

BUGULA GRACILIS BUSK. REMARQUES SUR LA VALEUR SPÉCIFIQUE DE L'OVICELLE CHEZ LES BUGULES (BRYOZOAIRES CHILOSTOMES).

par

Geneviève Bobin

et

Marcel Prenant.

Laboratoire d'Anatomie et Histologie comparées de la Faculté des Sciences de Paris
et Station Biologique de Roscoff.

Résumé

Ayant trouvé, à Roscoff, des échantillons de *Bugula gracilis* Busk, les auteurs complètent la description de cette espèce discutée et montrent qu'elle diffère nettement de l'espèce américaine *B. turrita* (Desor) notamment par la structure de l'ovicelle. Cette structure est, par contre, à peu près la même chez *B. turrita* et *B. plumosa* (Pallas) et s'oppose à celle de beaucoup d'autres Bugules par le mode de développement du repli oécial.

Ryland (1960) a clairement posé la question des rapports entre plusieurs espèces de Bugules : *Bugula gracilis* Busk 1858, *B. turrita* (Desor 1848), *B. germanae* Calvet 1902, *B. plumosa* (Pallas 1766), etc. Se prononçant, en particulier, pour l'identité de *B. gracilis* et *B. turrita*, il estime cependant qu'avant de conclure sur ce point il faudrait en retrouver des échantillons qui soient certainement européens.

Gautier (1961) a récolté de tels échantillons de *B. gracilis* près de la surface dans la lagune de Venise ; mais, les ayant malheureusement égarés, il n'a pu en donner qu'une description très sommaire sans figures.

Nous avons eu la chance d'obtenir *B. gracilis* à Roscoff, en septembre 1961, par une quinzaine de mètres de profondeur dans les parages d'Astan. Elle y était peu commune, et les cinq colonies trouvées étaient de petite taille (1 cm pour la plus grande), mais bien reconnaissables. L'une était fixée sur une *Cellaria fistulosa* (Linné), et les autres sur des *Omalosecosa ramulosa* (Linné). De jeunes *Bugula flabellata* J.V. Thompson occupaient le même type de supports, mais étaient bien plus fréquentes. D'abondantes *Bicellariella ciliata* (Linné) peuplaient surtout les *Cellaria*. Une seule colonie de *B. gracilis* était ovicellée. De ces échantillons nous donnons tout d'abord des figures (fig. 1, 2, 3) et une description nouvelles.

Les colonies jeunes, blanches et transparentes, ont quelques millimètres de haut. Elles se ramifient dichotomiquement, et les zoécies sont bisériées, alternantes, peu nombreuses entre deux bifurcations successives. Les rameaux ont tendance à s'enrouler en sortes de cornets. A l'exception des zoécies basilaires, qui gardent plus ou

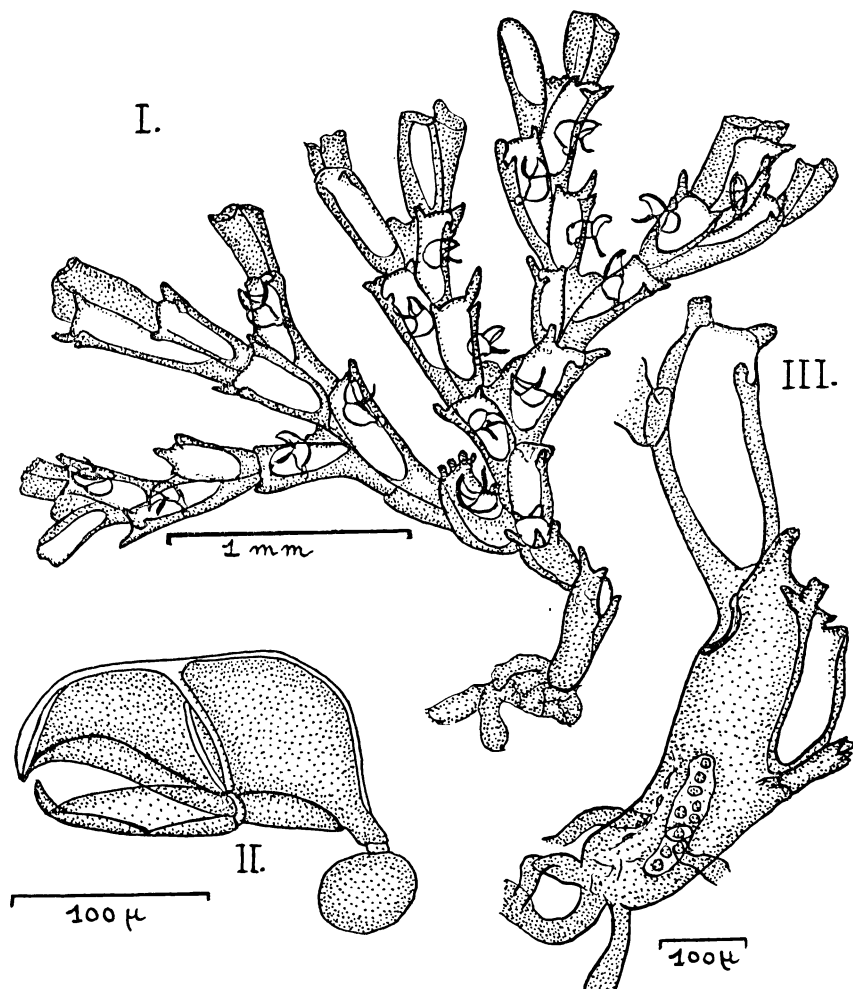


FIG. 1

Bugula gracilis Busk. Dessins originaux d'après échantillons de Roscoff.

