

56403

MORPHOGENÈSE DU TERMEN ET DES ÉPINES
DANS LES ZOÉCIES D'*ELECTRA VERTICILLATA*
(ELLIS ET SOLANDER)
(BRYOZOAIRE CHILOSTOME, ANASCA).

par

Geneviève Bobin

Laboratoire de Cytologie de la Faculté des Sciences de Paris et Station biologique de Roscoff.

Résumé

L'auteur étudie, dans les zoécies du Bryzoaire Chilostome *Electra verticillata* (Anasca, Electridae), la structure et la genèse des bords de l'aréa (termen et épines), par la morphologie et l'histologie. Le termen provient d'une voussure de la paroi dont dérivent presque synchroniquement les épines en ébauches coniques. Ces éléments acquièrent en même temps leurs complications respectives et, en particulier, les sinuosités du cadre et son repli sous-aréal sont intimement liés à l'édification de l'embase des épines, sous-jacente à leur point d'insertion. Les relations directes des épines avec les parois purement zoéciales et surtout l'absence à leur niveau de cloison porteuse de plaques de communication conduisent à les considérer non comme des hétérozoides, mais comme de simples ornements.

Des six parois d'une loge d'*Electra verticillata*, c'est la frontale la plus complexe ; outre le gymnocyste étendu et en partie poreux, elle comporte un termen (ou cadre) orné d'épines et délimitant l'aréa membraneuse ; le cryptocyste mince sous-jacent détermine le tracé de l'opésie.

Selon Prenant et Bobin (Faune de France, 1966, p. 138) : « Le bord de l'aréa porte 5 épines (rarement 6) en grande partie « chitineuses », de disposition et conformation constantes : la médiane proximale est la plus longue, mais ne dépasse que rarement et de peu la longueur zoéciale ; les autres sont paires et plus courtes. Mince et transparent, le cryptocyste est pourtant bien développé... ».

La morphologie globale des zoécies d'Anasca est bien connue, mais les renseignements sur la structure ou la genèse de la paroi et de ses ornements restent pauvres et épisodiques.

Lors d'observations en cours sur la calcification des parois chez *E. verticillata*, il m'est apparu nécessaire, pour une meilleure compré-

hension du problème, d'approfondir certains points de l'élaboration morphologique, concernant notamment les épines et leur aire d'implantation.

Les résultats recueillis pour cette espèce sont issus pour une part de l'examen, en montages *in toto*, d'extrémités jeunes de rameaux fixés dans des liquides préservant les localisations calcaires. Les coupes histologiques se rapportent à des pièces analogues mais surtout à d'autres fixées dans des mélanges décalcifiants.

Les bourgeons terminaux de rameaux sont variables en taille et en degré d'organogenèse. Les uns, courts, se limitent environ à la moitié de la longueur d'une zoécie adulte et se rencontrent fréquemment au bout des pousses libres, à deux couches zoéciales adossées, appartenant à des touffes plus ou moins florissantes. A taille égale, certains de ces bourgeons sont très jeunes et peu évolués, d'autres sont au contraire nantis de différenciations visibles (amorce de l'aréa, du termen, de 1 à 3 épines et, dans les cas extrêmes, d'un gymnocyste en cours de calcification.

Les autres ont acquis la longueur, mais non la largeur, d'une zoécie adulte ; ils sont à peu près dépourvus d'une morphogenèse appréciable en vue totale, sauf l'indice d'un gymnocyste proximal s'édifiant, en deux volets, à partir des parois latérales plus précoces. Ces bourgeons longs caractérisent de préférence les rameaux à un seul plan zoécial qui adhèrent à la base des algues *Gracilaria* et sont issus récemment des stolons basaux. Ces rameaux ont un âge physiologique moins avancé que ceux des touffes. Des termes de transition existent dans les deux types, croissance et spécialisation n'allant pas nécessairement à la même vitesse.

Pour les rameaux observés *in toto*, le degré d'évolution des parois du cystide est immédiatement appréciable et l'on n'évoquera ici que des zoécies jeunes.

Pour étudier la formation d'un nouveau cystide, donc de ses parois et ornements, il faudra sérier les stades pour chaque élément pris isolément, sans vouloir rattacher rigoureusement sa propre genèse à celle de l'ensemble.

Si les détails morphologiques externes n'ont pas une genèse parfaitement synchrone, il reste qu'*E. verticillata* est favorable à un classement approximatif de l'ordre d'apparition des zoécies, grâce à leur disposition en rangées transversales de plus en plus âgées si l'on s'éloigne de la pointe de croissance des rameaux. Cette coordination permet d'examiner sur deux à cinq rangées successives (selon que les bourgeons sont courts ou longs) une morphogenèse plus ou moins hâtive, mais à peu près sériée d'avant en arrière et complète. La croissance plus lente des rameaux à bourgeons longs est commode pour recueillir certains stades de transition.

Signalons enfin que dans les régions jeunes, les bourgeons ou les zoécies d'une rangée transversale donnée ne sont pas tout à fait équivalents en âge ni en degré de construction. Le léger décalage résulte d'une certaine autonomie des files zoéciales longitudinales ; les files, accolées régulièrement et ordonnées en rameaux cohérents, peuvent en effet provenir d'origines diverses (voir Bobin et Prenant, 1960).

OBSERVATIONS

1° Étude des montages in toto (Fig. 1, 2 et 3, II).

Les jeunes rameaux ont été montés au baume du Canada avec ou sans coloration préalable. L'alizarine, utilisée pour d'autres buts, a fourni des contrastes utiles ; un léger bleu de toluidine a été aussi appliqué.

Il faut souligner que le modelé complexe des éléments qui bordent l'aréa mène à des difficultés d'interprétation, nées d'illusions optiques et de la confusion des plans. Il est cependant nécessaire d'en démêler les lignes essentielles pour pratiquer ensuite une lecture claire des coupes histologiques.

La figure 1-I représente l'extrémité d'un rameau à double assise, dont un seul plan zoécial a été dessiné. Les bourgeons courts terminaux (Fig. 1-I, Z_1 à Z_3) possèdent des cloisons latérales en train de se calcifier, dont les plaques de communication (septules) sont visibles non loin de la jonction avec la paroi basale ; le gymnocyste frontal n'est pas encore apparent. L'aréa s'organise dans sa partie proximale et l'on distingue les ébauches minimales des trois épines de cette région, dont la médiane.

La rangée de jeunes zoécies dont sont issus les bourgeons (Fig. 1-I, Z_4 à Z_6) offre un large progrès dans l'établissement des structures ; le sommet des zoécies prend forme et ainsi se distingue déjà un croissant distal (cd) qui commence à se calcifier. L'opercule est en place mais il n'est ni achevé ni ouvert ; le gymnocyste poreux frontal (gy) est bien défini. Les épines distales (Ed) apparaissent discrètement. Les trois proximales (Em et Epm) s'alignent mieux que précédemment sur le bord de l'aréa par suite de la croissance globale des zoécies ; elles ont grandi, surtout la médiane, et leur aire d'implantation (ai) commence à se singulariser. Le termen (ter) et ses dépendances se sont légèrement modifiés.

