

Redécouverte d'*Alcyonidium duplex* Prouho, 1892 (Bryozoaires, Cténostomes). Description et écologie.

J.-L. d'Hondt*, J.-G. Harmelin**

*Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
URA 699 du CNRS, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05

**Station Marine d'Endoume, Centre d'Océanologie de Marseille,
UMR 4 CNRS, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille

Résumé : Redescription et écologie d'*Alcyonidium duplex* Prouho, 1892 (Bryozoaires, Cténostomes), à partir de colonies découvertes dans la grotte sous-marine des Trémies, près de Cassis (Provence, Méditerranée). Remarques sur ses affinités et sur son développement.

Abstract : Redescription and ecology of *Alcyonidium duplex* Prouho, 1892 (Bryozoa, Ctenostomida), from colonies found in the submarine cave of Trémies, near Cassis (Provence, Mediterranean Sea). Remarks on affinities and growth of this species.

INTRODUCTION

Le genre *Alcyonidium* (Bryozoaires, Cténostomes, Alcyonidiidae) regroupe dans l'état actuel de nos connaissances une soixantaine d'espèces, certaines d'identification délicate ; il renferme entre autres un certain nombre de complexes d'espèces cryptiques ou en cours de spéciation (d'Hondt & Goyffon, 1989, 1991, 1992). Les larves d'*Alcyonidium* sont caractéristiques, appartenant à un type columniforme particulier et bien défini (d'Hondt, 1977, 1982). Toutefois, il existe dans la littérature deux espèces d'*Alcyonidium*, toutes deux signalées de Banyuls-sur-Mer par Prouho (1892), et présentant selon cet auteur des morphologies larvaires différentes : *A. duplex* Prouho, 1892 (espèce protandrique) et *A. albidum* Alder, 1857 ; ceci éloignerait *a priori* ces deux taxons des autres espèces du genre et justifiait de les rechercher en prévision d'une nouvelle étude ; *A. duplex* n'avait, d'autre part, jamais été retrouvé depuis sa description.

Les affirmations de Prouho, quant à leur structure larvaire, avaient donc été reprises telles quelles dans la littérature par les auteurs ultérieurs, sans possibilité de confirmation, ou d'infirmité. Ainsi Zimmer et Woollacott (1977) ont-ils classé ces deux espèces parmi les Bryozoaires à larves "cyphonautes" (aplatissement latéro-latéral très accentué, possession fréquente d'une coquille bivalve, planctotrophie), en reconnaissant que la larve d'*A. duplex* ne présentait pas l'invagination de la région orale qui caractérise les cyphonautes ni la moindre trace de tube digestif, tandis qu'*A. albidum* "does possess a typical cyphonautes". Les auteurs américains en ont conclu (p. 86) que "the occurrence of multiple larval types within a given adult taxon (for example, an exceptional variability in larvae is found

within the genus *Alcyonidium*) may suggest that the adult taxon is polyphyletic". Il ne semble pas être venu à l'esprit de ces auteurs que les observations ou interprétations de Prouho puissent être sujettes à caution.

La redécouverte de l'une de ces deux espèces, *A. duplex*, par l'un d'entre nous (J.-G. H.) au fond d'un boyau sous-marin obscur (grotte des Trémies, près de Cassis, dans la région de Marseille) nous a permis de la redécrire, de préciser son écologie, et de reconsidérer deux particularités spécifiques relevées par Prouho (1892) et soulignées par Prenant et Bobin (1956), la "dipolypidie" et le type larvaire.

