

SUR LA STRUCTURE ET LE RÔLE DES GLANDES VESTIBULAIRES ET SUR LA NATURE DE CERTAINS ORGANES DE LA CAVITÉ CYSTIDIENNE CHEZ LES BRYOZOAIRE CHILOSTOMES

par

Geneviève Lutaud

Station Biologique de Roscoff et Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie Comparées,
Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

L'examen de 53 espèces de la Manche permet d'établir un premier inventaire des divers types d'organes qui, chez les Chilostomes, peuvent être considérés comme des annexes de l'orifice de la loge. Les glandes vestibulaires des Ascophores et certains organes spécifiques qui existent dans la cavité générale de l'autozoécie ou de l'aviculaire chez quelques Anascophores et Ascophores ont été étudiés parallèlement.

I. — Les glandes vestibulaires, étudiées par l'histochemie chez *Schizobrachiella sanguinea* (Norman) sécrètent un mucus sur le passage des tentacules. Elles se forment à partir de deux épaississements latéraux de la paroi de la gaine tentaculaire embryonnaire. Leur évolution dans le groupe va dans le sens d'une augmentation de volume et de la différenciation de deux régions cytologiquement et fonctionnellement distinctes.

II. — Les organes spécifiques suspendus dans l'autozoécie de *Figularia figularis* (Johnston) et de *S. sanguinea* sont des corps pleins, impairs, indépendants des autres organes du Bryzoaire, qui se développent tardivement à partir d'une évagination de la paroi du vestibule et qui présentent un cycle de renouvellement. Des corps pairs analogues existent dans l'aviculaire de *Porella concinna* Busk. Ces corps sont constitués par une masse interne anhiste contenue dans un sac dont la paroi cellulaire n'a pas de caractère sécréteur. La partie interne comprend deux éléments : l'un se présente sur le vivant soit sous la forme d'un amas granuleux (*F. figularis*) soit sous la forme d'un feutrage de filaments (*S. sanguinea*) ou de bâtonnets (*P. concinna*) ; l'autre est une substance protidique ou mucoprotidique, diffuse ou, chez *S. sanguinea*, accumulée dans des cellules internes qui dérivent de l'enveloppe. Le premier élément présente, sous contrôle enzymatique, à la fois la colorabilité des ribonucléines pyroninophiles et la réaction de Feulgen de la chromatine. L'aspect de frottis obtenus par dilacération de l'organe vivant confirme les résultats histochemiques et les corps spécifiques sont interprétés comme des colonies de bactéries symbiotes hébergées dans une enveloppe qui appartient au Bryzoaire.

INTRODUCTION

Historique

Chez les Bryozoaires Chilostomes, le péristome, le vestibule ou le diaphragme de la gaine tentaculaire peuvent être pourvus d'organes qui sécrètent ou accumulent, aux abords de l'orifice de la loge, des matériaux dont la nature et le rôle dans l'activité physiologique de la zoécie n'ont pas été précisés.

Les plus connus sont les glandes vestibulaires des Ascophores, décrites par Waters (1894) sous le nom de glandes suborales, mentionnées par Calvet (1900) sous le nom de glandes vaginales, que Harmer (1902) désigne par le terme de glandes operculaires et dont une étude plus récente a été réalisée par Marcus (1939).

Chez quelques Chilostomes existent, d'autre part, dans la cavité cystidienne, certains organes qui diffèrent des glandes vestibulaires par leur structure mais qui, comme celles-ci, débouchent dans le vestibule à proximité du péristome. Waters, en 1894, remarquait entre les glandes vestibulaires de *Schizoporella sanguinea* (L.) — syn. : *Schizobrachiella sanguinea* (L.) — un organe impair surnuméraire, médian, directement fixé par une extrémité au bord distal du péristome. D'après l'auteur, l'organe est constitué par une masse granuleuse anhiste, enfermée dans un sac membraneux et dans laquelle sont incluses de volumineuses enclaves réfringentes. En raison de l'absence de structure cellulaire interne, de l'aspect et de la position de corps ovales, également dépourvus de structure interne, observés chez *Caberea boryi* (Audouin) (1898) et de la coexistence de ces corps et d'ovocytes normaux dans l'autozoécie, Waters envisageait la possibilité d'« œufs saisonniers » ou de « bourgeons internes » comparables aux statoblastes des Phylactolémides. Cette opinion a été réfutée en 1911 par Palk qui a repris l'étude des corps allongés pairs, « énigmatiques », décrits par Haddon (1883) dans la cavité générale de la zoécie chez *Flustra papyrea* Pallas — syn. : *F. carbasea*. Ces corps sont constitués par une pelote de filaments qui évoquent les queues de spermatozoïdes, enfermée dans une enveloppe cellulaire dont la face interne est bordée d'enclaves globuleuses optiquement vides. L'auteur, tout en écartant l'idée de spermatophores, ne se prononçait pas sur leur nature, mais les considérait comme voisins de l'organe impair médian de *S. sanguinea* ; elle signalait l'existence de structures analogues chez certains Beaniidées et les rapprochait d'autres corps allongés mystérieux décrits par Waters (1904) chez quelques Cellularines.

D'autre part, Jullien décrivait chez *Lepralia figularis* Johnston — syn. : *Figularia figularis* (Johnston) — un organe qui s'ouvre par un canal dans le vestibule et qu'il interprétait comme un testicule. Harmer (1926) retrouve cet organe chez une autre espèce du genre *Figularia* et discute l'existence possible d'un organe d'excrétion.

Par ailleurs, Waters décrivait chez *Lepralia margharetifera* Quoy et Gaymard (1888) et chez *Lepralia foliacea* Ellis et Solander (1894), à l'intérieur de l'aviculaire et de part et d'autre de l'organe avicularien central, une paire de sacs allongés surnuméraires qu'il nommait glandes aviculariennes et qu'il rapprochait des glandes vestibulaires de l'autozoécie.

