

LE BOURGEONNEMENT DES ENDOPROCTES ET LEUR PHYLOGENÈSE

A propos du bourgeonnement chez *Pedicellina cernua* (Pallas)

par

Paul BRIEN

Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale
Université libre de Bruxelles

Dans un groupe zoologique déterminé, les modalités de la blastogénèse sont souvent liées à l'évolution phylogénétique. Elles en sont la conséquence et en même temps l'expression. Les *Tuniciers* nous en offrent un bel exemple (BRIEN, 1936, 1949). Une autre démonstration nous en est fournie par les *Endoproctes*.

Les *Endoproctes* présentent trois types de structures qui caractérisent, respectivement, les *Loxosomatidae*, les *Pedicellinidae*, les *Urnatellidae*.

Les *Loxosomatidae* paraissent avoir la structure la plus primitive et la plus généralisée. Solitaires, vivant agrégés en petites populations, les *Loxosomatidae*, fixés mais susceptibles parfois de déplacement, ont un calice se prolongeant, par amincissement progressif, en un pédoncule plus ou moins étendu, adhérant au support grâce à un disque pédieux, lobulé dans certaines espèces ou bien allongé en un pied glandulaire (*Loxocalyx*).

Les *Pedicellinidae* en dériveraient par une plus nette démarcation entre le calice et le pédoncule que sépare un diaphragme septal. Le pédoncule s'allonge : il est souple, d'une venue ou bien articulé. La musculature y est puissante, continue ou spécialisée et interrompue en des segments musculeux alternant avec des segments minces et rigides (*Barentsia*). Enfin, dans cette famille, les pédoncules des zoïdes sont réunis par un stolon qui les prolonge et se ramifie tout en adhérant au support. Les *Pedicellinidae* sont coloniaux.

Les *Urnatellidae* représentent la structure la plus évoluée. Si les *Loxosomatidae* et les *Pedicellinidae* sont marins, le genre *Urnatella* est exclusivement dulcicole. Par son pédoncule articulé, séparé du calice par un diaphragme, il se rattache aux *Pedicelli-*

nidae, plus particulièrement au genre *Barentsia* dont plusieurs espèces sont d'eau saumâtre. Toutefois il ne constitue que de petites colonies de quelques zoïdes buissonnant d'une plaque basale.

La blastogénèse revêt des aspects apparemment bien différents dans les trois familles. En réalité elle est uniforme en ses processus fondamentaux et les particularités propres aux trois types d'Endoproctes expliquent les transformations évolutives dont ils ont été l'objet.

Bourgeonnement des Loxosomatidae.

Les bourgeons des *Loxosomatidae* apparaissent sur la paroi orale du calice, selon deux zones blastogénétiques parallèles et symétriques par rapport au plan médio-sagittal de l'organisme.

Ces zones blastogénétiques sont situées sur la face orale à des niveaux différents mais bien définis, pour chaque espèce, par rapport à l'estomac et au lophophore, ainsi que l'ont établi BOBIN et PRENANT. L'intensité blastogénétique est influencée par les conditions physiologiques et notamment par la nutrition, comme toujours dans les cas de reproduction asexuée. BOBIN et PRENANT signalent des populations où l'on n'observe pas de bourgeonnement alors que d'autres populations de la même espèce sont fortement blastogénétiques. L'intensité blastogénétique ne dépend ni du sexe, ni de la taille, ni de l'âge, le *bourgeonnement pouvant être très précoce*. Dans les limites de ces fluctuations il n'en est pas moins vrai que l'intensité blastogénétique varie selon les espèces (voir BOBIN et PRENANT).

Pour chaque zone blastogénétique, les bourgeons apparaissent successivement de bas en haut, parfois avec un décalage plus ou moins accentué à gauche ou à droite, au point que PROUHO signala qu'ils naissaient alternativement d'un côté puis de l'autre. Les bourgeons s'édifient donc en deux rangées sur la face ventrale. Ils sont dirigés ventralement (antérieurement), par exemple chez *Loxosomella claviformis*. Le plus souvent ils s'écartent latéralement, notamment dans les espèces déprimées. On les voit souvent pendre obliquement vers le bas.

Le bourgeon est attaché à la paroi de la souche de façons différentes selon les genres. Dans le genre *Loxosoma*, le bourgeon présente un pédoncule adhérant par un disque pédieux qui subsiste chez l'adulte. Par contre, le pédoncule des bourgeons de *Loxocalyx* et de *Loxosomella* acquiert une glande pédieuse dont l'orifice sera écarté du point d'attache avec la souche, par la

formation d'un pied. Celui-ci délimite un angle obtus avec l'axe oral-aboral du bourgeon. La plante du pied est parcourue par une gouttière reliant l'orifice glandulaire à son extrémité fixée à la souche.

Toute l'organogénèse du bourgeon se fait de telle manière que sa face orale est orientée vers la face orale de la souche et le bourgeon est disposé vis-à-vis de l'animal qui l'engendre comme son image.

La blastogénèse n'entraîne pas la formation de colonies chez les *Loxosomatidae*. Les bourgeons se détachent. Libre, le bourgeon nage quelque moment le calice en arrière (ROGICK, ATKINS). Au moment de se poser, le blastozoïde de *Loxosomella* tâte le support de l'extrémité du pied puis applique toute la sole tandis que la sécrétion de la glande fixe définitivement l'animal. Dans le genre *Loxocalyx* la glande subsiste et le pied lui-même se maintient plus ou moins complètement. Dans la plupart des espèces de *Loxosomella*, le pied et la glande disparaissent. Il se constitue alors un disque pédieux secondaire.