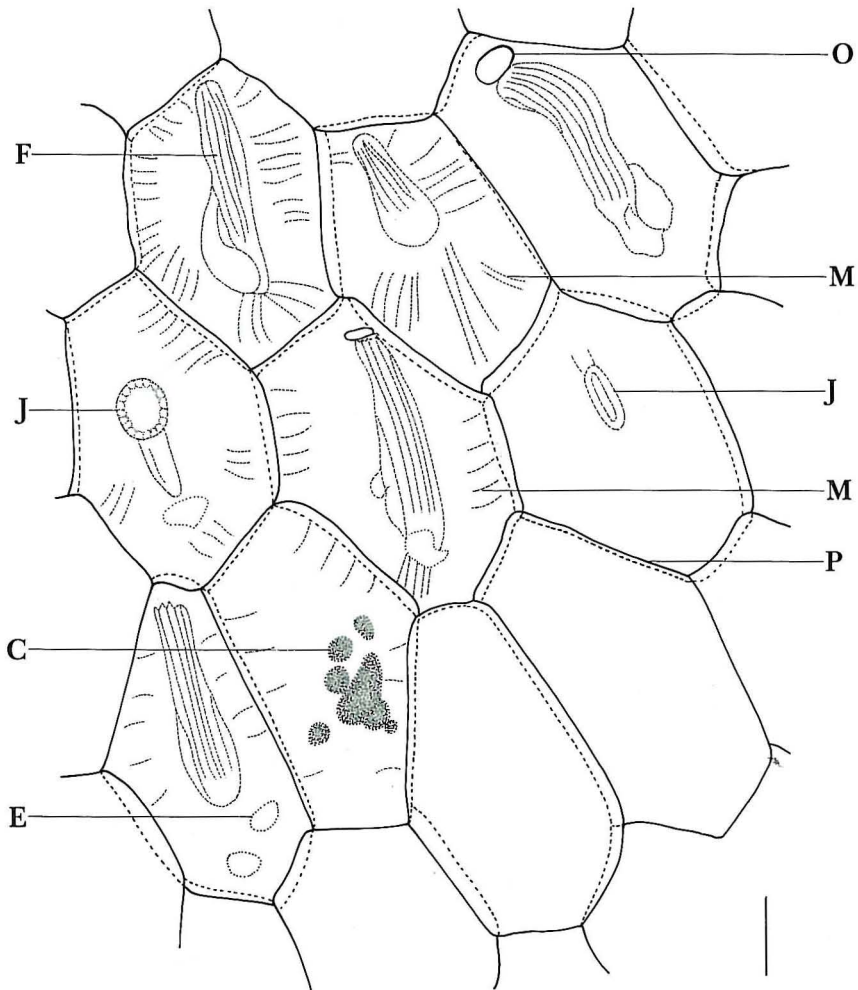


Fig. 1 : Détail d'une portion de zoarium (schématique). Échelle : 0,4 mm.

C : corps brun ; E : œuf ; F : polypide fonctionnel ; J : jeune polypide en cours de différenciation ; M : muscle ; O : orifice ; P : paroi interzoéciale.

REDESCRIPTION MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE (Fig. 1, 2)

De couleur rouille sur le vivant, le zoarium encroûtant et cohérent, très transparent, très aplati sur le substrat, est constitué d'autozoécies mesurant en général de 650 à 700 μm de long (exceptionnellement jusqu'à 910 μm) pour une largeur comprise entre 280 et 300 μm . On observe dans le zoarium quelques autozoécies éparses de plus petites dimensions, dont les plus réduites ne mesurent que 300 x 300 μm . Le péristome, peu saillant, a 140 μm de diamètre et atteint au maximum 50 μm de hauteur ; il n'est jamais situé en position terminale sur la frontale ; aussi l'autozoécie n'est-elle jamais lagéniforme. Le diamètre de l'orifice péristomial varie de 40 à 55 μm . Les parois autozoéciales ont une épaisseur de 35 μm . En milieu conservateur, les autozoécies prennent une couleur beige très pâle ; toujours translucides, elles sont plus opaques dans les parties âgées des colonies. Les autozoécies ont une forme plus ou moins nettement hexagonale ; l'ancestrula elle-même a la forme d'un hexagone plus long que large (550 x 450 μm).

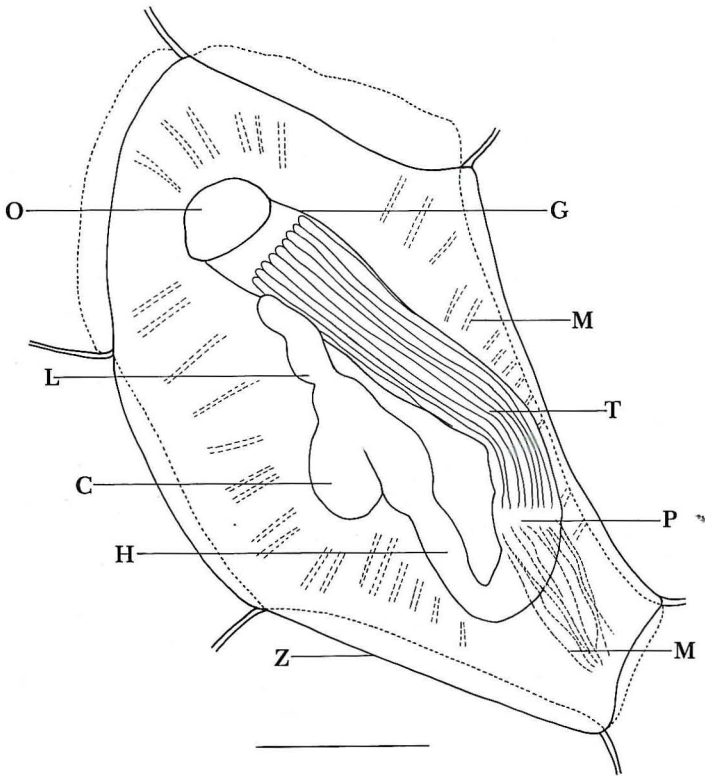


Fig. 2 : Une zoécie fonctionnelle (schématique). Échelle : 0,1 mm.