Plus récemment, Hastings (1943), retrouvant ces mystérieux organes dans l'autozoécie de quelques autres espèces et considérant l'absence de cloisonnement cellulaire interne, pensait qu'il s'agissait peut-être de Protozoaires parasites enkystés. D'autre part, Marcus (1939) décrivait de nouveaux exemples de la présence dans l'aviculaire, de structures, fixées sur la portion de la gaine de l'organe cilié central correspondant au vestibule, qu'il considérait comme les homologues des glandes vestibulaires.

Inventaire et définition des types morphologiques.

Le rôle des diverses annexes de l'orifice de la loge demeurait inconnu, ainsi que la nature d'autres organes inclus dans la cavité cystidienne et qui par leur structure se rapprochent de certaines de ces annexes. Il m'a paru intéressant d'en reprendre l'étude, à la fois par un inventaire systématique et par l'examen histochimique de quelques cas particuliers typiques.

Une première revue comparée, portant sur 53 espèces parmi celles qu'on récolte couramment dans la région de Roscoff (cf. liste p. 204), au moyen de montages colorés *in toto* par l'hématoxyline de Groat, l'hémalun picro-indigocarmin et le carmin de Grewacher associé au picro-indigocarmin, mettait d'emblée en évidence l'existence de trois catégories distinctes d'organes qui sont plus ou moins directement en relation avec l'orifice de la loge :

TYPE I. — Certains dispositifs anatomiques, pairs, situés dans la paroi frontale de la loge à la périphérie du péristome ou contre la charnière operculaire, que l'on rencontre chez quelques Anascophores. Chez *Membranipora membranacea* (Linné), ces structures, qui correspondent à une modification locale de la paroi cystidienne, se présentent sous la forme de deux glomérules qui encadrent la base de l'opercule ; chaque glomérule est constitué par un groupe de cellules palissadiques chargées de granulations régulières, rayonnant autour d'une petite cavité centrale ; cette cavité communique avec l'extérieur par un pore percé dans l'ectocyste ; la nature des granulations intra-cellulaires, réfractaires à la plupart des colorations histochimiques, n'a pu être établie. Des structures analogues ont été vues chez certains Malacostèges et chez deux Cribrimorphes.

TYPE II. — Les organes sécréteurs qui appartiennent à la gaine tentaculaire et au polypide, c'est-à-dire les glandes vestibulaires des Ascophores et, éventuellement, certains dispositifs anatomiques de la paroi de la gaine ou du diaphragme (Fig. 2).

TYPE III. — Des organes suspendus dans la cavité cystidienne, dépourvus de cavité interne, dont l'enveloppe cellulaire n'a pas les caractères d'une paroi sécrétrice et dont la partie interne est dépourvue de structure cellulaire apparente. Ces organes, qu'on rencontre aussi bien chez les Anascophores que chez les Ascophores, ont un caractère essentiellement spécifique et une répartition systématique sporadique. On peut en rapprocher d'autres organes dont la structure est analogue, mais qui sont logés dans l'aviculaire.

Les organes du premier type dont la fonction n'a pu être précisée par un premier examen incomplet ne seront pas évoqués ici. Les glandes vestibulaires ont fait l'objet d'une investigation histochimique chez *S. sanguinea*, à l'occasion de l'étude parallèle du corps auto-zoécial qui caractérise cette espèce et appartient au troisième type. Deux autres organes, représentant deux autres variétés possibles de ce troisième type, tel qu'il a été globalement défini ici, ont été exa-

minés : d'une part, l'organe observé par Jullien dans l'autozoécie de *F. figularis* et, d'autre part, des corps aviculariens pairs qui ont pu être mis en évidence chez une espèce du genre *Porella*. Cette dernière espèce, assez fréquente dans la région de Roscoff, n'a pu être déterminée avec certitude, mais il s'agit probablement de *Porella concinna* Busk, variété *gracilis*, qui ne figure pas dans l'« Inventaire de la Faune Marine de Roscoff ».

Les corps qui existent dans l'autozoécie de *C. boryi* ont été retrouvés chez *Caberea ellisii* (Fleming) ; ils ressemblent à première vue à l'organe de *F. figularis*, mais le détail de leur structure n'a pu être étudié en raison d'une pénurie de matériel. Les sacs aviculariens décrits par Waters chez *L. foliacea* n'ont pas été retrouvés sur les montages colorés de fragments de *Hippodiplosia foliacea* (Ellis et Solander), mais on discerne sur les préparations histologiques la section de structures plus petites qui ne paraissent pas appartenir à l'organe avicularien central.

Répartition des diverses catégories d'organes annexes de l'orifice ou de la cavité générale du cystide en fonction des groupes systématiques.

I : organes périoperculaires de la paroi frontale de la loge.

II : organes sécréteurs de la partie supérieure de la gaine tentaculaire :

II pg : situés dans la paroi de la gaine.

II d : situés dans les replis du diaphragme.

IIV⁺ : glandes vestibulaires simples.

IIV⁺⁺ : glandes vestibulaires différenciées comprenant 2 régions.

III : organes cystidiens spécifiques :

III z : situés dans la zoécie.

III a : situés dans l'aviculaire.