Les premiers stades de morphogenèse seront décrits d'après la même préparation dont la figure 1-I donne en partie référence. Pour faciliter l'exposé j'ai désigné les bourgeons et zoécies de Z_1 à Z_6 .

Les étapes morphogénétiques que l'on va commenter sont ordonnées relativement à l'épine médiane surtout et dans le sens évolutif des zoécies ; les autres épines, moins hâtives dans leur développement, pourront fournir des termes de transition ou de comparaison. De toutes façons les épines sont indissociables des structures avoisinantes dont elles dérivent, et on devra faire état de ces dernières.

Il faut justement préciser que, lors d'une étape préalable, le bord proximal de l'aréa est déjà indiqué par une fine ligne en arc de cercle, jalonnée de noyaux épidermiques serrés, si on l'observe en coupe optique ; c'est le premier indice de partage de la paroi frontale entre

ce qui sera le gymnocyste rigide de la zone déprimée et souple de l'aréa. Il s'agit d'une simple courbure locale du tégument qui équivaut au premier tracé, uni et continu, du termen. Puis rapidement se remarque une autre ligne doublant la précédente du côté aréa ; il s'agit, je suppose, du cryptocyste (cr) qui paraît n'être, à première vue, que le bord repley du nouveau termen (ter), plongeant tout d'abord sous la membrane frontale (Fig. 1-I, Z_1 - Z_2), puis se redressant ensuite en lame plus horizontale, comme le fait penser un ressaut signalé par une ligne intermédiaire (Fig. 1-I, Z_3).

Première étape (Fig. 1-I et II, Z_1 à Z_3).

La première indication d'une épine dans les bourgeons terminaux est une légère boursouffure localisée figurant, selon son orientation, soit une palette évidée en cuiller (Epm), soit une bosse conique (Em). Cette surélévation semble enjamber la limite du jeune termen et contracter des liaisons avec des structures logées sous la membrane frontale. En fait les ébauches ont une forme simple en petit cône (Fig. 1-II, Em) et les lignes dessinées correspondent en partie à des aberrations optiques sauf peut-être un méplat indiquant l'entraînement du côté aréal d'un peu de membrane frontale. A ce stade, la base du cône dépasse rarement la limite inférieure du termen et on ne distingue pas encore à son extrémité libre de zone de prolifération bien définie.

Deuxième étape (Fig. 1-I et III, Z_4 à Z_6).

Dans les jeunes zoécies, mères des bourgeons terminaux, le termen devient ondulé dans ses contours ; il forme un rebord dont l'apparence de bourrelet festonné est due à sa croissance sinueuse, à ses replis et à son imprégnation en produits calcaires. Une lame de cryptocyste s'est développée par rapport au bourgeon Z_3 . En III (= Z_6) elle est marquée d'une ligne d'ombre signalant sans doute le passage entre une partie plongeante et une redressée. Corrélativement les 3 épines proximales ont évolué et on aperçoit deux nouvelles ébauches d'épines distales (Fig. 1-I, Z_{5-6}). Les proximo-marginales sont soit équivalentes à l'ébauche médiane de Z_2 , soit plus avancées puisque certaines d'entre elles (en III) ont une zone apicale (ponctuée) de blastogenèse, correspondant exactement à la pointe du cône primitif. Le dessin de ce cône reste d'ailleurs repérable (III, Epm) et sa base annulaire demeure liée au rebord du termen. L'épine médiane s'est accrue sensiblement par l'apex.

Le fait nouveau de cette étape est l'amorce de ce que je nomme « l'aire d'implantation ou embase » des épines. En effet, si l'insertion sur le termen n'est autre que la base du cône primitif, des modifications s'opèrent dans la région qui lui est inférieure ; déjà visible pour les épines proximo-marginales, une aire claire (ai) de dimension importante s'observe, pour l'épine médiane, au niveau du gymnocyste, dans une portion homogène, sans pores et encore très peu touchée par la calcification ; cette aire fait figure d'une sorte de pore géant. Souvent rien n'est visible par transparence (cas de la figure 1-III, ai) ; ou bien on discerne des prolongements basaux de l'épine (cas de la figure 1-I, Z_6).

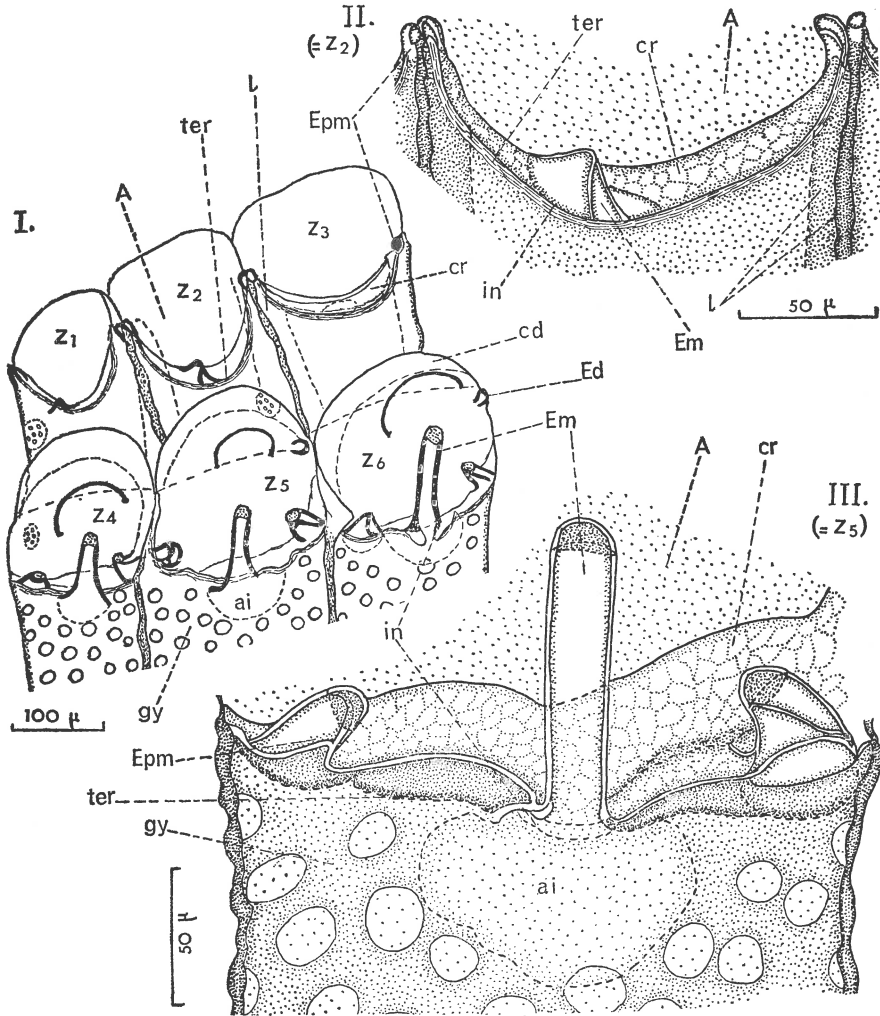


FIG. 1

Premières étapes de morphogenèse des contours de l'aréa, en vue frontale (montage *in toto*, après alizarine vitale et alcool-chloroforme).

