

ETUDE HISTOLOGIQUE
D'ALCYONIDIUM POLYUUM (HASSALL)
CARACTÈRES STRUCTURAUX SPÉCIFIQUES
D'ALCYONIDIUM MYTILI DALYELL
(Bryozoaires Cténostomes)

par

Isabelle Matricon

Laboratoire d'Anatomie et Histologie Comparées de la Faculté des Sciences de Paris,
et Station biologique de Roscoff

Résumé

L'étude histologique du Bryzoaire *Alcyonidium polyoum* a révélé l'existence d'une nouvelle catégorie cellulaire, en relation avec l'insertion de la musculature pariétale sur l'ectocyste, et retrouvée chez d'autres espèces. Il existe, de plus, chez cette forme, un processus particulier de dégénérescence du polypide et de la région péristomiale, et des loges sénescents jouant le rôle de reins d'accumulation.

La comparaison histologique d'*A. polyoum* et d'*A. mytili* a permis de légitimer la séparation spécifique des deux formes.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Les Alcyonellines sont des Bryozoaires Cténostomes à zoarium généralement charnu, encroûtant ou formant des masses lobées. Les autozoécies sont presque toujours contiguës. Il n'y a pratiquement pas de polymorphisme, donc rarement des hétérozoécies et jamais de stolon.

Il existe deux familles : *Flustrellidae* et *Alcyonidiidae*. A cette dernière appartiennent les espèces étudiées dans ce mémoire.

Alcyonidium polyoum (Hassall) possède un zoarium encroûtant qui se rencontre dans la zone littorale sur des coquilles, des pierres, surtout des algues, en particulier des *Fucus*. La localisation et la morphologie de cette espèce ont fait l'objet de descriptions nombreuses. La première est due à Hassall (1841) qui la nomme *Sarcochytum polyoum*, la séparant du genre *Alcyonidium* à cause du nombre plus élevé des tentacules, du port encroûtant du zoarium, de la forme sphérique des corps bruns. Parmi les auteurs plus récents, il faut citer : Joliet (1877), Hincks (1880), Harmer (1915), Le Brozec (1955), Bobin et Prenant (1956); mais aucun d'entre eux ne donne d'analyse histologique de cette forme. Le Brozec, constatant en outre le litige qui existait au sujet de la séparation spécifique entre *Alcyonidium polyoum* et *Alcyonidium mytili* Dalyell, étudie aussi cette seconde forme aux points de vue morphologique et anatomique et conclut à la disjonction des deux espèces, fondée sur des différences dans la carnosité des zoariums, le nombre des tentacules, l'anatomie du polypide, la distribution écologique.

Pour d'autres Bryozoaires, les renseignements histologiques sont plus abondants. Le plus important des travaux consacrés aux Ectoproctes est dû à Calvet (1900) qui étudie en détail l'anatomie et la physiologie de *Bugula sabatieri* Calvet. Il examine et compare ensuite une quarantaine d'autres Ectoproctes dont un *Alcyonidium* (*A. cellarioïdes* Calvet) donnant une

nomenclature des différents segments du polypide qui a été généralement utilisée depuis.

En 1959, Hyman, dans son traité sur les Invertébrés, réunit sous la rubrique « *Ectoprocta* » les connaissances que l'on possède actuellement sur ce groupe. Mais ce très important travail de compilation n'apporte pas de documents nouveaux.

Chez les autres auteurs, la disparité des problèmes traités rend nécessaire une sériation. Avant les données d'ordre physiologique (dégénérescence, bourgeonnement), il faut envisager les résultats anatomiques. Le polypide a été l'objet d'études beaucoup plus nombreuses que le cystide et son contenu cellulaire.

Silbermann (1906) chez *A. mytili*, Le Brozec (1954) chez *Flustrella hispida* (Fabricius) donnent des indications précises sur la structure et l'histologie du polypide.

En 1934, Ries et Schoelzel rappellent les différentes parties du polypide chez *Zoobothryon verticillatum* (Della Chiaje) avant d'en faire l'étude à l'aide de colorations vitales.

Quelques points de détail sont étudiés par d'autres auteurs : système nerveux et musculature par Graupner (1928), musculature striée intraépithéliale de l'œsophage chez *Alcyonidium hirsutum* (Flemming) par Henneguy (1909), musculature annulaire également striée de cet organe chez *A. polyoum* par Bronstein (1939). Ce dernier travail est, à ma connaissance, la seule étude histologique qui se réfère spécialement à *Alcyonidium polyoum*.

Pour le matériel cystidien, en dehors des données éparses que l'on trouve dans l'ouvrage de Calvet et qui sont difficilement homologables aux résultats actuels, et de quelques précisions apportées par Rey (1927) dans son travail sur les corps bruns, il faut attendre les travaux de Bobin et Prenant (1957 b) pour avoir des résultats précis, acquis par ces auteurs sur *Alcyonidium gelatinosum* (Linné).

De ces études, on peut tirer un ensemble de notions applicables aux Alcyonellines et en particulier à *A. polyoum*.

La structure du polypide est la suivante : à la couronne tentaculaire, reliée au péristome par une gaine mince et pourvue de muscles, fait suite un pharynx fortement cilié, qui débouche dans un œsophage pyramidal. Les hautes cellules œsophagiennes, renfermant chacune une très grande vacuole, possèdent dans leurs parois latérales de fins muscles striés. L'organe est gainé d'une puissante musculature également striée. Le cardia, qui le prolonge, est tubulaire, et aboutit à un estomac central élargi dans lequel s'ouvre largement un volumineux caecum. Une constriction pylorique, formée de hautes cellules abondamment ciliées, enserre l'extrémité de l'estomac, et le relie au rectum. Ce dernier s'ouvre dans la gaine tentaculaire. Des bandes musculaires lisses et un revêtement péritonéal enveloppent tout le tube digestif.

Le matériel cystidien, réparti généralement le long des parois de la loge, comprend des cellules amiboïdes à prolongements grêles, des cellules muqueuses chargées de plages de mucus, des cellules morulaires bourrées de sphérules, et des cellules à sarcolytes qui assurent l'élimination des restes musculaires pendant la dégénérescence du polypide.

Cette dégénérescence est un phénomène physiologique connu depuis Smitt (1866), mais sa relation avec la formation du corps brun n'a été mise en évidence qu'avec Nitsche (1871) chez *Flustra membranacea* (Linné, Solander), puis Joliet (1877) chez *Bugula flabellata* (J.V. Thompson) et *Bowerbankia imbricata* (Adams).

Tous les organes du polypide ne concourent pas à l'élaboration du corps brun. Pour Calvet (1900), celui-ci provient seulement de l'estomac et du rectum, le reste étant phagocyté par des « leucocytes ». C'est également l'opinion de Bobin et Prenant (1957 b) qui étudient le phénomène chez *A. gelatinosum*. Ces auteurs montrent en outre que les tentacules peuvent parfois être ingérés par l'œsophage avant de dégénérer, et que le corps brun s'enkyste souvent dans les parois de la loge.

L'existence de plusieurs corps bruns dans la même loge a été signalée souvent chez les Cténostomes (Joliet, 1877 ; Römer, 1906 ; Rey, 1927). Ces auteurs pensent que seule la persistance du corps brun au cours des cycles polypidiens successifs explique ces accumulations.

On a cru autrefois que la dégénérescence du polypide était due à l'absence, chez les Gymnolèmes, d'organe excréteur spécialisé. Calvet (1900), Römer (1906), Borg (1947) la voient en relation avec la reproduction sexuée. Borg note cependant dans son travail sur *Electra crustulenta* (Pallas) que les polypides peuvent dégénérer dans des loges et à des saisons où il n'y a pas de produits génitaux. L'accumulation des éléments génitaux serait seulement la cause originelle de la dégénérescence.

L'élimination du polypide n'entraînant pas la mort du cystide, celui-ci élabore un bourgeon qui reconstituera l'organisme. Terminant une très longue controverse au sujet de l'origine des cellules qui édifient le bourgeon polypidien (Calvet, par exemple, soutient qu'il s'agit d'éléments mésenchymateux), Ladewig (1900) chez *Bugula avicularia* Linné, et Römer (1906) chez *Bugula avicularia* et *Alcyonidium mytili* démontrent que l'ébauche a une origine épidermique. Cette opinion a prévalu depuis et bien des auteurs ont eu l'occasion d'en souligner la réalité.

Les différents stades de l'élaboration du polypide sont décrits par Agatz (1912), Herwig (1913), Soule (1954). Ce dernier auteur se fonde, pour les *Carnosa*, sur l'observation d'une quinzaine d'espèces, dont *Alcyonidium polyoum*; mais il ne se réfère pas spécialement à l'une d'entre elles au cours de sa description. Il s'intéresse surtout au moment d'apparition des différents systèmes musculaires, et voit, là, la base d'une nouvelle classification des Ctenostomes.

Agatz (1912), Bronstein (1938) puis Lutaud (1959) précisent le lieu d'apparition des différents bourgeons chez *Membranipora membranacea* (Linné). L'ébauche de première génération se forme dans la partie proximale de la loge, contre la cloison postérieure, les autres au centre de la paroi frontale. Bronstein montre en outre la grande plasticité du bourgeon qui se reforme toujours après destruction expérimentale. Lutaud suit, à l'aide d'un film, les étapes de la différenciation du polypide.

Faulkner (1933) et Chrétien (1957) ne rappellent les premiers stades du bourgeonnement chez *Alcyonidium gelatinosum* que pour montrer les rapports qui existent entre le développement de l'ovaire et celui du polypide.

Enfin, Bobin et Prenant (1957 a) donnent une description détaillée de la formation du péristome et de la collerette chez *A. gelatinosum*, et prouvent que, dans cette espèce, polypide et édifice péristomial proviennent de deux proliférations successives d'une même région de l'épiderme frontal.

En résumé : la structure histologique précise d'*Alcyonidium polyoum* n'a jamais été étudiée. En revanche, quelques-uns des problèmes de cette structure ont été abordés ou élucidés chez d'autres Ectoproctes. Il était intéressant de voir les différences qui pouvaient exister entre *A. polyoum* et une espèce voisine : *A. gelatinosum*, que l'on connaît bien.

De plus, la séparation spécifique entre *A. polyoum* et *A. mytili* n'a été fondée par Le Brozec que sur des données morphologiques et anatomiques, et, d'après Hyman, l'identité des deux formes est encore communément admise. Existe-t-il des caractères histologiques permettant de confirmer ou d'infirmer les résultats de Le Brozec ? Ces quelques points font l'objet du présent travail, entrepris sur les conseils de Mlle Bobin.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les échantillons ont été récoltés, au cours de l'été, à la station biologique de Roscoff, sur les thalles de *Fucus vesiculosus* et *serratus* pour *Alcyonidium polyoum*, sur des coquilles provenant de dragages pour *Alcyonidium mytili*.

OBSERVATIONS "IN TOTO".

Des fragments de colonies, prélevés par coupes à main levée et dilacérés, ont été observés après coloration vitale au rouge neutre, au bleu de crésyl brillant et au bleu de méthylène polychrome.

Des montages de lambeaux de colonies détachés du support ont été réalisés après fixation par des vapeurs d'acide osmique ou par du formol salé suivi de coloration au bleu de toluidine.

HISTOLOGIE GÉNÉRALE.

Fixateurs : Bouin ordinaire, Bouin-Duboscq, formol neutre salé. Coupes à 5 μ après inclusion à la paraffine.

Colorations : Trichromes de Prenant et de Masson, ou variantes rapides de ces méthodes utilisant l'hématoxyline de Groat.

CYTOLOGIE.

Chondriome : Regaud suivi de postchromisation ; Champy (surfixation) ; colorations d'Altmann-Cowdry et de Benda.

Corps de Golgi : Imprégnations osmiques de Champy-Nassonov-Kolatchev, argentiques après fixation par les liquides de Cajal et de da Fano.

HISTOCHIMIE.

Acide désoxyribonucléique : Regaud, réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck.

Acide ribonucléique : Regaud, Carnoy ; colorations de Unna-Brachet, Mann-Dominici, au bleu de toluidine tamponné ; des témoins ont subi l'hydrolyse chlorhydrique de Vendrely.

Lipides : Formol salé ; dilacérations et colorations au noir Soudan et au rouge à l'huile. Champy et Flemming ; puis coupes à la paraffine pour les localisations des lipides osmiophiles.

Glycogène : Gendre, coloration de Hotchkiss-Mac-Manus ; contrôle par l'amylase salivaire.

Mucopolysaccharides acides : Bouin-Duboscq, colorations à l'acide périodique-Schiff, à la fuchsine paralaldéhyde, au bleu Alcian, au mucicarmin ; métachromasie : Azur I de méthylène.

Composés mucoïdes : Bouin-Duboscq ; hémalun picroindigo-carmin.

Protéines : Bouin-Duboscq ; réaction de Derrien-Turchini.

Fer : Réactions au Bleu de Prusse et au bleu de Turnbull.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

I. — Etude d'*Alcyonidium polyoum*

A l'examen d'une colonie suffisamment âgée d'*Alcyonidium polyoum*, on distingue trois zones différentes :

- Une zone de croissance, où le zoarium est mince, transparent, à reflets argentés, et qui est seule représentée dans les colonies les plus jeunes.
- La zone plus ancienne devient épaisse, jaunâtre et charnue, mais n'a toujours qu'une seule épaisseur de loges. Elle est bordée, là où l'extension est possible, par des zones de croissance.
- La zone la plus âgée, enfin, est lobée ; mais toutes les colonies n'atteignent pas ce stade ultime.

A - MORPHOLOGIE

I. Région en croissance active (Fig. 1.)

Dans la zone d'extension des colonies, les zoécies bordantes sont quadrangulaires et petites, mais deviennent rapidement hexagonales

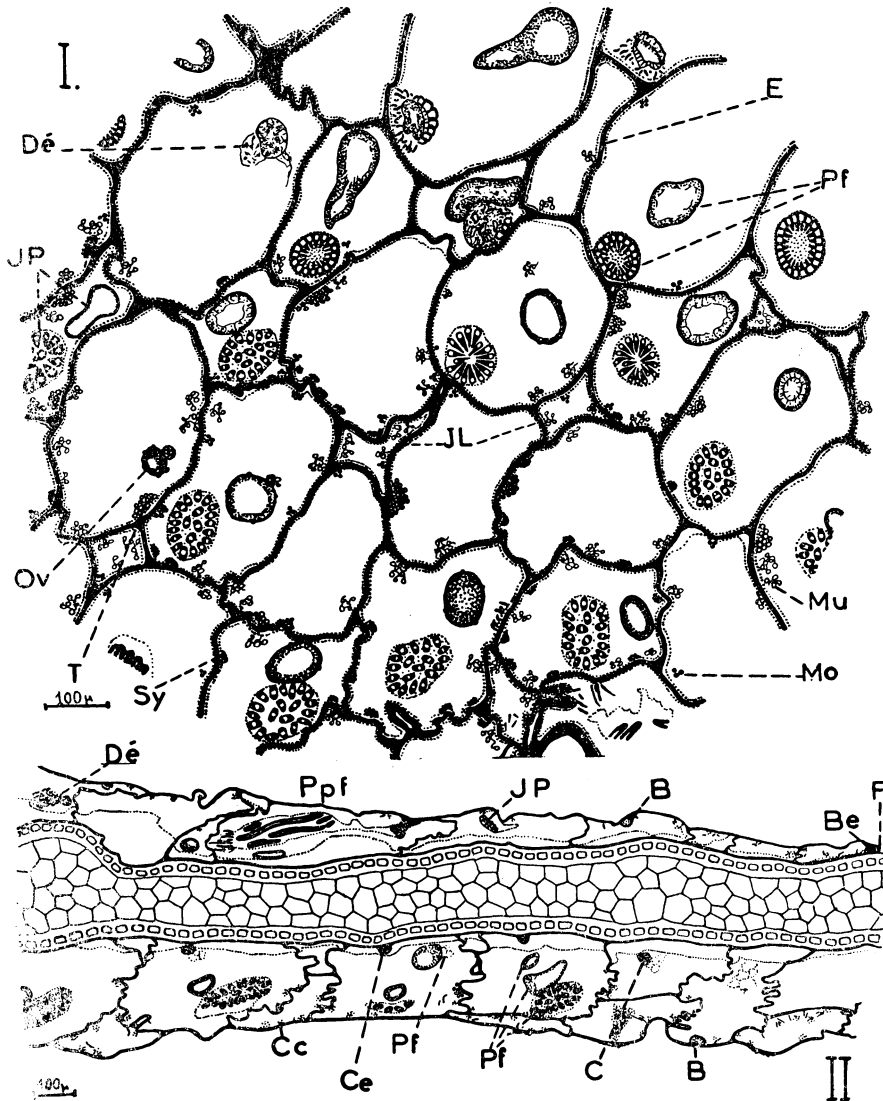


FIGURE 1

Coupes tangentielle (I) et transversale (II) d'une colonie très jeune d'*A. polyomm.*

Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. B : bourgeon polypidien ; Be : bourrelet épidermique de croissance ; C : corps brun ; Ce : cellules cystidiennes ; Cc : corps brun enkysté ; Dé : polypide en dégénérescence ; E : épiderme ; F : front de la colonie en croissance ; f : funicule ; JL : jeunes loges ; JP : jeune polypide ; Mo : cellule murulaire ; Mu : cellule muqueuse ; Ov : jeune ovaire ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcocystes ; T : testicule.

par tassement réciproque. Le bourgeon polypidien y apparaît bien avant que la loge n'ait atteint sa surface frontale maximale. Les loges pourvues d'un polypide fonctionnel sont oblongues dans le sens de la croissance ; la papille péristomiale est située vers l'avant, et le polypide rétracté allongé en arrière parallèlement à la surface.