LISTE DES ESPÈCES		TYPE
Anascophores		
INOVICELLES		
Aeteidées	: <i>Aetea anguina</i> (Linné) <i>Aetea recta</i> Hincks	
MALACOSTÈGES		
Scrupariidées	: <i>Scruparia chelata</i> (Linné)	
Membraniporidées	: <i>Membranipora membranacea</i> (Linné)	I II pg
Electrinidées	: <i>Electra pilosa</i> (Linné)	I
Flustridées	: <i>Flustra foliacea</i> Linné <i>Flustra papyracea</i> Ellis et Solander <i>Carbasea calveti</i> (Guérin-Ganivet inc.)	I
Hincksinidées	: <i>Hincksinia flustroides</i> (Hincks)	I

LISTE DES ESPÈCES		TYPE
Aldérinidées	: <i>Callopora lineata</i> (Linné) <i>Callopora dumerilii</i> (Audouin) <i>Amphiblestrum flemingii</i> (Busk)	I I I
PSEUDOSTÈGES		
Cellariidées	: <i>Cellaria fistulosa</i> (Linné) <i>Cellaria sinuosa</i> (Hassall)	
CELLULARINES		
Bugulidées	: <i>Bugula turbinata</i> Alder <i>Bugula flabellata</i> (J.V. Thompson) <i>Bugula plumosa</i> (Pallas)	
Scrupocellariidées	: <i>Scrupocellaria reptans</i> (Linné) <i>Caberea boryi</i> (Audouin) <i>Caberea ellisii</i> (Fleming)	IIIz IIIz
Bicellariellidées	: <i>Bicellariella ciliata</i> (Linné)	
Beaniidées	: <i>Beania mirabilis</i> Johnston	
CRIBRIMORPHES		
Cribilinidées	: <i>Membraniporella nitida</i> (Johnston) <i>Cribrilaria radiata</i> (Moll) <i>Figularia figularis</i> (Johnston)	I IId I IIIz
Ascophores		
Hippothoidées	: <i>Hippothoa hyalina</i> (Linné) <i>Chorizophora brongniartii</i> (Audouin) <i>Haplopoma impressum</i> (Audouin)	
Schizoporellidées	: <i>Arthropoma cecilii</i> (Audouin) <i>Schizomavella auriculata</i> (Hassall) <i>Schizopodrella unicornis</i> (Johnston) <i>Schizopodrella linearis</i> (Hassall) var. <i>hastata</i> <i>Cryptosula pallaziana</i> (Hincks) <i>Hippodiplosia foliacea</i> (Ellis et Solander) <i>Schizobrachiella sanguinea</i> (Norman) <i>Escharoides coccinea</i> (Abildgaard) <i>Microporella ciliata</i> (Linné) <i>Fenestrulina malusii</i> (Audouin)	IIV+ IIV+ IIV+ IIV+ IIIa ? IIV++ IIIz
Smittinidées	: <i>Smittina landsborovii</i> (Johnston) <i>Smittina reticulata</i> (Mac Gillivray) <i>Smittina trispinosa</i> (Johnston) <i>Smittina cheilostomata</i> (Manzoni) <i>Mucronella variolosa</i> (Johnston) <i>Palmicellaria skenei</i> (Ellis et Solander)	IIV++ IIIa? IIV++ IIV++ IIIz

LISTE DES ESPÈCES		TYPE
	<i>Umbonula verrucosa</i> (Esper) forme littorale	
	<i>Porella concinna</i> Busk var. <i>gracilis</i> (?)	IIv++ IIIa
	<i>Porella compressa</i> (Sowerby)	IIv++
Rétéporidées	: <i>Retepora couchii</i> Hincks <i>Rhynchozoon bispinosum</i> (Johnston)	IIv++ IIv++
	<i>Schizotheca fissa</i> (Busk)	IIv++
Adeonidées	: <i>Adeona violacea</i> (Johnston)	
Celléporidées	: <i>Schismopora pumicosa</i> (Linné) <i>Omalosecosa ramulosa</i> (Linné)	IIv++ IIv++

LES GLANDES VESTIBULAIRES

Les glandes vestibulaires varient d'une espèce à l'autre dans leur forme et dans leurs dimensions. Mais elles sont très homogènes dans les grandes lignes de leur structure, dans leurs connexions anatomiques, dans leur débouché, dans leur morphogenèse et dans l'aspect des produits qu'elles élaborent.

Leur paroi est fondamentalement constituée par deux couches cellulaires : une assise interne de cellules dont une partie au moins sont cylindriques et sécrétrices et une fine enveloppe péritonéale. Elles ne flottent pas librement dans la cavité générale mais sont maintenues par des ramifications secondaires du réseau funiculaire. Elles adhèrent par le fond ou par le flanc aux bandes musculaires pariéto-vaginales et, généralement, aux bandes pariéto-vaginales frontales, dont quelques fibres les longent sur une partie de leur trajet. Elles débouchent dans la gaine tentaculaire au niveau du diaphragme, soit par une simple boutonnière, soit par l'intermédiaire d'un canal plus ou moins distinct formé par l'extrémité rétrécie de la glande.

1. - *Schizobrachiella sanguinea* (Norman).

Chez *S. sanguinea*, les glandes vestibulaires, dont le diamètre moyen est de l'ordre de 50 μ pour une longueur totale de 150 à 200 μ , sont relativement volumineuses, piriformes et particulièrement allongées. Elles sont subdivisées par une constriction partielle en deux poches équivalentes en volume, mais différentes par les caractères cytologiques des cellules de l'assise interne de leur paroi (Fig. 1, 4). Dans la poche terminale, ces cellules, régulières et cubiques, présentent un pôle basal où se trouve toujours le noyau et un pôle apical caractérisé par une plage circulaire de grains de sécrétion. On observe des figures de libération de la sécrétion vers la lumière centrale de la

glande dont le contenu présente les affinités tinctoriales des grains de sécrétion intracellulaires.