I: extrémité d'accroissement d'une pousse libre (1 seul plan zoécial est représenté et les jeunes épines sont soulignées de traits épais). De Z_1 à Z_6 : esquisse du bord proximal de l'aréa avec ébauches du termen, de son repli et des 3 épines locales; de Z_4 à Z_6 : progression des structures précédentes et organisation de l'opercule, du sommet de l'aréa (limitée par le croissant distal) et d'épines distales. II et III: images grossies du bord proximal de l'aréa des zoécies Z_2 et Z_5 .

A: aréa membraneuse; ai: aire d'implantation ou embase de l'épine; cd: croissant distal; cr: cryptocyste; Ed: épine distale; Em: épine médiane; Epm: épine proximo-marginal; gy: gymnocyste frontal et pores; in: insertion de l'épine sur le termen; l: parois latérales, avec ou sans septules visibles; ter: termen ou cadre. Z_1 à Z_6 : désignation des zoécies.

Troisième étape (Fig. 2-I).

Cette étape a trait aux zoécies de troisième rang (non dessinées sur la figure 1-I). L'épine médiane a doublé la longueur qu'elle avait

en Z_5 en élargissant sa base et s'effilant vers la pointe, où demeure une zone de blastogenèse. Les proximo-marginales ont un blastème terminal actif tout comme les distales, plus petites et plus jeunes.

La calcification globale de la zoécie progresse et le termen a acquis un modelé complexe, malaisé à décrire. Déjà, dans ses parties sans épines, diverses courbures marquent des festons ; à la base des épines se dessinent des anneaux ou des branches paraissant croisés ou superposés selon les plans de la mise au point. Vers le socle de l'épine médiane, les structures du point d'attache avec le termen et de l'aire d'implantation sous-jacente se précisent.

Dans l'imbroglio des lignes, on discerne l'image du cône primitif surplombant le termen et s'inscrivant en surimpression sur le cryptocyste. Mais ce cône a acquis maintenant des prolongements de ses parois dont l'image, courante pour les épines adultes, est celle de la figure 2-I, ai : sorte de fer à cheval, illusoire d'ailleurs, et dû au renversement de l'épine contre l'aréa, par pression de la lamelle.

La zone de redressement du cryptocyste est marquée par une ligne ombrée ; l'aire d'implantation de l'épine affirme ses contours, grands pour la médiane mais visibles aussi (à gauche de la figure) comme emplacement d'une proximo-marginale non représentée.

Quatrième étape (Stade adulte, Fig. 2-II et Fig. 3-II).

Que signifie au juste l'aire d'implantation basale de l'épine qui semble mordre sur le gymnocyste frontal inférieur au termen ? Pour l'expliquer, j'ai dessiné partiellement une zoécie adulte vue presque de profil et dont le montage sous lamelle a provoqué un léger éclatement qui a décollé l'embase de l'épine médiane. Tout ce qui, lors de la mise au point, est visible en plans superficiels, est tracé en traits pleins ; ce qui occupe des plans plus profonds, aperçus par transparence, est en traits discontinus. Le décollement s'est fait à l'emporte-pièce en séparant nettement l'embase de l'épine du gymnocyste environnant, sans entraîner de lésions annexes. L'épine a ainsi basculé, perdant son attache superficielle, mais conservant un arrimage symétrique incrusté en profondeur, de l'autre côté du termen ; les lignes qui semblent prolonger à ce niveau le bord interne et basal de l'épine en témoignent.

D'autre part, parmi les méandres du termen, on perçoit par transparence une sorte d'anneau (in) qui est l'insertion véritable de l'épine sur le bord du cadre, en son point d'ébauche primitif. C'est pourquoi il faut distinguer « l'insertion » de l'« embase », formation secondaire qui colonise un territoire de gymnocyste frontal et certainement aussi un territoire analogue plus profond. Le tout ressemble, dans l'espace, à un entonnoir renversé ; le tube de l'entonnoir rappelle l'épine, son raccord avec la partie évasée figure l'insertion sur le termen, la partie évasée elle-même représente l'embase creuse dont il faudra préciser les relations anatomiques avec les éléments voisins.

Je me suis assurée de la forme en volume de cette embase en disséquant sous la loupe des zoécies adultes, préalablement colorées au bleu de toluidine. La zoécie étant débarrassée du polypide, j'ai dégagé le gymnocyste frontal et le termen et j'ai réalisé un montage