Rappelons encore que le pédoncule est extrêmement court dans le bourgeon de *Loxomespilon*: pédoncule provisoire, sans glande pédieuse. Lorsqu'il se libère, le calice se fixe par une papille perforée d'un puits glandulaire et provenant de la cicatrisation due à sa libération (BOBIN et PRENANT).

Bourgeonnement des *Pedicellinidae* (fig. 1).

Chez les *Pedicellinidae*, le bourgeonnement est essentiellement stolonial. Les bourgeons apparaissent à l'extrémité du stolon et la blastogénèse est fonction de la croissance de ce dernier. Le bourgeonnement du stolon se fait du côté oral des zoïdes coloniaux de telle manière que les zoïdes sont alignés sur une même branche du stolon, par ordre de taille et dans la même orientation. La fig. 1 nous en donne un exemple chez *Pedicellina cernua*. Dans cette espèce, le stolon n'est pas continu mais il se segmente au fur et à mesure qu'il s'allonge par apparition, de point en point et à égale distance, des diaphragmes septaux. Chaque zoïde appartient à un segment appelé *fertile*. Mais il s'intercale entre deux segments fertiles, un segment *stérile* privé de zoïde. Le stolon s'accroît et bourgeonne d'une façon continue mais dès qu'un zoïde est complètement constitué et atteint une taille suffisante, la portion du stolon qui le porte se sépare par un septum de l'extrémité distale en constante prolifération. Un second septum apparaît ultérieure-

ment et en deça du zoïde séparant la portion stoloniale qui le porte du reste du stolon de la colonie. Ainsi s'intercale, entre deux segments porteurs chacun d'un zoïde, un segment stérile. A l'extrémité distale, par contre, les bourgeons surgissent successivement les uns des autres. Ils s'espacent ultérieurement, au fur et à mesure qu'ils grandissent, pour se distancer définitivement de la longueur d'un segment stérile.

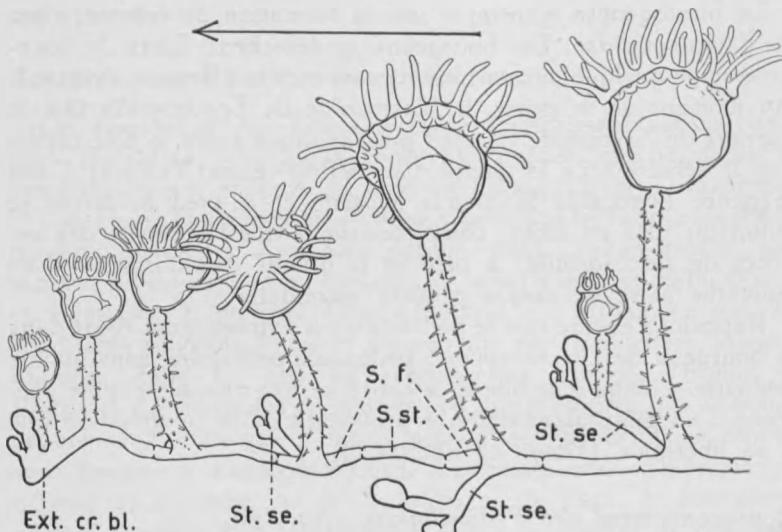


Fig. 1

Colonie de *Pedicellina cernua*. — S.f.: segments fertiles; S.st.: segments stériles; St.se.: stolons secondaires; Ext.cr.bl.: extrémités de croissance et de blastogénèse.

Croissance et blastogénèse sont donc intimement associées.

Il faut rappeler que dans le genre *Barentsia*, un segment musculeux du pédoncule peut bourgeonner, sur la face orale, un stolon secondaire. Celui-ci, en s'accroissant, bourgeonne des blastozoïdes selon le processus qui vient d'être appelé pour le stolon principal.

Bourgeonnement chez *Urnatella*.

La plaque basale d'*Urnatella* est homologue au stolon colonial des *Pedicellinidae*. Comme lui, elle est blastogénétique. Toutefois,

sa blastogénèse y est aussi limitée que l'est sa croissance puisqu'une colonie d'*Urnatella gracilis* ne compte que 2 à 5 zoïdes.

Par contre, la blastogénèse du pédoncule, peu importante chez les *Pedicellinidae* mais caractéristique du genre *Barentsia*, est très intense chez *Urnatella*. DAVENPORT nous en donne une description précise.

Le bourgeonnement pédonculaire se produit sur la face orale ou ventrale du segment le plus antérieur du pédoncule, au moment où il se délimite de la zone de croissance. Chaque segment qui s'isole bourgeonne. Le bourgeonnement appartient à la zone de croissance et en est fonction comme chez les *Pedicellinidae*.

Dès que le diaphragme septal délimite donc un segment, une hernie blastogénétique apparaît sur la face orale. Cette hernie s'allonge, se pédonculise et engendre un zoïde normal. Au fur et à mesure que le segment pédonculaire est écarté du point de croissance, le jeune blastozoïde pédonculé s'accroît et constitue une sorte de branche annelée secondaire du pédoncule principal.

