

ÉTUDE AU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE DE L'ENDOSTYLE DES DOLIOLIDÉS (TUNICIERS CYCLOMYAIRES)

par

J. GODEAUX

Laboratoire de Biologie générale, Institut de Zoologie
Université de Liège
22, Quai Van Beneden
B-4020 Liège (Belgique)

A mon Maître, le Professeur Paul BRIEN.

RÉSUMÉ

L'endostyle des Doliolidés se compose de cinq bandes parallèles de cellules flagellées et glandulaires séparées par une zone médiane étroite de cellules portant de très longs flagelles. L'organe est plus simple que celui des autres Tuniciers.

Investigations on the endostyle of the Doliolida
(Tunicata cyclomyaria) by means of the electron microscope

SUMMARY

The endostyle of the Doliolida consists of five parallel bands of flagellated and glandular cells, separated by a narrow median band of cells bearing very long flagella. This type of endostyle is simpler than the corresponding organ of the other Tunicates.

INTRODUCTION

L'endostyle est une gouttière ciliée et glandulaire caractéristique des Chordés inférieurs microphages, Tuniciers et Céphalochordés. Il occupe le plancher de la cavité pharyngienne chez ces animaux. Chez l'ammocoete, larve microphage de la lamproie, se trouve un organe homologue, secondairement clos et qui déverse sa sécrétion dans le pharynx par un canal.

Le plan de structure, même chez les Tuniciers, présente une grande variabilité dans le nombre des bandes ciliées ou glandulaires et leur importance relative (marquée par exemple par le nombre de cellules constitutives des bandes).

L'ultrastructure de l'endostyle a été décrite chez diverses espèces d'Ascidiacés (OLSSON, 1962; LÉVY et PORTE, 1964; GHIANI et ORSI, 1966; GODEAUX et FIRKET, 1966, 1968; MILANESI, 1971), les Appendiculaires (OLSSON, 1965; BOGORAZE et TUZET, 1974) et les Thaliacés (GODEAUX, 1971a, b; BOGORAZE, TUZET et DE BILLY, 1979).

Plusieurs bandes ont un reticulum granulaire très développé et élaborent très probablement des protéines (OLSSON, 1963; GODEAUX et FIRKET, 1968) et sans doute des enzymes (FIALA-MEDIONI et PEQUIGNAT, 1975).

A la métamorphose, l'endostyle de l'ammocoete devient la glande thyroïde. Par l'emploi de ^{131}I , il a été prouvé que l'endostyle de divers Tuniciers (et de l'amphioxus) synthétise la triiodothyronine et la thyroxine (BARRINGTON, 1957; ROCHE, SALVATORE, RAMETTA et VARRONE, 1959; SALVATORE, VECCHIO et MACCHIA, 1960; ROCHE, RAMETTA et VARRONE, 1962; THORPE et BARRINGTON, 1965; THIEBOLD, 1972; THORNDYKE, 1978). Chez *Ciona intestinalis*, la fixation de l'I paraît s'opérer dans une partie de l'organe où l'ultrastructure est simple (inédit).

L'endostyle intervient également dans la multiplication asexuée des Pyrosomes et des Salpes (Thaliacés) dont les individus bourgeonnants conservent un cul-de-sac postérieur méristématique à caractère embryonnaire permanent d'où dérive tout ou partie du système digestif de l'adulte (BRIEN, 1928; GODEAUX, 1957).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié a été récolté à Villefranche-sur-Mer à différentes époques et comprend des larves et des oozoïdes de *Doliolina mülleri*, des larves et des gonozoïdes de *Doliolletta gegenbauri*, des phorozoïdes de *Doliolum nationalis* et des trophozoïdes non déterminés. La fixation a été réalisée soit au formol ou au Bouin, soit à la glutaraldéhyde 6 % avec post-fixation par l'acide osmique. Montage dans l'épon pour l'observation en microscopie électronique à transmission, coloration à l'uranium et au plomb selon Karnowsky, examen aux Elmiskop I et 101 de Siemens.

Les études en lumière photonique ont été réalisées après coloration par l'hématoxyline ferrique-éosine, le PAS après oxydation périodique et l'aldéhyde fuchsine sans préoxydation.

OBSERVATIONS

a) Différenciation de l'endostyle

Au terme de sa segmentation, l'embryon de *Doliolum* passe du stade blastula au stade gastrula avec la formation d'un massif endomésoblastique occupant la cavité blastocoelienne.

L'endoblaste se présente comme un amas de hautes cellules encadrant une fente verticale virtuelle (*Doliolina mülleri*, Fig. 1, 1).

Ensuite, la cavité se forme et se développe dans la moitié supérieure dont l'épithélium s'aplatit et devient peu à peu pavimenteux. La moitié inférieure (Fig. 1, 2) deviendra l'endostyle de l'oozoïde; ses cellules resteront volumineuses comme celles de l'anse digestive.

Chez le blastozoïde, l'ébauche endoblastique, massive au début, évolue comme chez l'oozoïde.