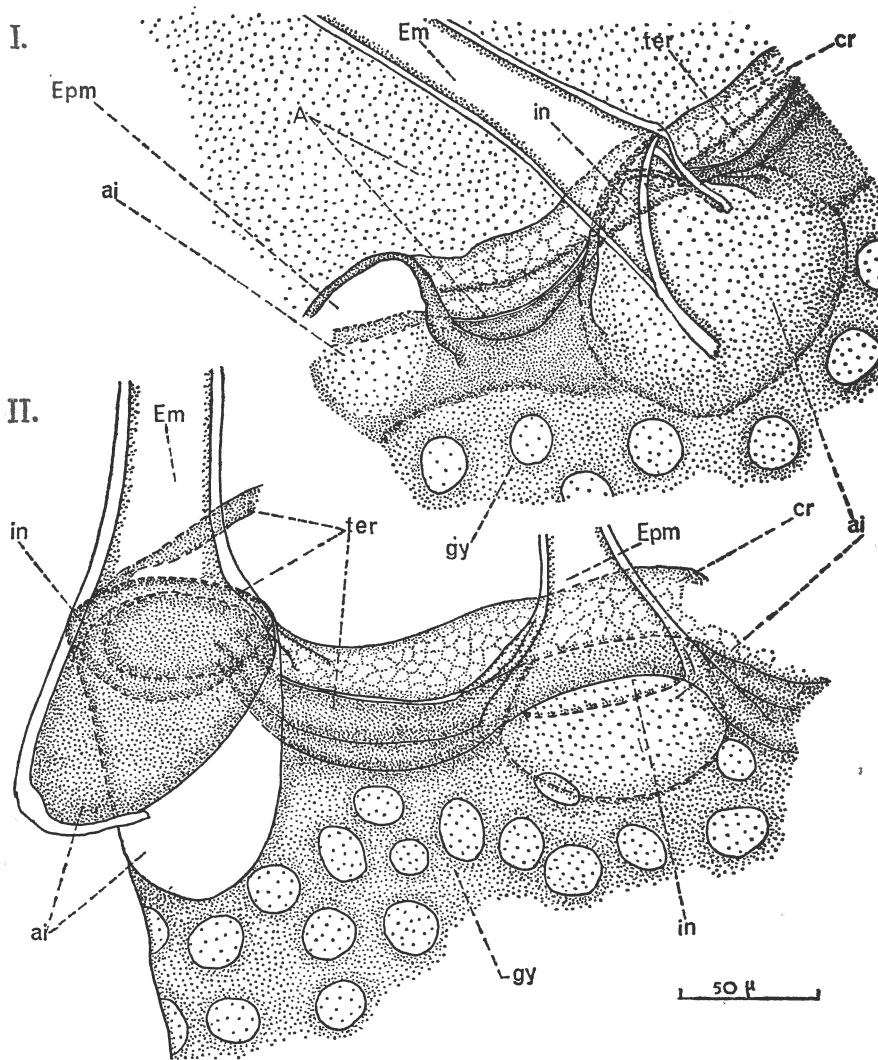


FIG. 2

Etapes plus poussées de la morphogénèse du bord proximal de l'aréa (même technique).

I : vue frontale partielle d'une zoécie jeune (située au 3^e rang du rameau); l'épine médiane possède encore une zone de blastogénèse terminale, non représentée. II : profil partiel d'une zoécie adulte; l'embase de l'épine médiane est soulevée par éclatement circonscrit de la paroi calcifiée.

A : membrane de l'aréa et son point de raccord avec le termen; ai : aire d'implantation ou embase de l'épine; cr : cryptocyste; Em : épine médiane; Epm : épine proximo-marginale ou son emplacement; gy : gymnocyte frontal et pores; in : insertion de l'épine sur le termen; ter : termen ou cadre.

permettant d'examiner l'intérieur de cette région (Fig. 3-III). Il s'avère que l'embase de l'épine est bien un socle en entonnoir et que la paroi interne de celui-ci, logée en profondeur sous l'aréa, marque un relief sensible dans la cavité cystidienne (psa). Il s'agit d'un retournement du termen et c'est pourquoi certains méandres de celui-ci sont perçus,

en vue frontale, soit au-dessus, soit au-dessous de la base de l'épine. De plus, les pores du gymnocyste, plats en surface, montrent à l'envers des parois en relief. Les coupes histologiques sont démonstratives à cet égard (Fig. 3-I, gy).

2° Étude histologique.

A) Stades très jeunes (Fig. 3-III et 4).

L'épiderme des zones de blastogenèse des bourgeons zoéciaux (Fig. 3-III), est analogue à ce que l'on connaît ailleurs chez les Gymnolèmes (par exemple Bobin 1958, pour des Cténostomes ; Lutaud 1961, pour le Chilostome *Membranipora membranacea*). Seules, la forme et la disposition des cellules diffèrent ici quelque peu. Moins jointives à leur début, elles ne forment pas un pseudo-épithélium d'aspect plus ou moins palissadique. Ce sont plutôt de longues gouttes pendantes en navettes, reliées entre elles, seulement sous la surface du mince ectocyste, en un film protoplasmique fait de leurs fins prolongements réunis. Pour le reste, on y retrouve les noyaux globuleux à gros nucléoles et le partage du cytoplasme en deux plages : l'une, très basophile, périnucléaire et basale, est riche en ribonucléines, l'autre, claire et apicale, renferme des vacuoles et des grains en rapport avec la production de l'ectocyste. Cette image de l'épiderme jeune se retrouve dans tous les points de morphogenèse active.

La figure 4-I représente une coupe frontale, partielle et légèrement oblique de la région aréale d'un bourgeon. En partie tangentielle à la surface, la section intéresse les contours proximaux de la nouvelle aréa et les ébauches des trois épines de ce secteur. Les deux épines proximo-marginales (Epm) indiquées en haut de la figure (et surtout à droite) se signalent par une courbure plus riche en cellules épidermiques. L'épine médiane (Em) est un peu plus développée. Ce stade correspond à l'image morphologique de la figure 1-I, Z₂.

À l'origine, une épine est un soulèvement de l'épiderme, coiffé d'un ectocyste fortement épaissi (ece) présentant une infime dépression en cuiller, face à l'aréa ; dans cette zone est assurée la continuité avec la membrane frontale. L'orientation de la coupe permet de très bien distinguer à l'immersion, au cours de la mise au point, le relief de la voussure du tégument dans la bordure la plus proximale de l'aréa ; les cellules épidermiques sont agencées en une sorte de bourrelet, recouvert, en surimpression, par l'ectocyste local en couche mince, superficielle et uniforme. C'est l'esquisse du termen (ter) dont on constate la continuité avec l'insertion de l'épine (in) ; sa voussure primitive n'est décelable qu'en cet endroit, le reste de la coupe passant plus profondément dans le bourgeon ; en effet l'épiderme apparaît, à droite et à gauche, en coupe franche ou par transparence, mais le centre de la section intéresse le contenu mésenchymateux du cystide : petites cellules péritonéales fusiformes sous l'épiderme (mp) et autres éléments diversifiés à inclusions variables, granuleuses ou vacuolaires (m).