I : aspect d'une jeune colonie avec ancestrule. II : un aviculaire grossi. III : ancestrule d'une autre colonie, avec la première zoécie bourgeonnée et des rhi-zoïdes ; par exception le nombre d'épines est ici régularisé dès la première zoécie bourgeonnée.

moins des caractères d'ancestrule, les zoécies sont allongées, légèrement rétrécies à la base et un peu élargies au sommet, qui est tronqué, et non pas arrondi. Leur aréa s'étend aux deux tiers ou aux trois-quarts de la frontale, qui est légèrement tournée vers le plan médian du rameau. Le bord externe de l'aréa s'enroule nettement en dedans, surtout vers son extrémité distale, où la paroi enroulée donne lieu à

un prolongement spiniforme plus ou moins long, parfois aigu, mais souvent tronqué. A quelque distance de ce prolongement et du côté proximal, le bord de l'aréa forme un angle pourvu d'une courte épine. A son angle distal interne, la zoécie ne porte qu'une épine.

Aviculaire de taille moyenne, allongé, très mobile et inséré par un pédoncule très étroit sur le bord externe de l'aréa, vers le milieu de sa longueur. La région occipitale de la tête est fuyante, sans voussure postérieure marquée, tandis que la région frontale est presque rectiligne, avec une faible dépression à la base du bec, qui est moyennement incurvé. Ovicelle globuleux, à orifice assez large, porté par un col important, médian par rapport à la paroi distale de la zoécie. Sa frontale est bien calcifiée, avec de fines stries, et le rebord de l'orifice est nettement souligné.

Ancestrule (fig. 1, III, et 3, I) à très courte aréa portant régulièrement une épine assez forte proximale à l'aréa et, distalement, deux épines (l'une interne, l'autre externe) parfois très rudimentaires et parfois dédoublées d'un côté. Dans les zoécies suivantes on retrouve ces caractères des épines ancestrulaires, souvent plus ou moins marqués, et parfois exagérés. Après avoir émis quelques rhizoïdes à sa base, l'ancestrule commence à s'allonger en émettant des rhizoïdes de plus en plus distaux, qui correspondent à des plaques de communication progressivement individualisées (fig. 3). Le même processus se poursuit sur les zoécies suivantes et parfois très distalement. Les rhizoïdes formés descendent en groupe le long de l'axe fait de zoécies qu'ils revêtent totalement et avec lequel ils forment une tige rigide. Plus ou moins ramifiés, les rhizoïdes se terminent, dans nos échantillons, par des disques adhésifs et non par des appendices uncinés.

Comparée à celles (fig. 4) de Busk (1858), Hincks (1880 et 1886) et Gautier (1961), cette description est la première à envisager l'ovicelle et la région ancestrulaire du zoarium (bien que cette dernière ait été figurée par Hincks en vue basale et sans précisions sur l'aréa). Pour les appendices uncinés signalés par Hincks (1880) et non revus par lui sur d'autres échantillons (1886), ils semblent bien ne caractériser ni une espèce ni même une variété *uncinata*, mais une simple forme de croissance liée aux propriétés du support, comme l'a indiqué Osburn (1944) pour ceux de *B. turrita*. Ces points mis à part, notre description s'accorde bien avec celle de Hincks (1880) et assez bien avec celle de Busk, encore que ce dernier n'ait pas vu l'épine externe la plus proximale.

Il faut maintenant comparer *B. gracilis* et *B. turrita* (Desor, 1848). Celle-ci (fig. 5) a été trouvée bien des fois sur la côte atlantique des Etats-Unis, du Massachussets à la Caroline du Nord (Desor, Verrill, Osburn, Rogick et Croasdale, etc.). Marcus l'a signalée à deux reprises au Brésil. Osburn (1944) et Ryland (1960) ont admis son identité avec *B. gracilis* Busk ou, du moins, avec la variété *uncinata* Hincks. Ryland pense même que l'échantillon décrit sous ce nom par Hincks (1880) comme britannique, mais sans origine précise, pourrait bien avoir été en réalité de provenance américaine. Ainsi serait mise en doute l'existence d'une *B. gracilis* européenne, que Hincks (1886) et Gautier (1961) mentionnent cependant en Adriatique et que nous signalons ici à Roscoff.

Nous réservant de discuter plus loin les données de Marcus (1937

et 1938) et celles de Rogick et Croasdale (1949) sur *B. turrita* (fig. 5), nous résumerons dans la diagnose suivante celles d'Osburn et de Ryland, qui sont en bon accord entre elles.