L'endostyle du *Doliolum* ne comprend jamais qu'une seule cellule d'épaisseur; toutes les cellules s'étendent de la périphérie jusqu'à la cavité de l'organe. Seul un petit nombre de cellules se localisera secondairement au voisinage de la gouttière, au cours de la différenciation des diverses bandes constituant l'endostyle, soit une bande flagellée médiane A entre deux bandes glandulaires (B et D) alternant avec deux bandes ciliées (C et E). Il n'existe aucune différence fondamentale entre les

divers endostyles examinés, quelle que soit l'espèce ou quelle que soit la phase observée (Fig. 1, 3).

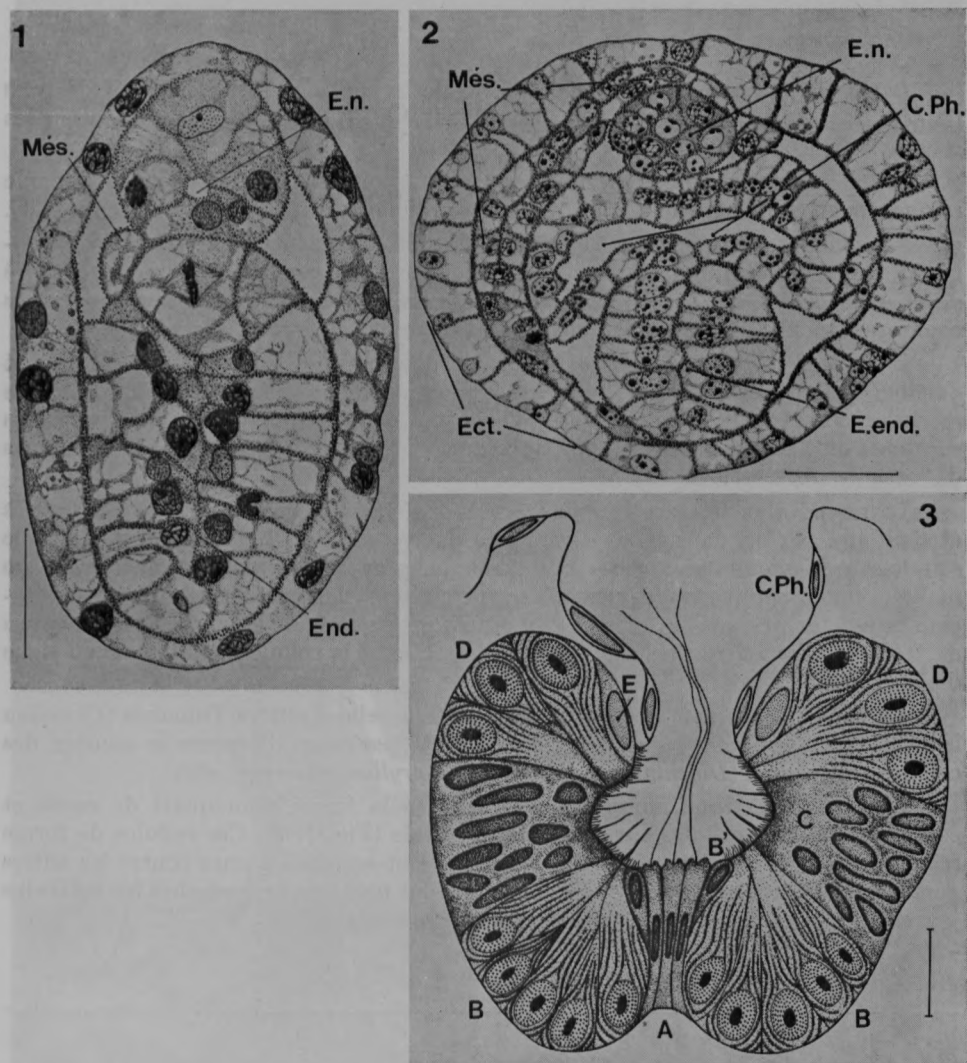


Fig. 1

1. — Embryon de *Doliolina mülleri* (longueur 1 mm). Coupe transversale au niveau du céphalenteron. Échelle : 25 microns (Godeaux 1957).
 2. — Oozoïde de *Doliolina mülleri* en cours de métamorphose. Coupe transversale dans le céphalenteron. Échelle : 25 microns (Godeaux 1957).
- C. ph. : cavité pharyngienne en expansion; Ect. : ectoblaste; E. end. : ébauche de l'endostyle; E.n. : ébauche neurale; End. : endoblaste; Més. : mésoblaste (anneau musculaire).
3. — Schéma de la coupe transversale de l'endostyle du *Doliolum*. A, B, B', C, D, E : différentes bandes ciliées ou glandulaires constituant l'organe; C. ph. : cavité pharyngienne. Échelle : 10 microns.

Comparé aux organes d'autres tuniciers, l'endostyle du *Doliolum* est simplifié; lui font en effet défaut la bande ciliaire et la bande glandulaire supérieures si marquées chez le Pyrosome par exemple.

b) Ultrastructure de l'endostyle

La bande médiane A qui forme le fond de la gouttière, est constituée de trois rangées de cellules allongées et flagellées (Pl. I, 4 et 5) qu'écrasent à mi-hauteur les grosses cellules B voisines.

