

11577

Académie royale de Belgique

Koninklijke Academie van België

BULLETIN

DE LA

CLASSE



MEDEDELINGEN

VAN DE

KLASSE DER

DES SCIENCES WETENSCHAPPEN

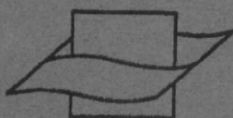
5^e Série. — Tome XLVI

5^{de} Reeks. — Boek XLVI

Instituut voor Zeewetenschap, bijk. onderzoek
Institute for Marine Scientific Research

Prinses Elisabethlaan 69

8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

1960 — 9

EXTRAIT — UITTREKSEL

Le bourgeonnement et la phylogénèse
des Endoproctes et des Ectoproctes.
Réflexions sur les processus de
l'Évolution animale,

PAR

Paul BRIEN

Membre de la Classe.

BRUXELLES

PALAIS DES ACADEMIES

RUE DUCALE, 1

BRUSSEL

PALEIS DER ACADEMIËN

HERTOGSSTRAAT, 1

1960

BIOLOGIE ANIMALE

**Le bourgeonnement et la phylogénèse
des Endoproctes et des Ectoproctes.
Réflexions sur les processus de l'Évolution animale,**

par PAUL BRIEN,
Membre de la Classe.

Résumé. — Les Endoproctes et les Ectoproctes n'ont, entre eux, aucun lien phylogénétique direct. Les Ectoproctes présentent un type d'organisation qui dut se réaliser d'emblée, grâce à une particularité ontogénétique acquise corrélativement à une mutation génétique initiale. Déclenchée par celle-ci, la transformation évolutive se réalise, au cours de l'ontogénèse, par des ajustements nouveaux et immédiats, nécessaires et suffisants pour que la structure finalisée reste viable.

Quoique réunis, dès la première moitié du XIX^e siècle, dans une même classe, celle des *Polyzoaires* (THOMSON, 1830) ou des *Bryozoaires* (EHRENBERG, 1831), NITSCHKE, 1870, distinguait ces organismes sous les appellations que nous leur connaissons depuis : *Endoproctes* et *Ectoproctes*.

Leurs affinités, leur appartenance à un même type d'organisation furent défendues par d'éminents biologistes et plus récemment, par l'un de nos meilleurs spécialistes des Bryozoaires, E. MARCUS (1939). Cette conception fut généralement admise. Toutefois, elle fut combattue par HATSCHKE (1876-1886), plus près de nous par CLARK (1921) et, avec grande autorité par CORI (1929-1936) qui attribuait aux Endoproctes le nom de *Kamptozoa*, réservant celui de Bryozoaires ou *Polyzoaires* aux *Ectoproctes*.

Il n'est point inopportun de reprendre les données de ce vieux problème zoologique toujours discuté.

I. CONSIDÉRATIONS MORPHOLOGIQUES.

A. LES ENDOPROCTES sont représentés par trois familles : les *Loxosomatidae*, les *Pedicellinidae*, toutes deux marines et les *Urnatellidae*, exclusivement dulçaquicoles. Dans les trois familles, le zoïde de l'Endoprocte est fixé et présente une symétrie bilatérale. Il est constitué d'un *calice* surmonté d'une couronne de tentacules ciliés et contenant, enrobé dans du mésenchyme, l'anse digestive, deux néphridies, les gonades et les appareils génitaux. Le calice se rétrécit à sa base en un *pédoncule* adhésif dont la musculature fait osciller l'animal tout entier sur son point d'attache. La face apicale du calice, délimitée par la couronne de tentacules est fortement excavée, formant l'atrium ou *embryophore* dans lequel les larves poursuivent leur développement avant de se libérer. Dans le plan médio-sagittal, la bouche s'ouvre à l'un des pôles de l'atrium et indique la face orale du zoïde. Au pôle opposé, se dresse une forte papille anale à laquelle correspond la face dorsale du zoïde. Derrière la bouche, viennent successivement le ou les deux orifices urinaires, puis l'ouverture du gonoducte. Le ganglion cérébroïde se situe près de la paroi stomacale.

Parmi les trois familles d'Endoproctes, les *Loxosomatidae* ont la structure la plus fondamentale. Ils sont les plus primitifs. Les *Pedicellinidae* se caractérisent par une démarcation très nette entre le calice et le pédoncule, lequel s'allonge, devient grêle, musculeux, mobile et même articulé dans le genre *Barentsia*. Les *Urnatellinidae* participent des deux premières familles. Ils ont un long pédoncule articulé. Leur vie exclusivement dulçaquicole témoigne de leur plus haute spécialisation.

Ces trois familles sont blastogénétiques. Les *Pedicellinidae* et les *Urnatellidae* sont coloniaux. Les zoïdes des *Loxosomatidae* sont indépendants et vivent en petites agrégations. On peut donc conclure que les Endoproctes sont, en principe, des animaux solitaires et bourgeonnants, qu'ils deviennent secondairement coloniaux.