Contre le bord interne du termen et dans un plan plus profond,

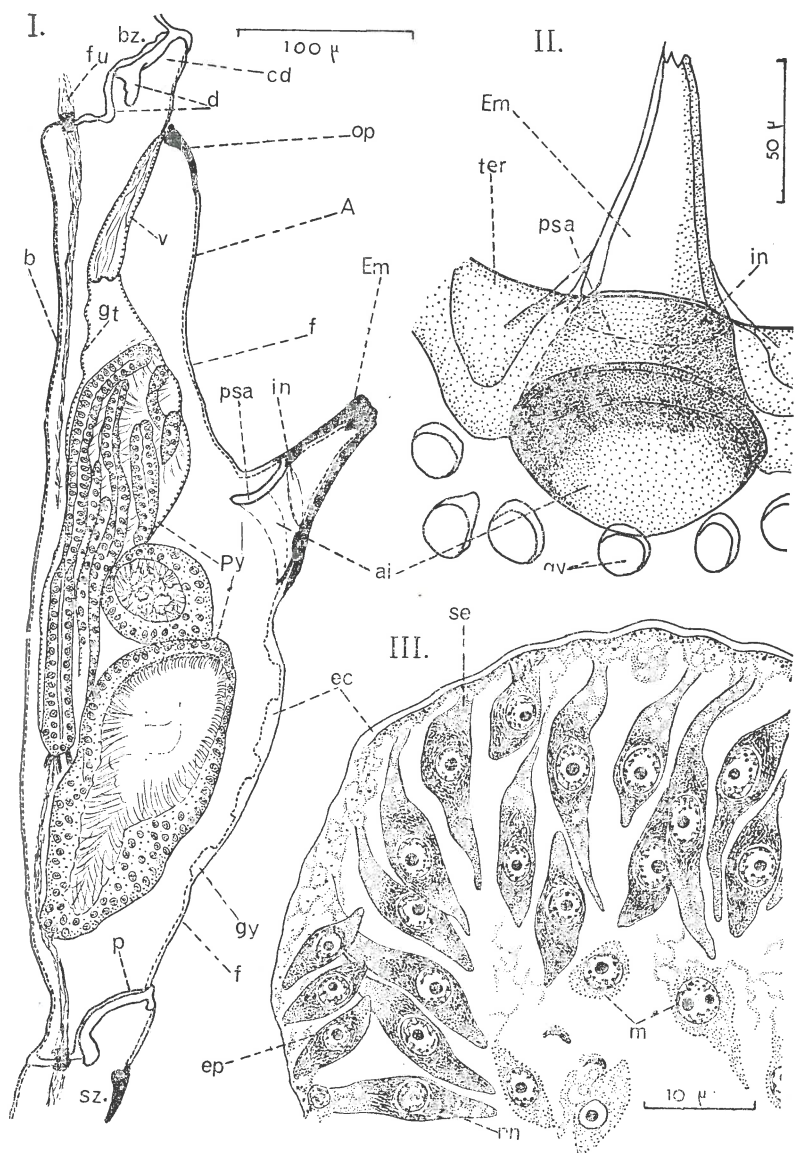


FIG. 3
Détails anatomiques et structuraux.

I : coupe médio-sagittale d'une zoécie adulte décalcifiée (Duboscq-Brasil, triple coloration de Prenant). II : vue, *in toto*, par l'intérieur, du termen et de l'épine médiane (alcool-formol neutre, bleu de toluidine) ; remarquer le relief en entonnoir de l'embase de l'épine et celui des parois des pores examinés à l'envers. III : coupe frontale de l'extrémité d'un jeune bourgeon terminal montrant la structure de l'épiderme (Duboscq-Brasil, triple coloration de Prenant). L'opercule et la paroi de l'épine sont sidérophiles ; sur le reste de la zoécie, l'ectocyste est représenté en double trait, tenant compte de son épaisseur variable (en I).

A : membrane de l'aréa ; ai : aire d'implantation ou en embase de l'épine ; b : paroi basale ; bz : base de la zoécie supérieure ; cd : croissant distal ; d : paroi distale ; ec : ectocyste ; Em : épine médiane ; ep : épiderme ; f : paroi frontale ; fu : funicule et plaque de communication ; gt : gaine tentaculaire ; gy : gymnocyte frontal et pores (vus à l'envers en II) ; in : insertion de l'épine sur le termen ; m : mésenchyme embryonnaire ; op : opercule ; p : paroi proximale ; psa : paroi sous-aréale de l'embase en entonnoir de l'épine ; Py : polypide rétracté ; rn : ribonucléines ; se : sécrétions en rapport avec l'ectocyste ; sz : sommet de la zoécie inférieure ; ter : termen ; v : vestibule.

existe une bande de cellules épidermiques qui semblent être l'amorce du cryptocyste (cr).

Les dessins II et III (Fig. 4) montrent, à propos du bourgeon zoécial adossé au précédent et vu davantage de profil, des stades sensiblement équivalents des mêmes épines. Ils ont l'intérêt de mettre plus clairement en évidence la forme conique primitive des ébauches dont seule la pointe est arasée par la coupe. La section, très superficielle, respecte en effet la presque totalité de l'ectocyste des épines et même celui des parois dont seul l'épiderme est visible à l'exclusion du mésenchyme sous-jacent ; un lambeau cuticulaire aréal demeure même en II (A). L'insertion annulaire sur le termen (in) est nette ; l'aire d'implantation plus basale en socle n'est pas encore repérable.

B) *Stades intermédiaires et adultes* (Fig. 3-I et 5).

Les stades intermédiaires entre les premières ébauches aréales et les différenciations adultes, déjà étudiés morphologiquement, seront très brièvement évoqués dans le sens histologique.

Une fois dépassées les phases primaires de mise en place des éléments essentiels, une croissance rapide intervient et la description touchant des zoécies adultes, juste terminées et encore très jeunes, suffit à élucider quelques détails encore inexpliqués. Les tissus, surtout l'épiderme, perdent vite leur caractère embryonnaire d'origine et s'affirment très tôt dans leur rôle fonctionnel et morphogène ; cet état se stabilise pour un temps et ne s'effacera que dans les zoécies plus âgées situées, dans le rameau, en arrière de celles que nous examinons ici. Le vieillissement tissulaire sera révélé par un changement de forme des cellules, une diminution de leur taille (cytoplasme et noyaux), la disparition de la basophilie et l'appauvrissement des inclusions.

L'histogenèse qui suit les étapes originelles peut se résumer ainsi pour le termen et ses épines : une fois esquissé le bord retourné du termen et définie l'insertion annulaire des épines, les cellules épidermiques locales prolifèrent, s'étirent, s'organisent et secrètent. Tandis qu'un blastème apical répond de l'allongement de l'épine, les parois de celle-ci sont garnies de cellules épidermiques basophiles très effilées, simulant des fibres. Des cellules identiques foisonnent sous l'insertion de l'épine et s'agencent de telle sorte qu'elles préfigurent l'entonnoir creux qu'elles doubleront intérieurement tout en élaborant son ectocyste ; il y a continuité entre cet épiderme assez spécialisé et celui, plus banal dans sa forme, des régions voisines. La cavité de l'épine et de son embase est occupée progressivement par des éléments mésenchymateux.

Les figures 3-I et 5-I sont relatives à des coupes zoéciales médio-sagittales, passant par l'épine médiane.

L'épaisseur du fourreau d'ectocyste des épines est considérable comparée à celle du revêtement cuticulaire sur le reste de la zoécie (voir Fig. 3-I, ec). De plus sa colorabilité globale est différente et rejoint celle de l'opercule (*grosso modo* rouge contre bleu après un Mallory et noir par sidérophilie contre vert pour un trichrome de Prenant). Toutefois l'analyse à fort grossissement conduit à constater

que l'ectocyste général est toujours limité par une pellicule externe plus sombre, en continuité avec l'enveloppe superficielle de l'épine, vers sa jonction avec la membrane aréale (Aec) comme en direction du gymnocyste frontal et, cette fois, avec des transitions plus ménagées.