Les cellules A sont moins hautes que leurs voisines ($< 8 \mu\text{m}$) ménageant une rainure longitudinale médiane plus ou moins profonde du côté externe de l'endostyle.

Au sommet, chaque cellule porte un flagelle (rarement deux) très long, atteignant, voire dépassant, les lèvres de la gouttière. Le flagelle n'est jamais entouré de microvillosités; par contre la paroi apicale présente souvent deux protubérances coniques latérales, délimitant une sorte de coupe d'où émerge le flagelle.

L'appareil radiculaire occupe la région supérieure de la cellule où s'observent de nombreuses mitochondries et un réseau dense de microtubules (Pl. I, 6). Ces microtubules existent aussi chez la Molgule mais sont distribués en files parallèles sur toute la hauteur de la cellule (GODEAUX et FIRKET, 1966, 1968). Il n'y a pas de vacuole de sécrétion.

Le noyau allongé, à petit nucléole, est logé sous la couche des mitochondries et s'enfonce parfois dans la zone corsetée par les cellules B. En-dessous, la cellule s'étale sur la membrane basale et le mésenchyme sous-jacent; la membrane ne montre aucun repli intracellulaire. Le cytoplasme, clair, renferme quelques mitochondries, des ribosomes isolés et des grains de glycogène. Toutefois, les réactions au PAS et à l'aldéhyde fuchsine sont peu marquées; la cellule n'exhibe aucun signe d'activité mucipare.

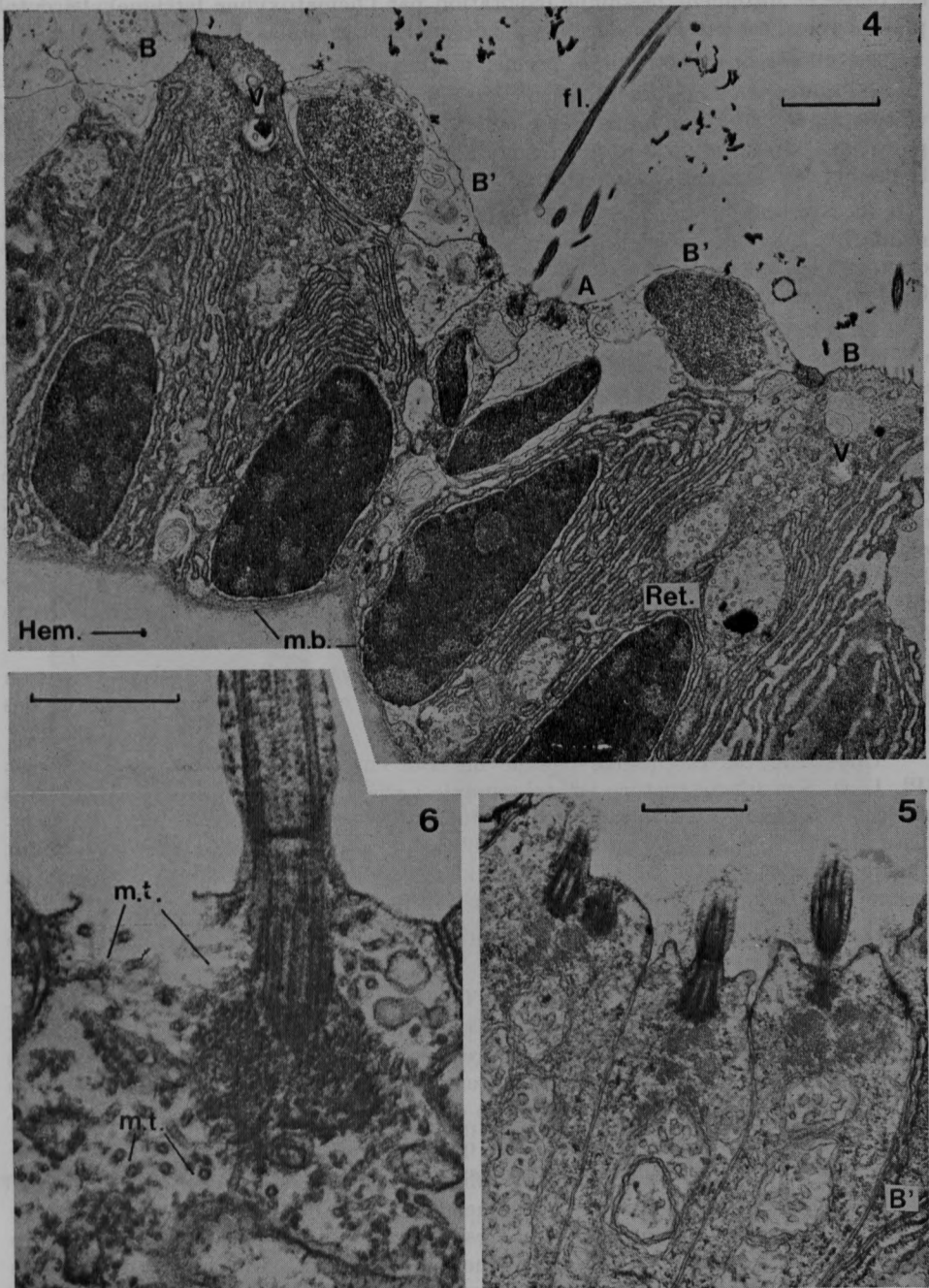
La bande A est peu développée comparée à celle d'autres Tuniciers (*Clavelina lepadiformis*, *Ciona intestinalis*), bien que chez beaucoup d'espèces le nombre des cellules soit réduit (*Didemnum gelatinosum*, *Botryllus schlosseri*, etc).

