

LES ENDOPROCTES ET LA CLASSE DES BRYOZOAIRES

par

Paul BRIEN et Léa PAPYN

Laboratoire de Zoologie,
Université Libre de Bruxelles

« Il ne suffit pas de connaître le Bryzoaire, écrivaient Y. DELAGE et E. HEROUARD, dans leur « Traité de Zoologie concrète » (1897, 5^e volume), il faut le comprendre, il faut se rendre compte de la manière dont il se rattache aux Vers ordinaires ».

Il ne venait pas à l'esprit de ces éminents zoologistes que « le Bryzoaire » pût ne pas correspondre à une unité zoologique réelle. Toutefois, comme tous leurs prédécesseurs, DELAGE et HEROUARD n'en reconnaissaient pas moins, sous ce même vocable, l'existence de deux types d'organismes assez distincts cependant pour que NITSCHKE, dès 1869, ait compris la nécessité de leur attribuer, à chacun d'eux, une dénomination propre : *Ectoprocte* et *Endoprocte*.

A la suite des études embryologiques de BARROIS (1877), de BALFOUR (1880), on reconnut aisément que les larves des Ectoproctes et des Endoproctes présentent une grande similitude entre elles, que toutes deux, en outre, mais plus particulièrement les larves d'Endoproctes, se ramènent à la structure de la trochosphère des Polychètes. On en conclut que les Endoproctes et les Ectoproctes appartiennent à la même classe zoologique : les *Bryozoaires* ou *Polyzoaires*. Telle fut l'opinion de la plupart des zoologistes qui se sont particulièrement attachés à l'étude de ces animaux [HARMER (1885-86), EHLERS (1890), PROUHO (1892), DAVENPORT (1895), SEELIGER (1906), etc...] Elle est encore classique aujourd'hui. Elle implique toutefois que les Endoproctes sont, dans cet ensemble, les plus primitifs.

Depuis HATSCHEK (1876-1885) cependant, une toute autre conception fut défendue par des zoologistes non moins autorisés. On sait que dans son « Lehrbuch der Zoologie », HATSCHEK établit parmi les Métazoaires *Zygoneures* ou Invertébrés, trois

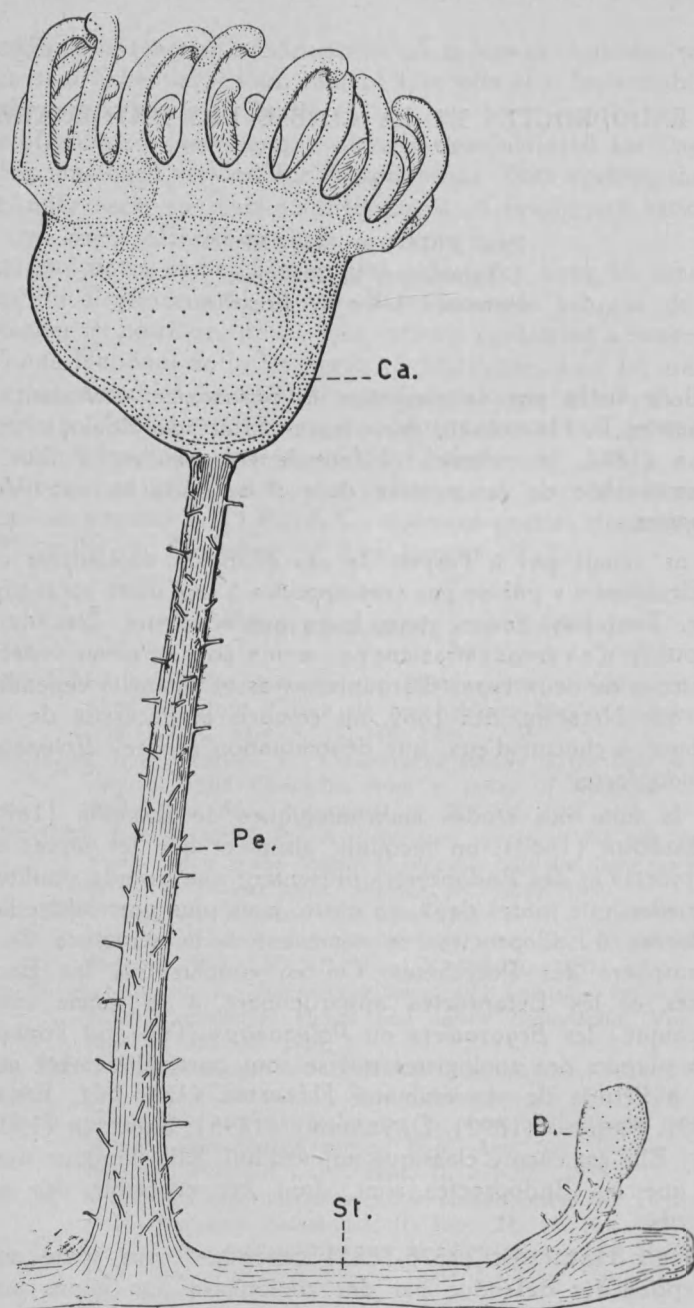


Fig. 1. — Un zoïde de *Pedicellina cernua* (Endoprocte) ; un fragment du stolon (St.) colonial portant à son extrémité un jeune bourgeon (B) ;
Pe. = pédoncule ; Ca. = calice.

catégories fondamentales : les *Autoscolecidae* [Platodes, Rotifères, Endoproctes, Nématodes, Acanthocéphales, Némertiens], les *Aposcolecidae* [Articulés (Annélides, Onychophores, Arthropodes), Molluscoïdes (Phoronis, Ectoproctes, Brachiopodes), Mollusques], les *Ambulacraires* [Echinodermes, Entéroproneustes]. C'est parmi les *Autoscolecidae* que HATSCHEK range les Endoproctes, tandis que les Ectoproctes figurent parmi les *Aposcolecidae* dans les Molluscoïdes. Sans aller jusqu'à leur assigner une position phylogénétique précise, d'autres auteurs ont considéré les Endoproctes comme étrangers aux Bryozoaires polyzoaires : GROBBEN, lorsqu'il réédita le « Lehrbuch der Zoologie » de CLAUS, KORSCHULT et HEIDER dans leur « Lehrbuch der Vergleichende Entwicklungsgeschichte » (1890-1910), SCHNEIDER dans son « Lehrbuch der Vergleichende Histologie » (1912), MACBRIDE (1914), VON BUDDENBROCK (1933), KORSCHULT (1936), etc...

Afin, sans doute, de donner plus de force à cette idée, CLARCK, en 1921, attribuait aux Endoproctes l'appellation nouvelle de *Calysozoa*. Telle est la position prise par CORI, en 1929, dans le « Handbuch der Zoologie », dirigé par KRUMBACH et KUKENTHAL, et en 1936, dans le « Bronn's Tierreichs ». CORI traite en effet les Endoproctes en un groupe distinct, celui des *Kamptozoa*. En 1936, à la fin du chapitre consacré aux *Kamptozoa*, l'auteur fait une étude fouillée et comparative des « Verwandtschaftliche Beziehungen » qui pourraient éventuellement exister entre les *Kamptozoa* et les *Polyzoa*. Elle aboutit à la séparation de ces deux types d'organismes en deux classes, phylogénétiquement et systématiquement distinctes.

Cependant ERNST MARCUS, l'un de nos plus éminents spécialistes des Bryozoaires, dans sa monographie « Bryozoarios marinhos Brasileiros » III (Zoologica, 3, 1939) avec non moins d'ampleur, reprend l'histologie et l'embryologie de *Pedicellina cernua* (Pallas). Il réfute, point par point, les conclusions de CORI, en des considérations longuement détaillées : « O resultado final da nossa discussão sobre as relações entre Entoprocta e Ectoprocta seria a conservação da unidade da classe Bryozoa » (p. 266). Maintenant les appellations *Endoprocte* et *Ectoprocte*, MARCUS considère qu'elles s'appliquent à deux groupes zoologiques d'une même unité systématique : les *Bryozoaires*.

Les circonstances nous ont amené à refaire l'étude de *Pedicellina cernua* récoltés à Roscoff et nous ont ainsi entraînés

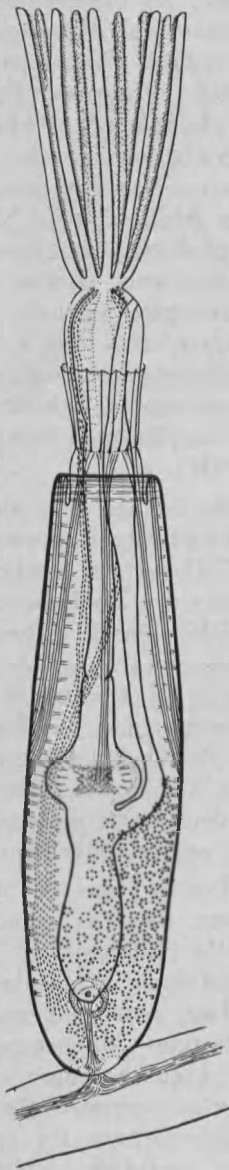


Fig. 2. — Une zoöcie de *Bowerbankia* (Ectoprocte, Gymnolémate, Cténostomate).

à reconsidérer ce vieux problème phylogénétique resté en suspens.