C : caecum digestif ; E : œuf ; G : gaine tentaculaire ; H : œsophage ; L : pylore ; M : muscles ; O : orifice ; P : pharynx ; T : tentacules ; Z : paroi interzoéciale.

Le polypide mesure, chez les autozoécies normalement développées, de 500 à 700 μm de long (110 μm pour le pharynx, 250 μm pour l'estomac). L'estomac est ramifié en un caecum globuleux de 120 μm de long et 80 μm de diamètre. Le cardia a une longueur de 170 μm et les tentacules de 650 μm . Lors de son entrée en dégénérescence, le polypide se transforme en 8 à 10 petits corps bruns de diamètre variable ; il n'a pas été possible de voir si la dégénérescence des polypides femelles s'accompagnait de la différenciation d'une poche incubatrice. Les autozoïdes incubants peuvent présenter en même temps trois embryons dans une structure qui n'a pas pu être plus précisément identifiée (gaine tentaculaire ou poche incubatrice ?). Dans de rares cas, deux polypides peuvent coexister dans la même autozoécie, mais nous ne les avons jamais observés au même stade de différenciation ; l'un étant fonctionnel, l'autre était soit en cours de nécrose, soit en début de différenciation.

Sur la base de ces observations, la formule spécifique de détermination d'*Alcyonidium duplex*, en référence aux clés de d'Hondt (1983, K.G. 410) sera donc la suivante : I : 19-20 tentacules ; II : polypide : 880 μm ; III : caecum digestif : b ; IV : diamètre péristomial : 140 μm ; V : nombre polypidien : 1 ou 2 ; VI : épaisseur : a ; VII : substrat inerte : 1 ; VIII : bathymétrie : 2 ; IX : couleur : 1-6.

LA "DIPOLYPIDIE"

La coexistence de deux polypides dans une même autozoécie est un phénomène inhabituel chez les Bryozoaires, même s'ils ne sont pas fonctionnels simultanément ; ceci n'a en effet été observé que dans deux cas, lors de certaines métamorphoses larvaires. Chez *Alcyonidium duplex*, l'alternance des cycles polypidiens est moins stricte que chez les autres espèces d'*Alcyonidium* et de Bryozoaires en général : le polypide de remplacement devient, après une différenciation précoce, fonctionnel dès le début de la régression du polypide préexistant. Il est donc ainsi complètement formé avant que son prédécesseur n'ait dégénéré. Ceci contraste avec les phénomènes habituellement observés dans le genre *Alcyonidium*, où un polypide de remplacement demeuré au stade de la "vésicule polypidienne" ne se différencie que lorsque le précédent a fini de se nécroser. Dans ce cas, il s'écoule alors un temps de latence de plusieurs jours durant lequel l'autozoécie est dépourvue de polypide fonctionnel, et vit soit sur ses réserves, soit grâce aux métabolites qui lui sont transmis des autozoécies voisines par l'intermédiaire des rosettes interzoéciales. Chez *A. duplex*, l'absence de cette période de latence qui précède la différenciation tentaculaire chez la "vésicule polypidienne" constitue peut-être une adaptation aux conditions trophiques particulières de son habitat cavernicole (Fichez, 1990).

Les autres cas de "dipolypidie" connus chez les Bryozoaires se situent à des phases très particulières du cycle biologique des espèces qui en sont affectées. Atkins (1955) a montré que, lors de la métamorphose des Malacostèges (*sensu stricto*), la larve donnait naissance à une autozoécie ancestrulaire pourvue de deux polypides, dont on ignore si le cloisonnement est antérieur ou postérieur à l'achèvement de l'organogenèse polypidienne. Chez les Phylactolaemates, la larve libre, très élaborée et qui présente déjà une structure plurizoïdale,

est probablement le produit du "télescopage" de plusieurs phases normalement embryonnaires (d'Hondt, 1986) ; elle est constituée par un couple de polypides dans une zoécie non cloisonnée.