La zone B ou zone muqueuse inférieure, a la forme d'un quart de cercle et compte de 4 à 10 cellules sur coupe transversale (Fig. 1, 3). Ces cellules de forme triangulaire sont très larges à la base, rétrécies et serrées les unes contre les autres vers la lumière de l'organe. Les cellules paraissent plus nombreuses chez les individus jeunes; il y a sans doute une réorganisation secondaire.

PLANCHE I

4. — Endostyle de *Doliolina mülleri* (oozoïde nageur). Coupe transversale montrant les bandes A (flagellée fl), B' et B (reticulum endoplasmique Ret et vésicules v); Hem. : hémocoële; m.b. : membrane basale. Échelle : 2 microns (Cl. G. Goffinet).
5. — Endostyle de *Doliolum nationalis* (phorozoïde). Coupe transversale dans la moitié supérieure des 3 cellules de la bande A. Échelle : 1 micron (Cl. J. Godeaux).
6. — Endostyle de *Doliolina mülleri* (oozoïde). Détail de la racine ciliaire d'une cellule A montrant le réseau de microtubules m.t. associé. Échelle : 0.25 micron (Cl. G. Goffinet).

PLANCHE I



Déjà la microscopie photonique permet de distinguer trois régions. Vers la base siège un noyau volumineux à gros nucléole. Le cytoplasme de la partie moyenne est dense et fortement basophile (coloration par l'hématoxyline ferrique). Le cytoplasme apical est peu colorable et riche de quelques granules. La cellule est flagellée.

Le microscope électronique permet d'interpréter ces images.

Le noyau, très marqué et parfois entièrement enveloppé par une mitochondrie, voisine un reticulum endoplasmique très régulier (Pl. I, 4). Sa membrane porte des pores nucléaires très évidents. La membrane plasmique basilaire s'applique contre la membrane basale et ne montre aucun repli intracellulaire.

Le reticulum endoplasmique granulaire est remarquable par sa densité et sa régularité, évoquant les images du pancréas exocrine. Ses membranes parallèles occupent les 2/3 de la hauteur de la cellule et correspondent à la zone basophile. Quelques grosses mitochondries s'y mêlent. L'appareil de Golgi n'a pu être observé.

Le reticulum disparaît brusquement au sommet de la cellule où le cytoplasme est chargé de ribosomes épars, de quelques mitochondries et de vésicules à paroi simple et remplies d'un matériau granulaire plus ou moins opaque aux électrons. Entre ces vésicules passe un réseau de longs microtubules. Les vésicules sont plus volumineuses dans le bas de la zone (Pl. II, 7a); à la base des microvillosités, s'observent des amas de petites vésicules vides. De la cellule, sort un flagelle entouré de microvillosités courtes et serrées. Le long du cil et dans son voisinage se trouvent des amas de produits de sécrétion, fortement pelotonnés et repérables en microscopie photonique. Ces sécrétions s'observent aussi sur les flagelles de la bande C voisine. La racine du flagelle est horizontale et s'attache sur la membrane latérale à hauteur du desmosome, en regard de microfilaments dépendant de la structure radiculaire de la cellule voisine (Pl. II, 7b) : dispositif de renforcement (OLSSON, 1962)?

Les cellules, comme en témoignent leur gros noyau et leur cytoplasme riche en ribosomes, sont le siège d'un métabolisme intense et élaborent probablement des substances de nature protéique.

Une cellule *B'* est insérée comme un coin entre les cellules A et B voisines (Pl. I, 4). Son ultrastructure est très simple : elle se limite à un gros noyau sans nucléole occupant la plus grande partie du volume cellulaire et quelques mitochondries arrondies, parfois très grosses, dispersées dans un cytoplasme clair renfermant quelques vésicules. La cellule est flagellée et la racine horizontale s'attache au desmosome de la membrane opposée à la cellule B. Il n'y a pas de microvillosités.

Ces cellules sont constantes dans l'endostyle des Ascidiacés. Leur fonction reste cependant énigmatique.

La bande C a, comme chez les autres Tuniciers, l'aspect d'un épithélium pseudo-stratifié. Les coupes montrent toujours plusieurs couches superposées de noyaux finement granuleux, sans nucléole, et serrés les uns contre les autres (Pl. III, 8). Ils répondent à des cellules allongées, étroitement imbriquées l'une dans l'autre; elles sont plus nombreuses chez le phorozoïde que chez l'oozoïde.

Le cytoplasme est très réduit avec quelques rares mitochondries et des vésicules; il n'y a pas de reticulum endoplasmique.