Lorsque, sans idée préconçue, on prend un contact direct avec les Endoproctes des régions littorales de la Manche, on ne peut se défendre d'un certain étonnement que de tels organismes aient pu être assimilés aux Bryozoaires (Fig. 1, 2). A première vue rien ne les rapproche, ni la taille, ni l'organisation, ni le comportement. Sans doute, les similitudes entre leurs larves sont elles plus frappantes, et les arguments qui ont prévalu pour unir les Ectoproctes et les Endoproctes en une même classe sont-ils tirés de l'embryologie comparative. Mais, dans cet ordre d'idées, les conclusions ne sont pas moins divergentes. Ainsi qu'il fut souligné, il y a un instant, les zoologistes partisans de l'unité des Bryozoaires, ont admis que les Endoproctes, par leur embryologie, étaient les plus primitifs. Par contre, dans son « Précis de Zoologie », Auguste LAMEERE, résumant avec clarté l'argumentation embryologique de ses devanciers, n'hésite pas à déclarer : « L'Endoprocte peut être considéré comme dérivant d'un Gymnolémate (Ectoprocte), par conservation de certains caractères larvaires ». Dès lors, c'est l'Endoprocte qui serait secondaire par rapport à l'Ectoprocte. Il en serait une forme néoténique, ce qui n'est pas sans surprendre quand on songe à l'organisation de ces organismes, organisation plus complexe et plus complète aussi que celle de la larve des Ectoproctes Gymnolémates. Celle-ci ne peut avoir légué à celle-là, ce qu'elle ne possède plus.

Il nous a paru qu'il convenait de procéder à un nouvel examen des données du problème.

1) DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

ENDOPROCTES (fig. 3)

L'embryologie des Endoproctes est connue par celle de *Loxosoma* (KOWALEVSKY (1866) et HARMER (1885) et surtout par celle de *Pedicellina* (*Pedicellina cernua*) : OULJANIN (1870), VOGT (1876), HATSCHKE (1877), HARMER (1885-87), BARROIS (1876-77), LEBEDINSKY (1905), SEELIGER (1906), CZWIKLITZER (1909). Elle fut reprise plus récemment par CORI (1929-1936), enfin par MARCUS (1939).

L'œuf oligolécitique de *Pedicellina cernua* présente une segmentation totale, inégale, déterminée et spiralisée. Elle est

du type de la segmentation des Polychètes, des Trochophores en général. HATSCHEK (1177) l'avait déjà signalé, MARCUS (1939) le confirme avec précision (Fig. 3). L'hémisphère animal d'un embryon se caractérise en effet par 4 micromères apicaux disposés en rosette, alternant avec les 4 blastomères en croix entre lesquels se disposent ensuite les 8 blastomères intermédiaires et les blastomères trochoblastiques. La blastula a

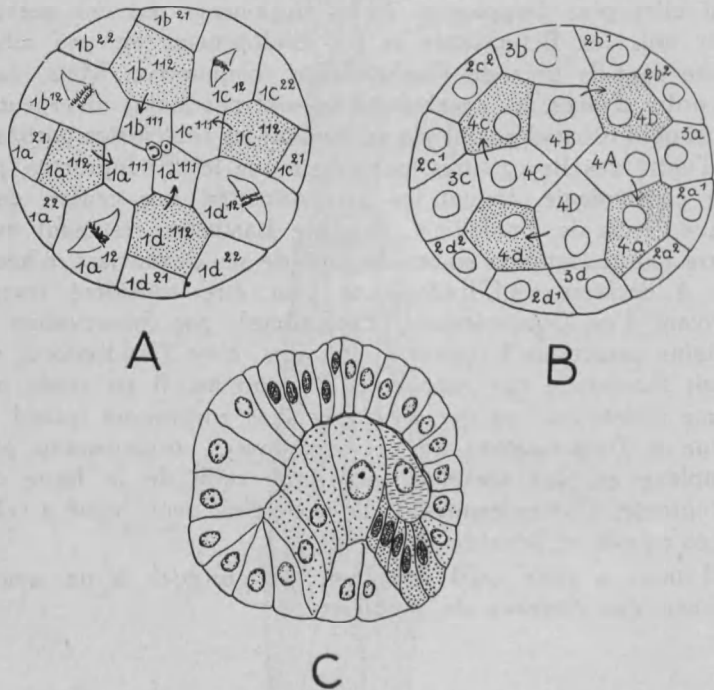


Fig. 3. — Embryon de *Pedicellina cernua* (Endoprocte) d'après MARCUS. A. et B. = stades de 40 à 44 blastomères vu par le pôle animal (A) et par le pôle végétatif (B). — C. = stade de 120 blastomères au moment où commence la gastrulation.

une cavité blastocoelienne étroite, son hémisphère végétative est constituée des macromères. La gastrulation se fait par invagination de l'hémisphère végétatif. Remarquable aussi est le fait que le blastopore ventral se pince dans le plan médiosagittal pour se fermer d'arrière vers l'avant. La cavité archentérique devient donc close. Au moment de la gastrulation, deux cellules postérieures se segrent de l'endoblaste. Ce sont les

deux télomésoblastes à partir desquels se constitue, de chaque côté de l'archentéron, une bandelette de 3 cellules mésoblastiques. LEBEDINSKY crut y voir l'origine de trois cavités coelomiques. Il paraît bien que les deux bandes mésoblastiques se disloquent au contraire donnant naissance au mésenchyme. La cavité blastocoelienne se trouve ainsi occupée par un mésomésenchyme comparable à celui des Tuniciers et qui se substitue au coélome virtuel, jamais ouvert.

La face ventrale de l'embryon se déprime en une cavité atriale dont une inflexion tubuleuse antérieure forme le stomodeum. Ultérieurement un proctodeum apparaît à l'arrière de la face ventrale, s'ouvrant par l'anus au sommet d'une sorte de mamelon. A ce moment, l'embryon acquiert la structure d'une larve trochosphérienne.

Larve de l'Endoprocte (Fig. 4).

Lorsqu'elle est constituée la larve de l'Endoprocte, celle de *Pedicellina* en particulier, peut être comparée à une trochosphère dont l'épisphère s'est fortement dilatée, tandis que l'hyposphère s'invagine en un atrium ventral. Le prototroche se trouve reporté au niveau du bord externe de l'atrium ventral pour y constituer la couronne préorale. Le paratroche appartient au bord interne de l'atrium et devient la couronne postorale. Le tube digestif, cilié sur tout sa longueur, est incurvé en U ; sa concavité est ventrale. La bouche stomodéale antérieure est comprise entre les couronnes ciliées préorale et postorale, l'anus, débouchant au sommet d'une forte papille, se situe postérieurement entre ces deux bandes ciliées. Au sommet de l'épisphère, la plaque syncipithale forme un tubercule entouré de cils et de petits tentacules sensoriels. En avant de la bouche et au-dessus de la ciliature préorale, se trouve l'organe oral sensoriel, en connexion avec une double masse nerveuse et auquel on a donné le nom de « ganglion cérébroïde ». Un double tractus nerveux et musculaire relie la plaque syncypitale au « ganglion cérébroïde ». D'autre part, et immédiatement sous la bouche, au niveau de la couronne postorale, il existe un autre appareil sensoriel et nerveux, le « ganglion infraoesophagien » relié au « ganglion cérébroïde » par une double commissure périoesophagienne. Postérieurement, mais en avant de l'anus, se trouvent deux autres « ganglions » (CZWIKLITZER). Deux protonéphridies symétriques, l'une droite, l'autre