LA LARVE

Prouho (1892) avait signalé l'existence d'œufs en cours de maturation fixés par un pédoncule à la base du diaphragme. Nous n'avons pas pu en observer à cet emplacement, mais nous avons constaté la présence de plusieurs œufs, peut-être plus âgés, à l'intérieur même de l'autozoécie. Leur diamètre était, en général, de 40 à 70 μm , mais quelques œufs, plus gros, atteignaient 110 μm . Les embryons observés étaient incubés (dans la gaine tentaculaire ou dans une poche incubatrice ?) ; mesurant jusqu'à 210 μm de long sur 150 μm de hauteur, ils sont donc beaucoup plus grands que les prétendues larves libres (pondues dans le milieu extérieur) observées par Prouho. Ces embryons âgés avaient alors déjà acquis la forme en tonnelet, caractéristique des larves d'*Alcyonidium*, avec présence d'un anneau

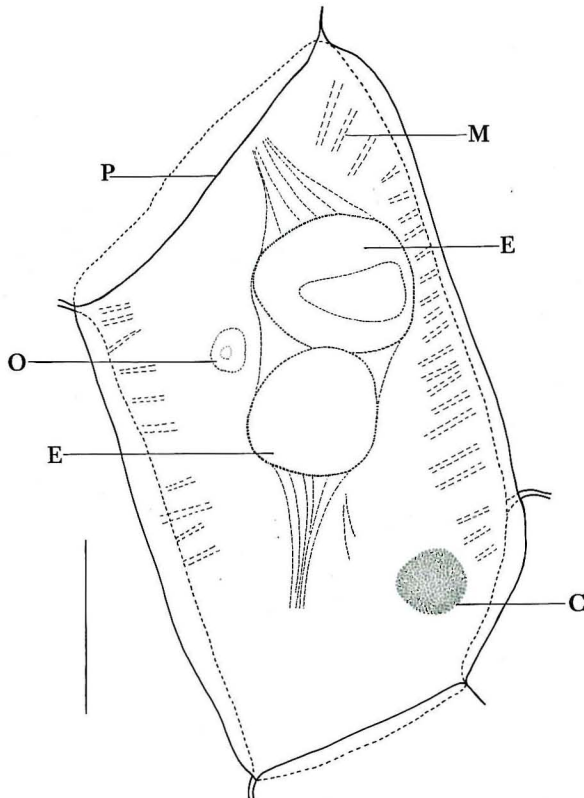


Fig. 3 : Une zoécie incubante (schématique). Échelle : 0,4 mm.
C : corps brun ; E : embryon ; M : muscles ; O : œuf ; P : paroi interzoéciale.

étroit de cellules équatoriales ciliées et un sac interne volumineux bien formé et reconnaissable par transparence. D'un point de vue morphologique, ils ne se différencient pas des larves mûres d'*Alcyonidium* décrites par Barrois (1877) et d'Hondt (1973).

Prouho avait en outre figuré une ancestrula d'*Alcyonidium duplex*, dont le diamètre serait d'environ 400 µm, ce qui est tout à fait normal pour une ancestrula d'*Alcyonidium* ; aussi pouvait-on légitimement s'étonner qu'elle soit, selon cet auteur, issue d'une larve libre de 120 µm, sachant que le diamètre d'une ancestrula d'*Alcyonidium* est normalement à peine supérieur à celui de la larve dont elle provient. L'interprétation, comme larve, de l'organisme vu par Prouho, d'une morphologie triangulaire, mobile, cilié à l'une de ses bases, est indéniablement erronée. Prouho ne semble pas avoir observé la fixation de sa larve supposée au substrat, ce qui eut constitué une preuve irréfutable en faveur de son argumentation. Or, puisque nous avons observé à l'intérieur de colonies d'*Alcyonidium duplex* des stades larvaires immatures tout à fait typiques et semblables à ceux des *Alcyonidium* "normaux" (*A. gelatinosum*, *A. polyoum*, *A. mytili*, *A. variegatum*, *A. hirsutum*), notre hypothèse est la suivante : Prouho a pris pour une larve complète un fragment de larve seulement pourvu d'une fraction de la corona (il est d'ailleurs fréquent d'obtenir des structures mobiles, identiques à celles de la "larve" de Prouho, lors de la déchirure d'un zoarium ayant endommagé des larves ; l'un d'entre nous l'a souvent constaté à Roscoff à l'occasion de recherches sur les larves d'*Alcyonidium*). Ayant observé une larve ainsi lésée, Prouho a pu être tenté d'y voir l'organisme larvaire dans son intégrité, par extrapolation à partir de la structure larvaire la mieux connue à son époque, celle du "cyphonaute", de morphologie triangulaire, aplati, cilié seulement à sa partie inférieure.