La poche antérieure qui s'ouvre dans la gaine, est légèrement renflée en besace sur sa face tournée vers le polypide. Dans la partie renflée, la paroi de la glande est chargée d'inclusions osmiophiles plus rares et plus dispersées dans les autres régions de l'organe. Les cellules de l'assise interne, moins hautes et moins régulières que celles de la poche terminale, ne présentent plus de pôles différenciés. Les grains de sécrétion ont disparu et sont remplacés par des enclaves volumineuses, irrégulières dans leur volume et leur répartition.

Nature de la sécrétion - Rôle des glandes vestibulaires

Les grains de sécrétion des cellules de la poche terminale et le contenu de la lumière centrale sont intensément colorés par les colorants des mucopolysaccharides acides. Ils prennent électivement le bleu Alcyan acétifié à pH 2 ; après fixation au formol salé, au Carnoy, au Zenker ou au Bouin, ils prennent par le bleu de toluidine selon Lison et pour la gamme des pH allant par demi-unité de pH 2,5 à pH 7, une teinte métachromatique rouge qui résiste à la déshydratation par les alcools, mais n'apparaît pas après sulfatation selon la technique de Moore et Schoenberg (1957). On note accessoirement une métachromasie orange par la pyronine dans la réaction de Unna au vert de méthyle-pyronine et une forte affinité pour la fuchsine-paraldéhyde employée sans prétraitement. On obtient par contre une réaction A.P.S. positive qui disparaît après acétylation préalable ; l'acétylation est réversible. D'après Lison, une telle réaction indiquerait la présence d'autres substances à radical glucidique.

Mises à part les formations osmiophiles qui s'accumulent dans la paroi de la face renflée, les inclusions de l'assise cellulaire interne de la poche antérieure se partagent en deux catégories : les unes donnent comme précédemment les réactions des mucopolysaccharides acides ; les autres sont homogènes, A.P.S. négatives et réfractaires à la plupart des colorations utilisées.

Il apparaît ainsi que l'une des fonctions de la glande, sinon sa fonction principale, est de déverser à la limite du vestibule et de l'atrium tentaculaire, d'importantes quantités d'une substance muqueuse comprenant une forte proportion de mucopolysaccharides acides. La calcification de l'area frontale de la loge interdit l'observation de leur fonctionnement sur le vivant. Il est probable, pourtant, que la libération de la sécrétion n'est pas continue et n'intervient pas pendant les périodes de repos du polypide : en effet, sur les montages colorés, l'orifice de la glande paraît obstrué lorsque le diaphragme est fermé et, sur les préparations histologiques, la lumière centrale de la glande n'apparaît jamais vide. Au moment de la sortie du polypide et de l'ouverture du diaphragme qui permet celle de l'orifice de la glande, celle-ci subit nécessairement la répercussion des déformations de la gaine tentaculaire et de la rétraction des muscles pariéto-diaphragmatiques et, en particulier, des muscles pariéto-vaginaux auxquels elle adhère. Il est probable que ces contractions entraînent un rejet du mucus accumulé dans la lumière de la