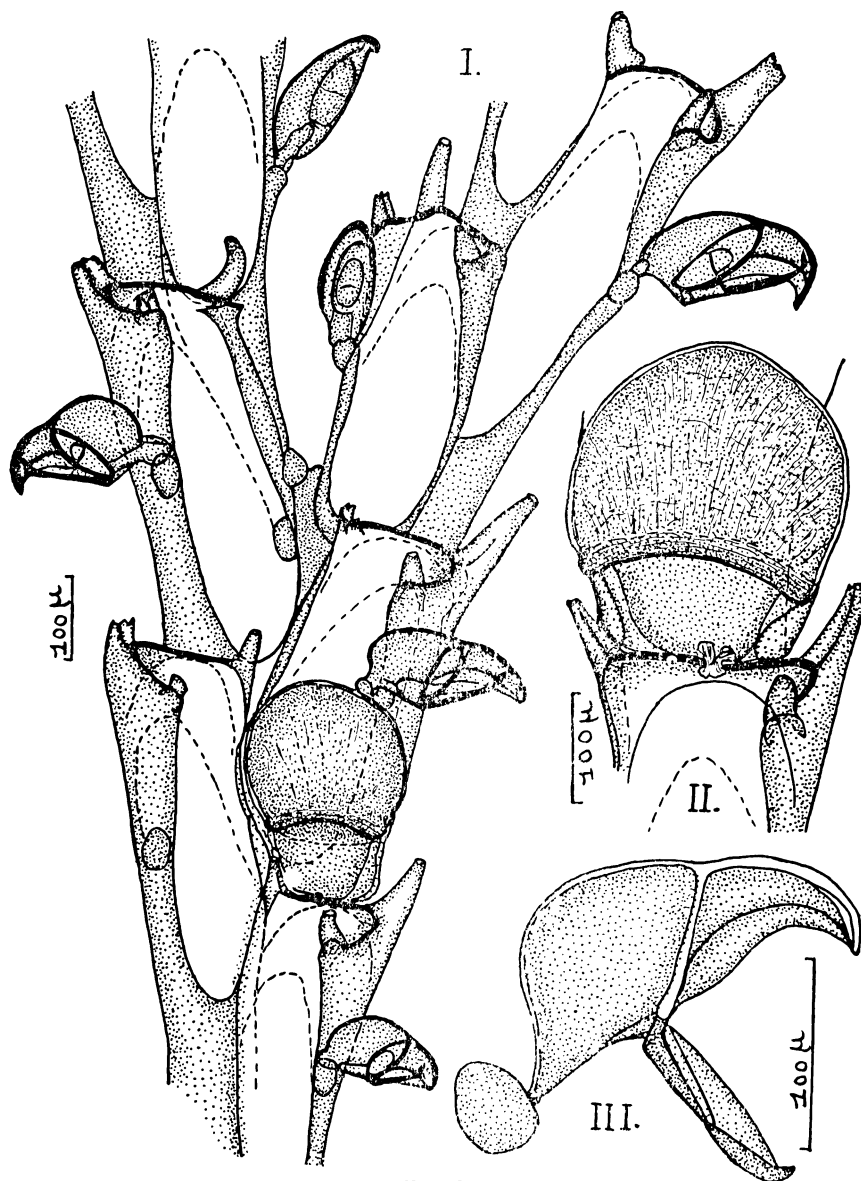


FIG. 2

Bugula gracilis Busk. Dessins originaux d'après échantillons de Roscoff.

I : Portion de branche, au niveau d'une bifurcation ; remarquer l'ovicelle.
II : image grossie d'une zoécie ovicellée, dans sa région distale. III : un aviculaire.

Zoarium jaune orangé, atteignant 8 cm de haut, très ramifié. Les branches portent des rameaux secondaires enroulés ou disposés en hélices (tourettes), légèrement bouclés en dedans à leur extrémité ;

chaque branche peut prendre de ce fait un aspect presque pyramidal. Bifurcations du type 3 (Ryland). Zoécies bisériées, alternantes, rétré-

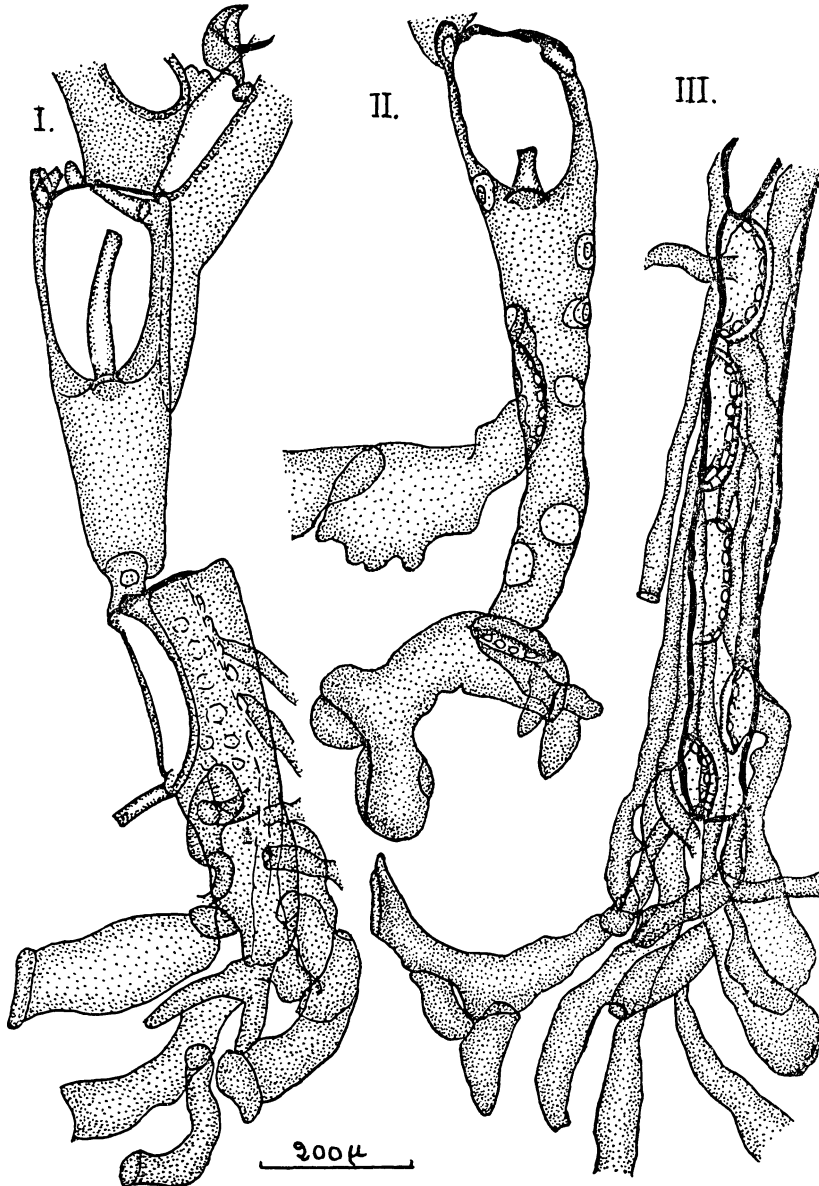


FIG. 3

Bugula gracilis Busk. Dessins originaux d'après échantillons de Roscoff.