Si l'observation par Prouho d'œufs fixés sur le diaphragme est exacte, il devrait s'agir d'une forme de placentation, puisque les œufs sont alors passés de la cavité zoéciale dans la gaine tentaculaire (ou la poche incubatrice ?). Il se pose alors la question de l'origine embryologique du pédoncule de fixation ; il serait logique d'y voir l'extrémité d'une assise mésodermique nourricière entourant l'embryon, mais il paraît difficilement explicable qu'un œuf nu, passant dans un organe incubateur d'origine ectodermique, y soit réuni à la paroi par une structure mésodermique. Chez *A. polyoum*, Matricon (1963) n'a pas observé de tels pédoncules fixant les œufs et les embryons à la paroi de la poche incubatrice dont elle a étudié la différenciation, ces organismes y étant libres. Aussi demeurons-nous sceptiques sur la possibilité d'existence de tels pédoncules de fixation.

Enfin, Prouho postule que le premier polypide existant dans une autozoécie à deux polypides est spermifère, le second ovifère, avec coexistence temporaire des deux et acquisition successive des deux sexes par rénovation polypidienne. Son iconographie est convaincante, et il semble logique d'admettre chez cette espèce l'existence d'une telle protandrie.

PEUT-ON EXTRAPOLER À *A. ALBIDUM* LES CONCLUSIONS SUR *A. DUPLEX* ?

Les conclusions de Prouho quant à l'existence, chez *A. duplex*, de petites larves cyphonautes triangulaires sont certainement erronées. Qu'en est-il des larves de morphologie cyphonaute qu'il aurait également observées chez *A. albidum* ?

Le cas d'*A. albidum* peut être dissocié de celui d'*A. duplex*, le classement de cette dernière espèce dans le genre *Alcyonidium* n'étant pas discutable. Le zoarium d'*A. albidum* est anormalement disjoint et les autozoécies ont une morphologie assez spatulée ; de plus, l'orifice autozoécial est caractéristique, trifolié (Prouho, 1892) ou en forme de sabot (Hayward, 1975), alors qu'il est circulaire chez les *Alcyonidium*. *Alcyonidium albidum* a un mode particulier de croissance zoariale ; le zoarium se constitue d'abord comme un réseau de mailles, souvent monosériées, dont les vides sont ensuite comblés. Un tel ensemble de caractères, contrastant avec les critères discriminatifs habituels des *Alcyonidium*, incite à exclure *A. albidum* de ce genre, et à le considérer comme *Incertae Sedis* en attendant qu'il soit réétudié de façon sérieuse sur du matériel de préférence fraîchement récolté.

Dans ces conditions, si *A. albidum* possède effectivement une larve de type cyphonaute, ceci n'est pas en contradiction avec l'assignation de cette espèce à un autre taxon générique, et conforte la spécificité d'un type larvaire unique pour le genre *Alcyonidium*, sinon pour la famille Alcyoniidae.

AFFINITÉS SYSTÉMATIQUES

Alcyonidium duplex apparaît comme étant vicariant, en Méditerranée, d'"*Alcyonidium mytili*" (qui est lui-même un complexe d'espèces cryptiques, selon d'Hondt et Goyffon, inédit), "espèce" caractéristique des substrats durs de l'infralittoral de l'Atlantique nord, de la Manche et de la Mer du Nord. L'espèce norvégienne *A. candidum* Ryland, 1963, non retrouvée depuis sa description (l'un d'entre nous, J.-L. d'H., l'a vainement recherchée en septembre 1991 lors de dragages effectués à Marsteinen et à North Brattholmen, stations de récolte de Ryland et à la même profondeur), est elle-même probablement une espèce vicariante d'"*A. mytili*". Toutes trois présentent en commun d'avoir des autozoécies très transparentes et aplaties sur le substrat, une morphologie autozoéciale typiquement hexagonale, des parois interzoéciales blanches et fines, un polypide blanc disposé presque horizontalement.

CARACTÉRISATION DE L'HABITAT

Alcyonidium duplex a été trouvé par Prouho dans la région de Banyuls-sur-Mer sur une coquille de *Pinna pectinata* (60-80 m), bivalve qui vit sur des fonds meubles comprenant une proportion notable de vase. L'habitat correspondant au seul site dans lequel *A. duplex* a été redécouvert est *a priori* très différent de celui du type. Il s'agit d'une cavité sous-marine d'origine karstique : la vaste grotte des Trémies, localisée à 2 km à l'ouest de Cassis, qui abrite un très riche peuplement de Bryozoaires (Harmelin, 1969). Dans cette grotte à profil ascendant, qui s'ouvre vers l'extérieur entre 9 et 16 m de profondeur, *A. duplex* occupe les parties les plus reculées (40-60 m de l'entrée), obscures et surélevées (2-6 m de profondeur). Dans cet habitat cavernicole, *A. duplex* est rencontré dans deux stations.