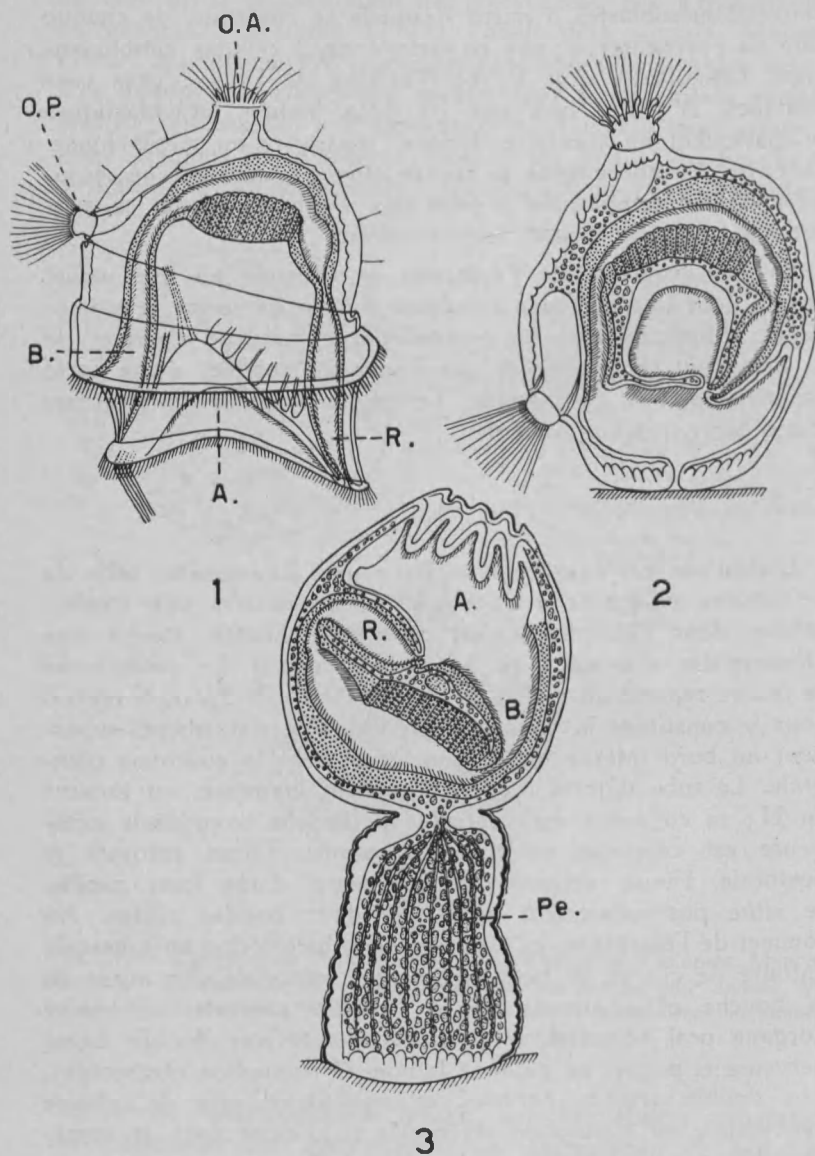


Fig. 4. — Larve et métamorphose de *Pedicellina cernua* (Endoprocte) d'après CORI. — 1) Larve nageante : O.A. = organe apical ; O.P. = organe préoral ; B. = bouche ; R. = rectum ; A. = atrium ventral. 2) fixation de la larve. 3) Rotation de 180° de l'atrium (A.) et du complexe gastro-néphridien ; formation du pédoncule (Pe.) ; B. = bouche ; R. = rectum ; A. = atrium.

gauche, débouchent dans l'atrium, derrière la bouche. Des fibres musculaires parcourent le mésenchyme blastocœlien, notamment des rétracteurs, à gauche et à droite, reliant la région de la plaque syncypitale à la paroi de l'atrium. Lorsque la larve se contracte l'atrium est soulevé et s'infléchit plus profondément en une forte dépression bordée par la couronne ciliée préorale, au fond de laquelle sont ramenés la bouche et l'anus.

Conclusions.

Les Endoproctes ont une embryologie de trochophore qui rappelle celle des Polychètes. Leur larve a d'ailleurs la structure d'une trochosphère quelque peu déformée et spécialisée. Elle est pourvue des protonéphridies mais ses éléments mésoblastiques se sont précocement disloqués en un mésenchyme où se développe une musculature caractéristique. Ses organes sensoriels sont plus compliqués. Outre la plaque syncypitale, elle possède les organes oral et postbuccal en connexion avec des ganglions nerveux, cérébroïde et infraoesophagien.

ECTOPROCTES

Le développement embryonnaire des Ectoproctes a été l'objet de nombreux travaux depuis les observations fondamentales de BARROIS (1877-1886). Pour les Gymnolémates rappelons les études de OSTROUMOFF (1885-88), HARMER (1886, -96, -98), VIGELIUS (1886-88), PROUHO (1890-92), BRAEM (1896), CALVET (1900), PACE-CLARK (1906), KUPELWIESER (1907), SEELIGER (1906), ZSWCHIESCHE (1909).

L'embryologie des Phylactolémates a été décrite par NITSCHÉ (1870), KRAEPELIN (1887-1899), JULLIEN (1889), BRAEM (1890, 1197, 1908), BRIEN (1951, 1954).

Comparé à celui des Endoproctes, le développement des Ectoproctes ovipares ou vivipares est très aberrant. La segmentation totale, plus ou moins inégale et déterminée est très condensée.

Au stade 16 ou 32 blastomères, selon les espèces, la blastula est formée (*Membranipora pilosa*). Son hémisphère végétatif est occupé par quelques macromères (4 : *Flustrella*). La blastula est parfois déprimée et lenticulaire. Chez *Bugula*, au stade 16 et 32, les cellules y sont disposées en deux plaques de 8 blastomères ou de 16 blastomères. Par une sorte d'épibolie, plus ou moins caractéristique, les macromères du pôle végétatif glissent, en se divisant, dans la cavité blastocoelienne où ils

prolifèrent en un massif endoblastique qui se revêt entièrement par les micromères ectoblastiques [*Flustrella hispida* (PACE)].

Le blastopore n'apparaît jamais ou bien il est à peine esquissé et très momentané (*Paludicella*). Dans l'embryon diploblastique, l'endoderme est le plus souvent massif. L'existence du mésoderme reste plus difficile à discerner. L'ébauche mésoblastique a été signalée sous la forme de télo-mésoblastes apparus dès la gastrulation peut être aux dépens de macromères endoblastiques [*Alcyonidium* (PROUHO), *Paludicella* (BRAEM)]. Dans la plupart des cas étudiés, le mésoderme n'est perçu que plus tardivement, sous l'aspect de deux bandes cellulaires irrégulières, gauche et droite [*Flustrella* (PACE)]. Il semble donc que l'on puisse conclure à l'existence des éléments fondamentaux du coelome dans les embryons d'Ectoproctes, tout comme dans ceux des Endoproctes. Mais, aussi bien que chez ces derniers, le mésoblaste des Ectoproctes se résoud en un mésenchyme généralisé.

Le massif endodermique se creuse en une cavité archentérique à paroi épithéliale. Le stomodeum apparaît d'abord. Le proctodeum se forme plus tardivement. L'un et l'autre s'ouvrent ventralement (*Membranipora*).

Dans d'autres espèces, par contre, la cavité archentérique se réduit. Pourvue d'une bouche, elle ne possède pas d'anus (*Alcyonidium*), ou bien elle n'a ni bouche, ni anus (*Flustrella*). Le plus souvent enfin l'archentéron ne se creuse qu'à peine et très momentanément (*Bugula*, *Bowerbankia*), ou pas du tout (la plupart des Gymnolèmes). L'endoderme reste alors compact, régresse au cours du développement et finit par disparaître. Chez les *Cyclostomates* et les *Phylactolémates*, il ne se constitue même pas. Dans aucun cas l'endoderme n'interviendra dans l'organogénèse des zoécies adultes.

La larve des Ectoproctes.

- 1) Le Cyphonaute (*Membranipora*, *Hypophorella expansa*) (Fig. 5).

Après la gastrulation, sans blastopore, l'embryon se surélève, prenant la forme d'un cône à base ventrale bordée d'une couronne ciliée. Ce disque ventral se déprime en un vestibule qui refoule l'archentéron dans la région postérieure de la larve. C'est dans ce vestibule que s'ouvrent le stomodeum et, plus tardivement, le proctodeum. Au sommet du cône larvaire, l'ecto-

derme s'épaissit en une plaque syncypitale. Le mésoderme se disloque en mésenchyme. Tel est le Cyphonaute planctonique des Chilostomates et des Cténostomates ovipares. Il est comprimé et les deux faces latérales sont revêtus d'une valve chitineuse transparentes et triangulaires. Les deux valves s'entrebaillent et se ferment grâce à un muscle adducteur, à la façon des valves des Lamellibranches. Au sommet de la larve, la plaque syncypitale porte les cils raides, sensoriels. Elle est en relation, par un tractus nerveux et musculaire, avec un organe préoral ou organe pyriforme : petite gouttière prévestibulaire, très ciliée, sensorielle et glandulaire, homologable à l'organe préoral des Endoproctes (Fig. 5).

Le vestibule où débouchent la bouche et l'anus, se divise en deux compartiments, par deux replis latéraux formant une sorte d'arcade transversale. Elle se compose, ainsi, d'une vaste cavité buccale et d'une cavité anale plus réduite. Dans la portion anale et en avant de l'anus, la paroi vestibulaire forme une

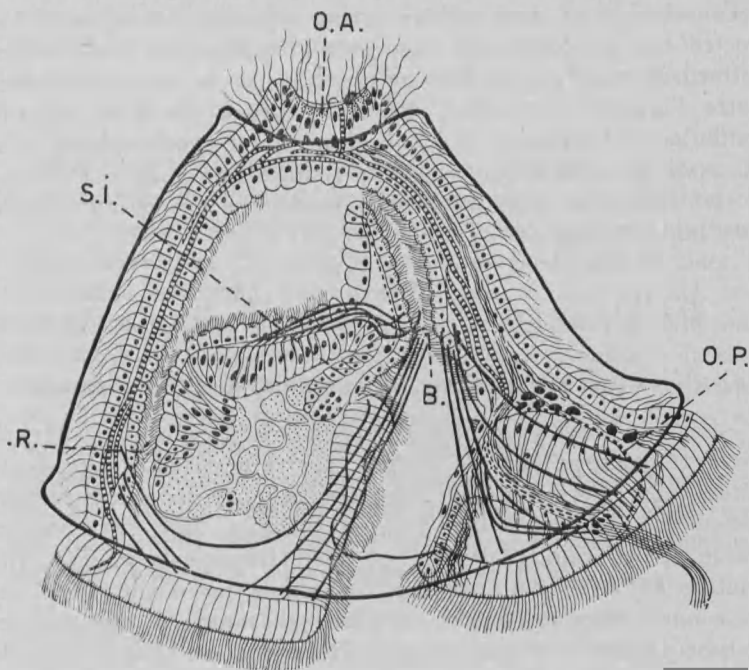


Fig. 5. — Cyphonaute nageant de *Membranipora pilosa* (Ectoprocte) d'après KUPELWIESER. — O.A. = organe apical ; O.P. = organe pyriforme ; B. = bouche ; R. = rectum ; S.I. = sac interne.

gouttière épaisse et glandulaire, le *sac interne*, organe adhésif de la larve au moment de sa métamorphose, homologuable au sac interne de l'Actinotroque du Phoronis.