Trois stades, postérieurs à ceux de la fig 1, du système de fixation de la colonie. Remarquer l'allongement progressif de l'ancestrule et la multiplication des rhizoïdes et de leurs plaques de communication. Dans la fig. III le contour de l'ancestrule, masqué par les rhizoïdes, a été souligné d'un trait noir épais.

cies proximale. L'arée occupe environ les deux tiers de la frontale. Vers l'angle distal externe, la paroi marginale se recourbe en dedans

et forme dans l'aréa une courte projection, distalement à laquelle existe une épine vraie. Une autre épine marque l'angle distal interne. Aviculaire petit et massif, fixé sur le bord externe de l'aréa, à peu près à mi-longueur de celle-ci ; son bec est pointu et faiblement incurvé. Ovicelle globuleux, à ouverture petite, inséré un peu latéra-

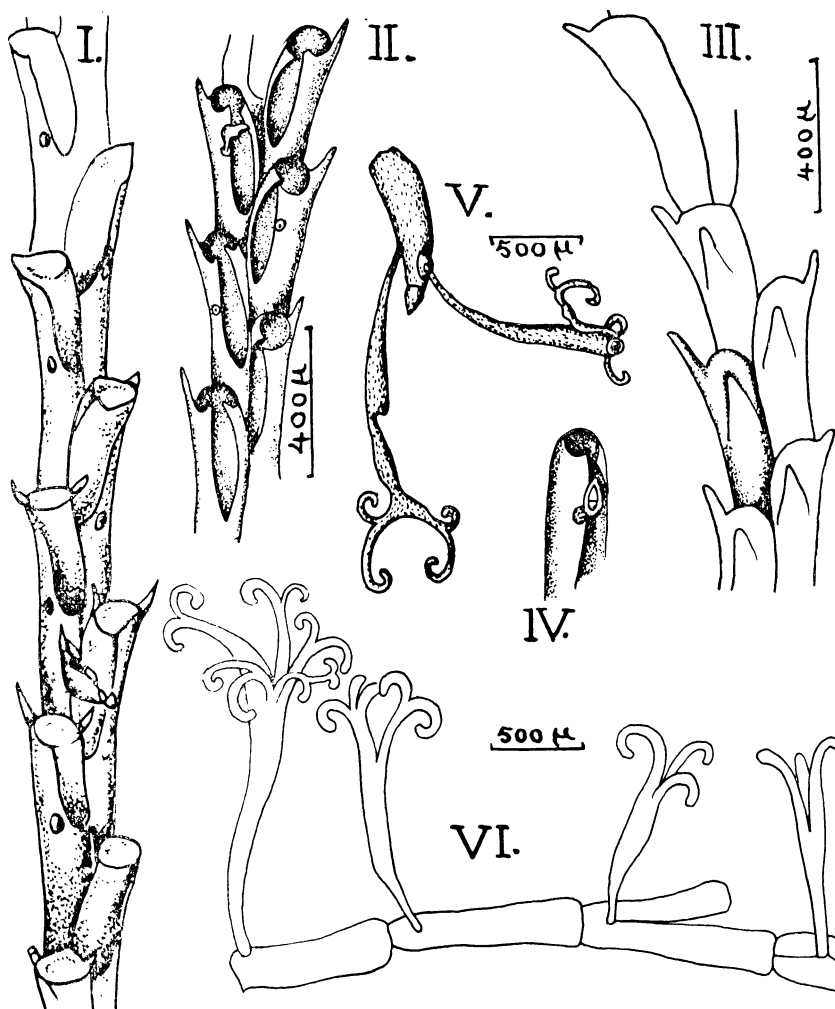


FIG. 4

Bugula gracilis Busk.

I : un rameau, d'après Busk. II à VI : var. *uncinata*, d'après Hincks. II et III : vues frontale et dorsale. IV : une zoécie. V et VI : ancestrule et rhizoïdes ucinés.

lement par rapport au plan médian de la zoécie ; son axe est orienté un peu obliquement à ce plan, le sommet de l'ovicelle étant légèrement tourné du côté interne et l'ouverture du côté externe. Des zoécies les plus proximales naissent d'ordinaire de nombreux rhizoïdes qui descendent le long du tronc et assurent au zoarium une fixation complémentaire. Certains d'entre eux se développent parfois en processus

uncinés à deux ou quatre crochets, ou plus. L'ancestrule ressemble à celle de *B. plumosa* (Pallas), espèce dont *B. turrita* semble assez voisine (Ryland, 1960).

D'après les descriptions précédentes, *B. gracilis* et *B. turrita* seraient, tout au moins, étroitement apparentées. Pour préciser la question, notamment quant à la structure de l'ovicelle, nous avons tenu à examiner des échantillons authentiquement américains et nous en avons obtenu deux, originaires de Woods Hole. L'un, que nous devons à l'amabilité du Dr A.B. Hastings, appartenait à la même colonie d'où Ryland a tiré ses figures. L'autre nous a été envoyé par le Directeur du Laboratoire de Woods Hole, que nous remercions de son obligeance. Il n'y avait entre eux aucune différence morphologique sensible, sinon la présence de quelques ovicelles sur le second, alors que le premier n'en avait pas, comme l'avait déjà constaté Ryland.

Entre les échantillons américains et européens à notre disposition nous avons relevé les différences suivantes.

L'aréa est légèrement plus longue dans ces derniers.

A l'angle distal externe de la zoécie, l'épine est en général plus faible dans les colonies américaines que dans les formes européennes, où elle représente moins une épine vraie qu'un enroulement du bord zoécial. Dans les formes européennes, la projection plus proximale du bord de l'aréa porte une épine courte qui semble constante et se projette sur l'aréa, tandis que dans les exemplaires américains cette épine est rare ou peu visible et, quand elle existe, se projette sur le bord de l'aréa, dans le sillage de l'épine distale.

A l'angle distal interne, Ryland décrit chez *B. turrita* une épine vraie qui est peu apparente ou même nulle dans sa figure, mais que Rogick et Croasdale ont nettement dessinée et que nous avons retrouvée dans quelques zoécies des colonies américaines. Les échantillons brésiliens de Marcus ont aussi des épines bien développées. L'épine interne est plus constante et plus nette dans les échantillons européens, mais cette différence ne semble pas très significative.

L'aviculaire est sensiblement plus grand (1,6 fois environ) dans les colonies européennes. Son profil y est plus allongé, moins haut et plus fuyant. La voussure occipitale d'une part, l'échancrure du profil à la base du bec d'autre part, y sont moins marquées ; mais l'extrémité du bec ne montre pas de différences notables. Par sa taille et sa forme, l'aviculaire des exemplaires américains est à peu près identique à celui de *B. plumosa* (Pallas).