Ce qui s'est produit pour les jeunes segments du pédoncule principal, se renouvelle bien entendu pour les segments antérieurs du pédoncule secondaire. Ils engendrent à leur tour des bourgeons. Au surplus, l'émission d'une hernie blastogénétique ne se fait pas seulement sur la ligne médiane de la face orale, mais aussi quelque peu latéralement. Ainsi se constitue, au niveau de chaque segment, de véritables buissons de pédoncules secondaires disposés tous sur la face orale du pédoncule souche. Les branches sont d'autant plus développées qu'elles appartiennent à des segments de plus en plus basilaires. Mais en fait, elles se détachent de ces segments et ne laissent, en témoignage de leur existence, qu'une cicatrice.

Selon DAVENPORT, chaque segment produirait en réalité deux types de bourgeons, le bourgeonnement médian donne les branches secondaires dont il vient d'être question et, latéro-ventralement, il produit de petites hernies qui sont des stolons minuscules. Ces petits stolons se surmontent d'une ou deux hernies blastogénétiques ; ils sont donc fondamentalement comparables à l'extrémité stoloniale d'une colonie de *Pedicellines*, ils sont assimilables aux stolons latéraux bourgeonnés par les segments des pédoncules de *Barentsia*. Or, selon DAVENPORT, les très jeunes colonies d'*Urnatella* présentent la même configuration et la même structure. Selon cet auteur, les bourgeons stoloniaux du pédoncule se détacheraient du segment pédonculaire qui les engendre et, se fixant au support, deviendraient les jeunes colonies. A ce stade

jeune, la colonie d'*Urnatella* a la structure d'une petite colonie de *Pedicellinidae*, plus exactement celle de la portion distale du stolon. On y reconnaît le point de croissance à proximité duquel des hernies blastogénétiques se constituent édifiant des zoïdes pédonculés qui se suivent par ordre de taille. Dans le cas d'*Urnatella*, le stolon ne s'allonge pas mais forme une petite plaque basale. Ainsi se constitue la colonie d'*Urnatella* que nous avons déjà décrite.



Dans le genre *Urnatella*, se superposent les deux modes de bourgeonnement des *Pedicellinidae* : le bourgeonnement stolonial très réduit, il est vrai, et le bourgeonnement pédonculaire intensifié par contre. Les similitudes entre la blastogénèse de ces deux familles d'Endoproctes sont grandes et confirment donc leur rapprochement phylogénétique.

Par contre, les processus de bourgeonnement chez les *Loxosomatidae* et les *Pedicellinidae* paraissent être si différents qu'il est bien difficile de les accomoder à l'idée d'une ascendance phylogénétique entre ces deux familles telle qu'elle fut définie précédemment. C'est ce qui nous a décidé à revoir de plus près la blastogénèse de *Pedicellina cernua*. Il ne sera pas question, en cette note, ni de la régénération ni de bourgeons de repos ou hivernants tels qu'ils ont été décrits dans certaines espèces de *Barentsia* (NASONOV, VALKANOV).

Le bourgeonnement des Endoproctes a été l'objet de diverses études déjà anciennes : SCHMIDT, 1876 ; HATSCHEK, 1877 ; JOLIET, 1877 ; SEELIGER, 1889-1890 ; PROUHO, 1891 ; DAVENPORT, 1893 ; NICKERSON, 1901. Plus récemment des précisions ont été apportées par NASONOV, 1925 ; ATKINS, 1932 ; ROGICK, 1934 ; BOBIN et PRENANT, 1953-54 ; VALKANOV, 1951 ; TORIUMI, 1951, etc... .

L'accord s'est fait sur l'origine du bourgeon. Alors que HATSCHEK (1877) avait cru que les éléments blastogénétiques dérivait des trois feuillets de l'individu souche, et que SCHMIDT (1876), JOLIET (1877) avaient pensé qu'ils provenaient au contraire du mésenchyme, SEELIGER, en 1889-1890, a définitivement établi, chez *Pedicellina cernua*, que le bourgeon se réalise à partir de la paroi ectodermique et du mésenchyme sous-jacent. La blastogénèse est pariétale, ecto-mésodermique. Les observations

de DAVENPORT, dans le genre *Urnatella*, celles de BOBIN et PRENANT, plus récemment, à propos de *Loxomespilon*, concordent avec les conclusions de SEELIGER. Nous les confirmerons, à notre tour, chez *Pedicellina cernua*.

Aspect général du bourgeonnement.

La fig. 1 représente une petite colonie de *Pedicellina* sur *Alcyonium gelatinosum* (ROSCOFF). Ainsi qu'il fut dit plus haut, la colonie s'allonge par l'extrémité de son stolon, et c'est au point de croissance qu'apparaissent successivement les jeunes blastozoïdes. Les zoïdes sont donc disposés en file, les uns derrière les autres par ordre de taille, le plus jeune étant le plus distal et à l'extrémité même du stolon. Le bourgeonnement est essentiellement stolonial.