La couronne ciliée bordant le vestibule se segmente. Une partie antérieure est limitée aux lèvres de l'organe pyriforme prévestibulaire. L'autre portion suit le pourtour de la cavité buccale, accompagne les replis de l'arcade transversale pour contourner ensuite la cavité anale. Cette couronne ainsi disposée est locomotrice et sensorielle. A sa base, s'étend un tractus nerveux sous-coronal. Outre le muscle adducteur et le tractus musculaire reliant l'organe pyriforme à la plaque syncypitale, un anneau musculaire suit la bande ciliée orale (Fig. 5).

Ce bref résumé de l'organisation du Cyphonaute permet de souligner sa similitude avec la larve des Endoproctes. Tout autant que cette dernière, il se ramène à une trochospère dont l'épispère est très développée tandis que l'hypospère s'infléchit en un vestibule stomodéal et proctodéal. Ce prototroque est refoulé ventralement sur le bord prévestibulaire.

Toutefois cette trochospère est très modifiée chez les Ectoproctes. Elle est fortement comprimée et revêtue par deux valves chitineuses symétriques. Elle ne possède pas de protonéphridies. Outre l'organe pyriforme, elle est pourvue d'un sac interne vestibulaire et préanal. Il s'agit donc d'une trochospère à la fois spécialisée et cependant plus réduite que celle des Endoproctes. De plus, une larve ainsi constituée est exceptionnelle chez les Ectoproctes.

2) Autres types de larves de Gymnolèmes.

a) *Alcyonidium polyonum*, *A. mytili*, *Flustrella*, *Lepralia*.

Les larves planctoniques des Gymnolèmes vivipares, parfois vivement colorées, sont de formes très variables. Les plus complètes, celles d'*Alcyonidium* par exemple, sont déprimées restant lenticulaires comme l'était déjà la blastula. Elle présente un disque apical, calotte aborale, où se différencie la plaque syncypitale entourée d'un repli ectodermique ou « manteau » qui porte une couronne équatoriale ciliée puissante : le prototroque. Le tube digestif n'est pas complet. Il s'ouvre sur la face ventrale par le stomodeum mais il est dépourvu de proctodeum. Sur la face antérieure et en avant de la bouche, se trouve l'organe pyriforme. La face ventrale porte un sac interne bien constitué.

Dans d'autres espèces, le tube digestif, déjà incomplet, disparaît dans la larve la plus âgée ; sa régression commence avant même l'éclosion.

b) Un tel type de larve peut s'allonger dans l'axe oral-aboral, plus particulièrement par la région postérieure tandis que la calotte orale, toujours circonscrite par le repli du manteau, se rétrécit. La larve prend la forme de tonnelet. Les grosses cellules ciliées de la couronne s'en trouvent considérablement allongées ; elles couvrent les faces latérales à la façon de bandes longitudinales. L'organe pyriforme reste sur la face antérieure, le sac interne sur la face ventrale. L'archentéron est absent. Seul un massif endodermique en marque l'emplacement. Telles sont les larves de *Bugula*, de *Serialaria*, *Bowerbankia*, etc.

c) Chez les *Cyclostomates* la larve est plus modifiée encore. Elle est ovoïde, sa surface est entièrement ciliée. Elle n'a ni calotte syncypitale ni organe pyriforme. Il n'y a plus trace d'endoderme. A son pôle aboral, le repli du manteau délimite une cavité palléale. Au pôle inférieur oral, l'ectoderme s'infléchit en un fort sac interne.

3) Phylactolémates.

Chez les Phylactolémates toujours vivipares, la larve présente le plus haut degré de réduction et de spécialisation. Elle n'a ni endoderme, ni plaque syncypitale, ni sac interne, ni organe pyriforme. Se développant dans l'oécie de la mère, elle éclot sous la forme d'un cystide larvaire. Ce cystide, avant sa naissance, présente une région polaire polypodiale où se constitue, par bourgeonnement de la paroi cystidiale, le ou les polypides. Cette région polaire polypodiale est complètement encapuchonnée par le repli du manteau cilié. Cette larve, ciliée sur toute sa surface, nage en tournant sur son axe antéro-postérieur. Quoique pourvue d'organes larvaires momentanés (le vaste repli du manteau cilié qui l'enveloppait entièrement) elle éclot à un stade auquel les larves de Gymnolèmes n'atteignent qu'après la métamorphose et la fixation.

CONCLUSIONS

De l'étude comparative de l'embryologie et de la larve chez les Endoproctes et les Ectoproctes on peut tirer les conclusions suivantes :

1) Le développement embryonnaire des Endoproctes présente des analogies évidentes avec celui des Polychètes. Celui des Ectoproctes, par contre, s'en écarte davantage étant très condensé et beaucoup plus fruste au point que la phase de la gastrula est sautée et que l'endoderme manifeste à des degrés divers la tendance à ne pas se former.

2) S'il existe des similitudes entre les larves d'Endoproctes et la larve Cyphonaute, la plus complète des Ectoproctes, ces similitudes consistent dans leur ressemblance commune avec la trochosphère. Mais à cet égard, il est incontestable que les larves d'Endoproctes s'en rapproche davantage. Elles en ont la structure caractéristique à laquelle s'ajoutent des organes sensoriels nouveaux. Par contre, les larves d'Ectoproctes s'en éloignent par l'absence des protonéphridies, la réduction et la perte des formations endodermiques. Par ailleurs elles sont hautement spécialisées par leurs organes sensoriels, le repli du manteau, le sac interne.

3) La larve d'Endoprocte ne peut donc dériver de la larve d'Ectoprocte d'une organisation plus réduite. L'Endoprocte ne peut être un dérivé néoténique de Gymnolémate.

4) Par l'embryologie et par la larve, les Endoproctes paraissent voisins des Polychètes. Les Ectoproctes sont des formes plus aberrantes. La seule déduction objective des considérations précédentes est que Endoproctes et Ectoproctes sont des Trochophores au même titre que les Annélides, les Mollusques, les Molluscoïdes.

II) METAMORPHOSES CHEZ LES ENDOPROCTES ET LES ECTOPROCTES

Les processus de la métamorphose apportent des éléments d'appréciation plus nets en révélant des divergences si grandes entre Endoproctes et Ectoproctes que leur rapprochement systématique en devient difficile.

ENDOPROCTES (fig. 4)

Les larves se développent dans la cavité atriale où elles sont attachées à l'embryophore. Complètement constituées elles se libèrent. Leur vie libre est de courte durée. Leur phototropisme négatif les entraîne vers le fond et à l'ombre où elles se fixent.

La métamorphose des Endoproctes a été découverte par BARROIS et HARMER, réétudiée plus récemment par CORI et MARCUS. La larve se fixe par sa région ventrale préorale, puis le vestibule oral tout entier adhère au support par son bord périphérique de telle manière que la couronne ciliée prototrocale qui borde le vestibule est ramenée vers l'intérieur. Les bords du vestibule, fixés au support, se rapprochent et se soudent. La cavité vestibulaire dans laquelle s'ouvrent la bouche et l'anus est désormais close. La portion épithéliale d'adhérence s'allonge et constitue un tube creux pédonculaire dont la cavité se remplit par la mésenchyme en accroissement. Le mésenchyme s'y différencie, contre l'ectoderme, en muscles longitudinaux rétractiles. La majeure partie de la cavité atriale ventrale de la larve et l'anse digestive dorsale qui lui est jointe, pivotent de 180° sur la pédoncule. Les protonéphridies suivent la rotation de la cavité atriale dans laquelle elles continuent à déboucher. La plaque syncypitale et l'organe préoral, par contre, subissent une descente correspondant à la rotation vers le haut du complexe atrial digestif et excréteur. Bientôt ils régressent et s'histolysent. Il en est de même de la couronne ciliée restée ventrale et qui se désagrège à son tour.

Après la métamorphose, le pédoncule de fixation se surmonte donc d'un calice contenant le complexe atrial, digestif et néphridien. La cavité atriale encore close est apicale. Sur ses bords marginaux, un cercle d'évaginations ectodermiques ébauchent la couronne des tentacules, tandis qu'une invagination centrale ouvre l'atrium du calice et le fait communiquer, à nouveau, avec l'extérieur. La structure définitive de l'Endoprocte est réalisée.

En conclusions, le zoïde initial de la colonie est l'oozoïde qui subit, au cours de la métamorphose, une rotation de 180°, à la façon de l'oozoïde de la larve d'Antédon chez les Crinoïdes ou du têtard chez les Ascidiacées. Ce zoïde d'Endoprocte s'accroît et parachève alors son organisation. Il a conservé l'anse digestive, les protonéphridies. L'organe sous-oesophagien de la larve subsiste peut-être sous la forme du ganglion nerveux de l'adulte. Il n'y a pas de cavité coelomique. Dans le méso-mésenchyme apparaissent symétriquement les gonades et leurs conduits génitaux, enfin les muscles rétracteurs des tentacules et du calice.