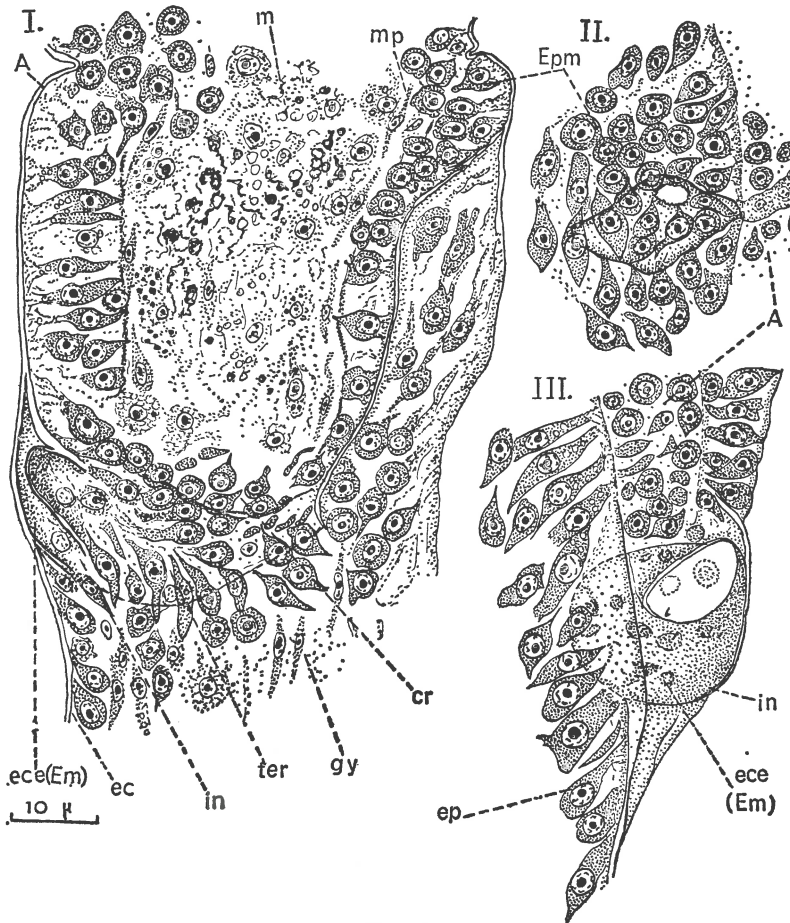


FIG. 4

Premiers stades de l'histogenèse du bord proximal de l'aréa (Duboscq Brasil-Mallory).

I : coupe frontale partielle, superficielle et légèrement oblique d'un bourgeon terminal zoécial. Ebauche du termen et des 3 épines proximales. II et III : coupes du bourgeon adossé au précédent et vu davantage de profil ; on distingue mieux la forme en cône des nouvelles épines.

A : limite ou emplacement de l'aréa membraneuse ; cr : ébauche du cryptocyste ; ec : ectocyste banal ; ecE : ectocyste épaissi des ébauches d'épines ; Em : épine médiane ; ep : épiderme ; Epm : épine proximo-marginale ; gy : emplacement du gymnocyste frontal ; in : insertion de l'épine sur le termen ; m : mésenchyme central du bourgeon ; mp : mésenchyme péritonéal (petites cellules fuselées sous-épidermiques) ; ter : ébauche du termen et de son repli.

De plus, une couche interne plus ou moins importante de l'ectocyste de l'épine conserve les affinités habituelles pour le bleu de méthyle ou le vert lumière ; cette couche est en rapport direct avec son homologue sous-pelliculaire de l'ectocyste normal.

Ces qualités tinctoriales sont précieuses pour interpréter le détail des liens de l'épine et surtout de son embase avec les structures environnantes, très lisibles sur la figure 5-I.

L'ectocyste de l'épine offre un épaississement au point d'insertion (in) et cette zone, qui appartient au termen, reflète le repliement primitif de ce dernier. L'aire d'implantation en entonnoir (ai) dont on reconnaît la coupe des parois, doit être commentée.

La paroi inférieure, la plus simple, n'est qu'une différenciation du gymnocyste singularisée par la sidérophilie de l'ectocyste dont l'épaisseur, assez forte, s'amenuise progressivement vers le bas. La région où la couche interne de cet ectocyste devient plus haute que l'externe détermine la limite inférieure de l'aire d'implantation et le passage vers la partie poreuse du tégument ; ainsi, la zone située entre ce point et l'insertion de l'épine mérite-t-elle le nom de « faux pore » de l'épine.

Dans la paroi supérieure et juste en avant de l'insertion annulaire, on constate, qu'outre la continuité superficielle déjà mentionnée, la couche profonde de l'ectocyste subit un partage à la jonction entre le revêtement cuticulaire de l'aréa et celui du termen, donc de l'épine ; ce repli interne, sous-aréal (psa), est bordé sur ses deux faces de cellules épidermiques et constitue le support squelettique que la paroi de l'aréa ne peut fournir à ce niveau.

Il est possible que ce repli représente la lame plongeante du cryptocyste. Je préfère réserver mon opinion, d'autant que je ne suis pas en mesure, pour l'instant, de me prononcer sur la lame transparente redressée, très fragile et seulement vue avec certitude dans les montages totaux. Le cryptocyste pose un problème en soi, que j'aborderai à une autre occasion et sur un matériel plus favorable, à cet égard, que l'*E. verticillata*.

En complément (Fig. 5-II), un dessin de coupe longitudinale d'épine distale montre des faits analogues aux précédents, sous une orientation plus oblique. Il a pour but de révéler en place le calcaire des parois après fixation à l'alcool 95° et réaction de von Kossa ; celle-ci est figurée en points noirs, disséminés ou rassemblés au sein de l'ectocyste, à l'exclusion d'une membrane superficielle qui demeure molle ; en fait, les grains Kossa + sont plongés dans du calcaire cristallisé (je m'en suis assurée par un examen en lumière polarisée) moins dense dans la paroi proximale de l'épine tubulaire (coupée ici tangentiellement) que dans son embase dont l'aire (ai) s'étend entre sa limite frontale et le repli sous-aréal (psa).

Sans empiéter sur les résultats destinés à un autre travail, je peux préciser dès maintenant l'emplacement du calcaire dans la paroi zoéciale d'*E. verticillata*. Celui-ci imprègne la totalité de la couche profonde, généralement plus épaisse, de l'ectocyste, en laissant indemnes sa surface externe membraneuse et bien entendu le revêtement souple de l'aréa. Sa répartition épouse intimement tous les accidents de forme de l'ectocyste. Il suffit de comparer à ce propos la coupe que l'on décrit avec les figures 3-I et 5-I, concernant des pièces décalcifiées.