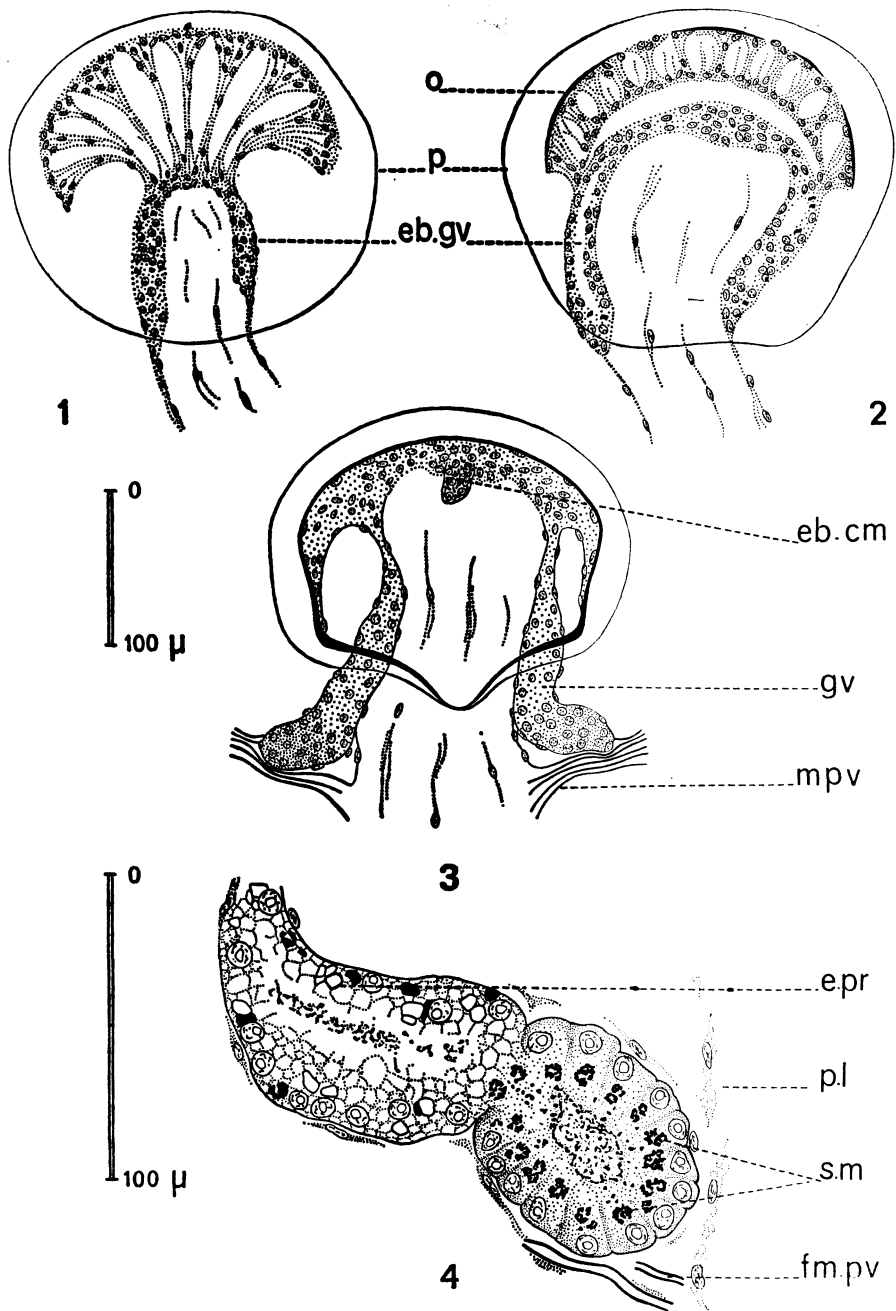


FIG. 1.

Les glandes vestibulaires chez *Schizobrachiella sanguinea* (Norman).

1, 2 et 3 : stades successifs de la morphogenèse ; 4 : caractères cytologiques des deux régions de la glande chez l'adulte d'après une coupe sagittale (chambre claire).
 o : opercule ; p : pourtour du péristome ; eb.gv : ébauches des glandes vestibulaires ; eb.cm : ébauche du corps impair médian ; gv : glandes vestibulaires ; mpv : muscles pariéto-vaginaux ; e.pr : enclaves protéiques, partie antérieure de la glande ; p.l : paroi de la loge ; s.m : sécrétion muqueuse ; fm.pv : fibres musculaires pariéto-vaginales.

glande pendant les périodes de repos. Ce mucus viendrait alors imprégner les tentacules au moment de leur extrusion et pourrait ainsi intervenir soit comme un lubrifiant, soit comme un milieu susceptible de faciliter la rétention de particules alimentaires dans l'enceinte de la couronne tentaculaire.

Morphogenèse et cycle

Le développement des glandes vestibulaires a été suivi sur des montages colorés des régions périphériques de la colonie. Elles ont pour origine deux replis latéraux de la paroi de la gaine tentaculaire embryonnaire qui se forment, non par évagination, mais à partir de deux épaisissements cellulaires situés dans le prolongement du bourrelet annulaire qui annonce le diaphragme (Fig. 1, 1 et 2). Le relief de ces deux massifs cellulaires primaires qui correspondent à une intensification locale des mitoses, s'accuse progressivement vers la cavité générale. Puis intervient une double ligne de clivage : une fente qui creuse dans la masse de l'ébauche la lumière centrale de la glande et une fissure ou un repli dans lequel pourraient s'infiltrer des éléments de la couche péritonéale, qui se développe à partir de l'extrémité proximale et la sépare de la paroi de la gaine. Avec le développement des muscles pariéto-vaginaux adjacents, le fond de la glande s'écarte progressivement de celle-ci (Fig. 1, 3).

Les glandes vestibulaires apparaissent ainsi, par leur morphogenèse comme par leur débouché, comme de simples dépendances de la partie diaphragmatique de la gaine tentaculaire. Elles sont renouvelées avec chaque polypide de régénération. On note qu'elles atteignent leur développement maximum dans les zoécies fonctionnelles jeunes de la périphérie de la colonie et tendent à régresser dans les zoécies plus âgées. Ce processus d'usure avec l'âge du polypide est plus marqué chez d'autres espèces comme *Umbonula verrucosa* (Esper) ou *Cryptosula pallaziana* (Hincks).

II. — Répartition et évolution en fonction des groupes systématiques (1).

Les glandes vestibulaires n'ont pas été signalées chez les Anascophores et, bien qu'elles fassent défaut chez quelques Ascophores, on peut les considérer comme une structure caractéristique de ce groupe.

Cependant, j'ai pu observer chez deux Anascophores certains dispositifs anatomiques, constants et spécifiques, qui correspondent à la localisation d'une activité sécrétrice dans une région circonscrite de la partie supérieure de la gaine tentaculaire (Fig. 2) :

— Chez *Membranipora membranacea* (Linné), la paroi de la gaine présente sur sa face interne, immédiatement sous le diaphragme, deux coussinets symétriques de cellules épithéliales palissadiques qui

(1) D'après la nomenclature adoptée par Prenant et Echalié sur la base des travaux de Canu et Bassler, dans « Inventaire de la Faune Marine de Roscoff ».

contiennent des grains de sécrétion révélés par l'Azan. Ces deux épaissements de l'épithélium, partout ailleurs pavimenteux, de la gaine sont visibles sur le vivant. Ils recouvrent exactement l'insertion des bandes musculaires pariéto-vaginales dorsales et leur équivalent