ECTOPROCTES

La métamorphose des Ectoproctes est totalement différente et bien plus surprenante. Elle se présente sous diverses modalités selon les espèces et selon l'organisation de la larve.

Gymnolémates.

La métamorphose des Gymnolémates a été observée par GRANT (1827), par SCHNEIDER (1869) et surtout par BARROIS (1879). Elle a été encore étudiée par ZSCHIESCHE, PROUHO, OSTROUMOFF, VIGELIUS, CALVET et KUPELWIESER.

Les Cyphonautes ont une vie libre prolongée. Par contre, les larves des Gymnolémates vivipares, n'ayant qu'un tube digestif incomplet ou nul, ont une vie planctonique brève.

Le Cyphonaute prend contact avec le support par son organe pyriforme, puis la larve se contracte, dévagine son sac interne ventral par lequel elle adhère définitivement au support. Elle s'étale ensuite sur celui-ci et s'affaise tandis que les deux valves chitineuses s'effondrant l'une sur l'autre, la recouvrent.

Les larves du type de celles d'*Alcyonidium*, de *Bugula* ou des *Cyclostomates* agissent de même. Elles dévagent leur sac interne et c'est par lui qu'elles adhèrent au support. Le repli du manteau qui entoure l'organe syncypital se déploie puis se rabat vers le bas comme un parapluie ouvert se retourne. Dans ce déplacement, les bords du manteau emportent la couronne ciliée. Ils viennent adhérer au support, délimitant autour du sac interne évaginé, un petit espace annulaire où est enclose la couronne ciliée.

Dans l'un et l'autre cas, dès que la larve est fixée, toute son organisation, hormis l'ectoderme périphérique et le mésenchyme, se désagrège en quelques heures. Le tube digestif, l'organe syncypital, l'organe pyriforme, la musculature, le système nerveux, la ciliature se disloquent, s'histolysent et sont phagocytés. Il ne reste, de la larve, qu'un sac ectodermique déprimé, clos, empli de mésenchyme et de débris de tissus en histolyse. C'est le *cystide larvaire*. Pendant que ces processus de métamorphose se déroulent, une vésicule ectodermique se forme dans la région apicale aux dépens de la paroi cystidiale. Elle est suspendue dans la masse mésenchymateuse mais se revêt bien vite, sur sa face interne, d'un feuillet formé de cellules mésenchymateuses réalisant une splanchnopleure. D'autres cellules mésenchymateuses vont tapisser la face interne de

l'ectoderme périphérique en une pariétoleure. Cette vésicule diploblastique est l'ébauche du *polypide*. Il en résulte qu'une cavité coelomique se creuse dans laquelle est suspendue la vésicule diploblastique de bourgeon. La zoécie fondatrice de la colonie d'Ectoprocte est ainsi constituée. Elle consiste en un *cystide*, sac ecto-pariétoleural qui provient directement de la larve, d'un *polypide* (anse digestive, couronne de tentacules, ganglion cérébroïde et funicule) néoformation blastogénétique, formé par bourgeonnement de la paroi cystidiale elle-même.

Phylactolémates.

Nous l'avons rappelé précédemment, le développement embryonnaire des Phylactolémates conduit, par un raccourci étonnant, à la constitution du cystide larvaire creux, didermique, ecto-mésodermique et bourgeonnant, stade auquel les larves de Gymnolémates ne parviennent qu'après leur fixation.

Son pôle antérieur cependant sera seul polypodial et engendrera la zoécie, son ou ses polypides blastozoïdes. Il est encapuchonné et totalement enveloppé par le vaste repli du manteau dont le feuillet périphérique cilié constitue l'organe larvaire. Tout cet appareil cilié disparaîtra lors de la métamorphose. Déjà pendant la vie libre de la larve, le repli du manteau se déploie, se déroule vers l'arrière en un sac cilié postérieur d'où émerge la région polypodiale toute constituée. Celle-ci adhère au support par son ectoderme glandulaire tandis que le sac larvaire cilié se désagrège au moins partiellement absorbé dans la cavité coelomique zoéciale.

CONCLUSIONS

Les processus de métamorphose, ceux des Endoproctes, ceux des Ectoproctes totalement dissemblables, aboutissent en outre à deux organisations complètement différentes.

Chez les Endoproctes le zoïde fondateur est l'oozoïde même qui, après fixation, se redresse par une rotation de 180°, pour se situer au sommet d'un pédoncule, orientant sa face ventrale et atriale vers le haut, au pôle apical.

Dans l'Ectoprocte le zoïde est complexe. C'est une zoécie. Elle est formée d'un cystide issu directement de la larve et creusé d'une cavité coelomique dans laquelle est suspendu un polypide blastozoïde formé par la paroi apicale cystidiale.

III) ANATOMIE COMPAREE DES ENDOPROCTES ET DES ECTOPROCTES ADULTES

Quoique les processus de métamorphoses, si dissemblables chez les Endoproctes et les Ectoproctes, aboutissent à des types d'organisation difficilement comparables, on s'est efforcé néanmoins à rechercher entre elles des homologies qui puissent justifier leur communauté phylogénétique. On pourrait imaginer en effet que dans l'Endoprocte, — animal fixé et pédonculé, — le pédoncule correspond à la portion basilaire d'un cystide étiré. Il arrive en effet que le cystide tubuleux (*Frédéricella*, *Plumatella*, parmi les Phylactolémates, *Paludicella*, *Victorella* et les *Stoloni-férines*, parmi les Cténostomates) s'allonge, s'effile en sa région postérieure à la façon d'un pédoncule, tandis que sa portion antérieure se dilate pour contenir l'organisation du polypide. Nous aurions ainsi l'image de l'Endoprocte : cystide étiré à sa base en pédoncule, évasé à sa partie antérieure en un calice polypodial. Cette ressemblance pourrait se défendre encore par la musculature pédonculaire de l'Endoprocte. Elle s'expliquerait à partir des faisceaux latéraux des muscles rétracteurs de l'Ectoprocte dont les fibres restent épanouies en éventail dans le calice où elles sont insérées sur l'anse digestive et, d'autres part, se concentrent en un manchon musculoux dans le pédoncule. Enfin, on ne manquerait pas de rappeler les propriétés glandulaires de l'ectoderme, la sécrétion d'une chitine périphérique, etc.

Ce sont là cependant des similitudes bien vagues. Elles apparaissent plutôt comme des convergences entre organisme d'origine différente. On les retrouverait plus ou moins réalisées chez d'autres animaux fixés : les Cirripèdes, les Crinoïdes, voir même les Tuniciers. Une étude plus poussée de l'anatomie comparative nous amène à reconnaître, au contraire, l'impossibilité de toute homologie entre Endoproctes et Ectoproctes (Fig. 1 et 2).

1) Les Endoproctes marins et d'eau douce sont des animaux fixés et pédonculés, blastogénétiques, solitaires ou coloniaux et, dans ce cas, ils sont généralement *stoloniaux*.

Les Ectoproctes marins et d'eau douce sont des animaux fixés mais de bien plus petite taille. Ils ne sont jamais pédonculés ; blastogénétiques, ils sont toujours coloniaux. Une seule espèce d'Ectoproctes est solitaire, le *Monobryozoon*, forme très spécialisée de la faune des sables côtiers (REMANE).

2) Le corps de l'Endoproctes est en forme de calice légèrement comprimé latéralement (Fig. 1). Il présente une symétrie bilatéra-