La longueur zoéciale (650 μ environ) est à peu près la même dans les colonies des deux origines. La largeur zoéciale pourrait être un peu supérieure dans les formes américaines (190 μ par exemple au lieu de 150 μ). L'aréa peut y atteindre 370 μ de long, au lieu de 500 μ dans les formes européennes. Le rapport de la longueur de l'aréa à la largeur zoéciale, voisin de 3 dans les colonies d'Europe, est de 2 environ dans celles de Woods Hole. Les dimensions correspondantes de l'aviculaire sont respectivement 110 μ et 180 μ .

Quant aux différences de taille, de couleur et de port que l'on peut relever entre les colonies, elles ne sont guère significatives, car les rares échantillons connus en Europe semblent presque tous être très jeunes, à l'exception de celui de Hincks (1880).

Les caractères précédents ne suffisent pas à confirmer la séparation spécifique de *B. turrita* et de *B. gracilis*. Il n'en est pas de même de ceux tirés des ancestrules et des ovicelles, mais ceux-ci doivent être discutés de près.

Nous n'avons pas vu d'ancestrules de la *B. turrita* américaine ; mais Ryland dit (p. 98) qu'elles ressemblent à celle de *B. plumosa* (Pallas), figurée et décrite par lui comme très caractéristique, avec une aréa terminale, circulaire et dépourvue d'épines (1). Marcus a décrit et figuré (voir notre fig. 5) une ancestrule de *B. turrita* dont l'aréa est terminale, mais bordée de courtes épines. Quant à notre forme européenne, ses ancestrules ont au contraire une aréa oblique, avec une forte épine proximale et deux ou trois épines distales. Mises à part l'existence de l'épine proximale et la brièveté relative du cystide, elles ressemblent aux zoécies de la base de la colonie. On peut interpréter dans le même sens la figure de Hincks (1880), qui ne montre pas d'aréa terminale.

En ce qui concerne les ovicelles, ceux de *B. gracilis* Busk (fig. 2, II) qui n'avaient jamais été vus jusqu'ici, sont globuleux, avec un orifice de largeur moyenne (à peu près de la largeur de la zoécie). Le repli oécial y est calcifié jusqu'au bord de l'orifice ; il est fragile, mais se brise en éclats sous le choc ou la pression, comme une bulle minéralisée.

Chez *B. turrita* (fig. 5 et 6, II à IV), l'interprétation est plus difficile et a donné lieu à des contradictions. Ryland, qui dit n'avoir pas vu les ovicelles et qui semble suivre Marcus à cet égard, parle d'un ovicelle globuleux à petite ouverture. Nous avons observé en effet des ovicelles globuleux. Mais Rogick et Croasdale décrivent et figurent l'ovicelle (ou plutôt le repli oécial) comme une sorte de calotte sphérique ou de cupule, dans la concavité de laquelle est engagé l'embryon.

Notre matériel de *B. turrita* ne nous fournissant pas assez de stades ovicelliens pour résoudre cette contradiction, des observations faites sur *B. plumosa* (Pallas), à propos de quoi se pose un problème quelque peu analogue, nous ont permis de tourner la difficulté.

Chez *B. plumosa*, en effet (fig. 6, I, et fig. 7) les ovicelles sont décrits classiquement comme globuleux et pourvus d'une ouverture assez étroite. On dit classiquement aussi qu'ils n'existent qu'assez irrégulièrement et font souvent défaut dans toute une colonie. D'autre part, Hincks (1886) a décrit dans cette espèce une forme *aperta*, caractérisée par des ovicelles bien plus surbaissés en calotte sphérique, avec une ouverture bien plus large. La forme *aperta*, connue de l'Adriatique et de Naples, a été retrouvée dans cette dernière localité par Ryland et élevée par lui (1962) au rang d'espèce. Nous ne discuterons pas ici cette opinion, fondée d'autre part sur les proportions zoéciales et les caractères de l'aviculaire et nous nous bornerons à montrer que chez *B. plumosa* et souvent dans une même colonie, on peut trouver les deux formes d'ovicelles correspondant à des stades différents de développement comme Waters (1897) l'avait suggéré déjà en discutant la forme *aperta*.

Examinant en effet de très nombreuses colonies de l'Aber Benoit,

(1) Ryland (1960, p. 97) pense que Waters (1924) n'a pas vu la véritable ancestrule de *B. plumosa*.

Roscoff et d'autres de Menton, en colorant certaines d'entre elles au bleu de toluidine, nous avons constaté (fig. 7) :