Il est relativement abondant dans une grande salle aveugle où sa fréquence maximale est rencontrée à proximité du plafond, occupée en partie par une poche d'air. Les colonies sont

localisées surtout sur une bande de 1 à 2 m de hauteur comprise entre une frange supérieure où la roche est très claire et quasiment sans épibiose, et une zone inférieure où la roche est noircie (oxydes de Fe et de Mn) et concrétionnée par de nombreux Serpulides et Bryozoaires. Du fait d'un piégeage des eaux chaudes estivales (configuration ascendante), les écarts saisonniers de température sont atténués au niveau de cette population d'*Alcyonidium* : le minimum hivernal peut être supérieur à celui de l'extérieur de plus de 4 °C (17,3 °C versus 13,0 °C en 1988) alors que les maxima estivaux sont identiques. Par ailleurs, la salinité au niveau de la zone à *Alcyonidium* fluctue sans doute légèrement en raison de suintements sporadiques d'eau douce au niveau du plafond. La zone où *A. duplex* est abondant se caractérise par une grande pauvreté en faune associée. La plupart des colonies de Bryozoaires récoltées à ce niveau sont mortes. Toutes les espèces identifiées sont typiques des grottes obscures méditerranéennes : *Liripora violacea*, *Crassimarginatella solidula* (la plus fréquente), *Setosella cavernicola*, *Ellisina* sp., *Onychocella marioni*, *Puellina minima*, *Haplopoma sciaphilum*. Le taux moyen de couverture du substrat par *A. duplex* (évalué *in situ* en novembre 1987 avec un cadre de 20 x 20 cm subdivisé en 100 carreaux, déplacé 123 fois) est de 1 % dans la zone d'abondance maximale ; il chute à moins de 0,2 % dans la zone sous-jacente. La taille de la population de *A. duplex* semble avoir considérablement diminué depuis cette évaluation (observation de mars 1992).

Alcyonidium duplex est également présent dans la zone à nodules de Bryozoaires de la même grotte, qui constitue dans son ensemble un habitat moins extrême que la zone précé-

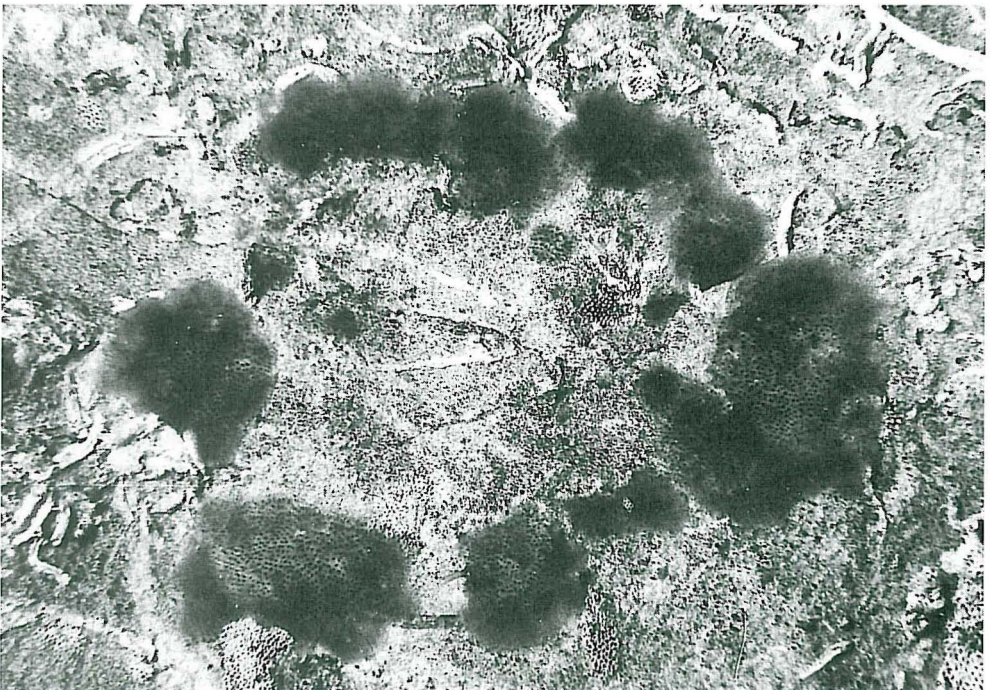


Fig. 4 : Vieille colonie fragmentée en forme d'atoll. x 1,9.