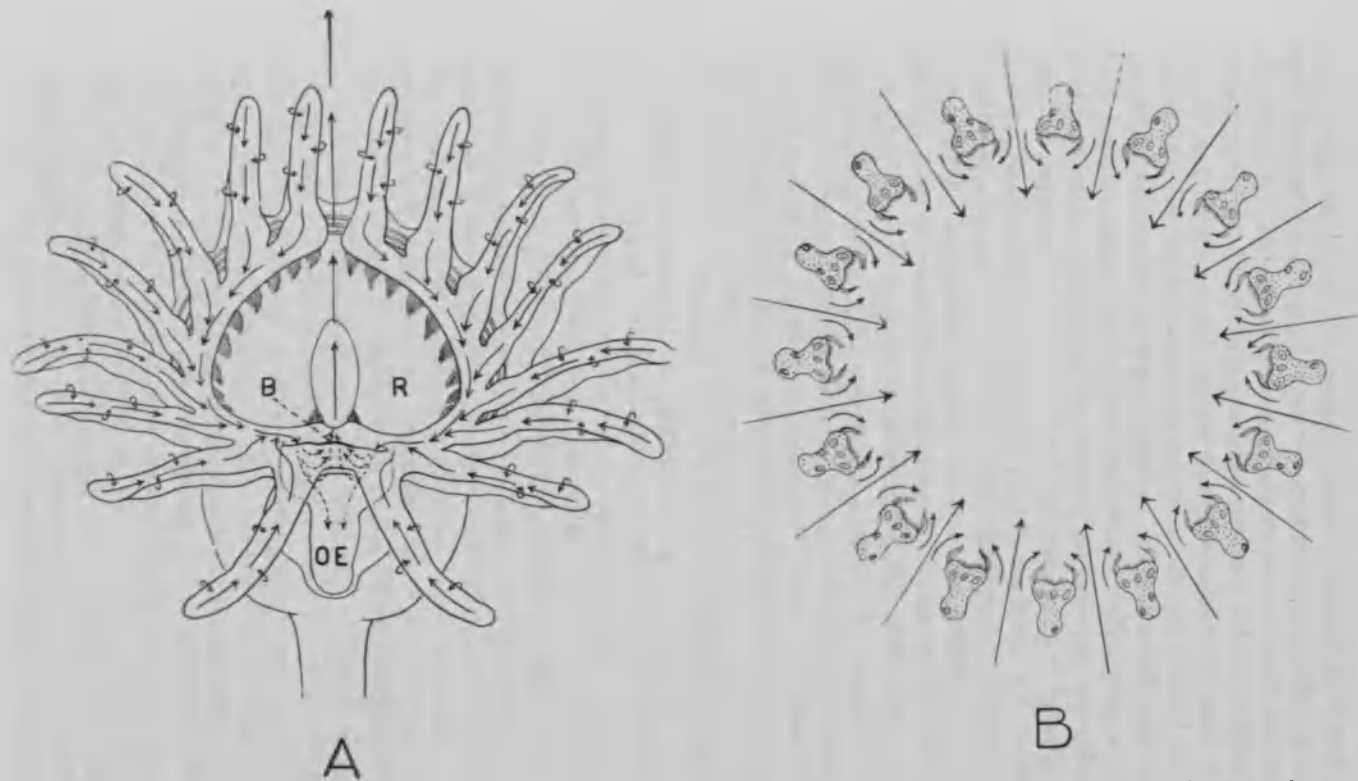


Fig. 6. — A) Schéma de l'atrium apical du calice de *Loxosoma crassicauda* (Endoprocte) et de sa couronne de tentacules pour montrer les courants ciliaires des tentacules convergeant vers la bouche (B.) et l'oesophage (OE), et le courant de sortie ascensionnel s'élevant entre les lèvres buccales et la papille anale. — B) Vue en coupe transversale de la couronne de tentacules de *Loxosoma crassicauda* (Endoprocte) montrant la direction des courants d'entrée de l'eau (d'après D. ATKINS).

le. Il s'incline sur son pédoncule musculeux lorsqu'il est en contraction, caractère suffisamment original pour que CORI crut utile d'attribuer à ces organismes le nom de *Kamptozoa*. La face orale et apicale du calice est déprimée en un atrium largement ouvert vers le haut et qui deviendra le sac incubateur des larves. Sur le bord de l'atrium, se dressent des tentacules disposés symétriquement à gauche et à droite et formant par leur ensemble une couronne régulière. Les tentacules sont réunis extérieurement et à leur base par un repli ou membrane annulaire pourvue de fibres musculaires, le sphincter de l'atrium. Quand les tentacules se rétractent, ils s'enroulent sur eux-mêmes, du côté interne comme se ferment les doigts de la main. En même temps, le sphincter de l'atrium rapproche les bords périphériques qui enveloppent partiellement les tentacules enroulés. L'Endoprocte se contracte un peu à la façon d'une Anémone de mer.

L'Ectoprocte a un tout autre aspect (Fig. 2). Il est constitué d'une loge ou cystide sessile dans laquelle l'animal se retire et d'où il émerge en épanouissant ses tentacules. Ceux-ci constituent une couronne totalement différente de celle des Endoproctes. C'est le lophopore. Il surmonte non une cavité atriale mais exclusivement la bouche à la façon d'une nasse ou d'une entonnoir vibratile. L'anus est donc en dehors du lophophore. Lorsque le lophophore se contracte les tentacules de l'Ectoprocte restent droits mais se rapprochent les uns des autres comme se ferme une ombrelle. Ils sont alors ramenés dans une gaine qui les enveloppe dans la logette cystidiale où l'animal est rentré.

3) La structure et le rôle des tentacules eux-mêmes ne sont pas identiques chez les Endoproctes et les Ectoproctes. Il en résulte que la captation de la nourriture dans ces types d'organismes, les uns et les autres microphages, se fait selon des procédés différents ainsi que l'a décrit D. ATKINS.

Les tentacules des Endoproctes sont disposés en deux rangées symétriques par rapport au plan médio-sagittal du calice (Fig. 1 et 6). Leur face latéro-externe est lisse ou revêtue d'une fine chitine. Leur face interne ou orale, élargie est très fortement ciliée. Cette face interne est parcourue, sur toute sa longueur, par un sillon cilié bordé par deux bandes de cils puissants. Les sillons ciliés des faces internes des tentacules sont collectés, à leur base, par deux gouttières atriales ciliées, périphériques, symétriquement disposées. Elles débutent au niveau de la base de la papille anale, convergent vers l'orifice bucal, en longeant les bases internes des tentacules. Les mouvements des cils ont pour effet de provo-

quer un courant d'eau qui, venant de l'extérieur, passe entre les tentacules, se dirige vers le centre atrial pour être ensuite refoulé vers le haut. Ce courant d'eau entraîne les micro-organismes, mais ceux-ci, dès qu'ils ont franchi l'espace délimité par les tentacules, sont propulsés dans le sillon interne de ces derniers. De là, ils sont entraînés vers le bas, dans les deux gouttières atriales périphériques qui les amènent à la bouche. Le courant ascensionnel de sortie a pour effet d'emporter les fèces rejetées par la papille anale. Les Endoproctes captent la nourriture, un peu à la façon des Crinoïdes (Fig. 6).

Les tentacules du lophophore des Ectoproctes ont leurs faces latéro-internes puissamment ciliées (Fig. 2 et 7), la face externe est lisse. Le battement des cils tentaculaires a pour effet de promouvoir un courant d'eau opposé à celui décrit chez les Endoproctes. Il vient du haut, est axial, propulsé vers la bouche, puis rejeté à l'extérieur en passant par les tentacules. Les tentacules forment donc une sorte de nasse au fond de laquelle s'ouvre la bouche et vers laquelle le courant d'eau précipite les micro-organismes. L'eau repétée vers l'extérieur au delà des tentacules, du haut vers le bas, emporte loin de la zoécie les fèces évacuées par l'anus situé en dehors du lophophore (Fig. 7).

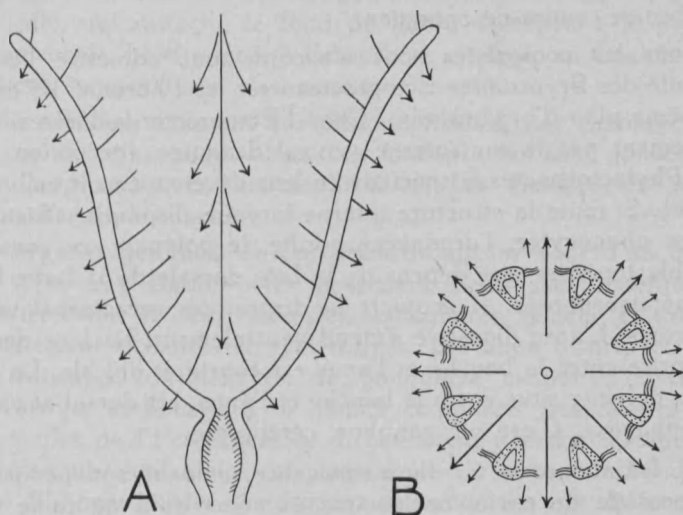


Fig. 7. — Schéma de la couronne de tentacules d'un *Ectoprote Cyclostomate*. A) Vue longitudinale. — B) Vue transversale, pour montrer la direction du courant projeté vers le centre de la couronne tentaculaire, puis vers l'extérieur (d'après BORG).

4) Tous les organes fondamentaux de l'Endoprocte sont contenus dans le calice comme le sont, par convergence, ceux des Crinoïdes. Comme chez ces derniers organismes et comme chez les Ascidiacés, ils y sont disposés lors de la fixation de la larve, au cours de la métamorphose et par une rotation de 180° qui ramène la face ventrale et orale vers le haut. La convexité de l'anse digestive orientée dorsalement est dirigée, chez l'adulte, vers le bas, vers le pédoncule de fixation. Au cours de la métamorphose le ganglion cérébroïde supra-oesophagien de l'organe oral larvaire a disparu avec ce dernier. Le ganglion nerveux présent, chez l'adulte, situé entre la bouche et l'anus, appartient à la face ventrale. Il est infraoesophagien.

L'organisation est inverse chez le Phoronis et, par homologie, chez les Bryozoaires Ectoproctes. L'Actinotroque se fixe en effet par son sac interne ventral dévaginé et dans lequel s'ouvrent les cavités coelomiques. Basculant sur ce pédoncule creux, l'organisme raccourcit considérablement sa face dorsale par rapprochement de la bouche et de l'anus. Par contre, le tube digestif s'accroît en une anse très allongée ventralement et qui s'introduit entre les cavités coelomiques du tube ventral de fixation. L'anse digestive a donc sa convexité ventrale chez le Phoronis. Sur la face dorsale, très courte et apicale, se trouve le ganglion cérébroïde, supra-oesophagien.