B. LES ECTOPROCTES sont connus dès le Cambrien. Leur origine remonte aux époques antécambriennes ou archéozoïques. Leur histoire phylétique comporte deux périodes de grand épanouissement (Émile BUGE, 1959). L'une se manifeste au cours du Paléozoïque, la seconde débute au Mésozoïque et se prolonge en s'intensifiant au Tertiaire. Ces buissonnements successifs se réalisent selon *deux* grands (peut-être *trois*) phylums bien caractéristiques :

A. GYMNOLOÈMES (ALLMAN, 1856)

I. EURYSTOMES
(MARCUS, 1938)

Cryptosomes : exclusivement paléozoïques.

Clénosomes : paléozoïques, mésozoïques, holozoïques et actuels.

Chilostomes : mésozoïques et actuels.

II. STÉNOSTOMES
(MARCUS, 1938)
ou
STÉNOLOÈMES
(BORG, 1926)

Trépostomes : exclusivement paléozoïques.

Cyclostomes : paléozoïques, mésozoïques, holozoïques et actuels.

B. PHYLACTOLÈMES (ALLMAN, 1856)

Petit groupe de Bryozoaires d'eau douce, probablement très anciens, connus depuis le Crétacé, cosmopolites aujourd'hui.



Les Ectoproctes présentent une grande homogénéité dont témoigne la structure fondamentale du zoïde ou *zoécie*.

Quel que soit l'ordre envisagé, la *zoécie* est une petite logette cylindrique close que l'on appelle *cystide* dont la paroi se consolide, extérieurement, d'une sécrétion cuticulaire plus ou moins rigide, parfois imprégnée de calcaire et ornée (*Chilostomes*) ou même totalement calcifiée (*Sténostomes-Cyclostomes*). Dans le *cystide* sont suspendus les organes d'un *polypide* : l'anse digestive et le système nerveux.

Chez les Phylactolèmes, la bouche se surmonte d'un petit

clapet ou *épistome*. Les Gymnolèmes en sont dépourvus. Dans tous les cas, la bouche est entourée d'une couronne de tentacules ciliés ou *lophophore* en dehors duquel s'ouvre l'an us. La zoécie fixée présente une symétrie bilatérale. Le plan médio-sagittal partage le lophophore en deux moitiés ou en deux lobes symétriques. Il passe par la bouche, l'an us, les deux branches de l'an se digestive et le ganglion cérébroïde appliqué contre la paroi buccale, entre la bouche et l'an us. On distingue dans la zoécie une face orale ou frontale correspondant à la bouche et une face dorsale ou basale correspondant à l'an us.

La cavité de la zoécie est un coelome ; la pariétopleure revêt la face interne de l'ectoderme en un épithélium plat, cilié chez les Phylactolémates ; la splanchnopleure enveloppe l'an se digestive et forme un tractus ou *funicule* qui rattache l'an se digestive à l'une des parois dorsale ou ventrale de la zoécie. Le coelome est plus ou moins compartimenté en une trimérie semblable à celle de la *Phoronis* : la cavité coelomique de l'épistome ou *prosoma*, celle du lophophore ou *mésosome*, celle du cystide ou *métasoma*.

La zoécie est pourvue d'un système musculaire remarquable. Dans la paroi cystidiale ectomésodermique, existe une double tunique de fibres musculaires lisses, circulaire et longitudinale, cette dernière se prolongeant dans les tentacules. Le coelome est parcouru par deux faisceaux longitudinaux gauche et droit, formés de fibres monocellulaires striées. Ce sont les muscles rétracteurs par l'action desquels le polypide rentre brusquement dans le cystide, y enfermant son lophophore comme une ombrelle se ferme dans son fourreau. L'invagination du lophophore s'accompagne du retrait d'une portion de la paroi zoéciale, formant alors autour des tentacules une gaine qui se surmonte d'un vestibule ouvert par le véritable orifice du cystide ou *péristome*. En corrélation avec cette structure, il existe un double système de fibres musculaires rayonnantes de la région vestibulaire : les muscles dilatateurs diaphragmatiques et vestibulaires

* * *

Ce bref rappel de l'anatomie du zoïde Endoprocte et du zoïde Ectoprocte suffit pour souligner les différences entre ces deux groupes zoologiques :

1. L'Endoprocte ne possède pas une structure cystidienne dans laquelle se rétracte le polypide tout entier ;

2. il n'a pas de coelome qui, chez l'Ectoprocte, prend une disposition trimérique phoronidienne ;

3. il possède deux protonéphridies alors qu'il n'y a pas de reins émonctoires chez les Ectoproctes ;

4. il est gonochorique, secondairement hermaphrodite et présente toujours un appareil génital complet, tandis que l'Ectoprocte est exclusivement hermaphrodite et n'a pas d'appareils génitaux ;

5. la musculature se présente sous un tout autre agencement chez les Endoproctes et chez les Ectoproctes où elle est très spécialisée, formant notamment de puissants muscles rétracteurs striés.