Toutefois, si l'on y regarde plus attentivement (fig 2, I, II, III), on constate que l'extrémité proprement dite du stolon est toujours accompagnée d'une hernie blastogénétique. Tandis que le stolon s'allonge sur le support, la hernie se redresse en un jeune

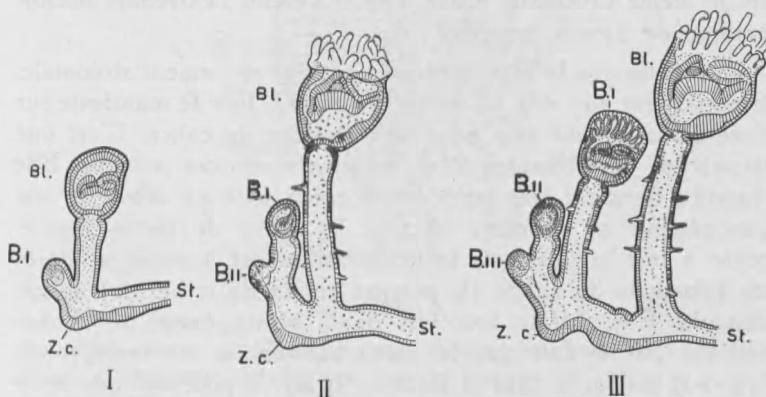


Fig. 2

Trois phases de l'extrémité de croissance et de blastogénèse d'un stolon de *Pedicellina cernua*. — I. Jeune blastozoïde (Bl.) portant un bourgeon B.I et présentant la zone de croissance stoloniale (Z.c.) au stolon (St.). — II. Le jeune blastozoïde (Bl.) a grandi et son bourgeon B.I réalise la phase précédente I ; il porte un bourgeon B.II et présente la zone de croissance (Z.c.) du stolon (St.). — III. Le jeune blastozoïde est presque adulte (Bl.), B.I est au stade II, son bourgeon B.II présente déjà l'ébauche du bourgeon B.III, ainsi que la zone de croissance (Z.c.) du stolon (St.).

zoïde. En exprimant le processus d'une façon plus précise encore, on peut dire que le plus jeune zoïde constitue réellement l'extrémité distale du stolon colonial. Pendant qu'il s'édifie, il présente deux points de croissance sur la même face orale : un point de croissance à la base de la hernie blastogénétique et qui va allonger le stolon, et un second point de croissance sur la face orale du jeune pédoncule, immédiatement sous l'ébauche du calice : c'est le nouveau zoïde BI. Ce nouveau zoïde BI s'individualise à son tour, il se dégage en une hernie du bourgeon qui l'engendre, puis il se pédonculise. Il se sépare ensuite du bourgeon précédent B qui l'a émis et se dresse à l'extrémité stoloniale. A son tour, il présente deux points de croissance, l'un à sa base qui prolonge le stolon, l'autre sous la vésicule de l'ébauche du calice, pour engendrer le prochain bourgeon BII. Le processus continuant, le stolon s'allonge et la colonie s'accroît incessamment ainsi qu'en témoignent les *fig. 2, I, II, III.*

Il arrive fréquemment que le stolon se ramifie. Ces rameaux sont des stolons secondaires nés d'un segment fertile, à la base du pédoncule d'un individu adulte. Ce stolon secondaire apparaît sur la face orale mais un peu latéralement, à gauche ou à droite, selon le même processus grâce auquel s'étend l'extrémité blastogénétique du stolon principal (*fig. 1*).

Il en résulte que la blastogénèse n'est pas réellement stoloniale. Elle appartient au zoïde lui-même (*fig. 3, 4*). Elle se manifeste sur la face orale et tout à la base de l'ébauche du calice. C'est une blastogénèse de *Loxosomatidae* mais extrêmement précoce. Elle se produit dans un très jeune blastozoïde tout au début de son organogénèse, au moment où il a la forme de petite hernie, pareille à une massue, où la démarcation est à peine indiquée entre l'ébauche du calice (la portion enflée de la hernie) et son pédoncule. Elle diffère toutefois de la blastogénèse des *Loxosomatidae* par le fait que le jeune blastozoïde ne bourgeonne qu'un seul bourgeon oral et médian. Il arrive pourtant que deux bourgeons divergents apparaissent à la même zone blastogénétique.

C'est à cette précocité blastogénétique qu'il faut attribuer la formation de la colonie qui distingue si profondément les *Pedicularinidae* des *Loxosomatidae*. Le jeune blastozoïde, au moment où il bourgeonne, présente à la base de son pédoncule une digitation pédieuse de fixation qui est et reste dans le prolongement du stolon du géniteur. Ainsi ce dernier s'allonge sans que les blastozoïdes se séparent.

Histogénèse du bourgeonnement.

L'histogénèse du bourgeonnement vient confirmer ces premières observations et conclusions. Elle concorde dans les faits essentiels avec ce que SEELIGER nous a fait connaître, depuis longtemps, sur le même objet.

Les deux points de croissance de la hernie blastogénétique dont nous venons de parler, se caractérisent histologiquement de la même manière du moins au début de leur manifestation (fig. 3, 4).

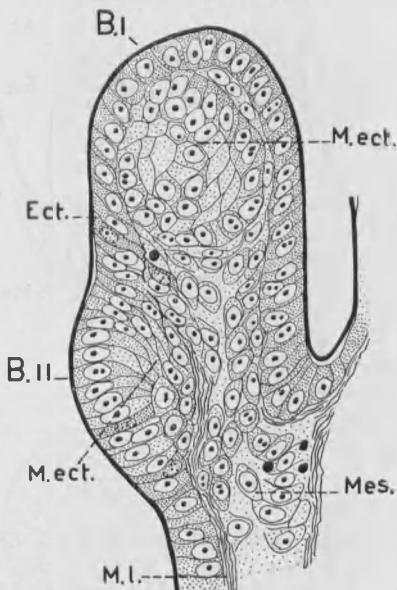


Fig. 3

Pedicellina cernua. — Coupe sagittale dans un bourgeon (B.I) montrant le massif ectoblastique qui formera tous les organes du calice, et à sa base le point blastogénétique où se formera un second bourgeon (B.II) par prolifération d'un nouveau massif ectodermique. — M.ect.: massif ectoblastique ; Ect. : ectoderme ; M.l. : muscles longitudinaux ; Més. : mésenchyme.