Tous les zoologistes sont d'accord pour admettre l'étroite affinité des Bryozoaires Ectoproctes avec les Phoronis. Ils en ont le même plan d'organisation. Chez l'Ectoprocte, la larve se fixe également par le sac interne ventral dévaginé (exception faite des Phylactolémates si spéciaux en leur développement embryonnaire). Si toute la structure interne larvaire disparaît, s'histolyse et est phagocytée, l'organisme adulte, le polypide, se constitue par blastogénèse aux dépens de la face dorsale de la larve fixée et métamorphosée. Il acquiert la disposition caractéristique du Phoronis. L'anse digestive s'étend ventralement. La face dorsale comprise entre la bouche et l'anus est courte et apicale. Le ganglion nerveux situé entre la bouche et l'anus, est dorsal et supra-oesophagien. C'est un ganglion cérébroïde.

5) L'Endoprocte, ni dans son calice, ni dans son pédoncule, ne possède de cavité coelomique à moins qu'il ne faille tenir pour telle les gonades. De toute façon les organes viscéraux sont enveloppés d'un mésenchyme, celui-ci, d'après le développement embryonnaires, est un coelo-mésenchyme ou méso-mésenchyme, pareil à celui des Tunciers. Le zoïde d'Endoprocte

enfin, quand il se contracte, ne s'enferme point en une logette protectrice.

Le zoïde de l'Ectoprocte, nous l'avons déjà rappelé est un complexe. C'est la zoécie. Elle est constituée d'un cystide et du polypide. Le cystide est l'unité fondamentale de tout Bryzoaire ectoprocte. La larve métamorphosée est un cystide. Le bourgeonnement d'accroissement forme d'abord un cystide. Le bourgeon de dissémination, statoblaste ou hibernacule, est un cystide. Une colonie de Bryzoaires est une colonie de cystides s'engendrant les uns les autres par bourgeonnement de la paroi. Ils sont pressés les uns contre les autres en colonies encroûtante, ou étalées, ou bien encore dressés en buissons rameux. Parfois ces cystides allongés et tubuleux se placent en file, donnant l'illusion de stolons tels qu'on peut en observer chez les Cténostomates stoloniférines. Or, le cystide est un sac didermique ecto-mésodermique entourant une cavité coelomique spacieuse. Son ectoderme monostratifié est tapissé sur sa face interne, d'un feuillet pariéto-pleural.

C'est dans ce cystide que se loge le polypide issu de la paroi cystidiale. Il sera représenté surtout par l'anse digestive suspendue dans la cavité coelomique et revêtue par un feuillet splanchnopleural. Ce dernier se prolonge par un cordon mésentérique: le funicule, qui rattache le fond de l'anse digestive à la paroi pariétopleurale. Le Bryzoaire Ectoprocte est donc un Coelomate à coelome spacieux non métamérisé.

6) Les Endoproctes ont des protonéphridies. Les Ectoproctes n'ont pas de reins émonctoires. Les Endoproctes sont gonochoriques, le plus souvent hermaphrodites. Les Ectoproctes sont toujours hermaphrodites.

Les organes génitaux de ces deux organisme sont d'un tout autre type. Les Endoproctes possèdent deux sacs ovariens, gauche et droit, et deux follicules testiculaires, gauche et droit, très nettement délimités et symétriques. Les deux ovaires et les deux testicules confluent en un gonoducte médian s'ouvrant dans l'atrium et pourvu d'une glande coquillière. Les ovaires et les testicules de l'Ectoprocte se différencient à même le feuillet mésodermique, funiculaire ou pariétal. Il n'y a pas de conduit génital. S'il peut exister des organes de ponte, il s'agit de formations très secondaires sans signification morphologique.

7) Malgré les apparences, le système musculaire ne présente aucune homologie dans ces deux organismes. Dans le mésenchyme du calice de l'Endoprocte, outre le sphincter atrial et les

fibres longitudinales des tentacules, il se constitue des muscles rétracteurs qui se prolongent dans le manchon interne du pédoncule. Ce sont des fibres lisses. Mais il n'y a pas de tunique musculaire ni sous l'ectoderme, ni autour du tube digestif. La circulation des produits alimentaires se fait chez l'Ectoprocte comme chez les Tuniciers, par la puissante ciliature de l'entéron.

Le cystide de l'Ectoprocte présente une double tunique musculaire pariétale (l'externe circulaire, l'interne longitudinale), interposée entre la base de l'ectoderme et la pariétopleure. Le tube digestif offre également une double tunique musculaire très puissante, circulaire et longitudinale comprise entre l'endoderme et la planchnopleure. L'entéron n'est pas cilié, sauf dans le pharynx et l'intestin. La progression de la nourriture, dans l'anse digestive, se fait par contractions péristaltiques. De plus, le coelome est parcouru par des faisceaux de fibres monocellulaires formant les muscles rétracteurs du polypide. Certains d'entre eux sont décrits comme étant des fibres striés.

IV. CONCLUSIONS.

Ni l'embryologie, ni la métamorphose de la larve, ni l'anatomie comparée des adultes ne nous autorisent à réunir en une même classe Endoproctes et Ectoproctes.

Leur développement est très différent. Leur organisation répond à des architectures dissemblables. Leurs comportements ne sont pas comparables.

Les Ectoproctes se présentent sous deux types, les Gymnolémates et les Phylactolémates. Ils n'en constituent pas moins un groupe naturel et homogène. Les zoologistes sont unanimes à déclarer que les Ectoproctes sont des Coelomates aberrants, simplifiés, très spécialisés, voisins des Phoronis. Ce sont des Phoronidiens.

Les Endoproctes constituent une classe ou un clade autonome. C'est ce qu'ont voulu plus particulièrement exprimer P. CLARCK et CORI en leur conférant une dénomination qui ne rappelât en rien une attache quelconque avec les Ectoproctes.

Ainsi que nous l'avons dit déjà, l'idée d'une séparation totale entre les Endoproctes et les Ectoproctes remonte à HATSCHKE. Toutefois la classification admise par HATSCHKE nous paraît aujourd'hui dépassée. La place qu'il assigne aux Endoproctes parmi les *Autoscolécidae* (Platodes, Rotifères, Némertiens),

celle des Ectoproctes parmi les *Aposcolecidae* (Annélides, Mollusques et Molluscoïdes) ne peut être maintenue. Les Endoproctes, par toutes leurs caractéristiques, se rapprochent bien plus des Annélides et des Mollusques que les Ectoproctes. C'est ce qu'a exprimé avec beaucoup de clairvoyance MACBRIDE à la fin de son chapitre consacré aux Endoproctes dans son « Text-Book of Embryology », Vol. 1, 1914. « Our Entoprocta, therefore, would be exceedingly primitive Annelide or exceedingly primitive Mollusca, which had become attached just in front of the mouth, and which have, like Cirripedia and Crinoidea, undergone such extensive growth of the region of attachment as to rotate the mouth upwards into a more advantageous positions for catching fleating prey » (p. 405).

C'est la conclusion à laquelle nous ramènent les considérations précédentes.

L'Endoprocte est aux Annélides ce que le Crinoïde est aux Entéropeustes, le Cirripède aux Crustacés, le Tunicier aux Chordés. Il se rattache aux Polychètes ainsi qu'en témoignent son embryologie et sa larve qui est une trochosphère complète et même dépassée en son organisation. Mais c'est un Polychète néoténique, fixé et aberrant. Comme le têtard de Tunicier, comme la dipleurula de Crinoïde, la larve trochosphérienne d'Endoprocte se fixe par sa région préorale, puis subit une rotation de 180° qui ramène sa face ventrale post-orale au pôle apical opposé à celui de la fixation.

La fixation s'accompagne, comme chez les Tuniciers, d'un certain arrêt de développement, d'un certain degré de néoténie. De plus, les deux bandelettes mésoblastiques latérales ne se creusent pas en coelome. Elles se disloquent en méso-mésenchyme tandis que subsistent les organes de l'oozoïde, les proto-néphrides et l'anse digestive. Sur cette organisation larvaire, la croissance, consécutive à la fixation, vient superposer, en outre, des structures nouvelles, les tentacules notamment qui caractériseront ce groupe aberrant d'Annélides, comme les Tuniciers se caractériseront par des structures nouvelles se superposant à la neurula des Chordés. Les Endoproctes peuvent garder le caractère gonochorique des Polychètes mais la plupart deviennent hermaphrodites comme le sont généralement les Coelomates fixés, les Tuniciers par exemple.

Si les Phoronidiens, dont les Ectoproctes constituent un phylum très spécial, se rattachent, eux aussi, aux Polychètes par

l'intermédiaire d'organismes ancestraux dont les Siponculiens pourraient donner l'image, les Endoproctes dérivent directement de la souche des Polychètes par une mutation pareille à celle qui survint aux Protochordés lors de la naissance des Tuniciers. Cette même aventure phylogénétique a entraîné des conséquences assez parallèles dans l'organogénèse de ces deux classes d'organismes : la fixation, la néoténie, la mésenchymatisation du mésoblaste, l'hermaphrodisme, le bourgeonnement, la vie coloniale.