L'élaboration et la première dégénérescence des polypides ne sont pas exactement synchrones dans les différentes zoécies ; mais on voit, en général, en arrière de la zone des polypides fonctionnels, une bande de loges sans polypides dans laquelle apparaissent les premiers corps bruns. Le synchronisme relatif se perd ensuite et l'on rencontre seulement une mosaïque de zoécies aux divers stades de dégénérescence et de régénération polypidiennes.

Une coupe tangentielle (fig. 1, I) montre la répartition du matériel cystidien. Dans ces régions jeunes, les zoécies semblent ne renfermer que le polypide et ses annexes ; toutes les catégories cellulaires existent cependant dès les loges frontales, à l'exclusion des cellules à sarcolytes, qui se différencient seulement lors de la première dégénérescence polypidienne. La rareté de ces cellules cystidiennes apparaît bien sur la figure 1, I, ainsi que l'intercalation de très jeunes loges au milieu de loges plus anciennes. Testicule et ovaire sont déjà différenciés dans certaines loges.

Sur les coupes transversales (fig. 1, II), on voit, en outre, que l'épiderme est mince (moins de 2 μ) le long de toutes les parois des cystides. Dans les toutes jeunes loges du front du zoarium il présente un fort épaissement vers le bord périphérique de la loge, formant un blastème de croissance de la colonie. La couche mésenchymateuse sous-jacente est elle-même très mince et difficilement discernable de l'épiderme qu'elle double.

2. Région âgée et épaissie du zoarium (Fig. 2.)

Les montages *in toto* de fragments âgés de colonies montrent que les loges n'ont plus la forme oblongue et plate qu'elle avaient près du bord. L'intercalation de jeunes loges au sein des loges plus anciennes a provoqué un épaissement de l'ensemble de la colonie, la hauteur de chaque loge s'étant accrue au détriment de la surface frontale ; la plus grande dimension des cystides est maintenant perpendiculaire au substrat. Le polypide y est vertical ou légèrement incliné. À côté de ces loges normales, on observe, en surface, des cystides beaucoup plus petits, décrits jusqu'alors comme des hétérozoécies. Mais l'examen en coupes (fig. 2, I et II) montre qu'il s'agit de loges ayant perdu le pouvoir de régénérer leur polypide. Ce ne sont donc pas de véritables hétérozoécies, c'est-à-dire des loges ne formant jamais de polypide, mais des loges normales se transformant secondairement en pseudo-hétérozoécies. Ces loges, larges à la base, sont étroites vers le sommet, ce qui explique les différences de dimensions frontales observées sur les colonies entières ; elles sont bourrées de cellules cystidiennes, surtout de cellules à sarcolytes. Inaptes à reformer leur polypide, ces loges sont simplement sénescences.

Les loges normales contiennent beaucoup plus de matériel cystidien que dans les régions jeunes, mais celui-ci ne remplit pas la totalité de la cavité ; il reste un espace libre entourant le polypide.

Les corps bruns peuvent être très nombreux, jusqu'à 8 ou 10 par loge. On observe à peu près autant de loges à polypide fonctionnel que de loges dans lesquelles celui-ci dégénère ou se reforme.

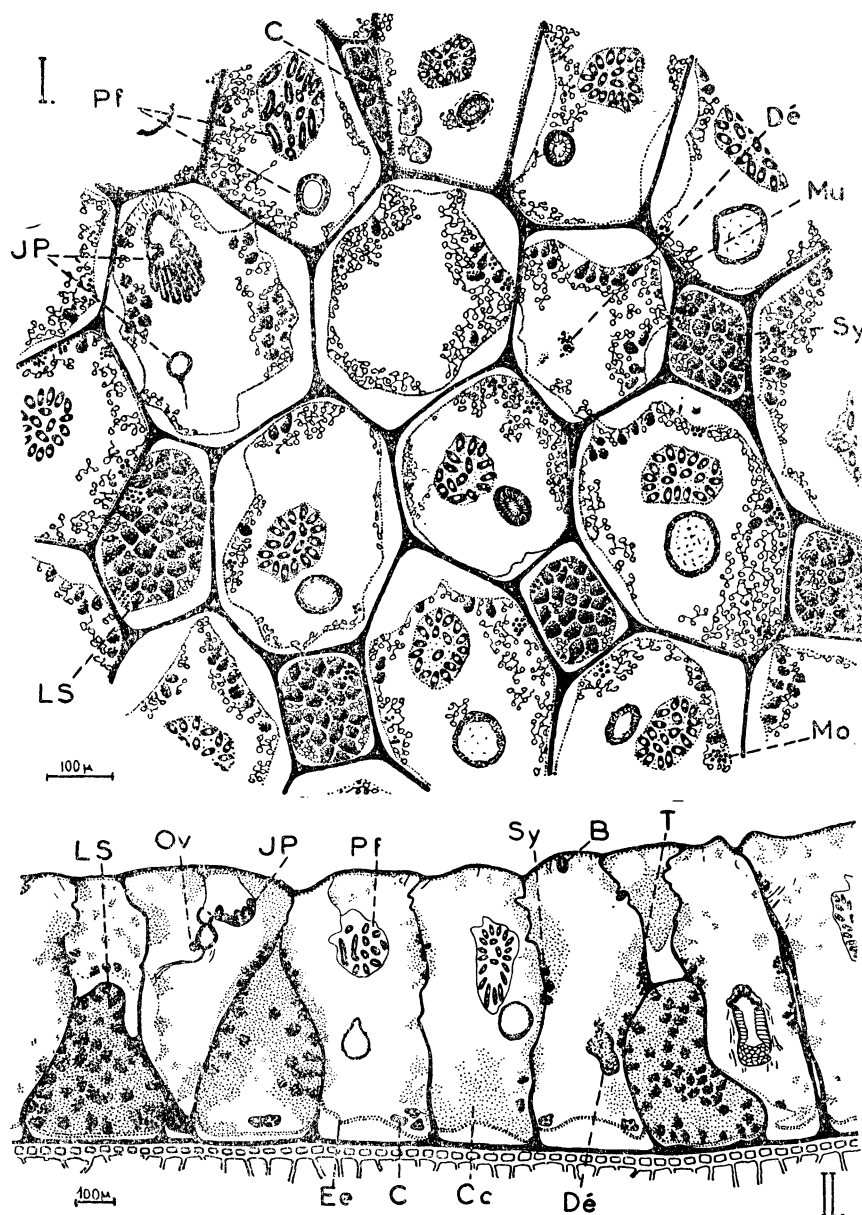


FIGURE 2

Coupes tangentielle (I) et transversale (II) d'une colonie âgée d'*A. polyomm.*

Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. B : bourgeon polypidien ; C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Dé : polypide en dégénérescence ; Ee : épiderme épaissi du fond de la loge ; JP : jeune polypide ; LS : loges sénescents ; Mo : cellule morulaire ; Mu : cellule muqueuse ; Pf : polypide fonctionnel ; Ov : très jeune ovaire ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : testicule.

3. Région très âgée (Fig. 3.)

Dans les régions les plus âgées, le zoarium, très charnu, présente des mamelons. L'aspect extérieur du détail est le même que dans la région précédente ; mais on voit, en coupe, qu'il s'est produit des chevauchements, la prolifération d'une partie du zoarium venant recouvrir les régions avoisinantes. Celles-ci, perdant contact avec l'extérieur, dégénèrent rapidement. Le contenu cellulaire s'autolyse, l'épiderme subsistant plus longtemps que le reste. Les loges les plus dégradées finissent par confluer.

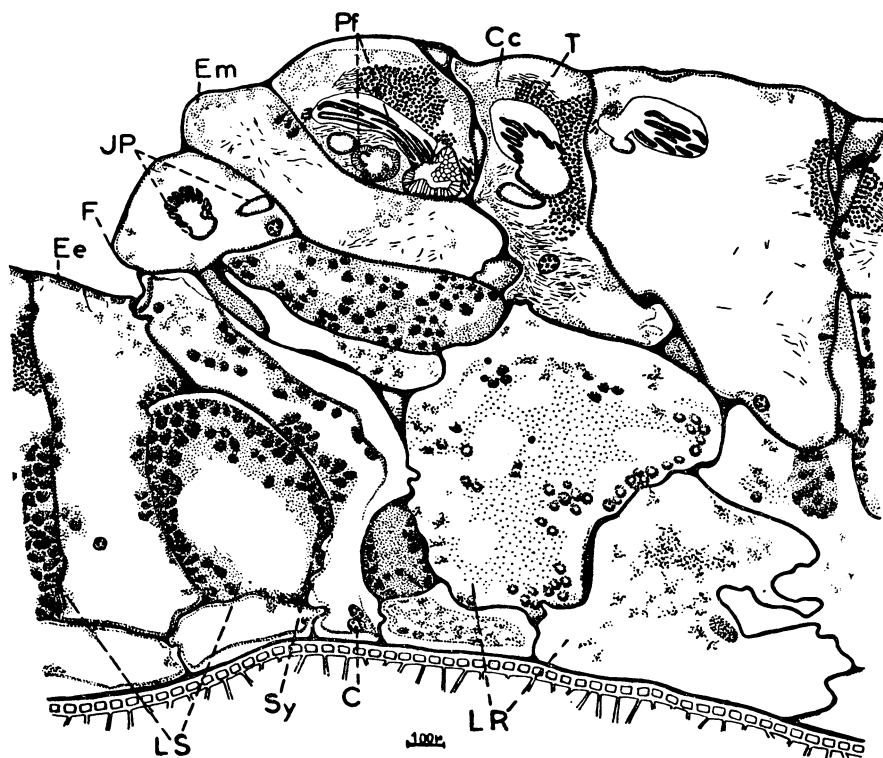


FIGURE 3

Coupe transversale d'une colonie très âgée d'*A. polyoum*, avec chevauchement du zoarium. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Ee : épiderme épaissi ; Em : épiderme mince ; F : front de la partie recouvrante ; JP : jeune polypide ; LR : loge en dégénérescence ; LS : loge sénescence ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : testicule.

B - ANATOMIE

I. Description d'une zoécie fonctionnelle moyennement âgée (Fig. 4, II.)

Dans une région suffisamment âgée, qui se prête mieux à une étude de la localisation des différentes catégories cellulaires, puisque le matériel cystidien y est plus abondant, les loges ont une forme prismatique.

L'épiderme, mince contre les parois latérales, est assez épais (5 à 6 μ) dans la partie frontale de la loge, en dehors même du bourrelet péristomial. Le fond du cystide accolé à l'algue est tapissé, lui aussi, d'un épiderme haut (6 à 10 μ). Dans les loges jeunes, l'épiderme est plat le long de toutes les parois (fig. 4, I). Son épaissement au fond

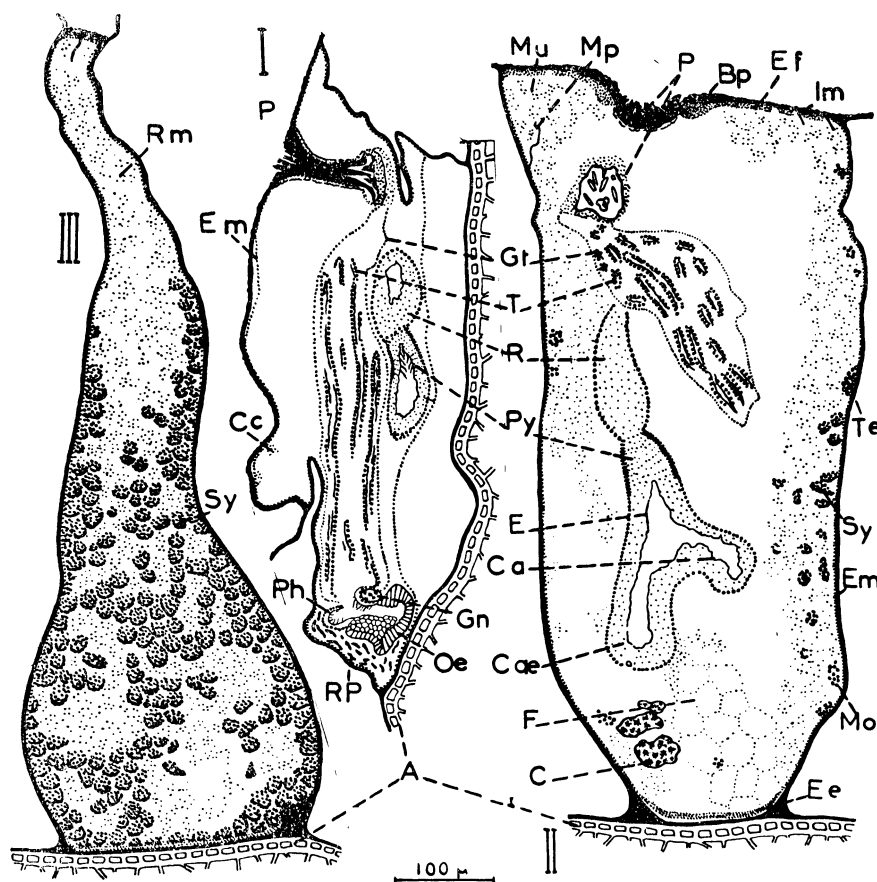


FIGURE 4

Loges d'*A. polyoum* à divers états. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson.

I : loge très jeune à polypide fonctionnel ; II : loge fonctionnelle moyennement âgée ; III : loge sénescence. A : algue servant de substrat ; Bp : bourrelet péristomial ; C : corps brun ; Ca : cardia ; Cae : caecum ; Cc : cellules cystidiennes ; E : estomac central ; Ee : épiderme épais ; Ef : épiderme frontal ; Em : épiderme mince ; Gn : ganglion nerveux ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; Mo : cellule morulaire ; Mp : muscle pariétal ; Mu : cellule muqueuse ; Oe : œsophage ; P : péristome ; Ph : pharynx ; Py : pylore ; R : rectum ; Rm : région uniquement muqueuse ; Rp : muscle grand rétracteur du polypide ; Sy : cellule à sarcolytes ; T : tentacule ; Te : testicule.

et à la surface du cystide est progressif au cours du vieillissement de la loge.

La couche mésenchymateuse sous-jacente, parfois discontinue, n'est apparente, à faible grossissement, qu'au fond de la loge, où elle est différenciée en cellules phagocytaires (non figurées sur le schéma).