L'ectoderme s'épaissit, les cellules devenues plus hautes, basophiles et proliférantes, se pressent les unes contre les autres en un épaississement lenticulaire. Au point de croissance basilaire, elles provoquent une digitation pédieuse qui amorce l'allongement du tube stolonial ecto-mésenchymateux.

Au point blastogénétique, la paroi ectodermique s'épaissit davantage. Il se produit ainsi un nodule ectoblastique qui soulève la paroi en une hernie (*fig. 3, 4*). Les cellules ectodermiques, hautes et proliférantes, constituent bientôt un massif qui s'entoure de cellules mésenchymateuses sous-jacente. Le massif ectoblastique

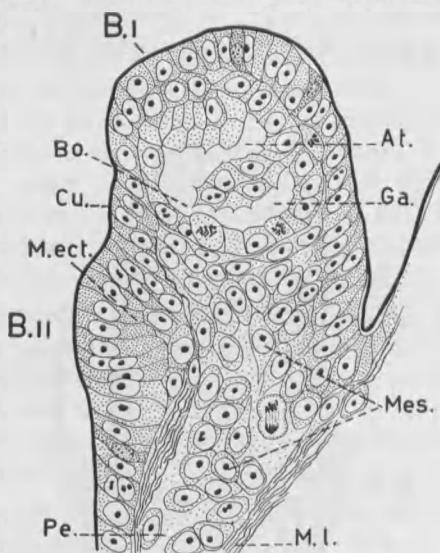


Fig. 4

Pedicellina cernua. — Coupe sagittale du bourgeon B.I. Le massif ectoblastique se creuse en deux cavités : atriale et gastrique. — At. : atrium ; Ga. : ébauche du sac gastrique ; Bo. : ébauche de la bouche ; Més. : mésenchyme ; M.l. : muscles longitudinaux ; Pe. : pédoncule du bourgeon B.I ; M.ect. : massif ectodermique du bourgeon B.II ; Cu. : cuticule.

que, tout en s'enfonçant dans le mésenchyme, se recouvre, à son sommet par l'épithélium ectodermique. Il est désormais logé dans une hernie close. Celle-ci s'allonge et se pédonculise. Le massif ectoblastique en occupe la région apicale dilatée (*fig. 3, 5BII*).

La hernie ainsi constituée forme l'extrémité distale du stolon. C'est elle qui présente, à son tour, les deux zones de croissance, l'une à la base et qui est le point de croissance stoloniale, l'autre sous le massif ecto-mésenchymateux et qui est le point blastogénétique dont nous venons d'ailleurs d'expliquer l'origine.

Le massif ectoblastique logé sous l'ectoderme, au sommet de la hernie blastogénétique est destiné à former les organes du calice. Il grossit puis se creuse de deux cavités superposées que sépare une double cloison oblique (*fig. 4BI*). La cavité supérieure deviendra l'atrium, l'autre l'ébauche de l'anse digestive oesophago-stomacale. Ces deux cavités communiquent par ce qui sera la bouche.

La cavité atriale se dilate tandis que l'ébauche digestive en est comme une diverticule en cul de sac (*fig. 5B'*). La hernie blastogénétique prend ainsi l'aspect d'une massue, le gros bout arron-

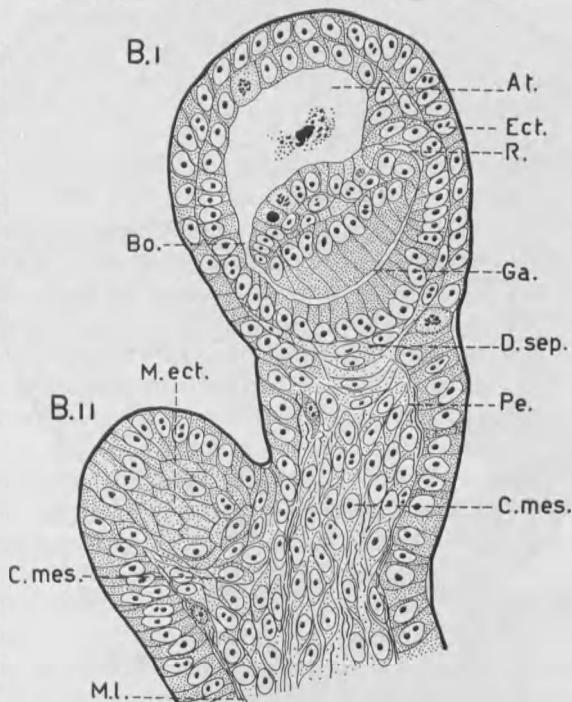


Fig. 5

Pedicellina cernua. — Coupe sagittale du bourgeon B.I qui s'est accru. Il prend la forme d'une massue. Dans la partie dilatée formation de l'atrium (At.) et du diverticule gastrique (Ga.) ; à l'opposé de la bouche (Bo.), le rectum (R.). — Du pédoncule (Pe.) se dégage le second bourgeon B.II dans lequel le massif ectoblastique s'est développé tandis que son pédoncule s'individualise du pédoncule du bourgeon B.I. — M.ect. : massif ectodermique ; C.mes. : cellules du mésenchyme ; Ect. : ectoderme ; M.I. : muscles longitudinaux ; D.sep. : disque septal.

di en une vésicule est le calice, le manche étant le pédoncule surmontant le stolon. Tandis que la cavité atriale toujours close s'accroît, le diverticule digestif se développe, s'allonge transversalement, différencie l'oesophage ouvert par la bouche dans l'atrium, dilate la poche stomachale, se prolonge par un intestin puis un rectum. Celui-ci se surélève en une papille anale qui se forme au point opposé à celui d'où est partie l'anse digestive. La papille anale s'incline sur le plancher atrial (fig. 5, 6).