Nous sommes donc tout à fait en accord avec l'opinion récemment exprimée par CORI. Nous n'attachons pas trop grande importance aux termes à accorder à ces deux groupes zoologiques : « Bryozoaire » ou « Polyzoaire » convient très bien pour les premiers, « Endoprocte » suffit amplement pour désigner les seconds. Nous acceptons toutefois l'appellation « Kamptozoaire » due à CORI, regrettant qu'elle ne soit pas très heureuse car elle se justifie par un caractère bien accessoire dans la vie des Endoproctes.

S'il fallait vraiment choisir un *autre nom* qui s'appliquât au clade des Endoproctes issus de Polychètes très primitifs, nous eussions proposé l'ancien terme de *Tentaculata*. Il rappelle mieux, en effet, un caractère fondamental, consécutif à la métamorphose de ces « Annélides » immobilisés par la fixation et qui, en conséquence de cette fixation, ajoutent à leur structure larvaire néoténique, les caractères nouveaux indispensables à la captation de la nourriture, les tentacules. Il attire l'attention sur ce fait que les tentacules des Endoproctes n'ont point la signification morphologique du lophophore acquis indépendamment par les Phoronidiens ou Molluscoïdes.

OUVRAGES CITES

- ATKINS, D. : The Loxosomatidae of the Plymouth area, including *L. obesum* sp. nov. *Quarterly Journ. Microsc. Science*, 75, pp. 321-391, 1932, 24 fig. dans le texte.
- ATKINS, D. : The Ciliary Feeding Mechanism of the Entoproct Polyzoa, and a comparison with that of the Ectoproct Polyzoa. *Quarterly Journ. Microsc. Science*, 75, pp. 393-423, 1932, 12 fig. dans le texte.
- BARROIS, J. : Recherches sur l'Embryologie des Bryozoaires. *Librairie de Six-Horemans*, 244, rue Notre-Dame, Lille, 1877.
- BARROIS, J. : Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. *Ann. des Sciences naturelles*, Paris, Zoologie (7) 1, pp. 1-94, 1886.
- BOBIN, G. et PRENANT, M. : La Classification des Loxosomes selon Mortensen et le *Loxosoma singulare* de Keferstein et de Caparède. *Bull. Soc. Zool. France*, LXXVIII, pp. 175-202, 1953, 8 fig.
- BOBIN, G. et PRENANT, M. : Deux Loxosomes nouveaux de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, T. 91 : Notes et Revue, n° 1, pp. 25-35, 1953, 6 fig.
- BOBIN, G. et PRENANT, M. : Etude Critique des principaux caractères utilisables dans la classification des Loxosomatidae. *Annales des Sciences naturelles*, 11^e série, pp. 7-33, 1954, 7 fig.
- BRAEM, F. : Untersuchungen über die Bryozoen des süßsen Wassers. *Bibl. Zool.*, fasc. 6, 1890, Cassel.
- BRAEM, F. : Die geschlechtliche Entwicklung von Paludicella Ehrenbergii. *Zool. Anzeiger*, 19, pp. 54-57, 1896.
- BRAEM, F. : Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. *Zoologica*, 23, 1897.
- BRAEM, F. : Die geschlechtliche Entwicklung von Fredericella sultana. *Zoologica*, 52, 1908.
- BRIEN, P. : Etudes sur les Phylactolémates. *Annales Soc. R. Zool. de Belgique*, 85, 1954, 68 fig.
- CALVET, L. : Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins. *Trav. Inst. Zool. Montpellier*, n. sér., Mém. 8, pp. 1-488, t. 1-13, 1900.
- CORI, C.I. : Kamptozoa (Entoprocta). *Kükenthal-Krumbach, Handbuch Zool.*, Vol. 2, (5), pp. 1-64, 1929.
- CORI, C.I. : Kamptozoa. *Bronns. Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 4. Abt. 2, 4 Buch., pp. 1-119, 1936.

- CZWIKLITZER, R. : Die Anatomie der Larve von *Pedicellina echinata*. *Arbeiten zool. Institut Universität Wien und der zoologischen Station in Triest*, 17, pp. 157-186, 1909.
- DAVENPORT, C. : On *Urnatella gracilis*. *Bull. Museum Comparative Zool. Harvard College*, 24, 1893.
- DAWYDOFF, C. : *Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés*. Paris, 1928.
- DELAGE, Y. et HEROUARD, E. : *Traité de Zoologie concrète. Les Vermidiens*. Tome V, Paris, *Librairie H. Le Soudier*, 1897.
- EHLERS, E. : Zur Kenntnis der Pedicellinen. *Abhandl. der königl. Gesell. Wissensch. in Göttingen*, 36, pp. 1-200, 5 pl., 1890.
- GROBBEN, K. : *Lehrbuch der Zoologie*. (Begründet von C. CLAUS). 2ème édition. *Marburg in Hessen*, 1910.
- HARMER, S.F. : On the structure and development of *Loxosoma*. *Quarterly Journ. Microsc. Science*, 25, pp. 261-337, 1885.
- HARMER, S.F. : On the life-history of *Pedicellina*. *Quarterly Journ. Microsc. Science*, 27, pp. 239-263, 1887.
- HARMER, S.F. : *Polyzoa*. *Cambridge Natural History*, 2, pp. 463-533, London, 1901.
- HATSCHKE, B. : Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 29, 1877.
- HATSCHKE, B. : *Lehrbuch der Zoologie*. G. Fischer, Jena, 1888.
- JOLIET, L. : Contributions à l'Histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. *Arch. Zool. Exp. et générale*, 6, pp. 1-112, pl. 6-13, 1877.
- JULLIEN, J. : Monographie des Bryozoaires d'eau douce. *Bull. Soc. Zool. France*, pp. 91-207, 1885.
- KORSCHULT, E. und HEIDER, K. : *Lehrbuch der vergleichende Entwicklungsgeschichte wirbell. Thiere*. *Allg. Theil.*, 1 und 2, Jena, 1902-1903.
- KORSCHULT, E. : *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere*. Band 1. G. Fischer, Jena, 1936.
- KOWALEVSKY, A. : Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des *Loxosoma neapolitanum* sp. s. *Mémoires Acad. Impériale Sciences de St-Petersbourg*, 7ème série, 10, 2, 1866.
- KRAEPELIN, K. : Die deutschen Süßwasser-Bryozoen. 1. Anat. system. *Theil. Abhandl. Geb. Naturwis.*, 10, pp. 1-168, Hamburg, 1887.
- KRAEPELIN, K. : Dergel. II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil. *Ebenda*, XII, pp. 1-67, 5 pl., 1892.
- KUPELWIESER, H. : Untersuchungen über der feineren Bau und die Metamorphose des *Cyphonauts*. *Zoologica*, 19, pp. 1-50, 1905.
- LAMEERE, A. : *Bryozoaires. Précis de Zoologie*. Tome 2, pp. 295-324, 1931.

- LEBEDINSKY, J.: Die Embryonalentwicklung der *Pedicellina echinata* Sars. *Biol. Centralbl.*, 25, pp. 536-548, 1905.
- MAC BRIDE, E.W.: Text-Book of Embryology. 1. Invertebrate. London, 1914.
- MARCUS, E.: Bryozoários Marinhos Brasileiros. III. *Zoologica*, 3, Sao Paulo, pp. 111-299, pl. 5-31, 1939.
- NITSCHKE, H.: Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaft. Zool.*, 20, 1870.
- NITSCHKE, H.: Ueber den Bau und die Knospung von *Loxosoma kefersteinii* Claparède. *Zeitschr. für wissenschaft. Zoologie*, 25, pp. 451-456, 1875.
- NITSCHKE, H.: Ueber die Knospung der Bryozoen. *Zeitschrift wissenschaft. Zoologie*, 25, Supplement, 1876.
- OSTROUMOFF, A.: Note sur la métamorphose du Cyphonaute. *Zool. Anzeiger*, 8, p. 219, 1885.
- PACE, R.M.: On the early stages in the development of *Flustrella hispida* (Fabr.). *Quarterly Journal Microsc. Sc.*, 50, pp. 435-478, 1906.
- PROUHO, H.: Contribution à l'histoire des Loxosomes etc. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 9, pp. 91-116, 1891.
- PROUHO, H.: Contribution à l'histoire des Bryozoaires. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 10, pp. 557-656, 1892.
- SEELIGER, O.: Ueber die Larven und Verwandtschaftbeziehungen der Bryozoen. *Zeitschrift wissenschaft. Zool.*, 84, pp. 1-78, 1906.
- SCHNEIDER, K.C.: Lehrbuch der Vergleichenden Histologie der Tiere. *Jena*, 1902.
- ULJANIN, B.: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Pedicellina*. *Bull. Soc. Impériale des naturalistes de Moscou*, 42, pp. 425-440, 1869.
- VIGELIUS, W.J.: Beobachtungen an *Barentsia bulbosa* Hincks. *Zool. Anzeiger*, 1882.
- VOGT, C.: Sur le Loxosome des Phascolosomes (*Loxosoma phascolosomatium*). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 5, pp. 305-356, 1876.
- VON BUDDENBROCK, W.: Bryozoa ectoprocta. *Handwörterb. Naturwissenschaft.* 2ème Ed., 2, pp. 264-280, 1932.
- ZSCHIESCHE, A.: Untersuchungen über die Metamorphose von *Alcyonidium mytili*. *Zool. Jahrb. Anat.*, 28, pp. 1-72, 1909.