Les cellules cystidiennes, éparses dans la cavité, ne sont pas réparties de la même façon le long de toutes les parois :

- Du côté frontal de la loge on rencontre des cellules amiboïdes, muqueuses et morulaires, qui ont souvent, au moins pour les deux dernières catégories, des caractères de cellules jeunes.
- Autour de la région péristomiale se groupent des cellules muqueuses que l'on peut homologuer au voile muqueux décrit chez *Alcyonidium gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957a).
- Les parois latérales sont doublées d'une couche continue de cellules des différents types. La répartition des cellules à sarcolytes n'y est cependant pas uniforme : elles sont souvent réunies en deux manchons, l'un, dans le tiers supérieur de la loge, responsable de la phagocytose des muscles pariéto-diaphragmatiques, l'autre, plus important, correspondant à la résorption de la musculature polypidienne, en particulier du muscle grand rétracteur. Cette répartition n'est pas évidente sur la figure 4, II, car la loge n'est pas suffisamment âgée, et les cellules à sarcolytes y sont encore trop peu nombreuses.
- Le matériel cystidien est plus rare dans le fond de la loge ; des cellules muqueuses et morulaires s'y rencontrent cependant, dispersées contre la couche mésenchymateuse.

Cette description des localisations cellulaires n'a pas un caractère formel ; elle représente ce que l'on observe le plus souvent, car la plupart de ces cellules sont libres dans la cavité et plus ou moins douées de propriétés amiboïdes.

Les corps bruns, nombreux dans ces loges âgées, sont pris dans les mailles du tissu funiculaire, libres au fond de la loge, ou enkystés dans l'ectocyste.

La figure 5, I montre une loge d'un âge à peu près semblable, mais dans laquelle le polypide dégénère. Le processus de cette dégénérescence sera décrit dans un chapitre ultérieur, mais il convient déjà de noter que le bourgeon du nouveau polypide se forme bien avant la disparition complète du précédent, et qu'il n'apparaît pas à la place de l'ancien péristome.

2. Description d'une loge sénescence (Fig. 4, III.)

Ces loges sont l'apanage des régions âgées de la colonie, dans lesquelles les cystides ont fourni plusieurs générations de polypides avant de perdre la faculté de les renouveler. La loge prend la forme d'une bouteille, la partie amincie dirigée vers l'extérieur. L'épiderme est épais dans la région frontale et au fond de la loge, caractère de cystide ancien. Il n'y a plus d'éléments mésenchymateux indifférenciés sous l'épiderme. Le contenu cellulaire cystidien est très dense, mais hétérogène. La partie apicale rétrécie renferme en grande majorité des cellules muqueuses, vestiges de la région muqueuse frontale des zoécies fonctionnelles. Dans la région profonde, plus large, se rencontre un mélange des différentes catégories cellulaires : cellules à sarcolytes, muqueuses et morulaires, avec une nette prédominance des cellules à sarcolytes. Tout ce matériel montre des caractères de cellules vieilles.

La figure 5, II explicite un stade de transition entre loges fonctionnelles et loges sénescents. Le polypide y est normal mais le contenu cellulaire cystidien envahit la cavité entière. Les cellules à sarcolytes y sont particulièrement abondantes, indiquant plusieurs générations successives de polypides. Le grand développement du testicule n'est pas un critère d'ancienneté de la loge, car son extension peut être aussi importante dans des loges beaucoup plus jeunes (voir fig. 3). Il ne semble pas, en effet, que l'apparition des gonades soit liée à un âge précis des cystides. Le testicule, qui subsiste dans des loges très âgées,

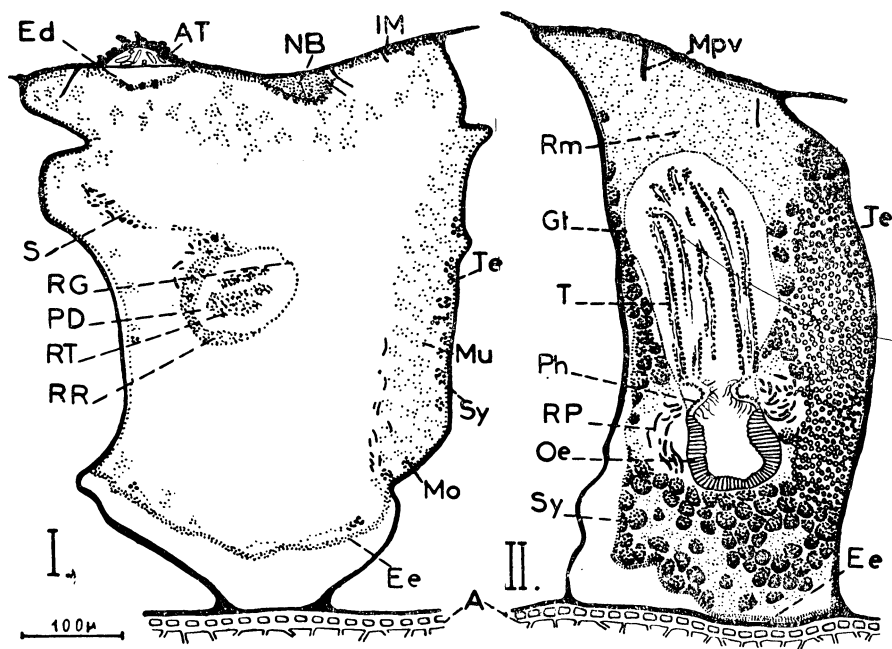


FIGURE 5

Divers états des loges d'*Alcyonidium polyoum* (suite). Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. I : loge moyennement âgée, dont le polypide est en dégénérescence. II : loge presque sénescence. A : algue servant de substrat ; AT : ancienne tige péristomiale ; Ed : épiderme en dégénérescence ; Ee : épiderme épaissi ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; Mo : cellule morulaire ; Mpv : muscle pariéto-vaginal ; Mu : cellule muqueuse ; NB : nouveau bourgeon polypidien ; Oe : œsophage ; Pd : polypide en dégénérescence ; Ph : pharynx ; RG : restes de la gaine tentaculaire ; Rm : région muqueuse ; RP : muscle grand rétracteur du polypide ; RR : restes du rectum ; RT : restes des tentacules ; S : ancien sphincter péristomial ; Sy : cellules à sarcolytes ; T : tentacule ; Te : testicule.

voire sénescents, se rencontre déjà sous forme d'un amas de quelques spermatogonies, dans les loges dont le premier polypide n'a pas encore dégénéré (fig. 1,I). Peut-être en existe-t-il déjà avant l'apparition du premier bourgeon polypidien, comme l'a indiqué Grellet (1958) chez *A. gelatinosum*, mais je n'en ai pas observé, n'ayant pas entrepris l'étude systématique de la formation des gonades. La différenciation de l'ovaire est étroitement soumise à celle du polypide : les ovocytes se développent en effet, contre le fond de la paroi cœcale, ainsi que

l'ont montré Faulkner (1933) et Chrétien (1957) chez *A. gelatinosum*. Ils peuvent apparaître avec un polypide de première génération ; ils ne se forment évidemment plus dans les loges sénescents.

C - HISTOLOGIE DE DÉTAIL

I. Le cystide et son contenu cellulaire.

a) L'ÉPIDERME (Fig. 6.)

Dans les loges jeunes l'épiderme est très mince (moins de $2\ \mu$) (fig. 6, I). Le cytoplasme est finement granuleux et très colorable. Les

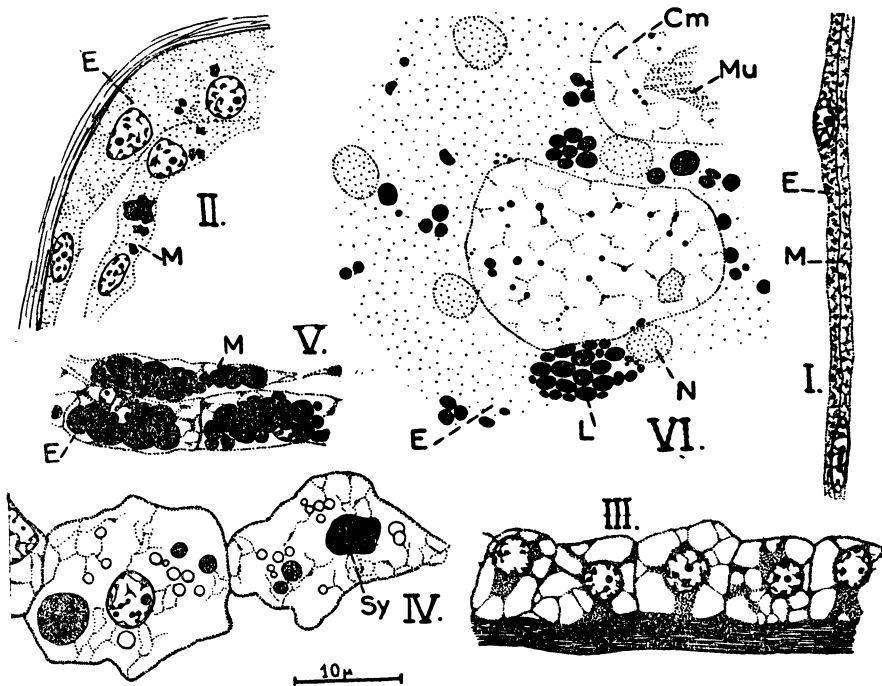


FIGURE 6

L'épiderme et la couche mésenchymateuse sous-jacente d'*Alcyonidium polyourm*.

I. : Epiderme et couche mésenchymateuse d'une jeune loge ; Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. II. : Passage de l'épiderme frontal à l'épiderme pariétal d'une loge âgée ; imprégnation osmique de Champy-Nassonov-Kolatchev ; en noir, les corps de Golgi. III. : Epiderme du fond d'une loge âgée ; Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. IV. : couche mésenchymateuse du fond d'une loge âgée, Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. V. : épiderme et couche mésenchymateuse du fond d'une loge âgée ; Gendre, coloration de Hotchkiss-Mac-Manus ; en noir : le glycogène. VI. : épiderme frontal d'une jeune loge, vu à plat ; formol salé, noir Soudan, rouge nucléaire solide ; en noir : les gouttelettes lipidiques. E : épiderme ; Im : cellule d'insertion musculaire ; L : gouttelette lipidique ; M : couche mésenchymateuse ; Mu : muscle pariétal ; N : noyau ; Sy : sarcocyte.

noyaux, discoïdes, ont une chromatine en mottes et des nucléoles d'autant plus gros que les cellules considérées sont plus jeunes. Dans les loges bordantes des colonies en extension, la région de croissance du

cystide, la plus externe par rapport à la colonie, possède un épiderme très haut (jusqu'à $15\ \mu$ et plus). Les cellules ont un noyau basal, allongé suivant leur plus grande dimension ; le nucléole est très volumineux. Le cytoplasme semble délimiter une grande vacuole subapicale.

Dans les cystides âgés l'épiderme n'a gardé sa ténuité que le long des parois latérales. L'épiderme frontal mesure $4\text{ à }6\ \mu$ (fig. 6, II). Les noyaux sont sphériques, volumineux, avec une chromatine abondante, en mottes, et des nucléoles bien visibles. Le cytoplasme, granuleux, montre souvent des lacunes circulaires que l'on peut interpréter comme des vacuoles par comparaison avec l'aspect présenté par ces cellules après coloration vitale. Le rouge neutre et le bleu de crésyl y font apparaître des sphérules de tailles diverses et vivement teintées, à côté d'autres granulations incolores, plus petites et fortement réfringentes. Ces dernières sont souvent groupées en couronne autour des précédentes. Les cellules épidermiques renferment en outre des granulations très nombreuses colorables par la technique de Hotchkiss-Mac-Manus ou celle de la fuchsine d'Altmann et qui sont vraisemblablement en relation avec la sécrétion de l'ectocyste. Des gouttelettes lipidiques peuvent être révélées en assez grande quantité (fig. 6, VI). Le chondriome est difficilement interprétable à cause de l'abondance des grains de sécrétion. Quelques amas golgiens se groupent autour du noyau.

Dans le fond des loges anciennes, l'épiderme est également très épaissi ($5\text{ à }10\ \mu$) (fig. 6, III). Les cellules, cubiques, ont des noyaux moins régulièrement sphériques que ceux de l'épiderme frontal. Le cytoplasme, rare, forme de fins trabécules suspendant le noyau au centre de la cellule, et délimitant de grandes vacuoles. Une technique appropriée révèle une grande quantité de glycogène dans ces cellules (fig. 6, V) alors qu'il n'en existe pas dans l'épiderme des loges jeunes. Cette substance étant d'autant plus abondante que les loges sont plus vieilles, l'hypothèse d'un stockage avec réutilisation ultérieure doit être écartée ; il s'agit plus vraisemblablement d'une sorte de dégénérescence glucidique.

b) LES CELLULES MÉSENCHYMATEUSES INDIFFÉRENCIÉES.

Indiscernables après coloration vitale, les cellules mésenchymateuses sont des éléments fusiformes étroitement appliqués contre l'épiderme. Ils forment une lame à peu près continue, surtout dans les jeunes loges (fig. 6, I). Les noyaux sont aplatis et plus pauvres en chromatine que ceux de l'épiderme. Dans les loges âgées les cellules mésenchymateuses indifférenciées sont plus rares. Elles forment un revêtement discontinu sous l'épiderme frontal. Leur chondriome est réduit, mais leurs corps de Golgi sont très développés (fig. 6, II). Le long des parois latérales et dans le fond des loges âgées, les cellules mésenchymateuses, toujours disposées en couche, prennent des caractères phagocytaires. Leur taille a considérablement augmenté (fig. 6, IV), le cytoplasme est très réduit et l'on rencontre à l'intérieur des cellules des inclusions diverses parmi lesquelles se reconnaissent des restes de sarcolytes et des résidus de corps bruns.

Les cellules pariétales contiennent surtout des sarcolytes, alors que les corps bruns sont résorbés dans les cellules du fond. Une coloration spécifique révèle en outre de gros blocs de glycogène.

c) LES CELLULES D'INSERTION MUSCULAIRE (Fig. 7.)

Ce sont de grandes cellules, incluses dans l'épiderme, qui montrent, après coloration vitale au bleu de crésyl brillant par exemple, de nombreuses sphérules métachromatiques colorées en lilas clair (fig. 7, IV). Ces cellules délimitent, dans les cas les plus favorables, deux es-

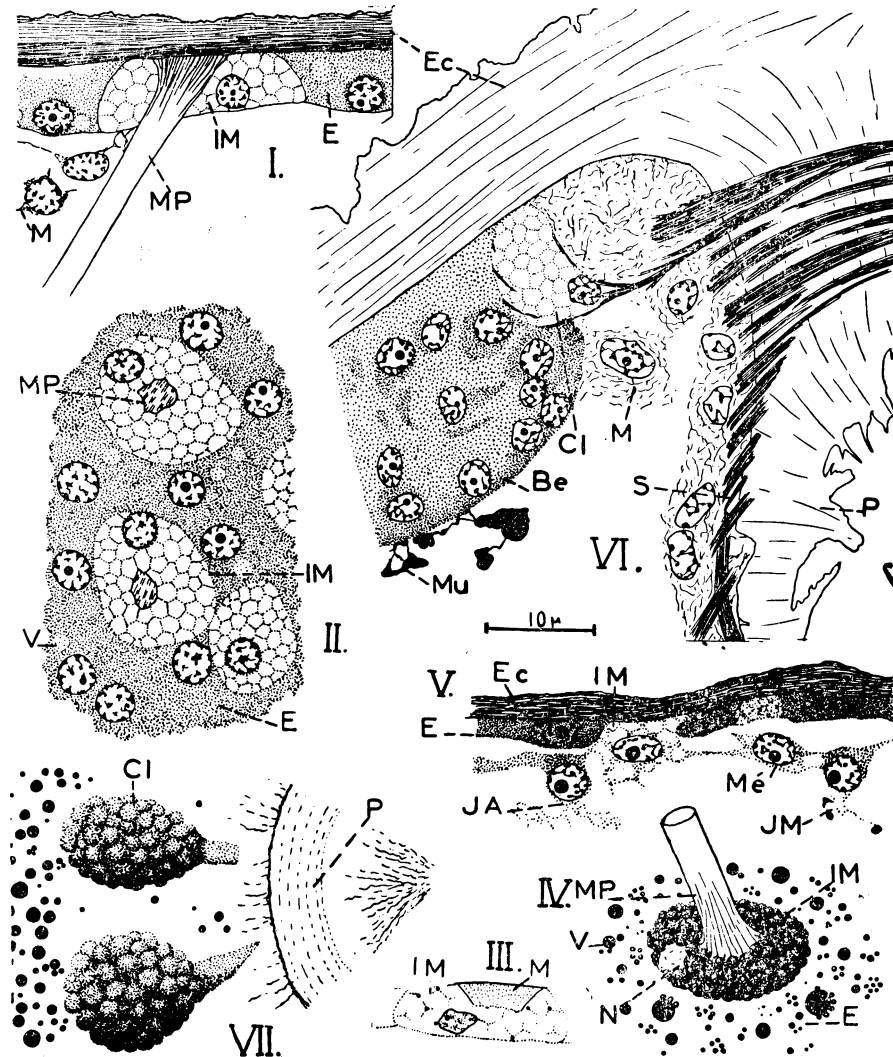


FIGURE 7

Les cellules d'insertion musculaire. Coupes transversale (I.) et tangentielle (II.) ; Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. III. : cellule d'insertion musculaire et son chondriome ; Regaud postchromé, fuchsine d'Altmann-Cowdry. IV. : cellule d'insertion musculaire en coloration vitale au bleu de crésyl brillant. V. : cellule mésenchymateuse s'enfonçant dans l'épiderme et se différenciant en cellule d'insertion musculaire. VI. : région péristomiale montrant une cellule d'insertion probable des muscles du sphincter. VII. : même région, vue à plat, en coloration vitale au bleu de crésyl brillant. Be : Bourrelet épidermique ; CI : cellule d'insertion des muscles du sphincter ; E : épiderme ; Ec : ectocyste ; Im : cellule d'insertion d'un muscle pariétal ; JA : jeune cellule amiboïde ; JM : jeune cellule muqueuse ; M : cellule mésenchymateuse ; N : emplacement du noyau ; P : péristome ; V : vacuole épidermique.

paces clairs : l'un, central, correspond à la perforation d'un muscle pariétal qui vient s'insérer sur l'ectocyste à travers la cellule ; l'autre, plus petit, représente l'aire nucléaire. Il existe des cellules de ce type qui ne sont pas traversées par un muscle (fig. 7, II), mais je n'ai pas observé de muscle pariétal s'insérant en dehors d'une de ces cellules.