1°) que les ovicelles embryonnés avaient bien un aspect globuleux

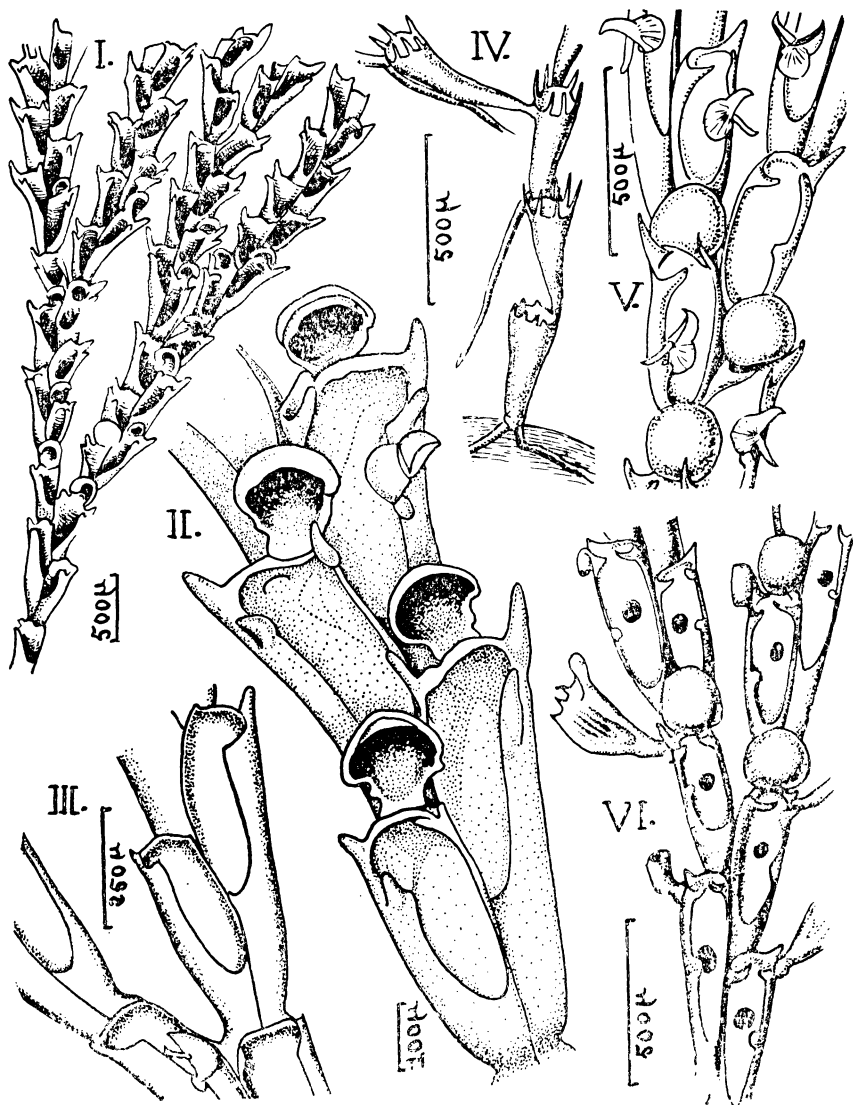


FIG. 5

Bugula turrata (Desor).

I et II : d'après Rogick et Croasdale. III : d'après Ryland (1960). IV, V et VI : d'après Marcus. Remarquer l'ancestrule en IV, et les ovicelles en I, II, V et VI.

ou même allongé dans le sens proximo-distal quand l'embryon était âgé ;

2°) que bien des zoécies (et parfois des colonies entières), en apparence sans ovicelles, portaient en réalité des replis oéciaux de

type *aperta*, que leur délicatesse et leur transparence pouvaient faire passer inaperçus dans les conditions ordinaires d'observation, sans coloration ;

3°) que ces replis oéciaux, très caducs, pouvaient disparaître plus

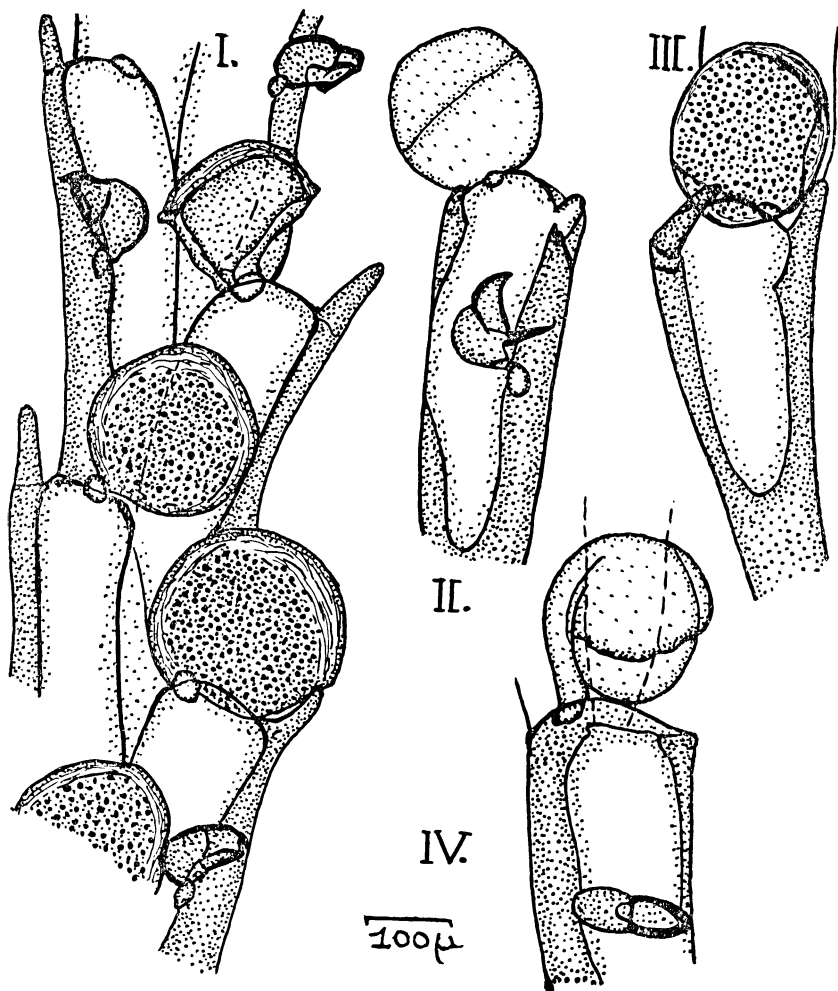


FIG. 6

Bugula plumosa (Pallas) et *B. turrata* (Desor). Figures originales.

I : portion de rameau de *B. plumosa*, montrant l'évolution de l'ovicelle, d'après un échantillon de Ryland. II à IV : zoécies ovicellées de *B. turrata*, d'après une colonie de Woods Hole ; remarquer en IV, l'ovicelle vu de profil, avec son repli oécial et sa vésicule obturante. Dans les fig. I et III les masses ponctuées sont les embryons.

ou moins totalement mais qu'en ce cas, ils laissaient une sorte de cicatrice correspondant à l'attache oéciale ;

4°) qu'un certain nombre de colonies, même de grande taille, sont réellement privées d'ovicelles et aussi de cicatrices.

Désireux d'obtenir confirmation quant à l'attribution de nos colo-

nies à *B. plumosa* ou à *B. aperta*, nous avons prié M. Ryland de nous communiquer des échantillons qu'il regardait comme typiques. Il nous a envoyé, avec la plus grande obligeance, un exemplaire de *B. plumosa*, sur lequel nous avons pu refaire les mêmes observations et établir une série de stades de développement de l'ovicelle (fig. 7).