Dans l'endostyle en voie de différenciation, les mitoses sont nombreuses à ce niveau; en outre, conséquence de la pression exercée par les bandes glandulaires voisines pourrait résulter le chevauchement des noyaux. Au sommet des cellules (Pl. III, 9), le cytoplasme clair contient une grosse mitochondrie arrondie occupant tout le diamètre disponible, de petites vésicules et la racine du flagelle étendue

horizontalement jusqu'au desmosome voisin. Il semble d'ailleurs que les appareils radiculaires des cellules voisines soient reliés par un réseau de fibrilles (coordination des battements?).

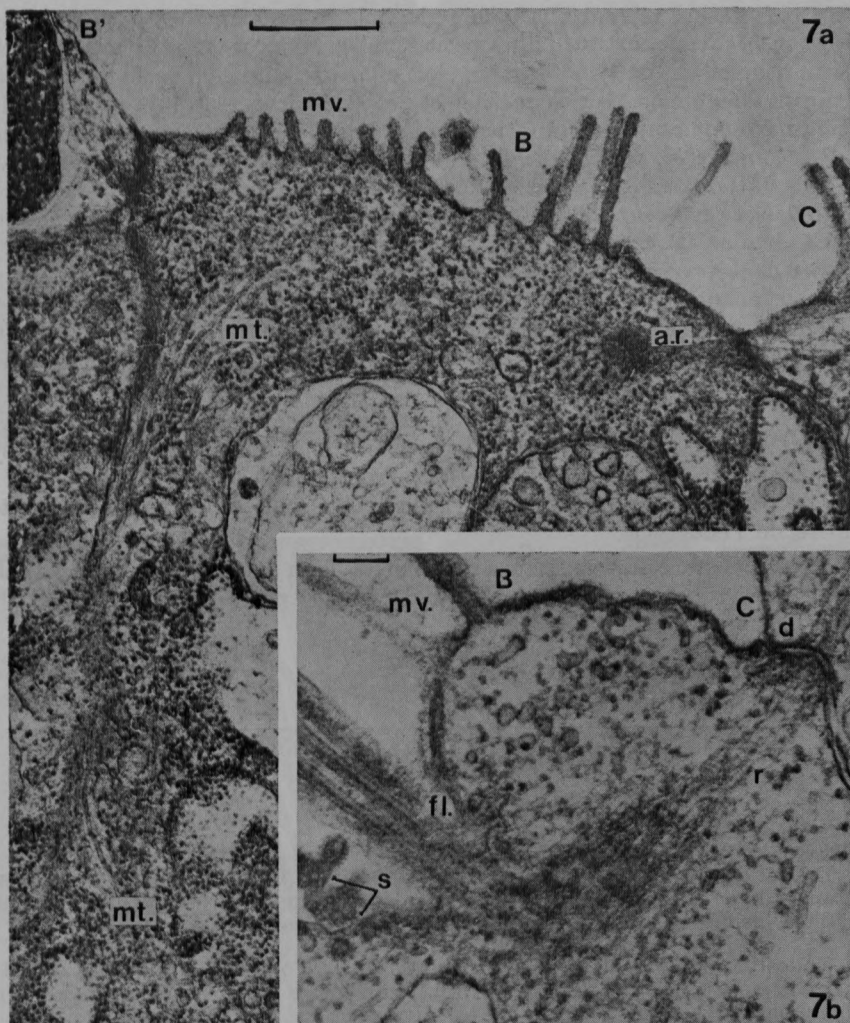


PLANCHE II

7. — Endostyle de *Doliolina mülleri* (oozoïde).

a) Détail de la partie apicale d'une cellule B : microvillosités (m.v.) et microtubules (m.t.) en mèche; a.r. : coupe tangentielle de l'appareil radiculaire. Échelle : 0.5 micron.

b) Détail de la base du flagelle : relation entre la racine (r) et le desmosome (d); m.v. : microvillosités; s : produit de sécrétion. Échelle : 1 micron (Cl. G. Goffinet).

La coupe transversale de l'endostyle montre toujours le sommet de quatre cellules dont le flagelle émerge d'une sorte de puits délimité par quatre à cinq rangs de microvillosités, à la base desquelles s'observent des amas de vésicules claires. Ces flagelles forment des rangées parallèles, séparées par les microvillosités (cf. BOGORAZE, TUZET et DE BILLY, 1979).

La bande D, qui répond à la bande glandulaire moyenne des Ascidiacés et des autres Thaliacés, est constituée d'un petit nombre (deux à cinq) de grosses cellules de section triangulaire où l'on distingue trois niveaux. La région basilaire est occupée par le noyau volumineux, à gros nucléole et débordé par le reticulum endoplasmique. La région moyenne renferme un reticulum granuleux dense, parfois moins régulièrement disposé que celui des cellules B, où s'observent quelques grosses mitochondries éparses (Pl. III, 10). Cette région est fortement colorée par l'hématoxyline ferrique et par l'aldéhyde fuchsine sans préoxydation et par le P.A.S. après oxydation périodique. La zone ergastoplasmique laisse la place vers le haut de la cellule à un cytoplasme peu dense, bourré de grosses vésicules à paroi simple et généralement remplies d'un produit opaque aux électrons (Pl. III, 11 et Pl. IV, 12). Ces vésicules répondent probablement aux granulations colorées en rouge par l'aldéhyde fuchsine (sans préoxydation) : mucopolysaccharides acides. Le P.A.S., après oxydation périodique, colore légèrement ces granulations.