6. Le lophophore, enfin, a une autre constitution et une autre signification dans ces deux groupes. Chez les Endoproctes, les tentacules sont ciliés sur leur face interne plus élargie où les cils délimitent une véritable gouttière. Les gouttières vibratiles internes des tentacules sont collectées, à leur base, par deux sillons ciliés, l'un gauche, l'autre droit qui, contournant le bord interne de l'atrium, aboutissent aux commissures buccales.

Le mouvement des cils amène l'eau latéralement, de l'extérieur vers l'atrium. Les microorganismes sont captés au niveau des gouttières tentaculaires, collectés par le sillon atrial et amenés à la bouche, tandis que l'eau est rejetée de la couronne vers le haut, emportant les fèces et les produits urinaires. Quand l'animal se contracte, les tentacules s'enroulent sur eux-mêmes du côté interne, tandis que le bord de l'atrium se referme par dessus eux (ATKINS).

Chez les Ectoproctes, les tentacules, plus grêles et plus mobiles sont surtout ciliés sur leur face latérale. Le mouvement des cils provoque un appel d'eau de haut vers le bas qui précipite et concentre vers la bouche les microorganismes, tandis que l'eau est rejetée latéralement vers l'extérieur (BORG).

Quand le polypide rentre dans son cystide, les tentacules

restent droits, ils se rapprochent comme les baleines d'une ombrelle, pour s'enfoncer ensuite dans leur gaine.

En conclusion, les plans de structure fondamentale sont donc très différents chez les Endoproctes et les Ectoproctes. Ces organismes appartiennent à deux classes distinctes, peut-être même à deux embranchements.

II. CONSIDÉRATIONS EMBRYOLOGIQUES.

Les affinités phylétiques entre Endoproctes et Ectoproctes ont surtout été recherchées dans leur embryologie.

Les œufs des Endoproctes, après la ponte, restent attachés dans la cavité atriale ou *embryophore*. MARCUS (1939) en a refait une étude approfondie. La segmentation totale, légèrement inégale et nettement spiralée se poursuit comme celle des œufs d'Annélides. La gastrula se constitue, allongée selon un axe antéro-postérieur tandis que le blastopore se ferme par rapprochement des lèvres latérales comme chez les Annélides. La larve est conique, ayant à son sommet l'organe syncipital pourvu du ganglion cérébroïde. Sa base, correspondant à la lèvre blastoporale, s'invagine en un atrium dans lequel l'entéron s'ouvre par la bouche et la papille anale. La larve prend ainsi l'aspect d'une trochosphère. Elle possède deux protonéphridies. Au dessus et en avant de la bouche se forme un organe sensoriel et nerveux relié au ganglion apical par une commissure nerveuse. Une couronne ciliée, le prototroque, passe au-dessus de la bouche, tandis que la lèvre inférieure buccale se continue par une couronne ciliée périatriale. La trochosphère ainsi constituée se libère de l'embryophore incubateur. Elle se fixe aussitôt par sa région orale puis subit la métamorphose. L'atrium se clôt. Au point d'adhésion, un pédoncule se forme et s'allonge. Le système nerveux subit une refonte profonde, mais l'organisation fondamentale de l'oozoïde se maintient en présentant toutefois une rotation de 180°. L'atrium est devenu apical, son plafond s'ouvre tandis que les tentacules apparaissent et se déploient.

L'oozoïde de l'Endoprocte s'est donc maintenu en sa presque

totale intégrité au cours de la métamorphose, mais, en corrélation avec sa fixation, il a acquis en outre des tentacules indispensables à sa nutrition. La métamorphose rappelle, en quelque sorte, ce qui s'est produit chez une *Dipleurula* d'Echinoderme ou un têtard d'Ascidie.

* * *

L'Ectoprocte est toujours hermaphrodite, il n'a pas d'appareils génitaux. Au moment de la crise gamétique, les cellules sexuelles se différencient parmi les cellules mésoblastiques, funiculaires, pariétopleurales ou splanchnopleurales.

Les processus de la segmentation et de la gastrulation sont beaucoup plus détériorés et accélérés si on les compare à ceux des *Endoproctes* ou des *Annélides*.

Il y a fréquemment incubation de l'œuf ou de la larve, mais dans des vésicules pariétales, les *oécies* et *ovicelles* ou dans le cystide même. La cavité incubatrice est donc d'une tout autre nature que chez les *Endoproctes*.

Il se constitue aussi une larve ciliée qui, après sa libération, se fixe et se métamorphose. Lorsqu'elle est complète, ce qui est l'exception, elle est un *Cyphonaute* dont la structure rappelle la trochosphère, mais sans protonéphridies. Par contre, sur sa face atriale ventrale, elle possède un sac interne de fixation qui peut être homologue à celui de l'*Actinotrocha*.

Les formations nerveuses et endoblastiques sont toujours momentanées. Elles s'histolysent à la fixation. Parfois même, l'endoblaste ne fait que s'ébaucher pour disparaître aussitôt. Souvent, il ne se forme pas du tout. L'*oozoïde fondateur* ou « *Ancestrula* » est donc un petit organisme privé d'endoblaste et de système nerveux. Il consiste essentiellement en une vésicule close ectomésoblastique : un cystide. C'est ultérieurement que ce cystide reconstitue les organes du polypide par ce qui sera appelé le bourgeonnement polypidien.