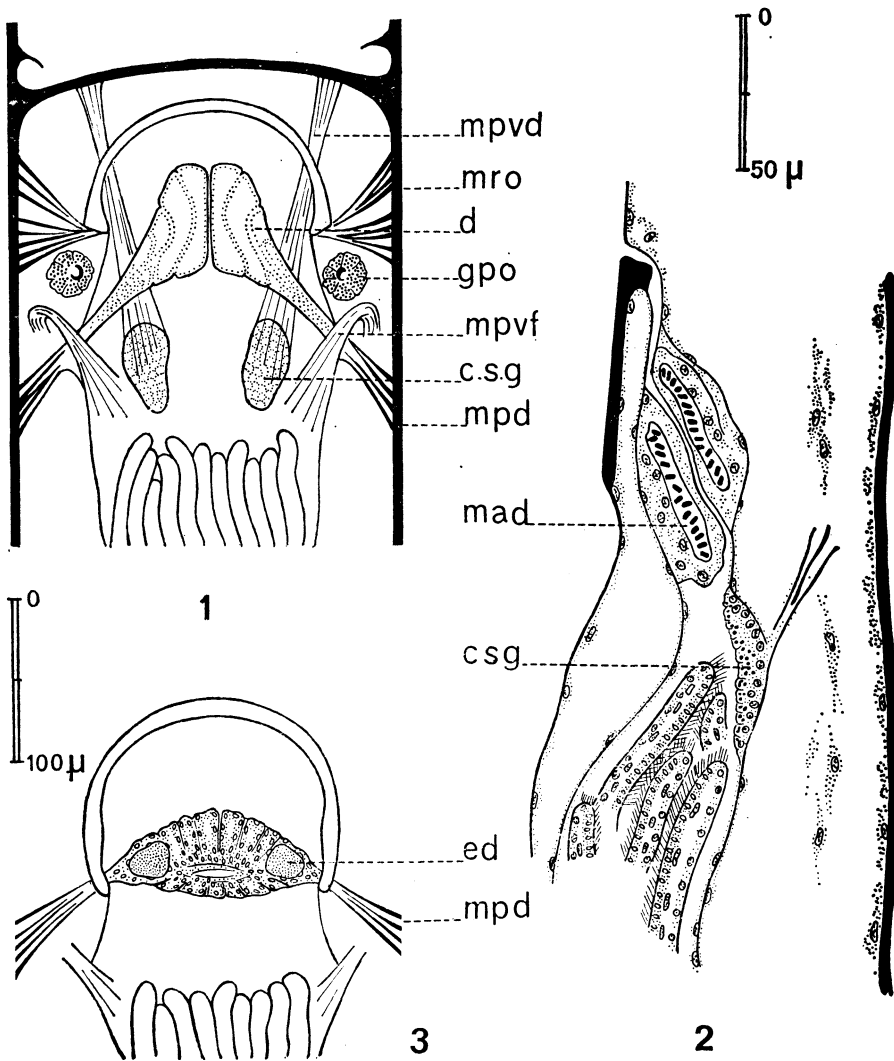


FIG. 2.

Membranipora membranacea (L.) et *Membraniporella nitida* (Johnston).

Dispositifs particuliers de la gaine tentaculaire et du diaphragme.

1 : emplacement des coussinets sécréteurs de la gaine tentaculaire chez *M. membranacea* ; 2 : id., d'après une coupe sagittale de la région distale de l'autozoécie (chambre claire) ; 3 : enclaves muqueuses permanentes du diaphragme chez *M. nitida*.

mpvd : muscles pariéto-vaginaux dorsaux ; mro : muscles rétracteurs de l'opercule ; d : diaphragme ; gpo : glandes périoperculaires (type I) ; mpvf : muscles pariéto-vaginaux frontaux ; c.s.g. : coussinets sécréteurs de la gaine ; mpd : muscles pariéto-diaphragmatiques ; mad : fibres musculaires annulaires du diaphragme ; ed : enclaves muqueuses du diaphragme.

n'existe pas au point de départ des bandes pariéto-vaginales frontales (Fig. 2, 1 et 2).

— Chez *Membraniporella nitida* (Johnston), on note la présence constante, lorsque le polypide est au repos, de deux enclaves homogènes, globuleuses et symétriques, d'environ 30 μ de diamètre, encastées dans deux replis latéraux du diaphragme. Ces enclaves, colorées *in toto* par le bleu de toluidine, donnent à pH 4 une teinte métachromatique violette (Fig. 2, 3).

Ces structures, permanentes dans une même espèce, posent la question de l'existence éventuelle, chez les Anascophores, de dispositifs primitifs qui pourraient annoncer l'apparition des glandes vestibulaires dans les familles plus évoluées.

Les glandes vestibulaires existent chez la plupart des Ascophores examinés dans le cadre de ce travail. Elles font défaut chez les Hippothoïdées, chez certaines Schizoporellidées comme *Arthropoma cecilia* (Audouin) ou *Schizopodrella unicornis* (Johnston) et, parmi les Schizoporellidées et les Smittinidées, chez quelques espèces autrefois rattachées par Hincks aux genres *Microporella* et *Mucronella* aujourd'hui dissociés. Elles manquent également chez *Adeona violacea* (Johnston).

Les formes les plus simples se rencontrent chez les Schizoporellidées où les glandes vestibulaires, lorsqu'elles existent, sont relativement petites et souvent constituées d'une poche unique à paroi uniforme (Fig. 3, 1 et 2). La subdivision anatomique et cytologique observée chez *S. sanguinea* apparaît plus fréquente chez les Smittinidées où les glandes sont dans l'ensemble plus allongées, piriformes et plus volumineuses. Cette subdivision est particulièrement accentuée chez *Smittina trispinosa* (Johnston) où les deux parties de la glande sont séparées par un étranglement (Fig. 3, 4). Citons le cas particulier de *Palmicellaria skenei* (Ellis et Solander) dont les glandes, déjà volumineuses dans les zoécies récentes du bord de la colonie, s'hypertrophient dans les zoécies plus âgées, la poche distale s'étirant en un long tube boursoufflé à paroi étirée.

La différence entre une région terminale où tend à se localiser l'activité sécrétrice et une région distale qui devient le simple réceptacle des produits de sécrétion, s'accuse chez les quatre Rétéporidées et Celléporidées examinées : chez *Schismopora pumicosa* (Linné) et chez *Omalosecosa ramulosa* (Linné), les deux régions de la glande ne sont plus séparées par une constriction ; mais la partie terminale, réduite à une petite cupule de hautes cellules sécrétrices, est cytologiquement distincte et séparée de la partie distale dilatée dont la paroi est pavimenteuse (Fig. 3, 7).