Après fixation, elles présentent un aspect très différent. Les sphérules ne sont conservées par aucun des fixateurs utilisés. Les cellules semblent vides, à l'exclusion du noyau, qui est petit et souvent déformé, et d'une trame cytoplasmique réticulée qui entourait les sphérules (fig. 7, I et II). Leur différenciation est très précoce, car on les rencontre dans les loges bordantes des régions en croissance. Elles ne proviennent pas d'une transformation des cellules épidermiques, comme leur localisation pourrait le suggérer : ce sont des cellules mésenchymateuses de la couche sous-jacente qui s'enfoncent dans l'épiderme (fig. 7, V). Ce dernier forme souvent une sorte de cupule autour de ces éléments, mais il n'est pas possible de préciser, à l'échelle de la microscopie optique, s'il reste une pellicule épidermique entre ceux-ci et l'ectocyste. Dans la région péristomiale, des cellules d'aspect similaire sont disposées en couronne dans le bourrelet épidermique. En coloration vitale, elles se montrent remplies de sphérules vivement colorées mais non métachromatiques, et sont prolongées, en direction du péristome, par un pédoncule métachromatique. Certaines figures (7, VI) semblent indiquer qu'elles pourraient avoir une relation avec les fibres du sphincter péristomial. Cette hypothèse est corroborée par le fait qu'elles disparaissent au moment de la dégénérescence péristomiale.

Les cellules d'insertion des muscles pariétaux possèdent des mitochondries, qui semblent rares (fig. 7, III), mais sont relativement abondantes par rapport au faible volume du cytoplasme. Je n'ai pas observé de corps de Golgi au niveau de ces cellules. Il est possible qu'elles en renferment au moment de leur différenciation, mais la rareté des stades ne m'en a pas permis l'observation cytologique.

Pour tenter de préciser les relations qui existent entre muscles pariétaux et cellules d'insertion, il est intéressant d'étudier la genèse de ces muscles. Les stades de cette différenciation se rencontrent dans les loges les plus jeunes des colonies en croissance. Les fibres musculaires tirent leur origine des cellules mésenchymateuses sous-jacentes à l'épiderme. On voit se former, près du noyau qui est volumineux, ovoïde, et pourvu d'un nucléole important, une condensation conique de la substance cytoplasmique (fig. 13, IV). Cet épaississement apparaît d'abord à un pôle du noyau. Il est déjà bien différencié sur la figure (stade I), alors qu'un prolongement filiforme annonce seul, à l'autre pôle nucléaire, le futur épaississement. La figure 13, IV, montre également un stade plus avancé (stade II) de l'élaboration de la fibre. La condensation cytoplasmique, entourée d'un sarcoplasme abondant et toujours pourvu d'un noyau à gros nucléole, s'est beaucoup accrue et passe maintenant sous le noyau ; mais elle ne présente pas encore les affinités tinctoriales de la fibre adulte : celle-ci est colorée en orange vif par le trichrome de Masson, alors que la fibre en cours de différenciation prend une teinte grisâtre avec la même technique. La fibre un peu plus âgée doit entrer en relation avec une cellule d'insertion musculaire avant de rencontrer l'ectocyste, mais je n'ai pu observer cette jonction, qui doit être très rapide.

d) LES CELLULES AMIBOIDES.

Elles peuplent surtout la région frontale des loges. Il est difficile de les reconnaître en coloration vitale, car elles sont très transparentes et se perdent au milieu des cellules muqueuses. Sur coupe, elles montrent un noyau entouré d'une mince pellicule cytoplasmique qui envoie en tous sens des prolongements grêles et ramifiés (fig. 8, III). Ces cellules se développent aux dépens de la couche mésenchymateuse sous-épidermique (fig. 8, IV).

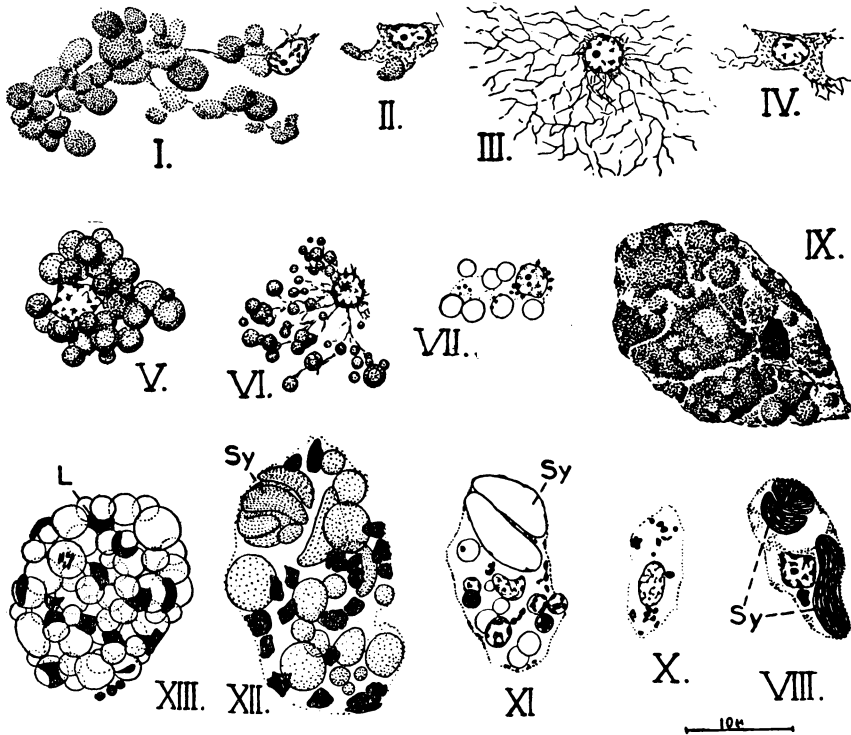


FIGURE 8

Les cellules d'insertion musculaire. Coupes transversale (I.) et tangentielle (II.) ; VII : Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. I. : cellule muqueuse ; II. : jeune cellule muqueuse ; III. : cellule amiboïde ; IV. : jeune cellule amiboïde en voie de différenciation ; V. : cellule morulaire ; VI. : jeune cellule morulaire ; VII. : jeune cellule morulaire et son chondriome ; Regaud post-chromé, fuchsine d'Altmann-Cowdry ; VIII. : jeune cellule à sarcolytes ; IX. : vieille cellule à sarcolytes ; X : jeune cellule à sarcolytes, imprégnation argentique de da Fano ; XI. : vieille cellule à sarcolytes, même technique que X. ; XII. : vieille cellule à sarcolytes, imprégnation osmique de Champy-Nassonov-Kolatchev ; XIII. : vieille cellule à sarcolytes, coloration par le noir Soudan des lipides fixés par le formol salé. Sy : sarcolyte ; L : lipides.

e) LES CELLULES MUQUEUSES.

Elles représentent par leur nombre et leur volume la catégorie cellulaire la plus importante du cystide, tout au moins avant l'envahissement progressif de la loge par les cellules à sarcolytes. A l'examen sur le vivant, avec ou sans coloration vitale, elles apparaissent comme des grappes de boules de forme irrégulière mais de taille sensiblement

constante, de teinte beige pâle et peu réfringentes. Ces cellules peuvent se déformer et envoyer de longs prolongements dans la cavité cystidienne. Elles sont souvent altérées par la fixation ; elles se montrent, sur coupe, sous forme de tronçons dans lesquels on peut reconnaître des boules et des plages muqueuses colorées en bleu clair par le trichrome de Masson, en vert par celui de Prenant (fig. 8, I). Elles se retrouvent dans toute la zoécie, mais sont particulièrement abondantes au voisinage du péristome. Dans cette région, certaines ont des plages de mucus plus petites, plus rondes et plus colorables que dans les cellules normales. Ces différences de structure sont surtout visibles lors de la formation du polypide et s'estompent ensuite. On peut, semble-t-il, assimiler de telles formations au voile muqueux protecteur de la région péristomiale décrit chez *Alcyonidium gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a).

Il se trouve souvent dans les jeunes loges, plus rarement dans les loges âgées, des figures montrant la différenciation des cellules muqueuses à partir des éléments mésenchymateux sous-épidermiques (fig. 8, II).

Le cytoplasme des cellules adultes renferme quelques mitochondries et de fines gouttelettes lipidiques. Le noyau est souvent petit. Au point de vue histochimique elles élaborent un mucopolysaccharide acide : elles présentent, en effet, à l'azur I de méthylène une métachromasie très vive, qui résiste à l'alcool ; les réactions à la fuchsine paral-déhyde sans prétraitement, à l'acide periodique-Schiff, au bleu Alcian, au mucicarmin donnent des colorations caractéristiques très vives. La réaction négative à l'hémalum picroindigocarmin prouve l'absence de composés mucoïdes. La réaction de Derrien-Turchini, légère à leur niveau, est un peu plus franche sur les cellules différenciées de la région péristomiale, ce qui en authentifie l'identification avec le voile muqueux d'*A. gelatinosum*. La recherche du fer s'est avérée négative pour les cellules muqueuses.

f) LES CELLULES MORULAIRES.

Elles sont visibles en coloration vitale, prenant au bleu de crésyl une coloration bleu-vert pâle, et montrant une assez forte réfringence. Sur coupes, elles sont caractérisées par un noyau généralement excentrique, entouré d'une mince pellicule cytoplasmique et d'une grande quantité de sphérules, qui le masquent le plus souvent (fig. 8, V). Ces sphérules prennent des teintes diverses avec les trichromes usuels, la couleur pouvant être différente pour la surface et l'intérieur de la sphérule. Il existe parfois une ou plusieurs granulations très réfringentes dans certaines sphérules ; ces granulations sont particulièrement bien conservées par les fixateurs osmiés. Le chondriome ponctiforme, est abondant dans le peu de cytoplasme périnucléaire des cellules jeunes (fig. 8, VII). Les réactions histochimiques utilisées n'ont pas donné de résultats interprétables au niveau de ces cellules.

Elles dérivent, elles aussi, de la couche mésenchymateuse sous-épidermique, les cellules peu différenciées montrant des sphérules petites et peu nombreuses, mais dont certaines possèdent déjà une granulation réfringente. Les différences de coloration observées à l'intérieur des sphérules adultes doivent correspondre à un phénomène de vieillissement, car les petites ont toujours une teinte uniforme. On ren-

contre déjà les formes jeunes de ces cellules dans les loges bordantes des zones de croissance. Il ne s'agit donc pas d'éléments se chargeant de déchets au cours de l'évolution de la loge. Des formes adultes se trouvent encore dans les cystides sénescents.

g) LES CELLULES A SARCOLYTES.

Il est difficile de les observer avec certitude en coloration vitale, car elles se distinguent mal des autres cellules. Sur coupes elles revêtent des aspects très différents suivant l'âge de la loge à laquelle on s'adresse, et l'état du polypide. Leur rôle étant de phagocyter la musculature polypidienne lors de la dégénérescence, elles manquent évidemment dans les loges très jeunes dans lesquelles le premier polypide est encore fonctionnel. Dans les loges encore jeunes, elles sont appliquées le long de l'épiderme, à la place des cellules mésenchymateuses dont elles dérivent. Leur cytoplasme est rare, leur noyau souvent déformé ; elles renferment quelques sarcolytes pelotonnés très reconnaissables (fig. 8, VIII). Elles peuvent également ingérer les granulations vitellines lors de la dégénérescence des ovocytes non fécondés. Au cours du vieillissement de la loge elles se pédiculisent, prennent une forme en massue, et contiennent de plus en plus d'inclusions, restes des phagocytoses successives. Dans les loges âgées et surtout dans les loges sénescents, elles ont une forme globuleuse, le noyau est comprimé et pycnotique, les inclusions sphériques et très nombreuses ; celles-ci finissent même par confluer (fig. 8, IX). La recherche des lipides révèle d'importantes inclusions graisseuses dont quelques-unes se forment au sein même de certaines sphérules résiduelles (fig. 8, XIII). Il s'agit donc d'un phénomène de dégénérescence lipidique. La réaction de Derrien-Turchini est franchement positive au niveau des corpuscules résiduels. Les autres réactions histochimiques mises en œuvre n'ont pas donné de résultats précis.

Le chondriome de ces cellules est assez pauvre. On trouve, dans les formes jeunes, quelques rares mitochondries ponctiformes, groupées autour du noyau. L'observation des corps de Golgi, si fructueuse chez *Alcyonidium gelatinosum*, s'est révélée très délicate chez *A. polypium*. Par les techniques d'imprégnation argentique de Cajal et de da Fano les résultats sont entachés d'erreur, car les sphérules résiduelles de dégénérescence sont argyrophiles à des degrés divers (fig. 8, XI). Il existe bien, en dehors des sphérules, des granulations noires, mais il peut s'agir de restes argyrophiles de sphérules plus petites, voire même de résidus golgiens entraînés par les muscles phagocytés. Les imprégnations osmiques, réalisées suivant la technique de Champy-Nassonov-Kolatchev, ne donnent pas de résultats plus probants, car elles révèlent, en même temps que les corps de Golgi, les inclusions lipidiques. Comme il est impossible de pallier ces difficultés convergentes, on ne peut se prononcer avec certitude sur la structure de l'appareil golgien de ces cellules.

2. La dégénérescence polypidienne.

On sait que chez tous les Gymnolèmes le polypide dégénère, donnant naissance au corps brun, et que l'épiderme du cystide bourgeonne pour édifier un nouveau polypide. Ces phénomènes sont cycliques.

a) PREMIER STADE (Fig. 9.)

Les tentacules.

A ce stade précoce ils ont gardé leur structure caractéristique sur la plus grande partie de leur longueur. La membrane basale est seulement plus plissée, et les cils plus enchevêtrés que dans le polypide fonctionnel. Mais la partie distale des tentacules s'est introduite dans l'ampoule rectale par l'orifice anal, et là, commence à dégénérer. Les cellules sont désorganisées et les noyaux pycnotiques. Les membranes basales et les muscles persistent plus longtemps.