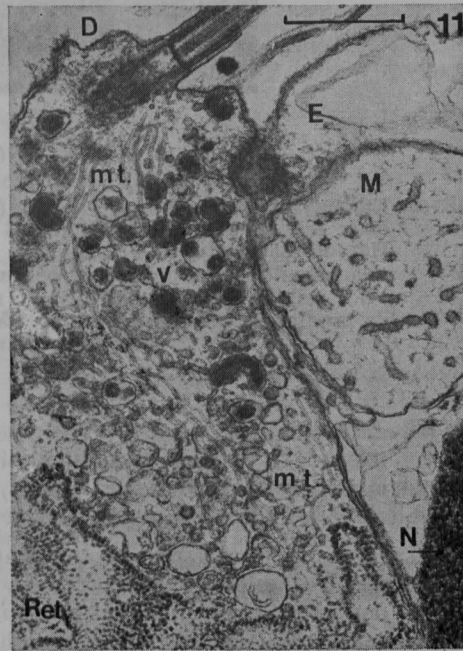
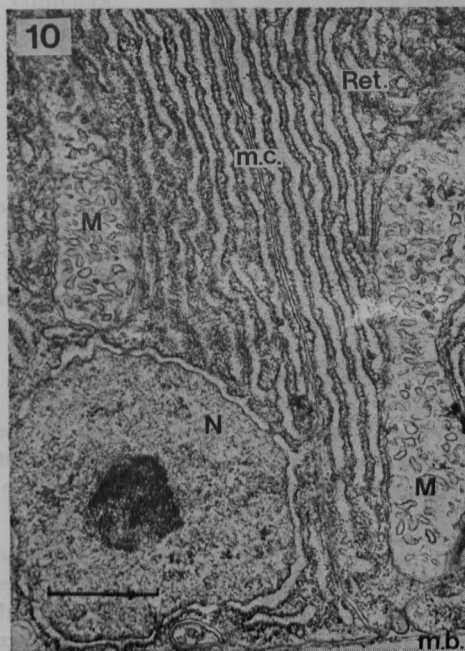
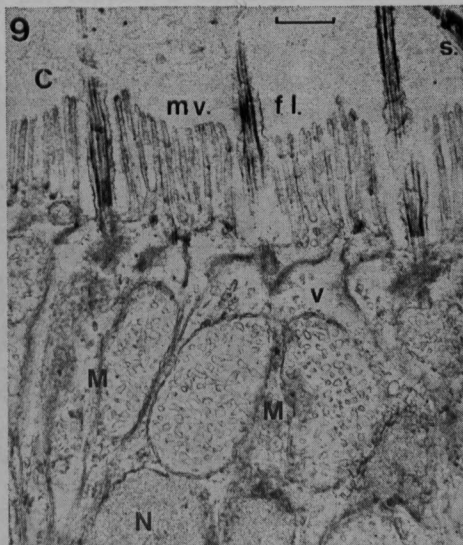
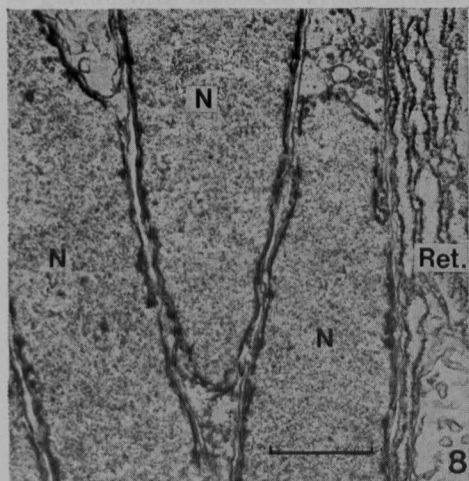
La face apicale porte un unique flagelle et quelques longues microvillosités. Du corps basal partent des mèches de longs microtubules s'enfonçant dans le cytoplasme jusqu'à la zone occupée par le reticulum endoplasmique (Pl. III, 11). Des traînées de produits de sécrétion sont visibles. Une seule cellule en général atteint la lumière de l'endostyle.

La zone E assure la transition entre l'épithélium D et l'épithélium banal du pharynx. Cette zone est réduite à une seule grosse cellule étirée le long du bord supérieur de la bande D.

PLANCHE III

8. — Endostyle de *Doliolum nationalis* (phorozoïde). Coupe longitudinale dans un amas de noyaux (N) de la bande C; sur le côté, fragment de reticulum granulaire d'une cellule D. Échelle : 1 micron (Cl. J. Godeaux).
9. — Endostyle de *Doliolum nationalis* (phorozoïde). Coupe dans la partie apicale de la bande C montrant les flagelles (fl.) enveloppés par les microvillosités (m.v.), les produits de sécrétion (s.), les microvésicules (v.). M : mitochondries; N : noyau. Échelle : 1 micron (Cl. J. Godeaux).
10. — Endostyle de *Doliolum nationalis* (phorozoïde). Coupe dans la région basilaire de deux cellules D. M : mitochondrie; m.b. : membrane basale; m.c. : membranes cellulaires séparant les 2 cellules; N : noyau à membrane percée de pores; Ret. : reticulum endoplasmique granulaire. Échelle : 1 micron (Cl. J. Godeaux).
11. — Endostyle de *Doliolina mülleri* (oozoïde). Détail de la région apicale d'une cellule D montrant la base du flagelle et les nombreux microtubules associés (m.t.) traversant les amas de vésicules (v.) à contenu dense. M : grosse mitochondrie apicale de la cellule E voisine, logée au-dessus du noyau N; Ret. : reticulum granulaire. Échelle : 0.5 micron (Cl. G. Goffinet).