Conclusions.

L'embryologie des *Endoproctes*, celle des *Ectoproctes* ne sont pas comparables. Seuls les *Endoproctes*, après un développement d'*Annélides*, atteignent à une larve trochosphérienne dont l'or-

ganisation se maintient en ses éléments essentiels, au cours de la métamorphose, dans l'oozoïde pédonculé qui acquiert cependant des néoformations, notamment les tentacules.

Le développement des Ectoproctes est plus accéléré. Les formations endoblastiques et nerveuses de la larve disparaissent ou ne se forment pas. L'oozoïde fondateur est une vésicule cystidienne close ecto-mésoblastique qui aura à compléter son organisation par ses propres moyens : « le bourgeonnement polypidien ».

III. BOURGEONNEMENT.

Les modalités du bourgeonnement chez les Endoproctes et les Ectoproctes soulignent encore ce qui sépare ces animaux en leur origine et leur phylogénèse.

A. ENDOPROCTES.

En conséquence de ce qui vient d'être dit de l'embryologie et de la morphologie, les Endoproctes sont, en principe, des animaux solitaires, ils ont donc essentiellement un *bourgeonnement de dissémination* (*Loxosomatidae*).

Il deviendra un bourgeonnement d'accroissement stolonial chez les *Pedicellinidae* et chez les *Urnatellidae*.

1. *Bourgeonnement des Loxosomatidae.*

Chaque zoïde possède sur la face orale deux zones blastogénétiques symétriques dont le niveau et l'intensité varient selon les espèces.

Les bourgeons apparaissent successivement du bas vers le haut, mais non synchroniquement dans les deux zones blastogénétiques.

Chaque bourgeon achève son organogénèse, attaché à sa souche. Dès qu'il est complètement formé, il se libère, nage un moment, puis se fixe à proximité de son géniteur. Il s'agit donc bien d'un *bourgeonnement de dissémination*.

2. Bourgeonnement des *Pedicellinidae*.

Il est stolonial et conduit à la formation de colonies. Les bourgeons apparaissent successivement à l'extrémité distale d'un stolon, tous dans la même orientation, la face orale vers l'avant, la face anale vers le géniteur. La première ébauche du bourgeon est une petite hernie dressée tout à l'extrémité distale du stolon. Elle ébauche ainsi le pédoncule tandis qu'à son sommet se forme le calice.

En réalité, le jeune blastozoïde qui vient de naître, constitue l'extrémité du stolon et présente d'emblée deux nouveaux points de croissance, l'un est à la base de la hernie blastogénétique et forme une ébauche pédieuse destinée à allonger le stolon ; l'autre est le futur bourgeon. Il apparaît sur la face orale de la hernie blastogénétique, immédiatement sous l'ébauche du calice. En s'accroissant, ce bourgeon s'individualise à son tour sous la forme d'une petite hernie blastogénétique qui occupera l'extrémité du stolon. Elle s'étire sur le pédoncule du blastozoïde qui l'engendre et la précède ; elle s'isole, s'écarte pour se dresser directement sur le stolon en avant du zoïde qui l'a engendré.

* * *

En dépit des apparences, le bourgeonnement des *Pedicellinidae* est semblable à celui des *Loxosomatidae*, mais il est très précoce, puisqu'il se produit chez un blastozoïde avant même que celui-ci n'ait commencé son organogénèse. Sa précocité même s'accompagne de la formation d'une sole pédieuse qui prolonge le stolon par lequel les blastozoïdes restent reliés les uns aux autres : le bourgeonnement est devenu colonial.

Chez les *Loxosomatidae*, un zoïde engendre successivement plusieurs blastozoïdes. Le zoïde d'un *Pedicellinidae* n'émet qu'un blastozoïde, et encore lorsqu'il est très jeune. Toutefois, le stolon peut être considéré comme une excroissance du zoïde fondateur. Les blastozoïdes naissent les uns des autres, corrélativement à la croissance continue du stolon. Ils sont les produits d'une blastogénèse en cascade du premier géniteur.

Le bourgeon précoce, ainsi qu'il vient d'être dit, apparaît

en fait sur la face orale de ce qui deviendra le pédoncule : *il est pédonculaire*.

Or, dans les formes les plus évoluées des *Pedicellinidae*, les *Barentsias* sont capables de former, à l'état adulte et accessoirement, des bourgeons au niveau de leur pédoncule.

3. Bourgeonnement des *Urnatellidae*.

Dans cette famille, la plus spécialisée, la blastogénèse stoloniale est très réduite et momentanée. Elle est remplacée par la blastogénèse pédonculaire qui constitue des bouquets coloniaux de zoïdes.