Le pharynx et l'œsophage.

Ils sont déjà largement atteints par la dégénérescence. L'ensemble de l'organe a subi un tassement très important. La plupart des cellules sont autolysées et forment un résidu dans la lumière centrale. Dans la partie droite de la figure on voit encore quelques cellules pharyngiennes normales avec leur ciliature, et, au-dessous, trois cellules œsophagiennes avec leur grande vacuole, qui ont perdu la musculature pariétale caractéristique. La musculature annulaire montre encore sa striation (visible sur les coupes voisines), mais le raccourcissement de l'organe a fait tourner les bandes musculaires sur elles-mêmes ; elles sont maintenant perpendiculaires à l'épithélium, enserrant quelques noyaux œsophagiens. On trouve quelques-uns de ces muscles striés isolés dans la cavité cystidienne où ils seront repris et phagocytés par les cellules à sarcolytes.

Le cardia.

A ce stade la lumière de l'organe est pleine de résidus cellulaires. L'épithélium garde cependant son aspect normal avec les granulations caractéristiques. L'ensemble de l'organe n'a pas subi de tassement notable.

L'estomac central et le cæcum.

Ils sont encore peu modifiés. On remarque seulement, en plus des granulations, de nombreuses particules phagocytées par les cellules épithéliales. Les grandes cellules claires à gros noyau, que l'on rencontre d'ordinaire au fond du cæcum (Faulkner 1933, Chrétien 1958), ont disparu.

Le pylore.

Il est, comme l'œsophage, fortement modifié, dès ce stade, par la dégénérescence. Ces deux organes marquent les limites de la partie du polypide qui formera le corps brun.

Les cellules pyloriques tombent dans la lumière de l'organe, dans laquelle se reconnaissent des débris nucléaires et des restes cytoplasmiques fibrillés, vestiges des racines ciliaires. Ces structures, non figurées sur le dessin, apparaissent sur des coupes voisines.

Le rectum.

La paroi rectale est peu modifiée. Certaines cellules contiennent des particules phagocytées ; d'autres montrent déjà une certaine vacuolisation de leur cytoplasme.

La gaine tentaculaire.

Elle présente encore l'aspect normal qu'elle revêt lorsque le polypide est fonctionnel. Tout au plus peut-on noter un certain tassement de la partie située entre le rectum et le diaphragme.

Dès ce stade très précoce de la dégénérescence, l'épiderme de la paroi frontale de la loge montre, à côté de la région péristomiale, un épaissement, première ébauche du futur bourgeon polypidien.

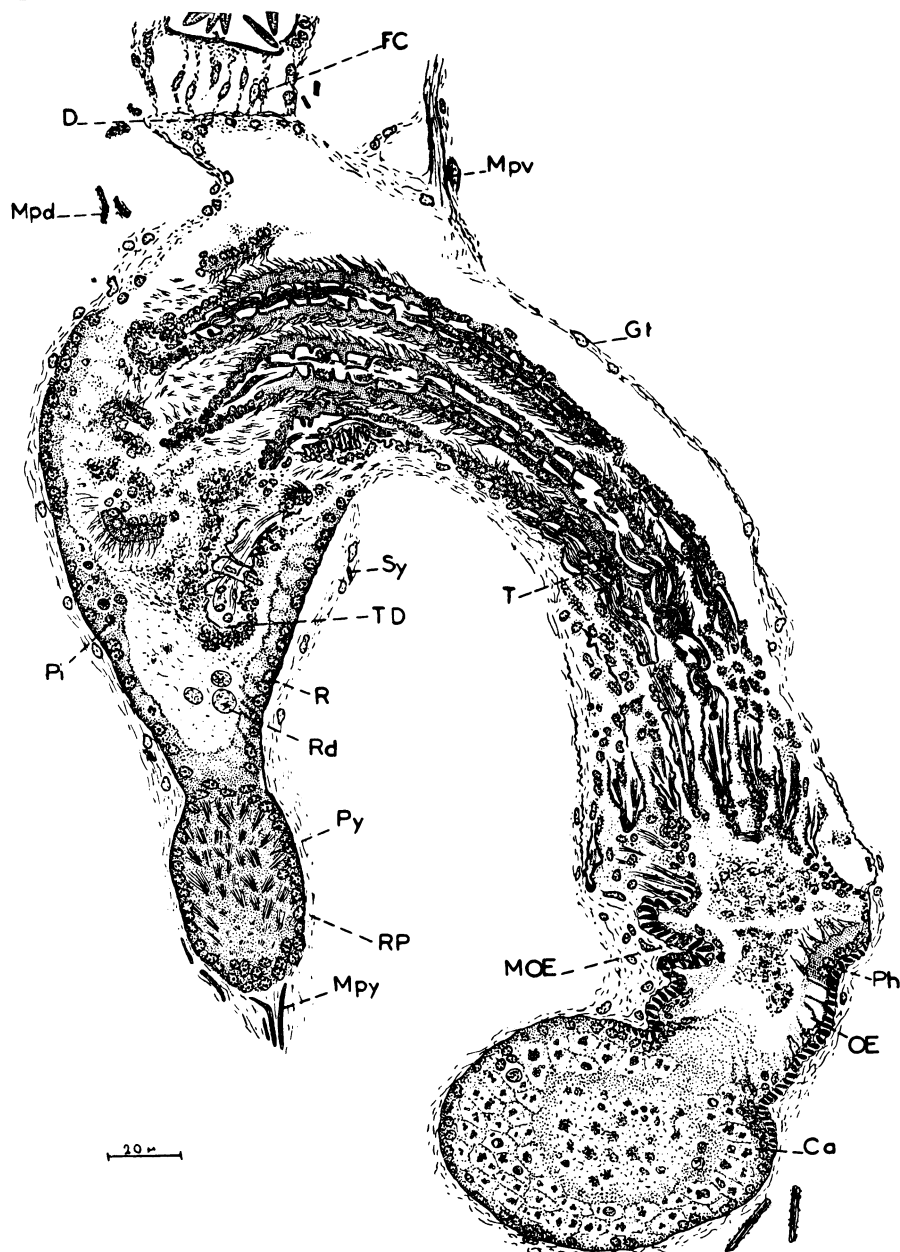


FIGURE 9

Premier stade de la dégénérescence polypidienne d'*Alcyonidium polyoum*. D : diaphragme ; FC : cellules formatrices de la collerette ; Gt : gaine tentaculaire ; MOE : musculature annulaire striée de l'œsophage ; Mpd : muscles pariéto-diaphragmatiques ; Mpv : muscle pariéto-vaginal ; Mpy : musculature pylorique ; OE : reste de l'œsophage ; Ph : restes du pharynx ; Pi : particules ingérées par les cellules rectales ; Py : pylore ; R : rectum ; Rd : résidus dégénératifs ; RP : revêtement péritonéal ; T : tentacule ; TD : tentacule en dégénérescence.

b) SECOND STADE DE LA DÉGÉNÉRESCENCE (Fig. 10.)

Les tentacules.

Ils ont perdu leur individualité, et forment une masse ovoïde, enveloppée par le rectum et la gaine tentaculaire. La désorganisation a atteint l'ensemble des tentacules. Les cellules sont disloquées ; on retrouve seulement des restes nucléaires et cytoplasmiques ainsi que

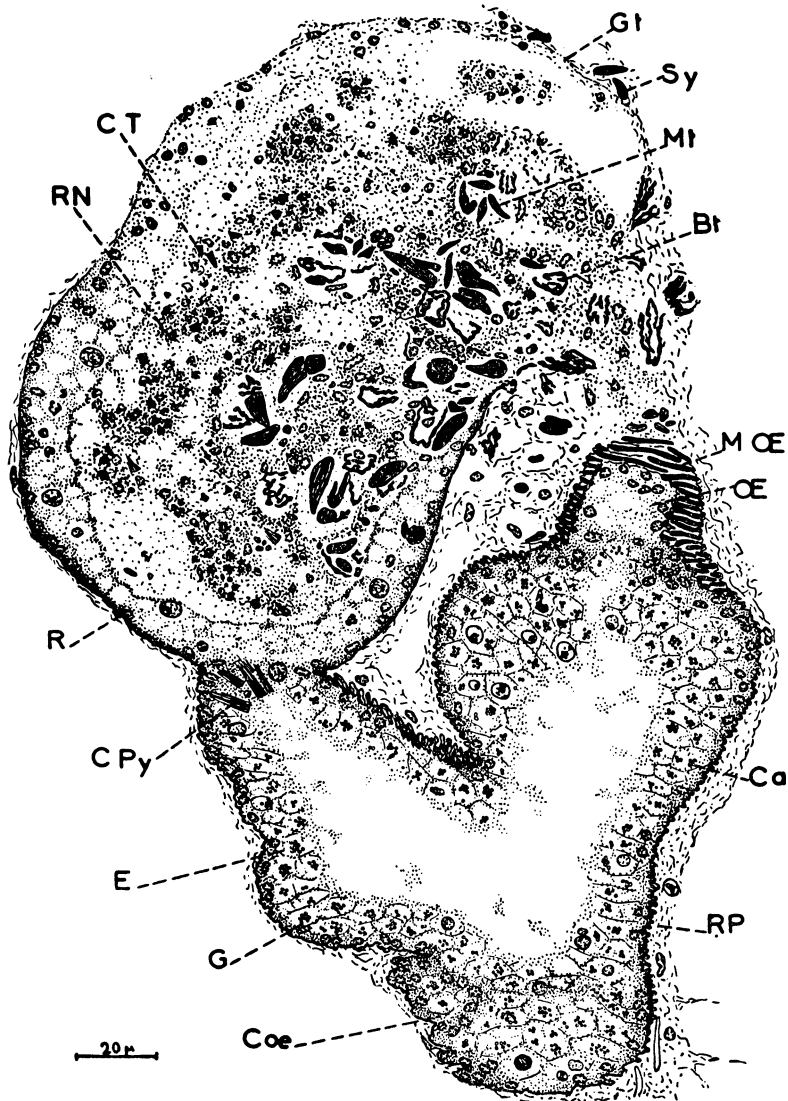


FIGURE 10

Second stade de la dégénérescence polypidienne. BT : ancienne membrane basale des tentacules ; Ca : cardia ; Cae : caecum ; Cpy : restes de la ciliature pylorique ; Ct : restes de la ciliature des tentacules ; E : estomac ; G : granulations caractéristiques du caecum et de l'estomac ; Gt : restes de la gaine tentaculaire ; MOE : ancienne musculature annulaire striée de l'œsophage ; Mt : ancienne musculature des tentacules ; OE : vestiges de l'œsophage ; R : rectum ; RN : restes des noyaux tentaculaires ; RP : revêtement péritonéal ; Sy : sarcolytes.

quelques faisceaux de racines ciliaires encore reconnaissables. Les membranes basales et la musculature sont plissées et pelotonnées, mais encore très nettes.

L'œsophage.

Sa longueur s'est encore réduite. Il subsiste seulement quelques noyaux, et la musculature annulaire très tassée, qui a perdu sa striation caractéristique. Les restes pharyngiens ont totalement disparu.

Le cardia.

Sa taille a considérablement diminué. La membrane basale est très plissée. Une partie des noyaux dégénère, mais les cloisons cellulaires sont encore très visibles. Les cellules contiennent de nombreuses particules phagocytées, en plus de leurs granulations. On ne retrouve plus, dans la lumière rétrécie, les débris cellulaires qui l'emplissaient auparavant. L'ensemble communique toujours largement avec le cæcum.

L'estomac central et le cæcum.

Ils présentent un aspect semblable à celui du cardia. On trouve encore, à la jonction avec le rectum, quelques éléments fibrillés, derniers restes du pylore.

Le rectum.

Il forme une partie de l'enveloppe des tentacules dégénérés. L'épithélium, plus vacuolisé, contient des particules phagocytées, dans lesquelles on peut reconnaître des restes nucléaires et des sarcolytes.

La gaine tentaculaire.

Elle est encore figurée, mais s'est considérablement raccourcie. Elle joue un rôle phagocytaire car elle contient des sarcolytes. On en trouve également dans l'enveloppe péritonéale.

c) TROISIÈME STADE DE LA DÉGÉNÉRESCENCE (Fig. 11, I.)

Les tentacules.

Il n'en reste plus, à ce stade, que les muscles, fragmentés en sarcolytes, les membranes basales très plissées, et quelques noyaux. La gaine tentaculaire et l'épithélium rectal ont dégénéré, et leurs restes ne sont plus discernables de la masse des débris tentaculaires.

L'œsophage.

On reconnaît encore quelques vestiges de la musculature annulaire et de la basale à la jonction avec le cardia.

Le cardia.

Il s'est, à ce stade, séparé des restes du cæcum. Les limites cellulaires sont moins nettes ; la lumière s'est réduite ; la basale est très plissée.

Le cæcum et l'estomac central.

La coupe dessinée intéresse la région de l'ancien fond du cæcum. On reconnaît encore les cellules plus hautes qui ont perdu leur ciliature et dont le cytoplasme commence à se vacuoliser. La lumière de

l'organe s'est rétrécie et contient des restes cytoplasmiques ; les cloisons cellulaires disparaissent. Une invagination de la basale marque seule l'ancienne jonction avec le rectum, maintenant disparu.

d) DERNIER STADE DE LA DÉGÉNÉRESCENCE : LES CORPS BRUNS (Fig. 11, II.)

Tentacules, rectum et gaine tentaculaire se sont autolysés totalement. Le cardia d'une part, le cæcum et l'estomac central d'autre part, forment deux corps bruns distincts, mais souvent contigus. Ces deux ensembles étaient déjà séparés au stade précédent. Les corps bruns,

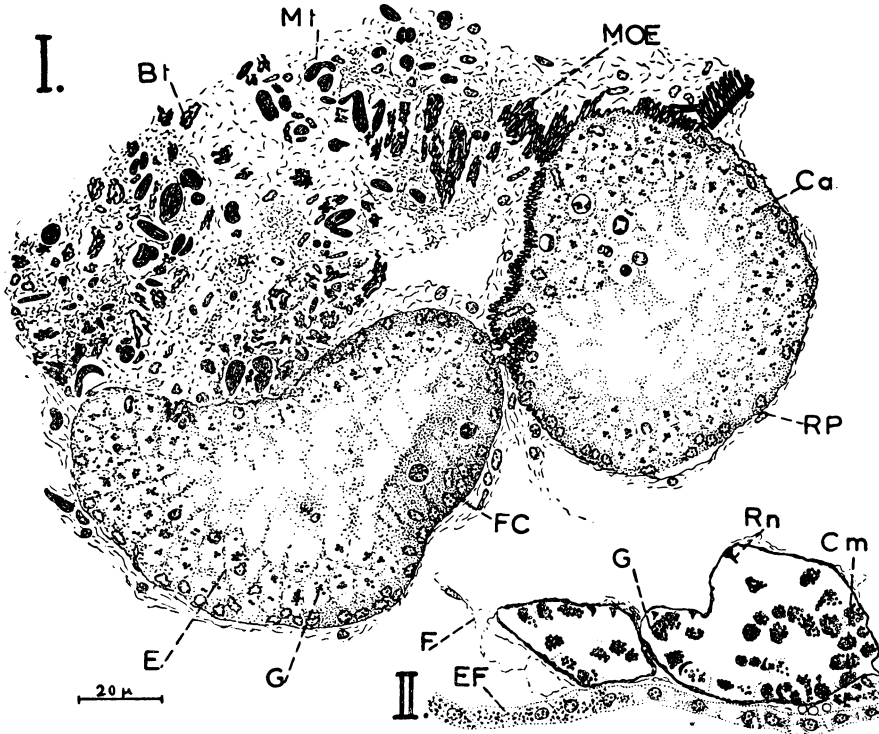


FIGURE 11

(I) Troisième stade de la dégénérescence polypidienne ; (II) Dernier stade : les deux corps bruns. Bt : ancienne membrane basale des tentacules ; C : corps brun ; Ca : cardia ; Cm : cellules mésenchymateuses du fond de la loge ; E : estomac ; EF : épiderme épaissi du fond de la loge ; F : funicule ; FC : fond du caecum ; G : granulations caecales ; MOE : ancienne musculature œsophagienne ; Rn : restes nucléaires cunéiformes ; RP : revêtement péritonéal.

pris fréquemment dans les mailles du tissu funiculaire, renferment les granulations que l'on rencontrait dans l'épithélium des organes dont ils sont issus. Quelques restes nucléaires cunéiformes y subsistent encore un certain temps. Ces corps bruns restent dans le fond de la loge pendant plusieurs générations successives de polypides, ce qui explique que l'on puisse en rencontrer jusqu'à 8 ou 10 dans une même loge. Ils finissent cependant par disparaître par autolyse *in situ*, par enkystement dans l'ectocyste, ou par phagocytose dans les cellules mésenchymateuses du fond de la loge.