dente et qui est considérée comme intermédiaire entre les parties les plus confinées de la grotte et la zone semi-obscur (Harmelin, 1985). Dans cette zone très riche en Bryozoaires (plus de 35 espèces), *A. duplex* occupe les microcavités formées par la base des nodules et les portions de substrat qui les séparent (Harmelin, 1985 : Fig. 3), microhabitat équivalent aux chambres confinées, comme la zone précédente à *Alcyonidium*, mais qui est à l'écart des fluctuations éventuelles de salinité. Dans cette zone à nodules, *A. duplex* est absent quand le substrat fait un angle supérieur à 90 ° et son abondance (= surface couverte) augmente quand l'angle diminue, comportement inverse de celui de l'espèce dominante constructrice des nodules (*Onychocella marioni*) et de la plupart des autres espèces associées (Harmelin, 1986 ; tabl. I). Ainsi, son taux de couverture atteint 1,6-2 % quand l'angle du substrat est de 70-75 °. Il paraît donc favorisé quand une légère sédimentation restreint le développement des autres espèces. Une expérience de colonisation des substrats neufs faite dans cette même zone à nodules de Bryozoaires montre que *A. duplex* est un colonisateur relativement précoce, qui domine largement le peuplement de la phase initiale de la succession (5 ans) et qui diminue ensuite (Harmelin, 1985, 1986).

Les grands traits du microhabitat dans lequel *A. duplex* a été redécouvert sont donc : (1) aphotisme ; (2) espace non saturé ; (3) instabilité de certains paramètres : ressources trophiques précaires, fluctuations ponctuelles de la sédimentation ou de la salinité. Ce microhabitat ne diffère donc pas fondamentalement de celui du spécimen de Prouho. En effet, bien que cela ne soit pas spécifié, la coquille de *Pinna* lui servant de substrat devait être morte et le Cténostome devait encroûter une des faces internes concaves, microhabitat considéré par Harmelin (1977) comme un modèle réduit de grotte sous-marine, avec un espace libre d'où les compétiteurs les plus actifs sont éliminés et une certaine contiguïté sédimentaire.

CROISSANCE ET FORME DES COLONIES

La croissance des colonies a été suivie par macrophotographie avec échelle millimétrique d'individus marqués. L'accroissement de la taille est très lent : il n'y a quasiment pas de progression de la marge de croissance entre l'automne et la fin du printemps (11.87 - 06.88). Inversement, des portions anciennes de colonies, riches en corps bruns, peuvent disparaître dans l'espace de trois mois. La lenteur de la croissance de *A. duplex*, qui paraît toutefois moins accentuée que pour les Bryozoaires calcifiés du même habitat, est en relation avec l'extrême oligotrophie de ce milieu confiné (Fichez, 1990). À un stade jeune, la colonie de *A. duplex* a une forme arrondie (1 cm de diamètre). Il y a ensuite formation de lobes périphériques et disparition de la partie centrale ancienne. La colonie se fragmente alors en un chapelet de colonies filles plus ou moins arrondies, formant typiquement un anneau (Fig. 4). Au début de leur séparation, ces clones ont leur marge de croissance vers l'extérieur de l'anneau et les corps bruns sont concentrés sur la bordure interne. Les directions de croissance et le développement des clones deviennent ensuite plus variables et leur contour devient irrégulier ; on observe à long terme (2 ans) de nouvelles fissions, des disparitions ou, au contraire, des fusions de colonies filles (Fig. 5). Une des caractéristiques des

organismes clonaux est le rôle majeur joué par la multiplication asexuée (Jackson, 1986) ; chez *A. duplex*, la fragmentation apparaît comme un phénomène fréquent, mais, étant donné la lenteur de sa croissance, l'occupation de l'espace par ce mode de propagation doit être soumise à des délais extrêmement longs. Comme beaucoup de formes cavernicoles, cette espèce paraît être un bon exemple de la "stress-tolerant strategy" de Grime (1977).

La présence de *A. duplex* dans la seule grotte des Trémies, alors que ce type d'habitat est très fréquent le long de la côte calcaire entre Marseille et Cassis, pourrait indiquer que cette population a été fondée au cours d'une seule phase ponctuelle de recrutement et qu'elle est trop isolée pour fonctionner comme source pour une colonisation des grottes voisines (circulation quasi inexistante et faible potentiel de dispersion active des larves). Cette population pourrait, à l'extrême, avoir eu pour origine une seule propagule issue d'un habitat extérieur similaire à celui du type, et qui s'est multipliée tant par fragmentation que par voie larvaire.