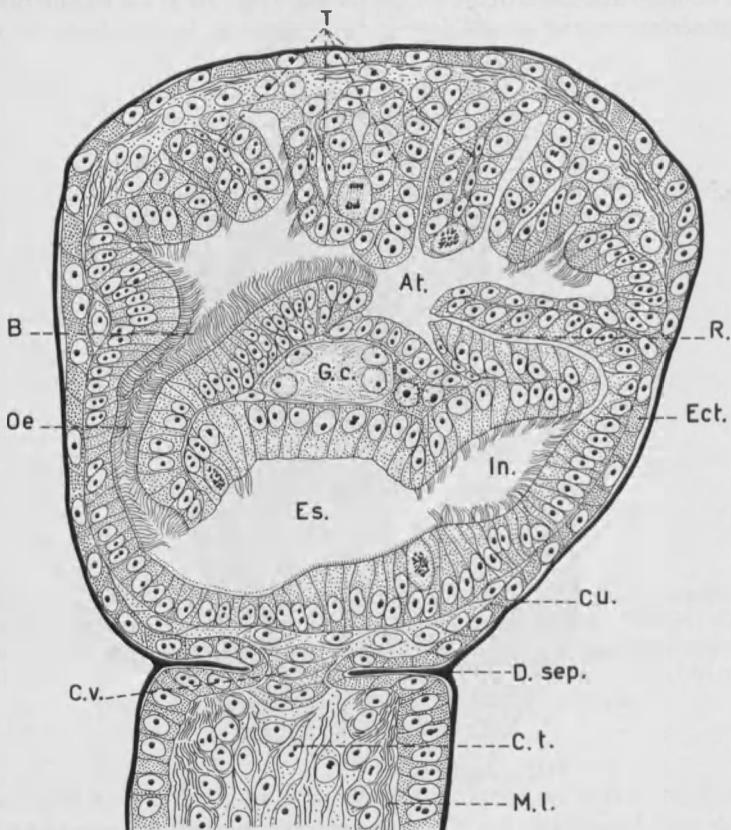


Fig. 6

Pedicellina cernua. — Coupe sagittale du calice du bourgeon B.I (voir figure précédente) au moment où la cavité atriale va s'ouvrir pour permettre aux tentacules encore enroulés sur eux-mêmes et vers l'intérieur, de se déployer en lophophore. — T. : tentacles ; At. : atrium ; B. : bouche ; Oe. : oesophage ; Es. : estomac ; In. : intestin ; R. : rectum ; G.c. : ganglion cérébroïde ; Ect. : ectoderme ; Cu. : cuticule ; D.sep. : diaphragme septal ; C.v. : cellules vacuolaires ; C.t. : cellules tubuleuses ; M.l. : muscles longitudinaux.

Pendant que se poursuit l'histogénèse des divers segments de l'anse digestive buccale, oesophagienne, stomacale, intestinale, rectale, la cavité atriale, toujours close mais de plus en plus dilatée, forme deux rangées symétriques de digitations : les ébauches des tentacules creux. Alors, la voûte de l'atrium se perfore, libérant les tentacules qui se déplient à l'extérieur, tandis que le bord circulaire de l'orifice atrial s'écartant de plus en plus, deviendra une sorte de palmure à la base des tentacules, la *membrane intertentaculaire*.

Pendant que se constitue le tube digestif, une invagination du plancher atrial, immédiatement derrière l'orifice oesophagien, forme une vésicule qui s'isole immédiatement sous l'ectoderme du plancher et au dessus de la paroi stomacale. C'est l'ébauche du ganglion nerveux.

Sous le calice dilaté, la hernie s'allonge en une colonne pédonculaire ecto-mésenchymateuse. Le mésenchyme qui enveloppe au sommet de la hernie blastogénétique, le massif ectoblastique et organogénétique, s'accroît. Il enrobe dans le calice l'anse digestive, le ganglion cérébroïde. Il formera les deux protonéphridies. Il sera à l'origine des gonades et de l'appareil génital. Enfin, il s'insinue dans les tubes tentaculaires, et envahit la cavité du pédoncule. Celui-ci s'individualise du pédoncule du blastozoïde souche, par une sorte de scissiparité, résultat de la croissance de ces deux pédoncules issus l'un de l'autre.

Un étranglement bien précoce de l'ectoderme forme un diaphragme septal qui sépare le calice du pédoncule (fig. 6). Des cellules vacuolaires étalées en disque, s'empilent dans l'orifice du diaphragme et l'oblitèrent. Les cellules mésenchymateuses centrales s'appliquent contre la base de l'ectoderme et y forment un manchon de myoblastes à fibres musculaires longitudinales. Les cellules plus internes s'allongent en se vacuolisant et deviennent les cellules tubuleuses. Pendant ce temps, l'ectoderme secrète la chitine qui se renforce quelque peu au niveau du pédoncule tandis que s'érigent des épines formées au niveau d'une grosse cellule ectodermique secrétrice. Ainsi se réalise la structure adulte qui ne sera pas décrite ici.