De plus, la substance de l'ectocyste décalcifié s'apparente, dans sa morphologie, à celle qu'on connaît chez les Cténostomes, et comporte

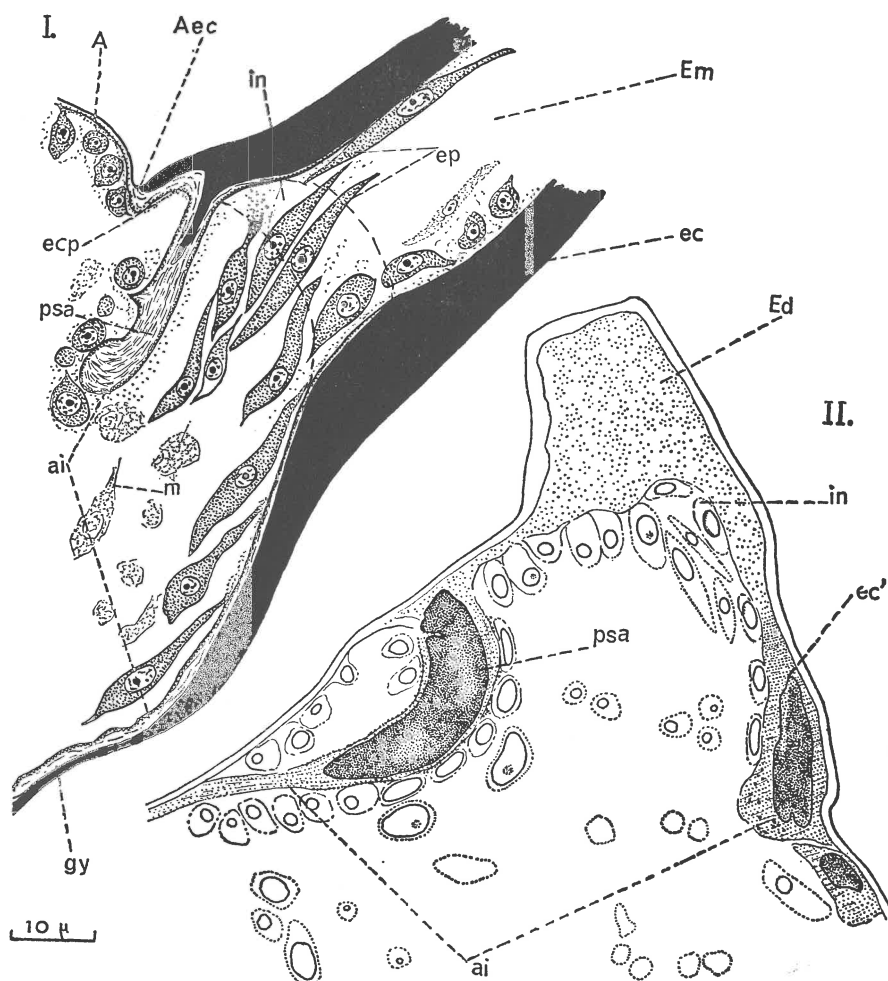


FIG. 5

Coupes d'épines adultes vers leur base.

I : coupe médio-sagittale d'une épine médiane après dissolution du calcaire (Duboscq-Brasil-Mallory). II : coupe longitudinale oblique d'une épine distale (alcool 95°, réaction de Von Kossa); les ponctuations noires représentent des grains Kossa+, soit massés, soit disséminés dans des zones de calcaire cristallisé.

A : membrane souple de l'aréa et son épiderme; ai : aire d'implantation de l'épine (coupes des parois de l'embase); Aec : continuité superficielle des cuticules de la membrane aréale et de l'épine; ec : ectocyste décalcifié très épais limitant l'épine et gagnant une portion du gymnocyste (emplacement du faux pore de l'épine); ec' : même ectocyste calcifié; ecp : zone de partage de l'ectocyste de l'épine entre la cuticule de l'aréa et la paroi sous-aréale de l'embase de l'épine; Ed : épine distale; Em : épine médiane; ep : épiderme (remarquez les longues cellules qui garnissent les parois de l'épine et son aire d'implantation); gy : gymnocyste frontal; in : insertion de l'épine sur le termen; m : mésenchyme; psa : paroi sous-aréale de l'embase en entonnoir de l'épine.

des strates parallèles à sa surface. Au contraire, sous son aspect normal calcifié, elle est striée perpendiculairement à sa surface; cela est dû à la disposition des cristaux, mais cette question n'est pas notre propos.

La confrontation des images de l'ectocyste un peu particulier du fourreau de l'épine, après décalcification ou non (Fig. 5), appelle quelques remarques. En effet, une colorabilité intense ou une sidérophilie inhabituelles atteignent, dans les conditions banales de l'histologie, presque toute son épaisseur, à peu près uniquement d'ailleurs dans les parties en contact avec le milieu extérieur.

L'épine est dite « chitineuse ». Sa rigidité relative provient peut-être de cette qualité dans sa région libre et se trouve, vers la base, renforcée par l'imprégnation en calcaire.

On sait *grosso modo* que l'ectocyste fondamental des Bryozoaires est constitué en majorité de protides, même de sléro-protides et d'une certaine dose de chitine (Saudray et Bouffandeau 1955 et 1958, Schneider 1957, Roche, André et Covelli 1963); il est probable que la nature chimique du fourreau durci de l'épine, indépendamment du calcaire, est un peu différente de celle du revêtement général.

CONCLUSION

Si Calvet (1900) range les épines de Chilostomes parmi les zoïdes abortifs, Borg (1930), Voigt (1939) ou Cori (1941) en font de simples protubérances des couches calcaires du cystide. Silén (1942) objecte avec raison que ces opinions ont été adoptées sans discussion. Se posant la question à propos des Membraniporidae (au sens large), il considère que les épines sont, dans beaucoup de cas, des hétérozoïdes très simplifiés; sa thèse repose sur les arguments suivants :

- remplacement possible, dans quelques espèces, d'un aviculaire par une épine ;

- cas fréquents d'épines portant une petite aréa membraneuse terminale, non frontale, comme il est normal dans les autres zoïdes, et l'auteur s'interroge sur ce point ;

- présence répandue à la base des épines d'une forte constriction de leur lumière dont les bords évoquent une cloison peut-être assimilable à celles qui séparent les zoïdes normaux.

Aucune solution définitive n'est cependant apportée ; pour y parvenir il faudrait procéder à une large prospection comparée de caractère histologique tant, chez les Bryozoaires, la diversité est de règle.

Toutefois, à mon avis, les résultats obtenus dans le cas précis d'*Electra verticillata* prouvent que les épines sont ici de simples ornements émanant du termen.

Je considère que la définition d'un hétérozoïde de Chilostome, quelles que soient les altérations de sa morphologie, repose sur la présence d'une cloison porteuse de plaques de communication, établie au moment du bourgeonnement. Or, il n'existe ici aucune cloison de ce genre au point primitif de l'ébauche, donc celui d'insertion correspondant à la constriction évoquée par Silén et les paroïs, secondairement établies de l'embase, même avec leur repli sous-aréal, représentent, sans plus, un squelette de soutien local. Au total, une

épine d'*E. verticillata* provient d'un soulèvement initial du bord en voussure du termen, entraînant sur sa face aréale un méplat réduit de membrane frontale ; la boursofflure est déjà revêtue d'un ectocyste épais. Les traces de cette première ébauche conique se retrouvent dans les stades suivants jusqu'à l'adulte. Dès le début, la base annulaire du petit cône équivaut à son insertion sur la convexité du termen replié.