PLANCHE III



Son ultrastructure se limite à un long noyau de forme rectangulaire surmonté d'une grosse mitochondrie. Le reste du cytoplasme est clair, dépourvu de reticulum endoplasmique; au sommet se voient de nombreuses vésicules (Pl. IV, 12).

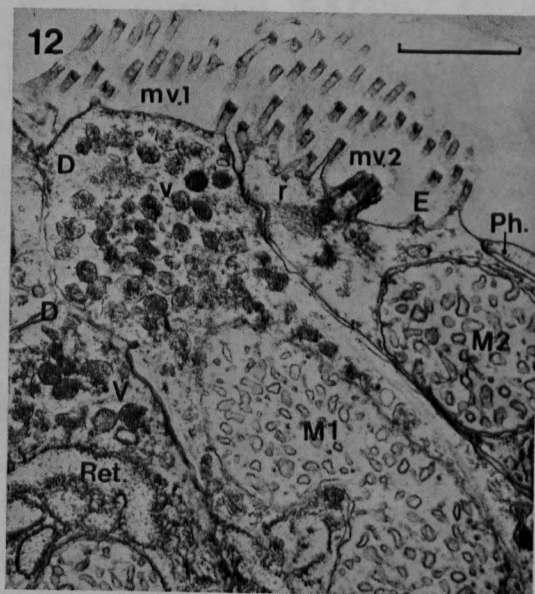


PLANCHE IV

12. — Endostyle de *Doliolum nationalis* (phorozoïde). Détail de la région apicale de deux cellules D et de la cellule E voisine. M1 : mitochondrie de la cellule D; M2 : mitochondrie de la cellule E; m.v.1 : microvillosités de D; m.v.2 : microvillosités de E entourant la base du flagelle (à racine insérée sur le desmosome); Ph. : cellule pharyngienne; Ret. : reticulum granulaire; v. : vésicules remplies de produits de sécrétion opaque. Échelle : 1 micron (Cl. J. Godeaux).

La face apicale est coupée en biseau et porte un flagelle entouré de trois cercles comprenant de nombreuses microvillosités. La racine ciliaire est horizontale et s'attache à hauteur du desmosome à la membrane proche de la cellule D voisine. La cellule E a l'allure d'un choanocyte.

L'unique cellule E répond topographiquement à la zone ciliée moyenne de l'endostyle des Ascidiacés; en outre, la zone glandulaire et la zone ciliée supérieures de ces derniers (ex. *Molgula manhattensis*, GODEAUX et FIRKET, 1966) font défaut aux Doliolés, car la cellule E est accrochée à l'épithélium pharyngien pavimenteux où des renflements espacés signalent la présence des noyaux. L'épithélium pharyngien n'est ni cilié, ni glandulaire et ne paraît remplir aucune fonction particulière; on y observe cependant un reticulum granuleux réduit à quelques membranes. La zone de jonction entre les cellules est renforcée.

CONCLUSIONS

L'endostyle des Doliolidae est constitué d'un petit ensemble de bandes ciliées et glandulaires disposées symétriquement par rapport à une zone A médiane, et comprenant un nombre limité de cellules, en rapport avec la petitesse relative de l'organe. Il est plus simple que celui des autres Tuniciers; certaines bandes sont réduites à l'extrême (bande E) ou font défaut (zones ciliée et glandulaire supérieures).

Toutes les cellules sont pourvues d'un flagelle plus ou moins long, entouré ou non de microvillosités. A l'exception des cellules A, toutes les cellules renferment des microvésicules et paraissent capables de sécrétion, parfois de façon discrète (cellules C). Les volumineuses cellules des bandes B et D possèdent un reticulum granuleux très développé et des vésicules remplies d'un produit opaque (surtout au niveau de D), particularités qui se retrouvent chez les Tuniciers les plus divers et qui suggèrent une sécrétion de nature protéique, éventuellement d'enzymes intervenant dans une prédigestion des particules alimentaires retenues par le mucus élaboré par les cellules siégeant aux extrémités de l'endostyle (BOGORAZE *et al.*, 1979). Le produit de sécrétion se présente comme un tortillon très colorable, visible en microscopie photonique et intéressant les flagelles de la bande B et de la partie inférieure de la bande C. Le comportement des produits élaborés au niveau de B et de D plaide en faveur de l'hypothèse de propriétés différentes. De plus l'absence de tout équivalent de la bande glandulaire supérieure (bande G de la Molgule dont les cellules ont également un reticulum granulaire très important) suggère que la physiologie de la digestion chez les Doliolidae pourrait différer de celle des autres Tuniciers.