4. Conclusions.

Dans l'histoire des Endoproctes, le bourgeonnement obéit à la loi qui s'applique aux autres groupes zoologiques blastogénétiques : « la blastogénèse est fonction de la phylogénèse » (BRIEN 1930)

a) Le bourgeonnement initial dissémine l'espèce (*Loxosomatidae*) ;

b) il devient colonial et stolonial (*Pedicellinidae*) ;

c) enfin, colonial et pédonculaire chez les *Urnatellidae*.

5. Organogénèse du blastozoïde.

Quelles que soient les modalités de la blastogénèse, l'organogénèse du bourgeon se déroule partout selon les mêmes processus.

Au point blastogénétique, l'ectoderme s'épaissit, forme une hernie au sommet de laquelle se situe un massif ectoblastique enveloppé d'un revêtement mésoblastique.

Le massif ectoblastique se creuse. Il en résulte deux cavités superposées et communicantes : la première est l'ébauche de l'atrium, la seconde celle de l'anse digestive. L'orifice de communication devient la bouche, tandis que la cavité qui lui fait suite s'allonge, se dilate en un estomac, remonte en un intestin qui se prolonge dans une surélévation du plancher atrial, la papille anale. Pendant ce temps, le plancher atrial émet sur son pourtour des digitations tentaculaires. Bientôt, la voûte de l'atrium s'ouvre, les tentacules s'étendent et se déploient en un lophophore. Der-

rière la bouche, le plancher ectodermique de l'atrium s'invagine en une petite vésicule qui s'isole et se différencie en un ganglion cérébroïde.

Le massif ectoblastique a donc formé à lui seul l'anse digestive, l'atrium du calice, le système nerveux.

Le revêtement mésoblastique formera le mésenchyme, les fibres musculaires, les gonades, l'appareil génital, les protonéphridies.

B. ECTOPROCTES.

Le bourgeonnement des Ectoproctes a une tout autre signification. Il est exclusivement colonial. Il se fait à partir de la paroi du cystide et se réalise par deux processus distincts, la formation du cystide proprement dit lequel complète son organisation par le bourgeon polypidien. *Le bourgeon polypidien grâce auquel se réalisent les organes du polypide n'est donc pas un bourgeonnement au sens vrai du mot, mais un processus de l'organogénèse du cystide.* La preuve en est donnée par le fait que le cystide édifie souvent plusieurs polypides successifs au fur et à mesure que ces derniers se dégradent par encombrement des produits du catabolisme (corps bruns).

1. Gymnolèmes.

La formation du cystide devance celle du polypide. Dans les cas les plus typiques et les plus primitifs (ex : *Paludicella*) le nouveau cystide est une hernie, résultat de la croissance continue d'une zone apico-dorsale du cystide géniteur. Cette hernie se sépare de la souche par un septum. Elle devient ainsi une vésicule close tandis que sa paroi frontale ectomésoblastique prolifère un massif qui est le bourgeon polypidien. Le nouveau cystide évolue en une zoécie en restant attaché à la souche. Il bourgeonnera à son tour et de la même façon. Il se constitue ainsi une colonie qui s'accroît linéairement et dans laquelle seul le cystide le plus distal, et le dernier formé, bourgeonnera à son tour.

Ce bourgeonnement pariétal est souvent multiple au même endroit blastogénétique apico-dorsal. Il peut s'y former plusieurs cystides et souvent trois : un médian deux latéraux. Il en résulte

que la colonie en s'accroissant linéairement, émet des rameaux latéraux (ex. *Paludicella* parmi les Cténostomes, *Aetea* parmi les Chilostomes).

Lorsque les zoécies ne sont pas tubuleuses ou étirées comme dans les exemples précédents, mais raccourcies et parallélopédiques, elles sont juxtaposées : la colonie s'étend comme une lame continue ou comme un fin dallage de zoécies contiguës disposées en séries parallèles. La colonie est alors encroûtante (*Membranipora membranacea*) ou dressée, frangée ou foliacée (*Flustra foliacea*). Dans tous ces cas, la dernière zoécie d'une série présente seule le bourgeonnement apico-dorsal. Chaque série commence donc par un bourgeon d'accroissement tubuleux. Ces tubes d'accroissement distaux sont remplis de cellules bourrées d'inclusions trophiques et leur ensemble forme une frange très caractéristique bordant la colonie en perpétuelle croissance.

Dès que chaque tube ou *bourgeon d'accroissement* atteint une certaine longueur, il se cloisonne à sa base, isolant une portion close qui est un nouveau cystide. Celui-ci forme bientôt son bourgeon polypidien et allonge d'une nouvelle unité la série des zoécies à laquelle il appartient (*Membranipora membranacea*).

Le cloisonnement en zoécies distinctes d'une zone de croissance continue est bien manifeste chez les Sténostomes ou Cyclostomes. Toutefois le cloisonnement isolant les zoécies s'y fait après l'apparition du bourgeon polypidien.

* * *

Ce genre de bourgeonnement, résultat d'une croissance continue, apico-dorsale de la paroi du dernier cystide d'une série coloniale peut s'accentuer et prendre l'aspect stolonial chez les Gymnolèmes Cténostomes *Stoloniférines*.