3. Dégénérescence de la région péristomiale. (Fig. 12.)

La région péristomiale subit de profonds remaniements pendant la dégénérescence polypidienne.

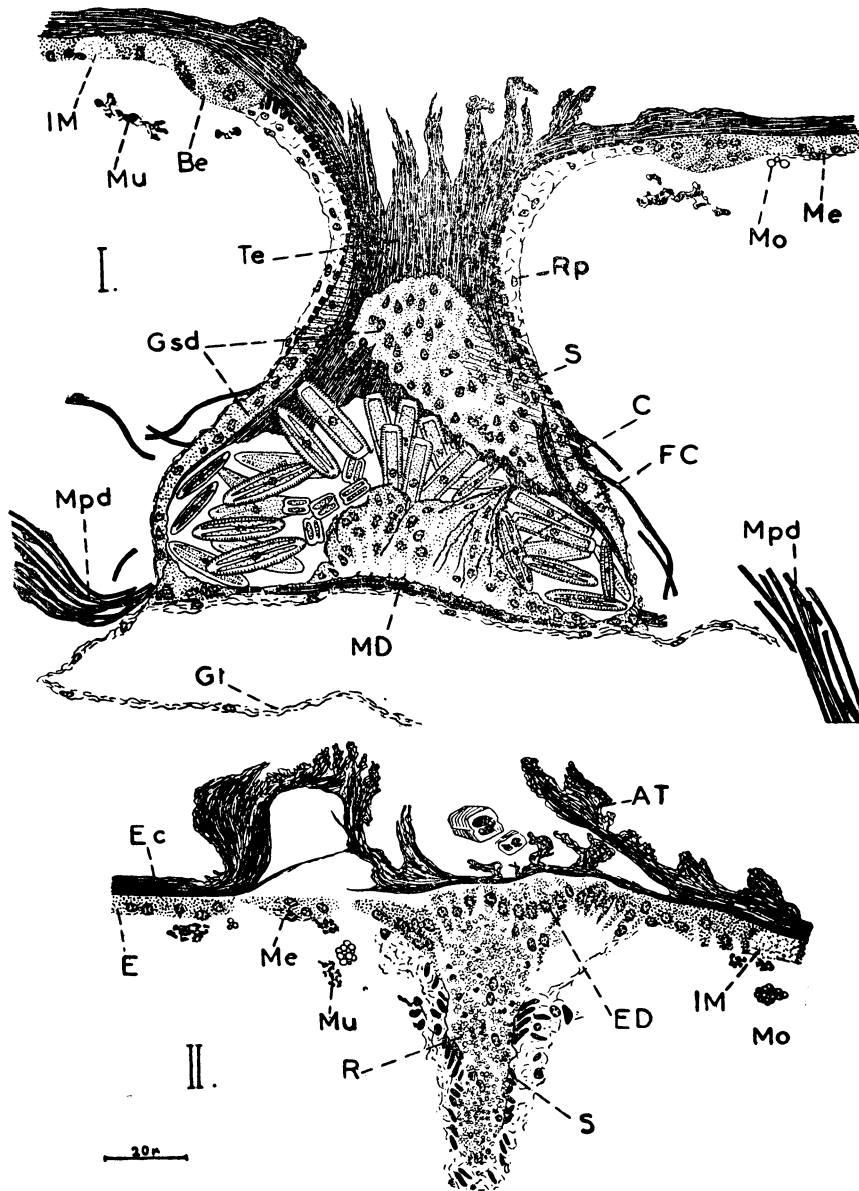


FIGURE 12

Région péristomiale fonctionnelle (I.) et en dégénérescence (II.). AT : ancienne tige ectocystique ; Be : bourrelet épidermique ; C : collerette ; E : épiderme banal ; Ec : ectocyste ; ED : épiderme en dégénérescence ; FC : cellules formatrices de la collerette ; Gsd : gaine sus-diaphragmatique ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; Md : musculature du diaphragme ; Me : cellules mésenchymateuses sous-jacentes à l'épiderme ; Mpd : muscles pariéto-diaphragmatiques ; Mu : cellule muqueuse ; R : restes de l'épiderme, des cellules formatrices de la collerette et de la gaine sus-diaphragmatique ; S : sphincter péristomial ; Te : tige ectocystique du péristome.

La figure 12, I, représente la région péristomiale d'une zoécie à polypide fonctionnel. On reconnaît la tige ectocystique, entourée vers le haut par la musculature du sphincter et le revêtement péritonéal, plus bas par la gaine sus-diaphragmatique, et coiffant la collerette et les cellules qui lui ont donné naissance, ainsi qu'un grand nombre de diatomées. La base de la pyramide est formée par le diaphragme et sa musculature. La gaine tentaculaire s'étend au-dessous ; sur les côtés s'attachent les muscles pariéto-diaphragmatiques. Du sphincter partent les muscles rétracteurs de la région péristomiale. L'épiderme, autour de l'ensemble, s'épaissit en un bourrelet péristomial. Quelques cellules muqueuses représentent vraisemblablement les restes des éléments différenciés au moment de la formation du polypide et homologues du voile muqueux péristomial d'*A. gelatinosum*.

La figure 12, II, montre la dégénérescence de cette région. D'importants changements en ont bouleversé la structure. Il s'est produit un clivage entre la tige ectocystique et ses gaines. L'ectocyste est remonté vers l'extérieur dans le canal formé par le sphincter et la gaine sus-diaphragmatique ; l'ancienne base de la pyramide se trouve maintenant au niveau de l'ectocyste général de la loge. L'ensemble s'est fortement plissé au cours du phénomène. La cupule externe, formée par la remontée de la tige ectocystique entoure des diatomées et les restes de la collerette.

Les enveloppes ont aussi dégénéré. Le conduit formé par la musculature du sphincter et son revêtement péritonéal est comblé par de nombreux résidus dégénératifs. Ces derniers proviennent en partie de la gaine sus-diaphragmatique et des cellules formatrices de la collerette, mais aussi de l'épiderme : le bourrelet épidermique qui borde le péristome fonctionnel, s'est plus ou moins refermé sous l'ancienne région de la collerette, et dégénère en partie. Les noyaux deviennent pycnotiques ; le cytoplasme se désagrège en sphérules, que l'on retrouve au milieu de l'ancien sphincter.

A un stade de dégénérescence plus avancé cet ensemble perd ses relations avec la région frontale de la loge. Il persiste, appendu à la gaine tentaculaire, au milieu du cystide (fig. 5, I), et finit par disparaître avec les restes tentaculaires. Les vestiges extérieurs de la tige ectocystique s'exfolient par la suite, entraînant avec eux la couche la plus externe de l'ectocyste frontal, lequel est beaucoup plus mince chez *A. polyomm* que chez *A. gelatinosum*, espèce dans laquelle un tel phénomène ne se produit pas.

La dégénérescence de la région péristomiale s'opère de cette façon dans le plus grand nombre des cas ; cependant on observe parfois, à côté des restes polypidiens, dans le cystide, des résidus de la collerette tels qu'ils ont été décrits chez *A. gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a).

4. Réédification du polypide et de la région péristomiale.

Au cours des cycles successifs de dégénérescence et de régénération du polypide, le bourgeon polypidien apparaît de façon extrêmement précoce : l'épaississement épidermique qui lui donne naissance se voit déjà au premier stade de la dégénérescence du polypide précé-

dent. Ce bourgeon est différencié en une vésicule creuse dès le troisième stade. Or, à ce moment, la région péristomiale n'a pas achevé sa dégénérescence. Le problème se pose donc de savoir si le polypide qui se reforme édifiera son péristome à l'endroit où il a bourgeonné, ou à la place du péristome de la génération antérieure. Un premier fait plaide en faveur de la seconde hypothèse : le péristome occupe toujours une position excentrique sur la paroi frontale de la loge ; or, le bourgeon apparaît, lui, au centre de cette paroi frontale. Il faut donc admettre que le péristome ne se forme pas au même endroit que le polypide. L'examen des coupes confirme cette hypothèse. En effet, l'épaississement épidermique qui est à l'origine du péristome n'est jamais en face du jeune polypide, et la gaine tentaculaire, qui les relie, forme entre eux une longue boucle parallèle à l'épiderme. Il est difficile de préciser si le nouveau péristome se forme exactement à la place de l'ancien, car toute trace de la dégénérescence précédente s'est effacée quand l'épaississement épidermique est reconnaissable. Cependant chez *A. gelatinosum*, espèce dans laquelle deux proliférations successives de la même région épidermique donnent naissance d'abord au bourgeon polypidien, puis au bourgeon de l'ensemble péristomial, et ceci à la place de l'ancien péristome (Bobin et Prenant, 1957 a), l'apparition du nodule péristomial est beaucoup plus précoce par rapport au développement du jeune polypide que chez *A. polyoum*. Ce retard dans l'apparition du bourgeon péristomial est explicable si l'on admet qu'il se forme à l'endroit de l'ancien péristome, mais l'est beaucoup moins s'il s'agit seulement d'une reprise de la prolifération de l'épiderme qui a formé le nodule polypidien.

5. Histogénèse de la région péristomiale.

STADE I (Fig. 13, I.)

A un stade très précoce (fig. 13, I), la gaine tentaculaire, déjà différenciée, est accolée à un épaississement épidermique en forme de coupe dont les cellules se distinguent nettement de celles de l'épiderme banal voisin. Elles sont fusiformes, séparées les unes des autres, et pourvues d'un noyau volumineux, souvent elliptique et à très gros nucléole. La boucle de la gaine tentaculaire doublant l'intérieur de la cupule épidermique, est épaisse à cet endroit, et renferme de nombreux noyaux clairs. Sur les flancs de cette cupule se groupent quelques cellules mésenchymateuses. Une telle structure permet déjà de distinguer les ébauches épidermiques encore confondues de la gaine sus-diaphragmatique et des cellules formatrices de la collerette, l'épaississement de la gaine tentaculaire dont sera issu le diaphragme, et les cellules mésenchymateuses qui formeront le revêtement du sphincter.

STADE II (Fig. 13, II.)

L'ébauche épidermique affecte maintenant la forme d'une voûte coiffant le sommet de la gaine tentaculaire. Les cellules sont étirées, donnant à l'ensemble un aspect fibrillaire. Les noyaux sont allongés ; leur nucléole est moins volumineux qu'au stade précédent. Mais les noyaux les plus externes de l'ébauche, à peu près sphériques, distinguent déjà la future gaine sus-diaphragmatique des éléments fibrillés

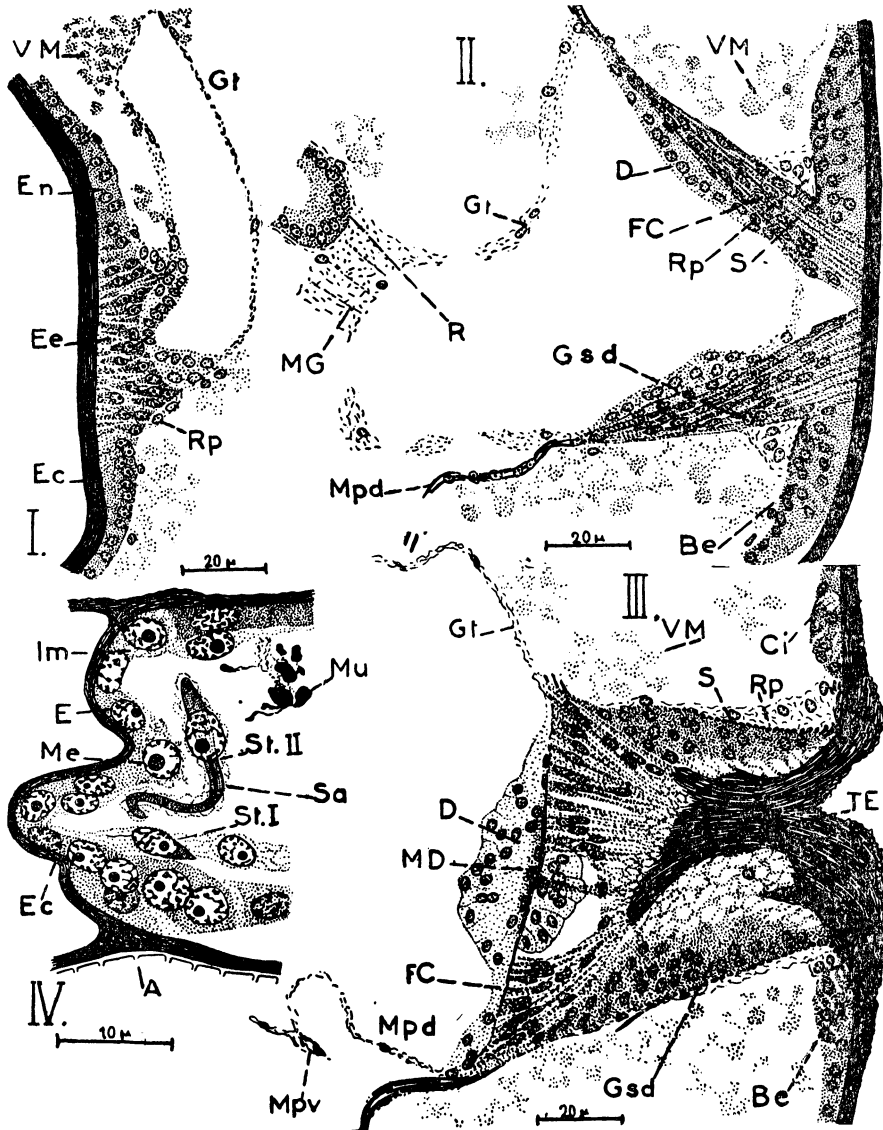


FIGURE 13

I, II, III. : stades successifs de l'histogénèse de la région péristomiale. IV. : portion d'une très jeune loge montrant la différenciation des muscles pariétaux. A : algue ; Be : bourrelet épidermique péristomial ; Ci : cellule d'insertion probable des muscles du sphincter ; D : ébauche du diaphragme ; E : épiderme ; Ec : ectocyste ; Ee : épaississement épidermique, première ébauche de la région péristomiale ; En : épiderme normal ; FC : cellules formatrices de la collerette ; Gsd : future gaine sus-diaphragmatique ; Gt : gaine tentaculaire ; Im : cellule d'insertion musculaire ; MD : musculature du diaphragme ; Me : cellule mésenchymateuse banale ; MG : musculature de la gaine tentaculaire ; Mpd : muscles pariéto-diaphragmatiques ; Mpv : muscle pariéto-vaginal ; Mu : jeune cellule muqueuse ; R : rectum encore imperforé ; Rp : revêtement péritonéal du sphincter ; S : sphincter ; Sa : sarcoplasme ; St. I : premier stade de la différenciation du muscle ; St. II : second stade de la différenciation du muscle ; Te : ébauche de la tige ectocystique du péristome ; VM : voile muqueux.

qui seront à l'origine de la collerette. L'épaississement de la gaine tentaculaire accolé à l'intérieur de la voûte épidermique montre toujours ses nombreux noyaux clairs. La musculature de cette région a maintenant commencé sa différenciation : les muscles pariéto-diaphragmatiques forment deux faisceaux diamétralement opposés partant des bords de la coupole épidermique; les fibres du futur sphincter apparaissent dans l'angle formé par l'épiderme banal, qui s'est épaissi en un bourrelet, et l'ébauche du péristome. Ces fibres musculaires sont recouvertes par les cellules mésenchymateuses qui s'étaient groupées dans cette région au stade précédent.