L'endostyle des Doliolidae n'intervient pas dans les processus de blastogenèse, au contraire des expansions épicaudiques de l'oozoïde (GODEAUX, 1957).

REMERCIEMENTS

L'auteur exprime ses sincères remerciements au Dr. G. Goffinet pour son aimable assistance et à M^{me} Ch. De Ridder pour le soin apporté à la réalisation des planches.

BIBLIOGRAPHIE

- BARRINGTON, E. J. W. (1957) — The distribution and significance of organically bound iodine in the Ascidian *Ciona intestinalis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **36**, 1-16.
- BRIEN, P. (1928) — Contribution à l'étude de l'embryogenèse et de la blastogenèse des Salpes. *Rec. Inst. zool. Torley-Rousseau. Bruxelles*, **2**, 1-116 (4 pl. h. t.).
- BOGORAZE, D. et TUZET, O. (1974) — Contribution à l'étude du tube digestif de l'appendiculaire *Oikopleura longicauda* (Vogt). *Ann. Sc. nat. Zool.*, **16** (12^e sér.), 55-95.
- BOGORAZE, D., TUZET, O. et DE BILLY, F. (1979) — Contribution à l'étude de la localisation des cellules sécrétrices de l'endostyle du phorozoïde de *Doliolum nationalis* (Borgert). *Ann. Sc. nat. Zool.*, **1** (13^e sér.), 3-21.
- FIALA-MEDIONI, A. et PEQUIGNAT, E. (1975) — Mise en évidence d'activité enzymatique dans la branchie de filtreurs benthiques (Ascidies). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **281** (sér. D), 1123-1126.
- GHIANI, P. et ORSI, L. (1966) — Le zone cigliate dell'endostilo in *Ciona intestinalis* L. Aspetti ultrastrutturali e funzionali. *Boll. Mus. e Inst. Biol. Univ. Genova*, **34** (n° 217), 227-278.
- GODEAUX, J. (1957) — Contribution à la connaissance des Thaliacés. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, **88**, 5-285.

- GODEAUX, J. (1971a) — Recherches sur l'endostyle des Tuniciers. *Rapp. P. V. Comm. int. Mer Médit. (C.I.E.S.M.)*, **20**, 367-368.
- GODEAUX, J. (1971b) — L'ultrastructure de l'endostyle des Doliolides (Tuniciers cyclo-myaires). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **272** (sér. D), 592-595.
- GODEAUX, J. et FIRKET, H. (1966) — Ultrastructure de l'endostyle de *Molgula manhattensis* Kay (Ascidie stolidobranchie). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **262** (sér. D), 488-490.
- GODEAUX, J. et FIRKET, H. (1968) — Étude au microscope électronique de l'endostyle d'une Ascidie stolidobranchie *Molgula manhattensis* Kay. *Ann. Sc. nat. Zool.*, **10** (12^e sér.), 163-186.
- LEVY, C. et PORTE, A. (1964) — Ultrastructure de l'endostyle de l'Ascidie *Microcosmus claudicans* (Sav.). *Ztschr. f. Zellforschung*, **62**, 293-309.
- MILANESI, C. (1971) — Choanocytes in the endostyle of *Botryllus schlosseri* (Pallas). *Ascidacea Stolidobranchiata. J. submicr. Cytol.*, **3**, 359-363.
- OLSSON, R. (1962) — The relationship between ciliary rootlets and other cell structures. *J. Cell Biol.*, **15**, 596-599.
- OLSSON, R. (1963) — Endostyles and endostylar secretions : a comparative histochemical study. *Acta Zool.*, **44**, 299-328.
- OLSSON, R. (1965) — The cytology of the endostyle of *Oikopleura dioica*. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **118**, 1038-1051.
- ROCHE, J., RAMETTA, G. et VARRONE, S. (1962) — Sur la présence d'hormones thyroïdiennes chez un Tunicier pélagique, *Salpa maxima* (Forskål). *C. R. Soc. Biol. Paris*, **156**, 1964-1968.
- ROCHE, J., SALVATORE, G., RAMETTA, G. et VARRONE, S. (1959) — Sur la présence d'hormones thyroïdiennes (3 : 5 : 3' triiodothyronine et thyroxine) chez un Tunicier (*Ciona intestinalis*). *C. R. Soc. Biol. Paris*, **153**, 1751-1757.
- SALVATORE, G., VECCHIO, G. et MACCHIA, V. (1960) — Sur la présence d'hormones thyroïdiennes chez un Tunicier, *Clavelina lepadiformis* (M. Edw.) var. *rissoana*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **154**, 1380-1384.
- THIEBOLD, J. (1972) — A propos de la fixation de l'iode par les zones latérales de l'endostyle de *Ciona intestinalis* L. (Tunicier, Ascidiacé). *C. R. Soc. Biol. Paris*, **166**, 686-688 (1 pl. h. t.).
- THORNDYKE, M. C. (1978) — Evidence for a mammalian thyroglobulin in endostyle of the ascidian *Styela clava*. *Nature*, **271**, 61-62.
- THORPE, A. et BARRINGTON, E. J. W. (1965) — The histochemical basis of iodine binding in *Ciona*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **5**, abst. 93.