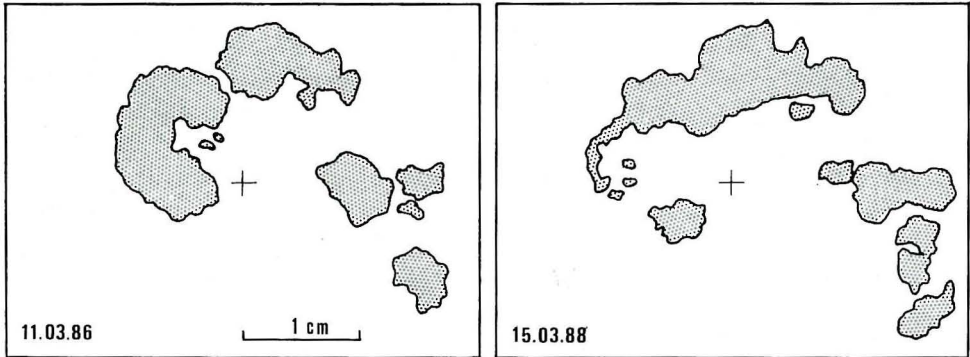


Fig. 5 : Évolution sur deux ans d'un groupe de colonies filles avec fusions et fragmentations.

REMERCIEMENTS

Les auteurs témoignent leur plus vive gratitude à M. le Professeur C. Lévi qui a bien voulu relire ce texte avant son envoi pour publication.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ATKINS, D., 1975. The cyphonautes larvae of the Plymouth area and the metamorphosis of *Membranipora membranacea* (L.). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 34 : 441-449.
- BARROIS, J., 1877. Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. *Trav. Stn. Zool. Wimereux*, I : 1-305.
- FICHEZ, R., 1990. Decrease in allochthonous organic inputs in dark submarine caves, connection with lowering in benthic community richness. *Hydrobiologia*, 207 : 61-69.
- GRIME, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111, 982 : 1169-1194.

- HARMELIN, J.-G., 1969. Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise. Faunistique et écologie. *Téthys*, 1 (3) : 793-806.
- HARMELIN, J.-G., 1977. Bryozoaires des îles d'Hyères : cryptofaune bryozoologique des valves vides de *Pinna nobilis* rencontrées dans les herbiers de posidonies. *Trav. sci. Parc. nation. Port-Cros*, 3 : 143-157.
- HARMELIN, J.-G., 1985. Bryozoan dominated assemblages in Mediterranean cryptic environments. In : *Bryozoa : Ordovician to Recent*, C. Nielsen & G.P. Larwood eds., Fredensborg, Denmark : 135-143.
- HARMELIN, J.-G., 1986. Patterns in the distribution of Bryozoans in Mediterranean marine caves. *Stygologia*, 2 (1/2) : 10-25.
- HAYWARD, P.J., 1985. Ctenostome Bryozoans. Synopses of the British Fauna, 33, Linnean Society of London : 1-169.
- HONDT, J.-L. d', 1973. Étude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 114 (4) : 537-602.
- HONDT, J.-L. d', 1977. Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenbaurs Morph. Jahrb.*, 123 (3) : 463-483.
- HONDT, J.-L. d', 1982. Développement et morphogenèse chez les Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 107 (2) "Progrès récents dans la connaissance des "Lophophoriens" : 267-289.
- HONDT, J.-L. d', 1983. Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, 14 : 1 + 1-134.
- HONDT, J.-L. d', 1986. État des connaissances sur la position phylogénétique et l'évolution des Bryozoaires. *Boll. Zool.*, 53 : 247-269.
- HONDT, J.-L. d' & M. GOYFFON, 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, Denmark : 273-282.
- HONDT, J.-L. d' & M. GOYFFON, 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). *Cah. Biol. Mar.*, 32 (4) : 487-502.
- HONDT, J.-L. d' & M. GOYFFON, 1992. Le complexe d'espèces "*Alcyonidium hirsutum*" (Fleming, 1828). Comparaison avec *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780) (Bryozoaires Cténostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 117 (1) : 45-64.
- JACKSON, J.B.C., 1986. Modes of dispersal of clonal benthic invertebrates : consequences for species' distributions and genetic structure of local populations. *Bull. Mar. Sci.*, 39 (2) : 588-606.
- MATRICON, I., 1963. Dégénérescence du polypide femelle et formation d'une poche incubatrice chez *Alcyonidium polyoum* (Hassall) (Bryozoaire Cténostome). *Arch. Zool. exp. gén.*, 102, N. et R., 2 : 79-93.
- PRÉNANT, M. & G. BOBIN, 1956. Bryozoaires. Première partie. Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes. Faune de France, 60, Lechevalier, Paris : 1-398.
- PROUHO, H., 1892. Contribution à l'histoire des Bryozoaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, sér. 2, 10 : 557-676.
- RYLAND, J.S., 1963. Systematic and biological studies on Polyzoa (Bryozoa) from Western Norway. *Sarsia*, 14 (1) : 1-59.
- ZIMMER, R.L. & R.M. WOOLLACOTT, 1977. Structure and Classification of Gymnolaemate Larvae. In : *Biology of Bryozoans*, Woollacott & Zimmer eds., Academic Press, New York : 57-89.