STADE II (Fig. 13, II.)

L'édification de la région péristomiale est maintenant presque achevée. La différenciation épidermique a perdu la forme de voûte qu'elle avait au stade précédent. Elle est pyramidale, creusée seulement à la base d'une cavité coiffant le diaphragme. Cellules formatrices de la collerette et gaine sus-diaphragmatique sont très distinctes, chaque ébauche ayant largement proliféré. Une tige ectocystique sépare peu à peu les deux ébauches en s'insinuant entre elles jusqu'au point d'insertion des muscles pariéto-diaphragmatiques. Il est difficile de préciser si la sécrétion de cette tige est due à l'activité de la seule gaine sus-diaphragmatique ou si les cellules fibrillaires, qui édifieront la collerette, y ont également concouru. L'ébauche du diaphragme qui forme la base de la pyramide a maintenant différencié sa musculature. Les fibres du sphincter se sont beaucoup développées et ont atteint l'ectocyste frontal, séparant ainsi le bourrelet péristomial de la gaine sus-diaphragmatique. Les muscles rétracteurs de la région péristomiale ont apparu. L'édification de l'organe s'achèvera par le percement du diaphragme et la sécrétion par les cellules fibrillaires d'une collerette qui demeurera rudimentaire.

Il reste maintenant à voir si l'histologie peut apporter des arguments supplémentaires décisifs à la distinction spécifique entre *Alcyonidium polyoum* et *A. mytili*, fondée par Le Brozec (1955) sur des différences morphologiques et anatomiques.

II. — Comparaison des structures histologiques d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall) et *Alcyonidium mytili* Dalyell

A. polyoum et *A. mytili* montrent peu de différences morphologiques dans les régions jeunes. Les loges sont à peu près de même taille, celles d'*A. mytili* étant peut-être un peu plus allongées (fig. 1 et 14). La garniture cellulaire, encore discrète, y est cependant plus abondante que chez *A. polyoum*. On peut déjà noter la prédominance des cellules muqueuses.

Les différences sont frappantes dans les colonies âgées. La comparaison de coupes tangentielles (fig. 15 et 2) montre que les loges

d'*A. mytili* sont plus grandes que celles d'*A. polyoum*, mais la différence essentielle porte sur le fait que les loges sénescents manquent toujours chez *A. mytili*. Les cellules cystidiennes remplissent, dans

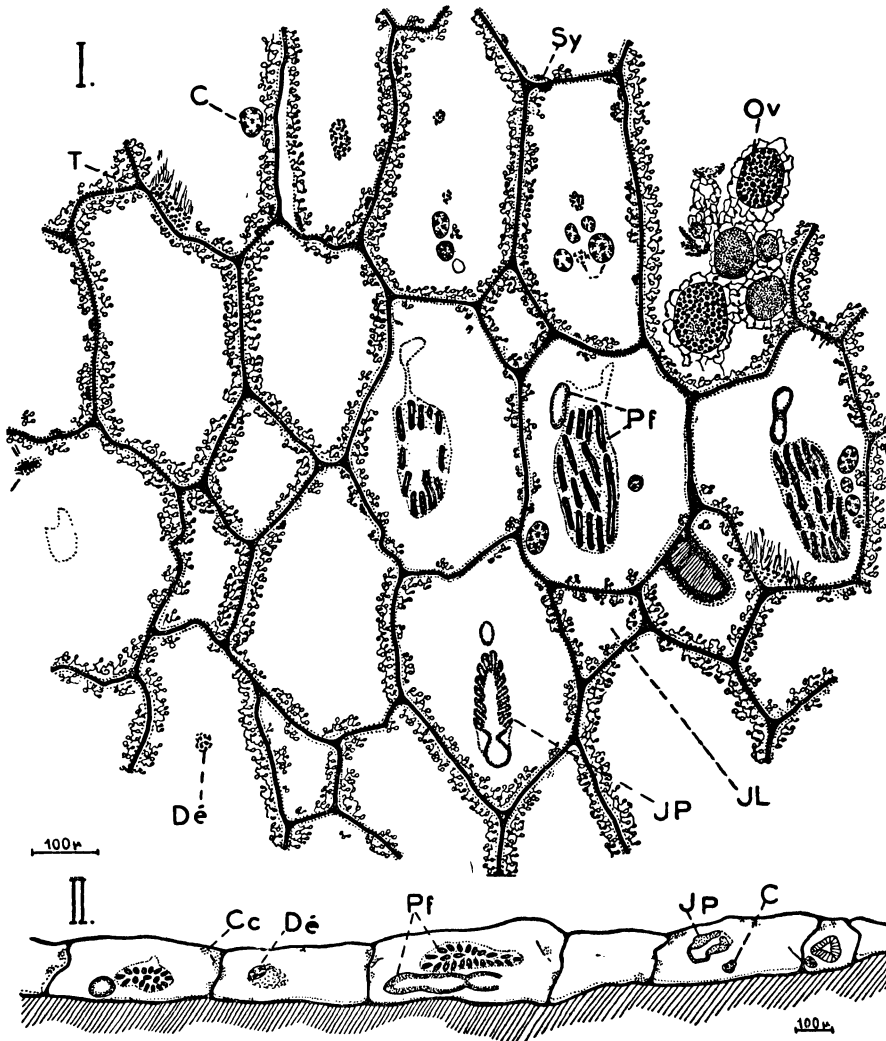


FIGURE 14

Coupes tangentielle (I.) et transversale (II.) d'une jeune colonie d'*Alcyonidium mytili*. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Dé : polypide en dégénérescence ; JL : jeune loge ; JP : jeune polypide ; Ov : ovaire ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcocytes ; T : testicule.

cette espèce, la presque totalité de la loge, alors que chez *A. polyoum* elles laissent un espace beaucoup plus large autour du polypide, si l'on excepte les loges presque sénescents.

Les différences dans l'anatomie du polypide ont été décrites avec

précision par Le Brozec (1954). Lors de la dégénérescence les différentes parties du polypide s'autolysent indépendamment les unes des autres chez *A. mytili*, alors que chez *A. polyoum* les tentacules sont souvent englobés par le rectum avant de dégénérer.

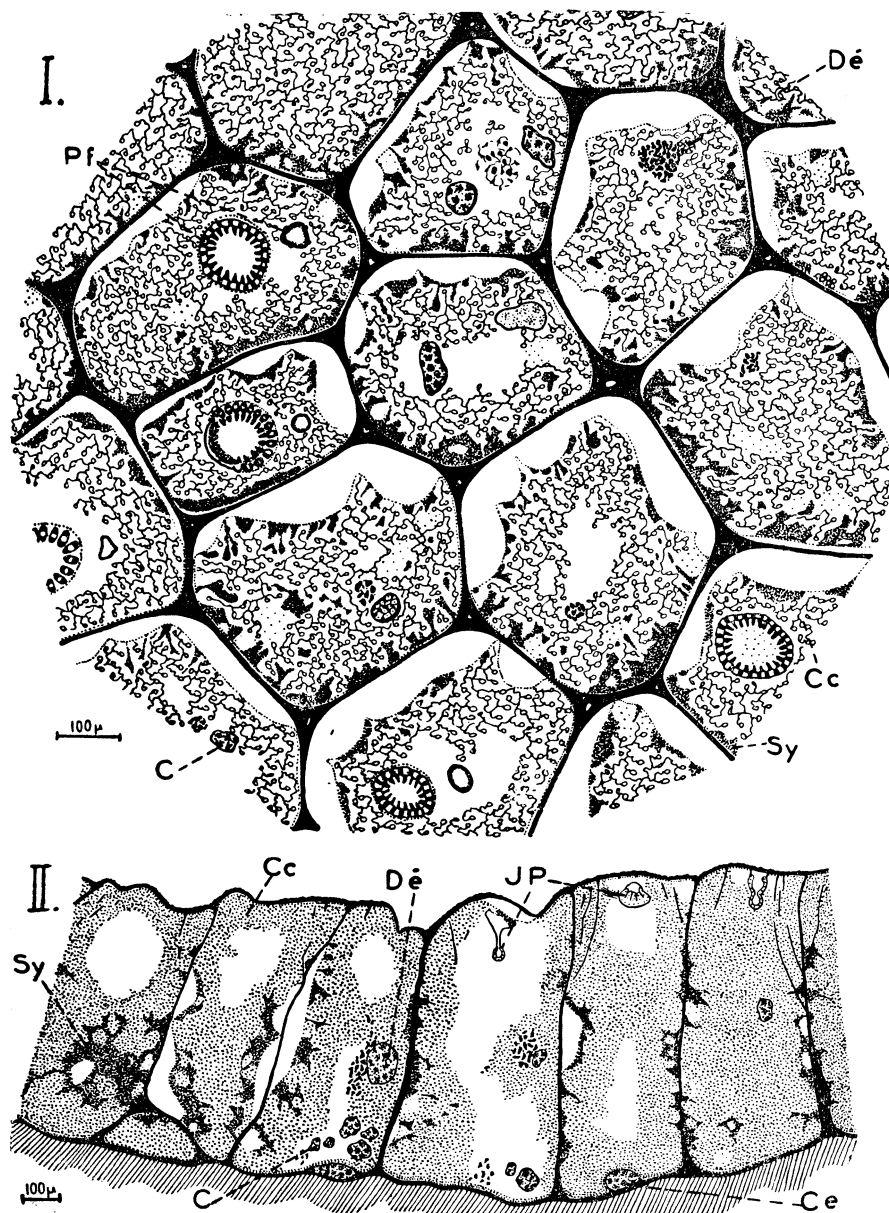


FIGURE 15

Coupes tangentielle (I.) et transversale (II.) d'une colonie âgée d'*Alcyonidium mytili*. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. C : corps brun ; Cc : cellules cystidiennes ; Ce : corps brun enkysté ; D. : polypide en dégénérescence ; JP : jeune polypide ; Pf : polypide fonctionnel ; Sy : cellule à sarcolytes.

HISTOLOGIE DE DÉTAIL

L'épiderme.

Il ne présente pas de notables différences entre les deux formes. Il est mince dans les régions jeunes, plus épais à la surface et au fond des loges âgées.

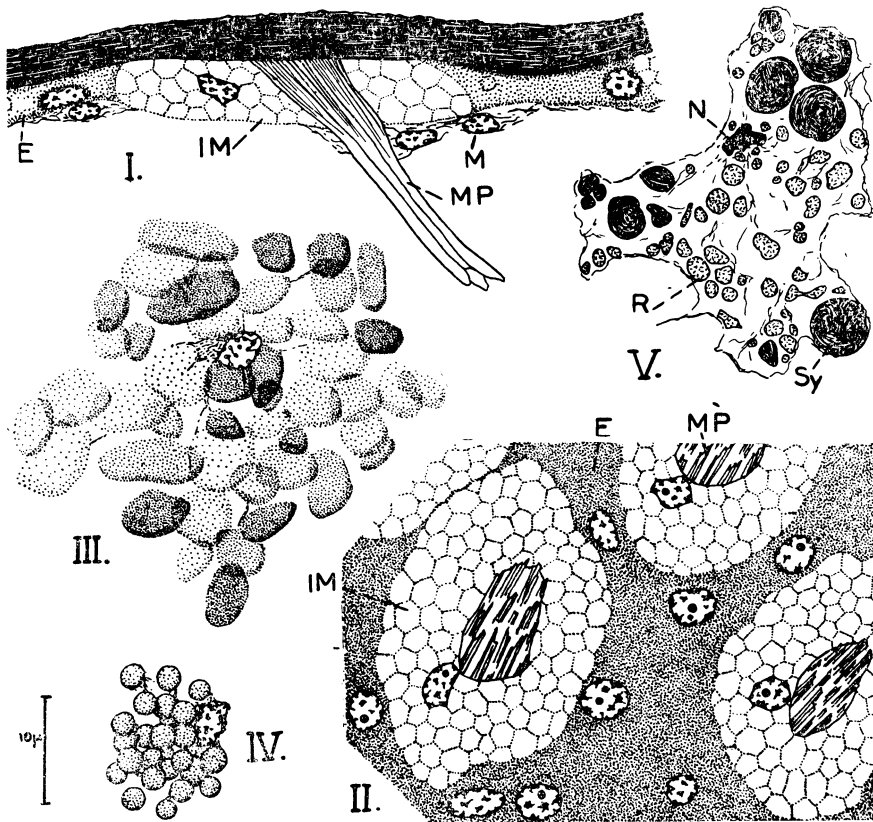


FIGURE 16

Les cellules cystidiennes d'*Alcyonidium mytili*. Bouin-Duboscq, trichrome rapide de Masson. I. et II. : épiderme et cellules d'insertion musculaire en coupe transversale (I.) et tangentielle (II.) ; III. : cellule muqueuse ; IV. : cellule morulaire ; V. : cellule à sarcolytes ; E : épiderme ; IM : cellules d'insertion musculaire ; MP : muscle pariétal ; N : noyau ; R : restes de phagocytose d'anciens sarcolytes ; Sy : sarcolyte.

Les cellules d'insertion musculaire.

Elles ont le même aspect chez *A. polyoum* et *A. mytili*, mais sont sensiblement plus grandes dans cette dernière espèce : elles mesurent 15 à 25 μ de diamètre chez *A. polyoum*, 20 à 30 μ chez *A. mytili* (fig. 7, I et II ; 16, I et II). Leur surface frontale est moins large dans les loges âgées des deux espèces que dans les loges jeunes, mais ce rétrécisse-

ment doit être mis en rapport avec l'épaississement de l'épiderme au cours du vieillissement du cystide.

Les cellules muqueuses.

Abondantes chez *A. polyoum*, elles se développent chez *A. mytili*, avec une particulière luxuriance. Elles sont, là, plus grandes et légèrement moins colorables que chez *A. polyoum*; le mucus y forme des plages plus larges et plus arrondies (fig. 8, I ; 16, III).

Les cellules morulaires.

L'ensemble de la cellule a la même taille chez *A. polyoum* et *A. mytili*, mais les sphérules sont ici plus petites et ne présentent pas les différences de coloration intrasphérulaire que l'on observe chez *A. polyoum*.

Les cellules à sarcolytes.

Elles sont très différentes pour les deux formes, au moins dans les loges âgées. Nous avons vu qu'elles étaient globuleuses ou en massue chez *A. polyoum*, et qu'elles finissaient par remplir la plus grande partie du cystide dans les loges sénescents. Chez *A. mytili* elles s'anastomosent et forment un réseau, si bien qu'il est parfois difficile de discerner les limites exactes de chaque cellule. De plus, elles ne renferment pas les inclusions lipidiques nombreuses et volumineuses qu'elles contiennent chez *A. polyoum*. Une assimilation plus poussée des sarcolytes doit empêcher l'accumulation des déchets, ce qui explique l'absence de loges sénescents.

DISCUSSION

Parmi les faits que l'on vient de lire, certains sont entièrement nouveaux, d'autres présentent des différences sensibles par rapport à ceux connus chez d'autres espèces, et méritent d'être discutés.

Le matériel cystidien d'*A. polyoum* se rapproche évidemment beaucoup de celui d'*A. gelatinosum*, connu en détail depuis les travaux de Bobin et Prenant (1957 b). Les mêmes types cellulaires se retrouvent dans les deux espèces ; mais chez *A. polyoum*, la plupart des cellules acquièrent, dans les colonies âgées, des caractères d'éléments vieillis (disparition à peu près totale des formes jeunes, cellules à sarcolytes globuleuses, à noyau pycnotique, bourrées de sphérules résiduelles plus ou moins confluentes) que l'on ne retrouve pas chez *A. gelatinosum*. Il faut vraisemblablement voir là le reflet des ports et des modes de croissance différents des colonies. Chez *A. gelatinosum*, forme dressée, les loges les plus externes sont progressivement recouvertes par des loges plus jeunes ; isolées de l'extérieur, elles dégénèrent rapidement, avant que le peuplement cellulaire y ait atteint l'abondance et la vétusté qu'il acquiert chez *A. polyoum*. Dans cette der-

nière espèce, encroûtante, les loges, qui ne sont que très rarement recouvertes par des cystides plus jeunes, finissent par se gorger de déchets dégénératifs et se transformer en loges sénescents. Chez *A. polyoum* également, la présence de nombreuses enclaves graisseuses dans les cellules à sarcolytes traduit une sorte de dégénérescence lipidique, et s'explique par une assimilation moins poussée des sarcolytes chez cette forme que chez *A. gelatinosum* et *A. mytili*, espèces dans lesquelles on n'observe pas ces accumulations. Chez *A. mytili*, l'histolyse des déchets est plus poussée que chez *A. polyoum*, mais dans cette espèce, encroûtante, le peuplement cellulaire est beaucoup plus développé dans les régions âgées que chez *A. gelatinosum*.