La colonie des *Stoloniférines* est formée de cystides tubuleux et allongés sans polypides, les *cénocystides* ou « entre-nœuds ». Ils sont séparés par des septa ou « nœuds ». Chaque cénocystide porte sur sa face frontale des zoécies vraies, cystides polypidiens ou *autozoécies*.

L'extrémité de ce stolon est en réalité homologue au bourgeon d'accroissement apico-dorsal décrit précédemment. Il s'allonge

considérablement, se cloisonne à sa base, isole un cystide qui sera le dernier *cénocystide* formé. Lorsqu'il aura acquis une longueur suffisante, ce dernier *cénocystide* forme sur sa face orale non pas un, mais successivement plusieurs bourgeons polypidiens comme cela est normal chez bon nombre de *Gymnolèmes*. Toutefois, les bourgeons polypidiens du *cénocystide* se logent chacun dans une hernie propre, formée par la paroi frontale, constituant ainsi autant de cystides secondaires ou *autozoécies* dressées sur le *cénocystide* géniteur (*Valkeria*, *Farella*, *Vesicularia*, *Bowerbankia*).

On peut donc résumer les notions précédentes en disant que chez tous les *Gymnolèmes* (*Eurystomes* et *Cténostomes*) le *bourgeonnement colonial pariétal* est la conséquence d'une zone de croissance continue apico-dorsale qui, au fur et à mesure qu'elle s'allonge, se débite à sa base en cystides vrais et polypidiens.

2. *Phylactolèmes*.

Le bourgeonnement colonial des *Phylactolèmes* se définit comme celui des *Gymnolèmes* à quelques particularités près :

1. La zone de croissance continue appartient à la face orale du cystide géniteur. Elle est localisée sous le *péristome*.

2. Le cloisonnement *cystidial* destiné à isoler la nouvelle *zoécie* se fait après l'apparition du bourgeon *polypidien* qui se forme au préalable, se localise ensuite en son *cystide* propre.

3. En conséquence de la croissance continue *latéro-ventrale*, au fur et à mesure que les *zoécies* filles se forment, elles s'écartent ventralement par une sorte de mouvement centrifuge.

4. En chaque *cystide*, le bourgeonnement *polypidien* est multiple et successif. Le *cystide* bourgeonne pendant toute son existence.

a) Exemples : *Fredericella* et *Plumatella*.

Dans une *zoécie* donnée I, en un point bien délimité de la paroi ventrale près du *péristome* se forme un bourgeon *polypidien* adventif B. Celui-ci se dédouble dès son apparition, portant un *bourgeon de dédoublement* C. Le double bourgeon B-C se loge

bientôt dans une hernie *cystidiale* qui devient la *zoécie* II. Tandis qu'elle s'accroît et s'organise, elle s'écarte ventralement tout en restant attachée à la *zoécie* souche I, son polypide C devenant son premier bourgeon *polypidien*.

Pendant ce temps, dans la *zoécie*-souche I, au même endroit blastogénétique, apparaît un second bourgeon polypidien adventif B'. Il prend la place de B. Il suivra la même évolution et se logera dans la *zoécie* III. Il sera aussitôt remplacé par un nouveau bourgeon polypidien B" qui appartiendra à la *zoécie* IV. Ainsi s'individualisent successivement de la *zoécie* I, les *zoécies*-filles II, III, IV....

La colonie s'allonge, en fait, à la façon d'un stolon formé par la portion ventrale du cystide initial et sur lequel se dressent de place en place les *zoécies*-filles II, III, IV... bourgeonnant chacune selon la même loi et pour leur propre compte.

b) Exemples : *Lophopus* et *Cristatella*.

Ce sont des colonies, non plus rameuses, mais globuleuses où les cystides sont coalescents en une cavité commune. Les cystides y maintiennent cependant leur individualité physiologique. Le bourgeonnement suit la loi fondamentale ci-dessus décrite, mais avec cette modalité que les bourgeons polypidiens successifs qui apparaissent les uns derrière les autres, ne sont pas dans le même plan. Ils s'en écartent et se trouvent disposés à gauche ou à droite les uns des autres. La colonie s'accroît en largeur par étalement d'une de ses faces, celle sur laquelle les bourgeons et les *zoécies*-filles apparaissent.

IV. CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1. Les Endoproctes et les Ectoproctes ont un bourgeonnement pariétal qui présente certaines analogies superficielles. En réalité, il est profondément différent. Chez les Endoproctes, il s'agit en principe d'un bourgeonnement de dissémination qui devient, il est vrai, bourgeonnement colonial dans les formes évoluées. Chaque bourgeon édifie un zoïde autonome et complet.

Chez les Ectoproctes, le bourgeonnement est essentiellement colonial. Il est le résultat d'une croissance continue d'une portion bien délimitée de la paroi d'un individu fondateur et c'est en conséquence de cette croissance que s'individualisent successivement les cystides. Tout en restant attachés, ils communiquent parfois les uns avec les autres, en une colonie.