Ces premières observations sont trop partielles pour que l'on puisse affirmer qu'il existe une relation précise entre la forme de la glande et l'appartenance systématique de l'espèce. Néanmoins, certains types dominent dans certaines familles, tout au moins dans les limites de la liste restreinte ci-jointe, l'évolution allant tout d'abord dans le sens d'une plus grande fréquence de l'organe, puis d'une augmentation de volume qui entraîne l'allongement de la glande et, corrélativement, la différenciation de deux régions cytologiquement et fonctionnellement distinctes (Fig. 4).

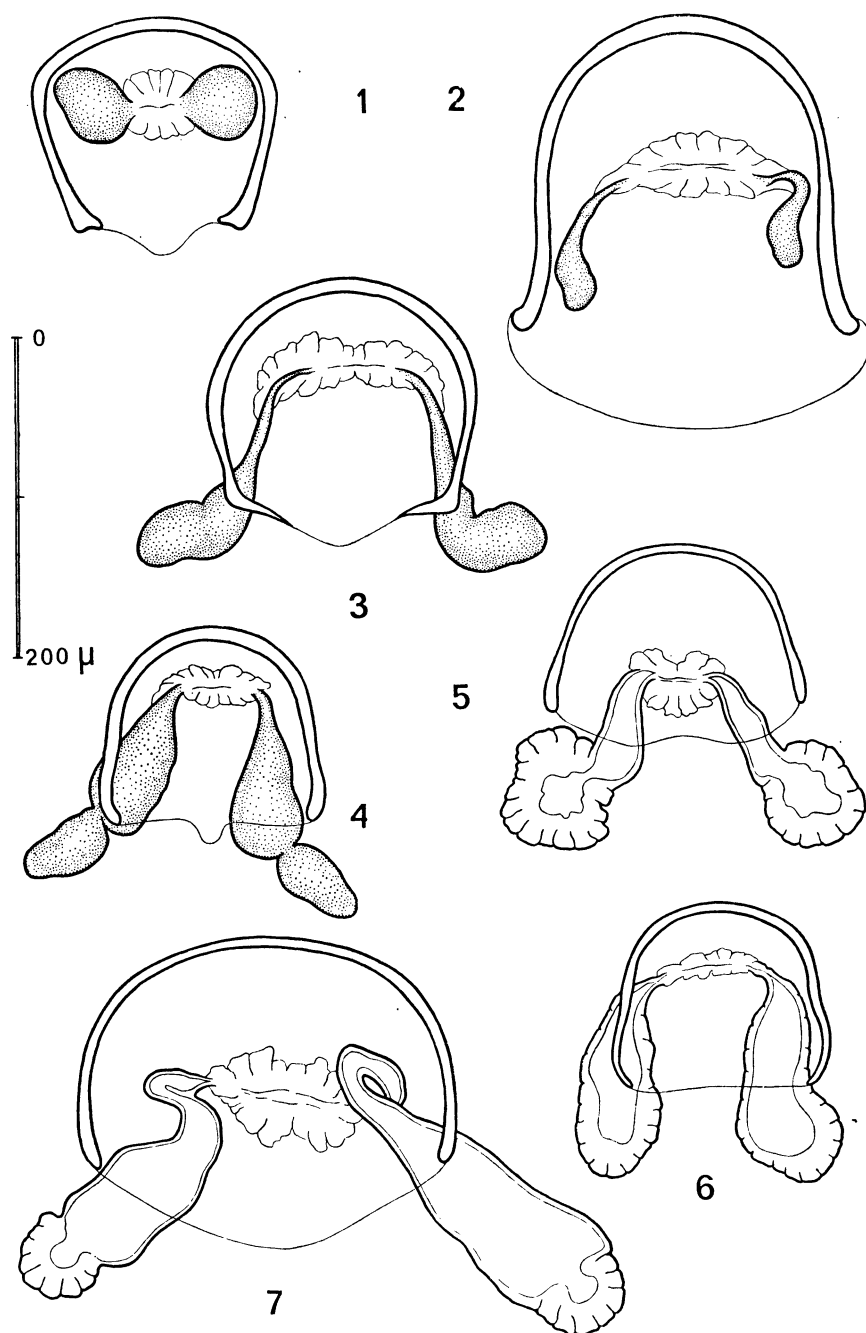


FIG. 3.

La forme et les dimensions des glandes vestibulaires chez quelques Ascophores.

De 1 à 4 : vue superficielle ; de 5 à 7 : vue en section frontale.

1 : *Schizopodrella linearis* (Hassall), var. *hastata* ; 2 : *Cryptosula pallaziana* (Hincks) ; 3 : *Smittina landsborovii* (Johnston) ; 4 : *Smittina trispinosa* (Johnston) ; 5 : *Rhynchozoon bispinosum* (Johnston) ; 6 : *Retepora couchii* (Hincks) ; 7 : *Schismopora pumicosa* (Linné).