La première ébauche formée est celle du repli oécial : d'abord à

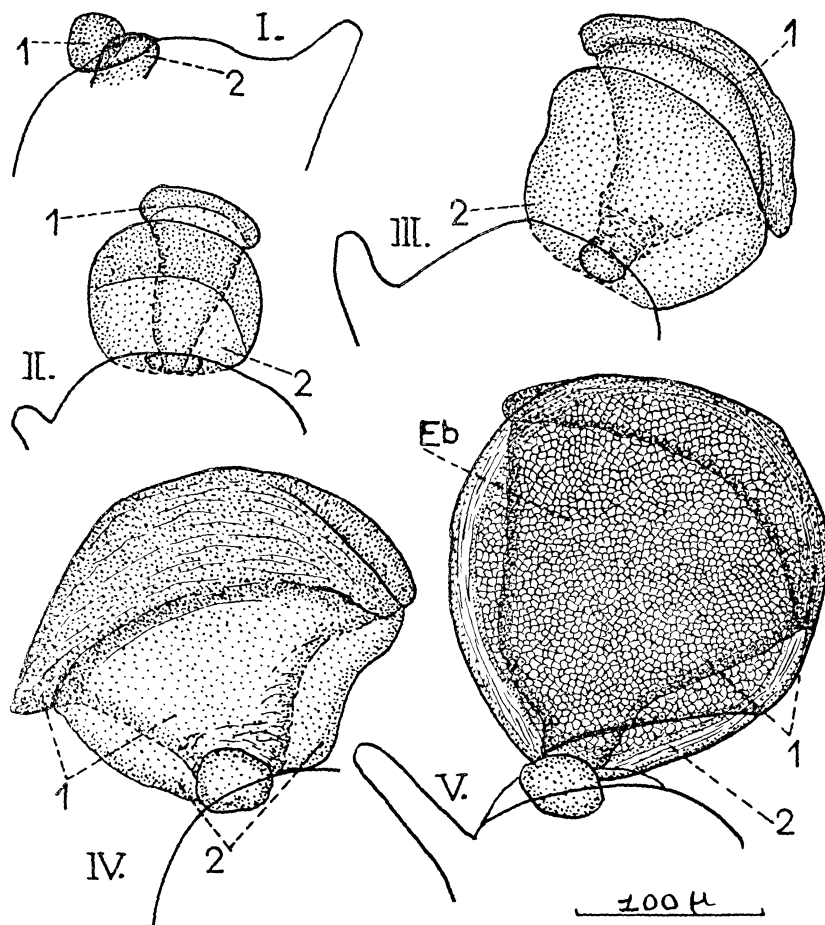


FIG. 7

Genèse de l'ovicelle de *Bugula plumosa* (Pallas), d'après un échantillon de Ryland, à l'extrémité d'un rameau. 5 stades successifs, montrant l'évolution du repli oécial 1 et de la vésicule obturante 2. Au stade V l'ovicelle est embryonné et prend sa forme sphérique.

peu près circulaire, en vue frontale, elle s'étire ensuite en une sorte de languette triangulaire à base étroite. La membrane obturante ou opercule oécial (Levinsen, 1909) apparaît un peu plus tard en une position plus frontale, mais sa croissance est plus rapide surtout latéralement et sa forme reste circulaire en vue frontale. Plus tard, le repli oécial se rabat en capuchon du côté frontal sur la membrane obturante qu'il ne coiffe jamais qu'incomplètement par-dessus, car

leur croissance va dès lors sensiblement de pair. C'est la croissance de l'embryon, parvenu pendant ce temps entre le repli oécial et la membrane obturante, qui donne finalement à l'ensemble de l'ovicelle l'aspect sphérique. Après libération de la larve, l'ovicelle reprend sensiblement l'aspect de la fig. 7, IV, à ceci près que la membrane obturante est souvent déchirée et l'ensemble altéré. Ainsi s'expliquent les formes contradictoires attribuées à l'ovicelle par les auteurs.

Les faits sont comparables aux précédents, en leur détail, chez *B. turrita*, où les deux ébauches de l'ovicelle sont cependant plus petites, plus délicates et plus difficiles à voir. Certains des stades suivants nous manquent ; mais, aux approches de la maturité, l'ovicelle ressemble à celui de *B. plumosa*, à très peu de choses près : le repli oécial est plus large dans sa partie moyenne, moins triangulaire et s'applique plus étroitement sur la membrane obturante, en forme d'hémisphère, quand il se rabat sur elle. La forme sphérique de l'ovicelle, décrite par Marcus, est bien esquissée dès avant la présence de l'embryon, mais la croissance de celui-ci l'accentue et soulève le rabat frontal du repli oécial, jusqu'à ce qu'il ne forme plus qu'une visière. En un tel cas, plus encore que dans celui de *B. plumosa*, il conviendrait peut-être de parler de vésicule obturante plutôt que de membrane obturante. Les figures de Rogick et Croasdale, sans doute exactes aussi, semblent correspondre, soit à des stades de croissance, soit à des ovicelles d'où la larve s'est échappée. Mais les ovicelles paraissent très caducs à ce moment, car dans nos colonies nous n'en avons retrouvé que les cicatrices basilaires.

En tous cas, l'ovicelle de *B. turrita* diffère profondément de celui de *B. gracilis*, dont le repli oécial est sphérique et calcifié, imposant son propre contour à l'ovicelle embryonné. Nos rares échantillons de *B. gracilis* ne nous permettant pas de suivre l'évolution de l'ovicelle, nous nous sommes adressés à plusieurs Bugules bien différentes, mais où le repli oécial est aussi globuleux et calcifié (*B. turbinata* Alder, *B. spicata* Hincks, *B. flabellata* J.V. Thompson), ainsi qu'à *B. simplex* Hincks (= *B. sabatieri* Calvet) où sa portion calcifiée reste sensiblement hémisphérique, et où l'ovicelle a été déjà bien étudié par Calvet (1900).

La première ébauche oicellienne qui apparaît chez *B. simplex* est celle du repli oécial, sensiblement semi-circulaire en vue frontale. Puis commence à se montrer celle de l'opercule oécial (= membrane ou vésicule obturante) : elle forme d'abord une languette qui s'élargit ensuite à l'intérieur du contour précédent, en un demi-cercle concentrique. De façon très précoce, le repli oécial commence à se rabattre sur elle dans toute sa largeur et lui forme une coiffe hémisphérique, laissant subsister cependant, entre elle et lui, un espace important où se logera plus tard l'embryon. On peut observer aisément les progrès de la calcification sur la frontale du repli oécial, en direction de son bord.