Le cystide parachève ensuite son organisation par ce qu'il est convenu d'appeler le *bourgeon polypidien*. Il est à remarquer toutefois que l'organogénèse polypidienne se déroule, à peu de chose près, comme celle d'un blastozoïde d'Endoprocte.

Les Ectoproctes peuvent acquérir secondairement un bourgeonnement de dissémination donnant des bourgeons capables de résister aux conditions défavorables du milieu : les *hibernaculas* des *Paludicella* et surtout les *statoblastes* des *Phylactolèmes* qui sont des formations funiculaires et étrangères au bourgeonnement pariétal colonial proprement dit. Il n'en fut pas question ici.

2. Ni par leur anatomie, ni par leur embryologie, ni par leur bourgeonnement, les Endoproctes et les Ectoproctes n'offrent entre eux d'affinité phylogénétique directe. Ils appartiennent à des classes distinctes.

Les Endoproctes se rapprochent davantage des *Annélides* dont ils ont la larve trochosphérique. Ils seraient aux *Annélides* ce que les *Urocordés* sont aux *Cordés* : des formes néoténiques et aberrantes en conséquence de leur fixation. Ils constituent une classe originale et autonome qui peut sans doute être rangée dans l'ensemble des *Vermidiens* mais sous une dénomination propre, par exemple celle de *Kamptozoaires* que CORI leur a conférée (1929-1936).

Les Ectoproctes sont des organismes beaucoup plus évolués et plus spécialisés. On peut y reconnaître un coelome qui s'assimile à celui de la *Phoronis*. Leur larve, lorsqu'elle est complète, peut se comparer à l'*Actinotrocha*. Les Ectoproctes se rattacheraient aux *Phoronidiens*.

Toutefois, ils sont le produit d'une étonnante originalité. L'oozoïde larvaire a perdu ou perd au cours de la métamorphose toute formation endoblastique et neurale. « L'ancestrula » est

un cystide ou vésicule coelomique close à paroi ecto-mésoblastique qui n'aurait pu survivre si elle n'avait présenté en même temps, la faculté d'édifier à nouveau, et par ses propres moyens, les organes indispensables grâce au bourgeonnement polypidien.

Les Ectoproctes offrent ainsi un exemple remarquable d'évolution vers un type d'organisation nouveau qui dût se constituer d'emblée pour être viable, grâce à une propriété ontogénétique particulière complétive, acquise corrélativement à une mutation génétique initiale qui, sans elle, eut été mortelle.

Il en est résulté une classe naturelle d'une organisation homogène nettement délimitée à laquelle doit être réservée la dénomination de « Bryozoaire ».

Après une phase régressive, si on compare le Bryozoaire ancestral à la *Phoronis*, mais en conséquences des caractères nouveaux dont il vient d'être question, les Bryozoaires s'épanouissent dès l'époque antécambrienne, en une nouvelle évolution progressive qui se déploie en deux grandes poussées, l'une au Paléozoïque, l'autre commençant au Mésozoïque et se continuant en s'intensifiant au Holozoïque. Ces deux buissonnements évolutifs se sont réalisés selon deux, peut-être trois, phylums : Les *Phylactolèmes*, les *Gymnolèmes* ceux-ci se bifurquant en *Sténostomes* (ou STÉNO-LÈMES) et en *Eurystomes* selon le tableau rappelé ci-dessus.

3. L'évolution ne résulte pas simplement de mutations géniques que l'organisme subit passivement sous le contrôle de la sélection naturelle. Elle est au contraire active parce qu'elle est ontogénétique. Elle est la conséquence d'une orientation nouvelle imprimée au déroulement embryonnaire et, par conséquent, elle est épigénétique.

Le retentissement que provoquent, dans le germe, les modifications initiales biochimiques au niveau des gènes, ne peut être quelconque. Il se traduit par des ajustements nouveaux, imprévus peut-être, mais nécessaires et suffisants pour que les structures transformées qui en résultent soient viables.

Les transformations évolutives se réalisent d'emblée.

Dans les caractères d'espèce, de genre ou d'embranchement qu'elle entraîne, l'évolution va au-delà de ce que peut contenir le germe initial. Elle n'est pas le simple déploiement de structures

préparées, préformées ou incluses dans les gènes. Elle est une néo-formation ontogénétique assurée par des inductions en chaîne mais qui se répètent dans chaque individu, à chaque génération sous l'injonction des mêmes facteurs actuels, dans les mêmes conditions de milieu. L'hérédité de la transformation, la transmissibilité au sens propre du mot, ne peut avoir un autre sens.

Le caractère épigénétique de l'évolution apparaît aussi bien dans l'aspect spécifique ou générique de la colonie que dans l'édification des individus. La forme de la colonie, en effet, est nécessairement la conséquence actuelle, de génération en génération, du retentissement des caractères héréditaires acquis par le zoïde fondateur sur les modalités, l'intensité, le rythme de la croissance et du bourgeonnement dont dépend la structure coloniale (BRIEN 1954).