Conclusions.

Les similitudes sont grandes entre le bourgeonnement d'une colonie d'*Urnatella* et celle des *Pedicellinidae*, ainsi qu'il fut rappelé précédemment. Mais, contrairement à ce que pourrait laisser paraître un examen superficiel, le bourgeonnement stolo-

nial des *Pedicellinidae* ne présente pas moins d'affinités avec celui des *Loxosomatidae*.

La blastogénèse des *Pedicellinidae* n'appartient pas, en fait, au stolon proprement dit. Elle est propre au plus jeune blastozoïde qui se situe à l'extrémité de croissance du stolon. Comme chez les *Loxosomatidae*, elle est localisée à la face orale de l'individu bourgeonnant et à la base du territoire du calice. La particularité de la blastogénèse des *Pedicellinidae* est d'être extrêmement précoce, accélérée, se réalisant dans un zoïde lui-même à l'état de bourgeon et tout au début de son organogénèse. C'est cette accélération même qui est à l'origine de la formation de la colonie. Le jeune bllstozoïde, dressé à l'extrémité distale du stolon émet, au cours de sa croissance et à la base de son pédoncule, une digitation pédieuse d'adhésion qui est dans le prolongement même du stolon. Celui-ci est donc la somme des digitations pédieuses de zoïdes qui bourgeonnent précocement et ne se séparent plus. L'homogénéité du groupe des Endoproctes s'en trouve ainsi confirmée. La blastogénèse est fondamentalement identique : pariétale, ecto-mésenchymateuse, localisée à la face orale du zoïde géniteur.

Elle offre cependant des modalités dans les trois familles qui composent les Endoproctes. Ces modalités correspondent aux caractéristiques structurales de ces familles et expriment leur phylogénèse :

- 1) les bourgeons du zoïde adulte des *Loxosomatidae* se détachent et se fixent au voisinage. Les *Loxosomatidae* sont solitaires mais agrégés ;
- 2) les bourgeons des *Pedicellinidae* sont émis par des blastozoïdes très jeunes, et cette précocité a pour conséquence la formation du stolon et de la colonie ;
- 3) dans le genre *Urnatella*, le stolon est court et réduit à une plaque basale. Celle-ci est limitée en sa blastogénèse et la colonie est formée de 3 à 4 zoïdes pédonculés et buissonnantes. Mais les segments antérieurs du pédoncule vont bourgeonner à leur tour sur la face orale. Les zoïdes se surmontent d'une touffe de blastozoïdes pédonculés et eux-mêmes bourgeonnants, associant ainsi le bourgeonnement des *Pedicellinidae* (*Barentsia*) à celui des *Loxosomatidae*, mais d'une façon si intense et si précoce que tous les blastozoïdes forment une colonie buissonnante. Il s'en détache cependant des jeunes stolons bourgeonnants, fondateurs de minuscules colonies.

Ce qu'il convient de préciser c'est la similitude dans les phases essentielles de la blastogénèse des *Loxosomatidae* et celle des *Pedicellinidae*. Cette similitude toutefois ne doit pas faire oublier les divergences. Sans doute le bourgeonnement apparaît-il dans l'une et l'autre famille sur la face orale du zoïde géniteur. Mais alors que chez les *Pedicellinidae*, dès que le bourgeon s'écarte de la souche, sans s'en séparer puisqu'il reste uni par le stolon, il engendre à son tour un nouveau bourgeon, tandis que la souche elle ne bourgeonne plus. Chez les *Loxosomatidae*, les bourgeons s'alignent dans le même sens, par ordre de taille, les plus jeunes, les derniers apparus, étant les plus distaux, les plus écartés du géniteur souche, tandis que les premiers formés en sont les plus rapprochés. Or, chez les *Loxosomatidae*, c'est l'inverse qui se produit. Le géniteur émet au moins deux bourgeons, l'un à gauche, l'autre à droite, souvent bien davantage et selon deux zones blastogénétiques symétriques. Les bourgeons les premiers formés, les plus âgés, sont les premiers à se détacher et à s'écartier. Si les blastozoïdes se disposaient en file, par ordre de taille, comme chez les *Pedicellinidae*, les plus écartés seraient les plus grands et les plus âgés, les plus jeunes les plus rapprochés de la souche. DAVENPORT avait déjà attiré l'attention sur cette divergence.



L'étude comparée de la blastogénèse des Endoproctes nous amène à conclure qu'elle est plus précoce, plus accélérée chez les *Pedicellinidae* et les *Urnatellidae* que chez les *Loxosomatidae*. Ainsi se confirme l'opinion que dans les *Endoproctes*, les *Loxosomatidae* constituent la famille la plus primitive non seulement par la structure du zoïde adulte mais aussi par son bourgeonnement et son comportement.

Le prototype *Endoprocte* doit donc se concevoir selon les caractéristiques des *Loxosomatidae*. C'est un animal fixé, tentaculé, microphage, bourgeonnant, solitaire mais capable de devenir colonial dans les formes les plus évoluées, et que l'embryogénèse néoténique rapproche des Polychètes, par fixation et rotation de 180° de la trophosphère.

