. (1966).- *Bryozoaires (2<sup>e</sup> partie). Chilostomes Anasca*. Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, Paris, 647 p.

SILÉN, L. (1987).- Colony Growth Pattern in *Electra pilosa* (Lirmaeus) and Comparable Encrusting Cheilostome Bryozoans. *Acta Zoologica*, **68** (1), 17-34.

(reçu le 18/03/02 ; accepté le 25/04/02)