4. Les modalités de la reproduction asexuée apportent d'autres enseignements à la biologie générale.

La reproduction asexuée autant que la reproduction sexuée, est l'expression de la croissance et fonction de son intensité. Si, dans les cas qui nous occupent, la croissance n'est pas indéfinie, la reproduction asexuée n'en est pas moins le témoignage de la *pérennité somatique*. Seule elle assure, par les bourgeons d'hiver et les statoblastes, la survivance et la continuité de l'espèce.

Les cellules blastogénétiques sont donc des cellules somatocytes du géniteur capables de se différencier, de redevenir embryonnaires et ontogénétiques après s'être enrichies, au préalable, d'acide ribonucléique.

Dans les deux classes d'organismes, les blastozoïdes sont identiques aux oozoïdes et sont spécifiques. Les cellules somatiques qui forment le bourgeon ont donc le même pouvoir de transmissibilité que l'œuf fécondé. Le patrimoine héréditaire est aussi bien somatique que germinal.

Les Bryozoaires, comme tous les animaux blastogénétiques, ont une double ontogénèse. Or, le développement embryonnaire et le développement blastogénétique disposent, à partir du germe, d'éléments ontogénétiques différents : l'œuf fécondé dans un cas, les cellules blastogénétiques dans l'autre. Ils suivent des processus organogénétiques très dissemblables.

Ils aboutissent néanmoins à des organisations identiques et pareillement représentatives de l'espèce. L'ontogénèse multiple révèle un aspect de l'hérédité qui reste bien mystérieuse, mais qui montre une fois de plus que son extériorisation dépasse la seule action des gènes et implique la participation de tous les éléments du germe et de l'embryon.

Enfin, les blastozoïdes deviennent sexués. La lignée germinale dérive donc, en dernière analyse, des cellules somatiques qui ont formé le bourgeon. L'évolution du germen en soma est ainsi réversible, plus exactement, les lignées germinales et somatiques ne sont pas irréductibles les unes aux autres ; elles se différencient en leur temps, en leur place, comme toute histogénèse, en conséquence du développement, de la croissance, dans l'unité et l'intégrité de l'organisme.

Laboratoire de zoologie
et de biologie animale.

Université de Bruxelles.

BIBLIOGRAPHIE

1928. BORG (F.) Moostierchen oder Bryozoen (Ectoprocten) F. DAHL. — *Tierwelt Deutschlands*, pars 17, p. 25-142, fig. 1-193 Jena, Fischer.
1941. CORI (C. J.). — Bryozoa (in *Kukenthal, Handbuch der Zoologie*) III, p. 263-502, Leipzig.
1897. DELAGE (Y.) et HEROUARD (E.). — *Traité de Zoologie concrète. Les Vermidiens, Bryozoaires*, vol. 5, p. 47-155, Paris.
1910. HARMER (S. F.). — *Polyzoa. The Cambridge Nat. History*. London.
1880. HINCKS (TH.). — *A history of the British Marine Polyzoa*. 2 volumes, London.
1959. HYMAN (L. H.). — *The Invertebrates : Smaller Coelomate Groups*, vol. V, p. 275-515, McGraw-Hill Book Company, inc. 1959.

des Endoproctes et des Ectoproctes

1925. MARCUS (E.). — *Bryozoa* (in P. SCHULZE, *Biologie der Tiere Deutschlands*, fasc. 14, p. 1-46, Berlin).
1926. MARCUS (E.). — *Bryozoa* (in G. GRIMPE und E. WAGIER, *Die Tierwelt der Nord-und Ostsee*. Part. VII C, p. 1-100, Leipzig).
1930. MARCUS (E.). — *Bryozoa* (Ectoprocta, Polyzoa) (in C. OPPENHEIMER und L. PINCUSSEN, *Tabulae biologicae* VI, suppl. 2, p. 311-327, Berlin).
1940. MARCUS (E.). — Danmarks Fauna. Mosdyr (Bryozoa aller Polyzoa). XLVI (Copenhagen, p. 401, 221 fig.).
1956. PRENANT (M.) et BOBIN (G.). — Bryozoaires (Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes) in *Faune de France*, vol. 60, 398 p., Lechevalier édit., Paris.
1954. BRIEN (P.). — Processus épigénétiques de l'Évolution (A propos des Phylactolémates). *Bull. Soc. Zool. France*, T. LXXIX, p. 203.
1956. BRIEN (P.). — Les enseignements qu'apporte à la Biologie l'étude de la reproduction asexuée. *Bull. Ac. R. de Belgique*, T. XLII, p. 1226.
1958. BRIEN (P.). — La signification du cystide des Bryozoaires. *Bull. Ac. R. de Belgique*, T. XLIV, p. 750.
1959. BRIEN (P.). — Classe des Endoproctes ou Kamptozoaires. *Traité de Zoologie* p. P. GRASSE, Tome V, fasc. I. Masson, Paris.
1960. BRIEN (P.). — Classe des Bryozoaires. *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, Tome V, fasc. II. Masson, Paris.
-