En 1954, Soule, au sujet de la genèse de la musculature pariétale, écrit : « A intervalles irréguliers dans cette couche de cellules périphériques (l'épiderme), on peut trouver des cellules allongées, fusiformes et légèrement plus grandes. Ces cellules sont à l'origine des muscles pariétaux... » Or, mes propres observations ne s'accordent pas avec ces résultats. La musculature pariétale dérive de la couche mésenchymateuse sous-épidermique. Peut-être faut-il voir dans les « cellules allongées » décrites par cet auteur les cellules d'insertion musculaire, qui s'enfoncent très précocement dans l'épiderme, et dont ce serait, là, la seule description antérieure à celle de ce mémoire.

La description de la dégénérescence permet également des comparaisons avec les résultats acquis par d'autres auteurs. Calvet (1900), Rey (1927), Bobin et Prenant (1957 b) notent que les tentacules s'autolysent indépendamment de la formation du corps brun, mais dans les espèces décrites les tentacules ne sont pas englobés par le rectum, comme cela se produit chez *A. polyoum*. Bobin et Prenant montrent qu'ils peuvent être ingérés par l'œsophage. Chez *A. mytili*, ils dégèrent isolément. Quelques observations annexes m'ont permis de constater que, chez *A. hirsutum*, ils pénétraient au-delà de la constriction pylorique et atteignaient presque le fond du caecum, repoussant devant eux les cellules dégénérantes du pylore. De tels faits s'expliquent par les dimensions et la position relative des différents organes du polypide rétracté, décrites par Le Brozec (1954). Chez *A. mytili*, les tentacules n'atteignent pas le niveau de l'anus, chez *A. polyoum*, ils le dépassent légèrement et, chez *A. hirsutum*, ils sont si longs (700 μ) qu'ils sont reployés dans la gaine tentaculaire au-dessus de l'ouverture anale. Le polypide qui entre en dégénérescence se refermant sur lui-même, les tentacules, qui chez *A. mytili* s'autolysent séparément car ils n'atteignent pas l'orifice anal, traversent celui-ci chez les deux autres espèces et pénètrent d'autant plus profondément qu'ils sont plus longs.

L'existence de plusieurs corps bruns pérennants dans une même loge a été signalée par Römer chez *A. mytili*, mais cet auteur pensait que chaque dégénérescence ne fournissait qu'un seul corps brun. J'ai pu montrer que chez *A. polyoum* et *A. mytili*, estomac et cardia se séparent avant l'achèvement de la dégénérescence et sont à l'origine de deux corps bruns distincts. Ce processus n'est toutefois pas général chez les Alcyonellines puisqu'*A. gelatinosum* n'en forme qu'un qui par ailleurs est fugace (Bobin et Prenant, 1957 b). De ces résultats acquis chez des espèces diverses, on peut conclure que le phénomène physiologique de la dégénérescence s'opère par des processus différents et aboutit à des résultats homologues mais non semblables chez des

formes pourtant si voisines que deux d'entre elles furent pendant longtemps prises pour la même espèce.

La dégénérescence de la région péristomiale aboutit, chez *A. polyoum*, à l'éjection de la collerette, qui reste dans la loge et finit souvent pas s'enkyster dans l'ectocyste chez *A. gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a). Cette éjection de la collerette est un phénomène connu chez les Vésicularines (*Bowerbankia*). De plus, chez *A. polyoum*, la desquamation d'une pellicule d'ectocyste entraînée par l'expulsion de la collerette et de la tige péristomiale explique la minceur que garde la paroi frontale, qui devient plus épaisse chez *A. gelatinosum*.

Dans cette espèce, la dégénérescence péristomiale s'accompagne d'un remaniement profond de l'épiderme frontal (Bobin et Prenant, 1957 a). Il subit une histolyse intense, formant des amas dégénératifs importants qui sont repris en partie et phagocytés par des cellules spécialisées de cette région : les cellules piriformes. L'épiderme de la région péristomiale se sera donc complètement renouvelé quand il formera le nouveau bourgeon polypidien, puis l'ébauche péristomiale. Les cellules piriformes manquent totalement chez *A. polyoum*, et l'épiderme ne dégénère que très peu lors du remplacement du péristome. Ceci s'explique puisque le bourgeon polypidien, très précoce, se forme en dehors de cette zone, dans une région en quelque sorte indifférenciée de l'épiderme.

Chez *A. gelatinosum*, le péristome, au cours de la régénération du polypide, se perce à l'endroit où l'épiderme frontal a proliféré pour former l'ébauche polypidienne (Bobin et Prenant, 1957 a). Nous avons vu que, chez *A. polyoum*, un tel processus était peu vraisemblable et que les faits s'accordaient mieux avec l'hypothèse d'une liaison secondaire entre la région du futur péristome et la gaine tentaculaire. Ceci rejoindrait un phénomène analogue existant chez les Chilostomes, comme l'a montré Bronstein, en 1938, chez *Membranipora membranacea*. Zschiesche (1909) semble d'ailleurs l'indiquer dans son travail sur *Alcyonidium mytili*, et Silén (1944) écrit : « Chez les Cheilo-Cténostomes, le polypide est formé à l'extrémité proximale du zoïde. La connexion entre polypide et ouverture se forme secondairement ». Cette assertion générale s'oppose aux faits précis décrits par Bobin et Prenant, mais la grande variabilité des processus physiologiques chez les Bryozoaires, notée plus haut, rend discutable une généralisation aussi totale et porte plutôt à croire qu'au sein même des Alcyonellines deux espèces puissent opérer de façon différente la jonction entre le polypide et le péristome. Pour ce caractère, *A. polyoum* et *A. mytili* se rapprocheraient simplement davantage des Chilostomes qu'*A. gelatinosum*.

Cette notion de variabilité se retrouve également si l'on considère l'histogénèse de la région péristomiale. D'origine épidermique, le bourgeon péristomial affecte chez *A. polyoum*, la forme d'une cupule alors qu'il présente l'aspect d'un nodule chez *A. gelatinosum* (Bobin et Prenant, 1957 a). Des dissemblances s'observent également dans le moment d'apparition des différentes ébauches : toute la musculature s'édifie de façon nettement plus tardive chez *A. gelatinosum* que chez *A. polyoum*. La différenciation de la collerette, en revanche, est beaucoup plus précoce dans la première espèce. Cette précocité doit être mise en relation avec le plus grand développement de la collerette, qui reste rudimentaire chez *A. polyoum*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Il est parfaitement légitime de séparer les formes décrites sous les noms d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall) et *Alcyonidium mytili* Dalyell en deux espèces distinctes puisque l'examen histologique, après l'étude morphologique et anatomique de Le Brozec, a fait apparaître des différences foncières et variées portant sur :

- La forme et la dimension des loges,
- L'abondance et la disposition du matériel cellulaire cystidien,
- La forme et la répartition des différents types cellulaires,
- Le processus de la dégénérescence polypidienne,
- L'absence enfin, chez *A. mytili*, de loges sénescents bourrées de déchets.

L'étude histologique d'*A. polyoum* a révélé l'existence d'une nouvelle catégorie cellulaire, incluse dans l'épiderme mais d'origine mésenchymateuse, et en relation avec l'insertion de la musculature sur l'ectocyste. Dans les quatre espèces observées, ces cellules sont plus ou moins facilement discernables, mais elles existent toujours.

La comparaison entre *A. polyoum* et *A. gelatinosum* a montré qu'en dehors d'analogies évidentes entre ces deux espèces, il se trouvait des différences sensibles dont certaines permettent d'établir un pont entre les Alcyonellines et des groupes voisins. *A. polyoum* se distingue d'*A. gelatinosum* au point de vue histologique par :

- La plus grande réplétion du cystide,
- La forme vieillie que peuvent acquérir les cellules cystidiennes,
- Le mode de dégénérescence du polypide avec englobement des tentacules par le rectum,
- L'absence totale des cellules spécialisées de la région péristomiale, dites cellules piriformes, qui, chez *A. gelatinosum*, phagocytent la musculature et les débris épidermiques de cette région lors de la dégénérescence,
- La formation de deux corps bruns à chaque dégénérescence,
- La persistance de ces corps bruns dans le fond de la loge,
- L'éjection de la collerette, qui rejoint ce que l'on observe chez les Vésicularines,
- L'apparition du bourgeon polypidien en dehors de la région péristomiale qui rapproche cette espèce des Chilostomes,
- L'existence, dans les régions âgées, de loges sénescents, qui jouent en quelque sorte le rôle de reins d'accumulation.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGATZ, J., 1912. — Knospung und Regeneration bei den Bryozoen. *Inaug. - Diss., Strasbourg*, 28 p., 4 pl.
- BOBIN, G. et PRENANT, M., 1956. — Bryozoaires Cténostomes. *Off. cent. de faunist., Faune de France*, LX, première partie, pp. 176-335, 76 fig.
- BOBIN, G. et PRENANT, M., 1957 a. — Histogénèse et histolyse de la région péristomiale et de la collerette chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryzoaire Cténostome). *Ann. Sc. Nat. Zool., onzième série*, XIX, pp. 23-48, 16 fig. 1 pl.
- BOBIN, G. et PRENANT, M., 1957 b. — Les cellules cystidiennes et les phénomènes d'histolyse et de phagocytose chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryzoaire Cténostome). *Bull. Biol. France et Belgique*, XCI, pp. 205-224, 9 fig., 1 pl.
- BORG, F., 1947. — Zur Kenntnis der Oekologie und des Lebenszyklus von *Electra crustulenta* (Bryozoa Chilostomata), nebst Bemerkungen über den sog. brauen Körper bei den Bryozoen. *Zool. Bidrag*, Uppsala, XXV, pp. 344-377, 5 fig.
- BRONSTEIN, G., 1938. — Mécanisme de la formation du polypide chez *Membranipora membranacea* (L.). *C.R. Acad. Sc.*, 207, pp. 506-508.
- BRONSTEIN, G., 1939. — Sur le tube digestif des Bryozoaires gymmolémides. *C.R. Acad. Sc.*, 209, pp. 574-576.
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire des Bryozoaires ectoproctes marins. *Thèse Paris*, et *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n.s., mém. 8, 488 p., 13 pl.
- CHRÉTIEN, M., 1958. — Histologie et développement de l'ovaire chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryzoaire Cténostome). *Bull. Lab. marit. Dinard*, XLIII, pp. 25-51, 10 fig.
- DALYELL, J.-G., 1848. — Rare and remarkable animals of Scotland. *London*, pp. 25-51.
- DAVENPORT, CH.-B., 1891. — Observations on budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, XXII, pp. 1-114, 12 pl.
- FAULKNER, G.H., 1933. — The relation between somatic and germ cells in the asexually produced polyps of the Polyzoan *Alcyonidium gelatinosum*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, X, pp. 255-269, 11 fig., 2 pl.
- GRAUPNER, H., 1928. — Zur Kenntnis der feineren Anatomie der Bryozoen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXXXVI, pp. 38-77, 32 fig.
- GRELLET, P., 1958. — Histologie du testicule et spermatogénèse chez *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Bryzoaire Cténostome). *Bull. Lab. marit. Dinard*, XLIII, pp. 3-24, 11 fig.
- HASSALL, A.H., 1841. — Description of two new genera of Irish Zoophytes. *Ann. Mag. nat. Hist.*, pp. 483-486.
- HENNEGUY, F., 1909. — Sur un épithélium à fibres musculaires striées. *C.R. Acad. Sc.*, 148, pp. 134-138, 4 fig.
- HERWIG, E., 1913. — Beiträge zur Kenntnis der Knospung bei den Bryozoen. *Inaug. - Diss., Marburg*, 32 p., 2 pl.
- HEINCKS, T.H., 1880. — A History of the British marine Polyzoa. 2 vol., *London*.
- HYMAN, L.H., 1959. — Ectoprocta Gymnolemata. *McGraw-Hill publ. in zool. Sc., The Invertebrates*, V, pp. 275-434, 59 fig.
- JOLIET, L., 1887. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. *Thèse Paris*, et *Arch. Zool. exp. gén., première série*, 6, pp. 193-304, 8 pl.
- LACOURT, A.-W., 1951. — Bryozoa of the Netherlands. *Arch. néerlandaises Zool.*, VIII, pp. 289-321, 5 fig., 3 pl.
- LADÉWIG, F., 1900. — Ueber die Knospung der ectoprocten Bryozoen. *Inaug. - Diss., Berlin*, et *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LXVII, pp. 323-339, 1 pl.
- LE BROZEC, R., 1954. — Les Alcyonellines (Bryozoaires Ectoproctes) de Roscoff et leurs caractères distinctifs. *Dipl. Et. sup. Paris*, 48 p., 25 fig.
- LE BROZEC, R., 1955. — Les *Alcyonidium* de Roscoff et leurs caractères distinctifs (Bryozoaires Ectoproctes). *Arch. Zool. exp. gén.*, 93, N. et R., pp. 35-50, 6 fig., *Fasc. XXXIII des Trav. Stat. Biol. Roscoff*.

- LUTAUD, G., 1959. — Etude cinématographique du bourgeonnement chez *Membranipora membranacea* (L.) Bryzoaire Chilostome. Première partie : Le développement du polypide. *Bull. Soc. zool. France*, 84, n° 2-3, pp. 167-173, 1 pl.
- NITSCHKE, H., 1871. — Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. IV. Ueber die Morphologie der Bryozoen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXI, pp. 92-119, 2 fig.
- PROUHO, H., 1892. — Contribution à l'histoire des Bryozoaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, (2), 10, pp. 557-656, 10 fig., pl. XXIII-XXX.
- REY, P., 1927. — Observations sur les corps bruns des Bryozoaires Ectoproctes. *Bull. Soc. zool. France*, 52, pp. 367-379, 8 fig.
- RIES, E., et SCHOELZEL, G., 1934. — Beiträge zu Problem der vitalen Färbung. 1. Cyto-logische und cytophysiologische Ergebnisse von Vital-färbungen an *Zoobothryon* (Bryozoa) und *Gastroblastula* (Hydromedusae). *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, XX, pp. 523-564, 14 fig.
- RÖMER, O., 1906. — Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen ectoprocten Bryozoen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LXXXIV, pp. 446-478, 2 pl.
- SILBERMANN, S., 1906. — Untersuchungen über den feineren Bau von *Alcyonidium mytili*. *Inaug. - Diss., Rostock*, et *Arch. f. Naturgesch.*, LXXII, pp. 265-310, 2 pl.
- SILÉN, L., 1944 a. — On the division and movement of the alimentary canal of the Bryozoa. *Arkiv f. Zoologi*, XXXV, A, fasc. 12, 40 p., 14 fig., 1 pl.
- SILÉN, L., 1944 b. — The anatomy of *Labiostomella gilseni* Silén (Bryozoa Protocheilostomata), with special regard to the embryo chambers of the different groups of Bryozoa and to the origin and development of the Bryozoan zoarium. *Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* (3), XXI, n° 6, pp. 1-111, 5 pl., 85 fig.
- SMITT, F.A., 1866. — Kritisk Förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoen. *Oefvers. K. Vetensk. Akad. Förhandl., Stockholm*, 1865-1872, cité par Römer.
- SOULE, J.D., 1954. — Post-larval development in relation to the classification of the Bryozoa Ctenostomata. *Bull. South Calif. Acad. Sc.*, LIII, part 1, pp. 13-34, 3 pl.
- ZSCHIESCHE, A., 1909. — Untersuchungen über die Metamorphose von *Alcyonidium mytili*. *Zool. Jahrb., Anat.*, XXVIII, pp. 1-72, 3 fig., pl. I-IV.