Ainsi défini, il s'écarte des Polyzoaires ou Bryozoaires auxquels on a voulu le rattacher. Par sa constitution essentiellement cystidiale, par son embryogénèse et sa structure inverse de celle de l'Endoprocte, le Bryozoaire est un *Phoronidien*, bourgeonnant, essentiellement colonial, exceptionnellement solitaire (CORI, 1929, 1930, 1936 ; BRIEN et PAPYN, 1954).

BIBLIOGRAPHIE

- ATKINS, D. : The Loxosomatidae of the Plymouth Area including *L. obesum* sp. nov. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 75, p. 321-391, 24 fig., 1932.
- BOBIN, G. et PRENANT, M. : La classification des Loxosomes selon MORTENSEN et le *Loxosoma singulare* de KEFERSTEIN et de CLARAPÈDE. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, LXXVIII, 1, p. 84-96, 5 fig., 1953.
- BOBIN, G. et PRENANT, M. : Sur les Loxosomes du *Phascolion strombi* (MONTAGU) et sur la spécificité de l'inquilinisme des Loxosomes. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 90. Notes et Revue, n° 1, p. 18-41, 7 fig., 1953.
- BOBIN, G. et PRENANT, M. : Etude critique des principaux caractères utilisables dans la classification des Loxosomatidae. *Annales des Sciences naturelles, Zoologie*, 11^e série, p. 7-33, 7 fig., 7 graph., 1954.
- BRIEN, P. : Considérations à propos de la Reproduction asexuée chez les animaux. *C.R. XII^e Congrès international de Zoologie*, Lisbonne, 1933 (1936).
- BRIEN, P. : Morphologie et Reproduction des Tuniciers. *Traité de Zoologie dirigé par le Professeur P.P. GRASSE*, Vol. IX, p. 553, 1948.
- BRIEN, P. : Réflexions au sujet de la Blastogénèse. *Bijdragen tot de Dierkunde*, Vol. 28, p. 47-56, 1949.
- BRIEN, P. et PAPYN, L. : Les Endoproctes et la Classe des Bryozoaires. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, LXXXV, p. 59-87, 7 fig., 1954.
- CORI, C.I. : Kamptozoa. *Handbuch der Zoologie*. Kükenthal-Krumbach, 2, 5, p. 1-64, 1929.
- CORI, C.I. : Kamptozoa. *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*. Grimpe-Wagler, 4, p. 1-68, 1930.
- CORI, C.I. : Kamptozoa. *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 4. Abt. II, Buch 4, p. 1-119, 105 fig., 1936.
- DAMAS, H. : Sur la présence dans la Meuse belge de *Branchiura sowerbii* (BEDDART), *Craspedacusta sowerbii* (LANKESTER) et *Urnatella gracilis* (LEIDY). *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, LXIX, p. 293-310, 6 fig., 1939.
- DAVENPORT, C.B. : On *Urnatella gracilis*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 24, p. 1-44, 6 pl., 1893.
- HATSCHEK, B. : Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 29, p. 502-548, 1877.
- JOLIET, L. : Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires des Côtes de France. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 6, p. 193-304, 1877.

- KORSCHELT, E. et HEIDER, K.: Lehrbuch der vergleichende Entwicklungs-geschichte wirbell. Thiere. *All. Theil, 1 und 2*, Jena, 1902-1903.
- NASONOV, N.: *L'Arthropodaria kovalevskii*, n.sp. (Entoprocta) et la régéné-ration de ses organes. *Wissenschaftliche Arbeiten des zool. La-boratoriums der Biologischen Station der Akad. der Wissensch. von S.S.R. in Sebastopol. Serie II*, p. 1-38, 32 fig., 1 pl., 1925.
- NASONOV, N.: Sur l'hivernage de *l'Arthropodaria kovalevskii* NASONOV et *Balanus improvisus* DARW. dans l'eau douce. *C.R. de l'Acad. des Sciences de l'U.R.S.S.*, 1926.
- NICKERSON, W.S.: On *Loxosoma davenporti*. An Endoproct from the New England Coast. *Journal of Morphology*, 17, p. 351-380, pl. 32-33, 1901.
- PRENANT, M. et BOBIN, G.: Bryozoaires : Entoproctes, Phylactolémates, Cté-nostomes. *Faune de France*, P. Lechevalier, Paris, 398 pages, 151 figures, 1956.
- PROUHO, H.: Contribution à l'histoire des Loxosomes. Etude sur le *Loxosoma annelidicola* (*Cyclatella annelidicola*, VAN BENEDEN et HESSE). *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 2^e série, 9, p. 91-116, 1891.
- ROGICK, M.D.: Additions to North American Freshwater Bryozoa. *Ohio Journal of Science*, 34, p. 316-327, 1934.
- SCHMIDT, O.: Die Gattung *Loxosoma*. *Archiv. für Microscopische Anatomie*, 12, p. 1-14, pl. 1-3, 1876.
- SEELIGER, O.: Die ungeschlechtliche Vermehrung der Endoprokten Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 49, p. 168-208, pl. 9-10, 1890.
- VALKANOV, A.: Eigentümlichkeiten in dem Bau und der Organisation von *Arthropodaria kovalevskii* NASONOV in Zusammenhang mit ihrer Ueberwinterung. *Arbeiten aus der biol. Meeresstation in Stalin (Bulgarien)*, 16, 17 pages, 9 figures, pl. VIII-XII, 1951.
- VOGT, C.: Bemerkungen zu Dr HATSCHEK's Aufstaz über Embryonalent-wicklung und Knospung von *Pedicellina echinata*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 30, 1878.