Chez *B. turbinata*, *B. spicata*, *B. flabellata*, les processus initiaux sont les mêmes, mais la croissance du repli oécial et sa calcification s'étendent à une sphère presque complète.

On voit ainsi que la simple apparence « globuleuse » d'un ovicelle, opposée à une forme hémisphérique ou même plus ou moins discoïdale, doit être examinée de près chez les Bugules pour fournir un caractère spécifique valable. Si l'ovicelle globuleux et calcifié de

B. gracilis est forcément différent de celui de *B. turrita*, les formes d'ovicelles, par contre, ne semblent pas suffire à séparer *B. plumosa* et sa forme *aperta* Hincks, et n'étaient les autres caractères invoqués par Ryland, nous en reviendrions volontiers à l'opinion de Waters (1879), suivant lequel on a affaire, ici, à des stades différents de l'évolution de l'ovicelle. De façon plus générale, il semble que chez les Bugules les vitesses et les modes de croissance relative des deux ébauches fondamentales de l'ovicelle soient pour beaucoup dans la forme du repli oécial à maturité, ainsi que dans la configuration des divers organes que l'on peut sérier de l'opercule oécial typique à la vésicule obturante de *B. plumosa* ou *B. turrita*.

Conclusion

1°) Nous avons trouvé à Roscoff plusieurs exemplaires de *Bugula gracilis* Busk, espèce rarement signalée et très incomplètement décrite, dont l'existence restait douteuse sur les côtes d'Europe. Nous en décrivons, notamment, l'ancestrule et l'ovicelle, jusqu'ici inconnus, et montrons que cette espèce est bien distincte de *B. turrita* (Desor), espèce américaine avec laquelle on a tendance à la confondre.

2°) Nous étudions à cette occasion la structure et le développement de l'ovicelle chez quelques Bugules : en particulier *B. turrita* et *B. plumosa* (Pallas). Dans ces deux espèces, la forme « globuleuse » de l'ovicelle a une signification très différente de celle qu'elle a en bien d'autres cas où elle est imposée par le repli oécial calcifié.

3°) Nos observations indiquent que, si *B. gracilis* et *B. turrita* sont bien distinctes, il pourrait en être autrement de *B. plumosa* (Pallas) et *B. aperta* Ryland. Elles confirment, d'autre part, les affinités soupçonnées par Ryland entre *B. plumosa* et *B. turrita* qui, à notre avis, doivent cependant rester séparées.

Summary

Having found samples of *Bugula gracilis* Busk in Roscoff, the authors complete the description of this discussed species, and point out that it distinctly differs from the american species *B. turrita* (Desor), especially by the structure of the oicell. In a counter way, this structure is nearly the same in *B. turrita* and *B. plumosa* (Pallas) and differs from many other Bugulas through the least development of the oecial fold.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BUSK, G., 1858. — Zoophytology, IX et X. *Quart. Journ. Mic. Sc.* VI, pp. 124-130 et 261-263.
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Thèse Paris et Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n.s. mém. 8, 488 p., 13 pl.
- CALVET, L., 1902. — Bryozoaires marins des côtes de Corse. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier* (2), n° 12, pp. 1-52.

- DESOR, E., 1848. — Ascidioidan polyps or Bryozoa (from Nantucket). *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, III, pp. 66-67.
- GAUTIER, Y.V., 1961. — Recherches écologiques sur les Bryozoaires Chilostomes en Méditerranée occidentale. *Thèse Marseille*. 434 pp., 91 fig. — *Centre régional de documentation pédagogique - Service impressions (Aix-en-Provence)*.
- HINCKS, TH., 1880. — A history of the British marine Polyzoa. 2 vol. Vol. I, texte, CLI et 601 p. Vol. II, atlas, 83 pl. *Londres*.
- HINCKS, TH., 1886. — The Polyzoa of the Adriatic, a supplement to prof. Heller's « Die Bryozoen des Adriatischen Meeres, 1867 ». *Ann. Mag. Nat. Hist.* (5), XVII, pp. 254-271 ; pl. IX-X.
- LEVINSEN, G.M.R., 1909. — Morphological and systematic studies on the Cheilostomatous Bryozoa. *Copenhagen*.
- MARCUS, E., 1937. — Bryozoários marinhos brasileiros. I. *Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. Univ. S. Paulo, Zool.*, I, pp. 1-224, pl. I-XXIX.
- MARCUS, E., 1938. — Bryozoários marinhos brasileiros. II. *Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. Univ. S. Paulo Zool.* II, pp. 1-196, pl. I-XXIX.
- OSBURN, R.C., 1944. — A survey of the Bryozoa of Chesapeake Bay. *Publ. Chesapeake Biol. Stat.*, n° 63, pp. 1-55, 5 pl., 28 fig.
- ROGICK, M.D., et CROASDALE, H., 1949. — Studies on marine Bryozoa. III. Woods Hole region Bryozoa associated with Algae. *Biol. Bull. Woods Hole*, XCVI, pp. 32-69.
- RYLAND, J.S., 1960. — The british species of *Bugula* (Polyzoa). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, CXXXIV, Part 1, pp. 65-105, 3 pl., 15 fig.
- RYLAND J.S., 1962. — Some species of *Bugula* (Polyzoa) from the Bay of Naples - *Publ. della Staz. Zool. di Napoli*, 33, pp. 20-31, 5 fig.
- VERRILL, A.E., 1879. — Preliminary check-list of the marine Invertebrata of the Atlantic coast from Cape Cod to the Gulf of St-Lawrence. New Haven.
- WATERS, A.W., 1879. — On the Bryozoa (Polyzoa) of the Bay of Naples. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (5), III, pp. 114-126.
- WATERS, A.W., 1924. — The ancestrulae of *Membranipora pilosa* L. and of other Cheilostomatous Bryozoa. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (9), XIV, pp. 594-612, pl. XVIII, XIX.