Le sommet du cône se garnit, rapidement et indépendamment du fragment de revêtement aréal (voir (Fig. 1-III, épines proximo-marginales), d'un blastème responsable de l'allongement de l'épine ; l'augmentation de diamètre et l'élaboration des parois en fourreau sont dus à des cellules épidermiques spécialement longues et actives. Des cellules semblables, groupées sous le point d'insertion, fabriquent secondairement un système d'arrimage plus profond, dépendance directe, lui aussi, du termen, dont les méandres et festons se compliquent de plus en plus.

Cette embase en entonnoir, définie frontalement par du gymnocyste uni à cuticule épaisse, prolongeant celle de l'épine tubulaire, est limitée dans la cavité cystidienne par un repli sous-aréal des couches profondes de l'ectocyste du bord replié du termen. Dans la zone de partage, il y a continuité superficielle de l'ectocyste de l'épine avec la membrane aréale. Ainsi réalisée, l'aire d'implantation de l'épine détermine une cavité visible par transparence. J'ai nommé cette cavité « faux pore de l'épine » ; ce faux pore n'est en rien comparable aux pseudopores du gymnocyste qui circonscrivent son emplacement en vue frontale et n'est qu'une illusion d'optique parmi d'autres, puisqu'il ne correspond à aucune dépression ou amincissement de la paroi, bien au contraire. Il faut retenir également que le termen n'est pas un bourrelet plein, comme on pourrait le croire en vue totale, mais un simple retournement sinueux de la paroi du pourtour de l'aréa et que la membrane frontale recouvre en partie.

Ici se pose la question de la valeur du repli sous-aréal du cadre. Ce repli est plus marqué à l'emplacement des épines qu'entre elles, mais en réalité, l'espacement primitif des épines s'est restreint chez l'adulte par le développement des embases qui les rend finalement presque jointives à ce niveau.

J'ai pensé que le repli sous-aréal du termen pourrait être assimilé à la lame plongeante du cryptocyste ; mais je n'ai pas voulu me prononcer en raison des difficultés d'interprétation posées par sa lame redressée. Le cryptocyste dont l'origine et la structure sont jusqu'ici inconnues exige une étude spéciale sur un matériel mieux adapté que l'*Electra*.

Summary

The author studies, in the zoecia of the Bryozoa Chilostomata *Electra verticillata* (Anasca, Electridae), the structure and genesis of the rims of the area (termen and spines), through morphology and histology. The termen issues from a curb of the body wall from which the conical draughts of the spines do come out quite synchronically. Meanwhile these elements acquire their respective complications, particularly the sinuosities of the termen and its sub-aréal layer are closely related to the building of the "embase" of the spines, underlying at their insertion point. The direct relations of the spines to the purely zoecial walls and especially the lack in the place of pore plates bearing wall lead to considering them as simple ornamentations, not at all as heterozooids.

Zusammenfassung

Anhand der Morphologie und der Histologie untersucht der Autor die Struktur und die Ausbildung des Randes der Area (Termen und Dorne) der Einzeltierchen des Bryozoen (Chilostomata) *Electra verticillata* (Anasca, Electridae). Der Termen bildet sich aus einer Wölbung der Körperwand, aus der fast gleichzeitig die Dornen als konische Anlagen hervorgehen. Diese Elemente bilden simultan ihre respektiven komplizierteren Formen aus; insbesondere die Krümmungen des Rahmens und seine sub-areale Faltung sind eng gebunden an die Ausbildung des Sockels der Dornen, die sich unter dem Insertionspunkt befindet. Die direkten Beziehungen der Dornen mit der Körperwand der Einzeltierchen und insbesondere die an diesen Punkten festgestellte Abwesenheit von Wänden, die Verbindungsplatten tragen, führt dazu, sie nicht als Heterozoiden zu betrachten, sondern als einfache Ausschmückungen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOBIN, G., 1958a. — Structure et genèse des diaphragmes autozoéciaux chez *Bowerbankia imbricata* (Adams) (Bryozoaire cténostome, Vésicularine). *Arch. Zool. expér. gén.*, 96, 2, pp. 53-99, 9 fig.
- BOBIN, G., 1958b. — Histologie des bourgeons zoéciaux et genèse de leurs diaphragmes chez *Vesicularia spinosa* (L.) (Bryozoaire cténostome). *Bull. Soc. Zool. France*, LXXXIII, pp. 132-144, 4 fig.
- BOBIN, G. et PRENANT, M., 1960. — *Electra verticillata* (Ellis et Solander, 1786), Lamouroux, 1816 (Bryozoaire chilostome). *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 121-156, 11 fig., 1, pl.
- BORG, F., 1930. — Moostiershen oder Bryozoen (Ectoprocten). *Tierw. Deutschl.*, 17, pp. 25-142, fig. 1-193, Iena.
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Thèse Paris et Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n.s., mém. 8, 488 p., 13 pl.
- CORI, C.J., 1941. — Bryozoa (in Kükenthal, Handbuch der Zoologie, Bd.3, 2 Hälfte, Lief. 15-16, Teil 5, Berlin).
- LUTAUD, G., 1961. — Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* (L.), Bryozoaire chilostome. *Thèse Paris et Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, 91 (2), 151 p., 28 fig., 3 tabl., 8 pl.
- PRENANT, M. et BOBIN, G., 1966. — Faune de France, Bryozoaires (2^e partie), t. 68, 647 p., 210 fig. Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles. 57, rue Cuvier, Paris-V^e.
- ROCHE, J., ANDRÉ, S. et COVELLI, I., 1963. — Sur la fixation et l'assimilation de l'iode (131 I) par un Bryozoaire *Bugula neritina*. *C.R. Soc. Biol. France*, 156, 11, pp. 1817-1822, 4 fig.
- SAUDRAY, Y. et BOUFFANDEAU, M., 1955. — Quelques données sur la composition chimique du système tégumentaire de deux Bryozoaires gymnotémides : *Membranipora membranacea* L. et *Flustra foliacea* L. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIX, pp. 1901-1903.
- SAUDRAY, Y. et BOUFFANDEAU, M., 1958. — Sur la composition chimique du système tégumentaire de quelques Bryozoaires. *Bull. Inst. océan. Monaco*, 1119, 13 p., 4 tabl.
- SCHNEIDER, D., 1963. — Normal and phototropic Growth reactions in the marine Bryozoan *Bugula avicularia* (27). In: *The Lower Metazoa*, Univ. of California Press 1963, Berkeley and Los Angeles, pp. 357-371, 13 fig.
- SCHNEIDER, D. et KAISLING, K.E., 1964. — Wachstum und Phototropismus bei Moostieren. *Die Naturwissenschaften*, 6, pp. 127-134, 12 fig.
- SILÉN, L., 1942. — Origin and development of the Cheilo-Ctenostomatous stem of Bryozoa. *Zool. Bidrag. Uppsala*, 22, 59 p., 64 fig.
- VOIGT, E., 1939. — Ueber die Dornenspezialisation bei cheilostomen Bryozoen und die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. *Palaeontol. Zeitschr.*, 21, Berlin.