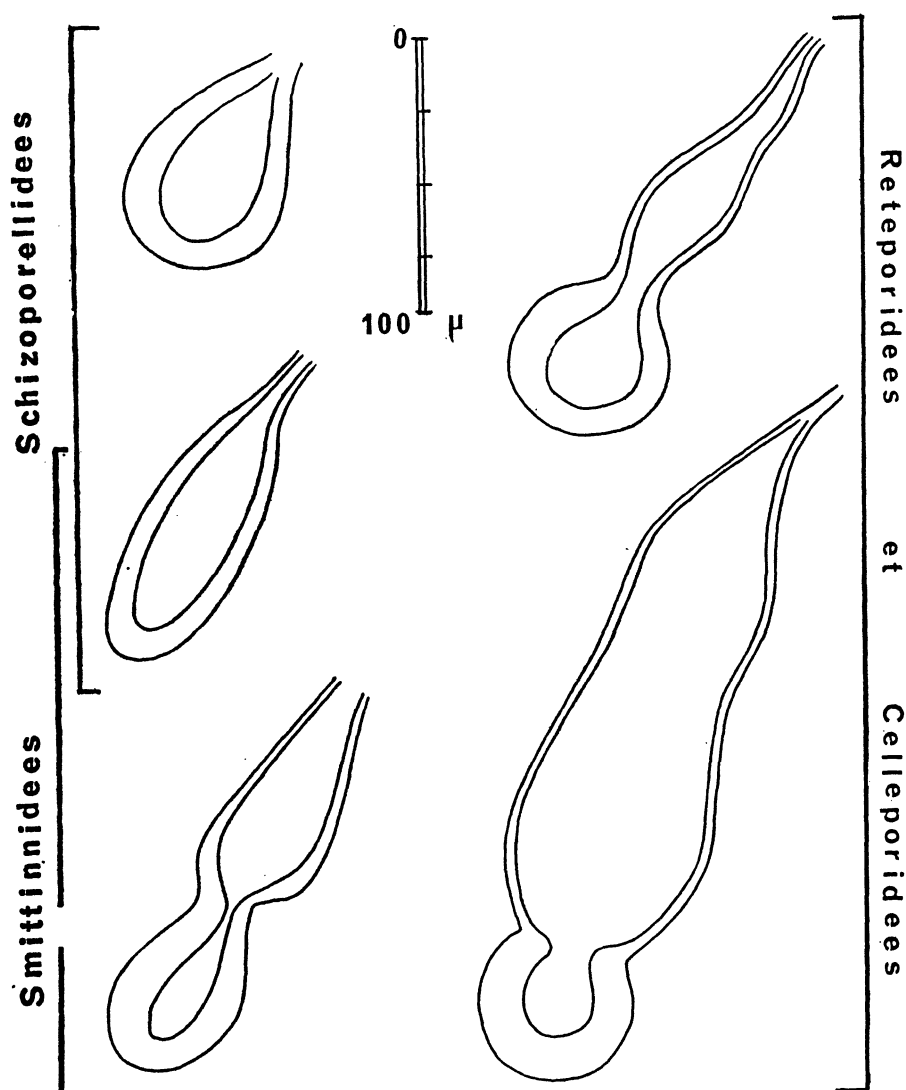


FIG. 4.

L'évolution des glandes vestibulaires à travers les principales familles du groupe des Ascophores.

LES ORGANES CYSTIDIENS SPÉCIFIQUES

I. — LA VÉSICULE UNILATÉRALE DE L'AUTOZOÉCIE CHEZ *FIGULARIA FIGULARIS* (JOHNSTON).

Chez *F. figularis*, chaque autozoécie de la colonie contient une vésicule impaire, oblongue, située dans la cavité générale, contre l'une des parois latérales de la loge (Fig. 6, 1 - Pl. I, 1). Cette vésicule unilatérale dont le diamètre transversal est de l'ordre de 60 μ pour un

diamètre longitudinal de 200 à 250 μ chez l'adulte, est suspendue à l'extrémité d'un mince pédoncule qui est en fait un canal étroit ; ce pédoncule, ou canal, part de la paroi du vestibule dans lequel il débouche près du diaphragme en un point toujours dorsal et médian, bien que la vésicule elle-même soit latérale. L'organe pend dans la cavité générale, c'est-à-dire qu'il n'est pas suspendu par des travées funiculaires et qu'il est anatomiquement indépendant de tout autre organe de la zoécie.

Observé par transparence après l'ouverture de la zoécie, l'organe se montre constitué par un sac à paroi cellulaire, entièrement rempli par une matière incolore et translucide dans laquelle se trouve en suspension un conglomerat hétérogène de grumeaux et de grains irréguliers dans leur forme et leur répartition. On remarque que ces grains sont souvent disposés à la périphérie de globules incolores qui se distinguent à peine de la nappe dans laquelle ils baignent. Sur matériel fixé, il est fréquent, mais non constant, que le contenu anhiste de la vésicule se présente à faible grossissement, sur coupes comme sur montages colorés *in toto*, sous une forme apparemment fibrillée, très caractéristique ; mais à fort grossissement, cette fibrillation, que l'on observe quelquefois sur le vivant lorsque la matière interne s'écoule par une déchirure de l'enveloppe cellulaire, ne correspond à aucune trame structurée visible et apparaît plutôt comme une forme de coagulation liée, soit à la fixation, soit à la viscosité même de la substance, soit encore à une étape dans l'évolution de sa composition chimique.

L'organe est constant quelle que soit la saison. Aucun organe de ce type n'a pu être mis en évidence chez les deux autres Cribiliniidées examinées. Jullien, en 1888, l'avait décrit comme un testicule muni d'un canal déférent ; cette interprétation était fondée sur l'aspect fibrillé du contenu qui évoque en effet les volutes formées par les faisceaux des queues de spermatozoïdes. Mais cette interprétation doit être considérée comme erronée : en effet, il est difficile d'admettre que les granulations irrégulières internes représentent les têtes des spermatozoïdes, à moins que ceux-ci ne soient parvenus à un degré avancé de dégénérescence ; on ne retrouve jamais dans l'organe embryonnaire les étapes de la spermatogenèse ; enfin, j'ai pu observer dans quelques zoécies matures la présence simultanée de l'organe et, à l'extérieur de celui-ci, dans la cavité générale de la loge, de spermatogonies et de spermatozoïdes caractéristiques, tout à fait semblables à ceux des autres Chilostomes.

Étude histochimique.

Sur les préparations histologiques, l'enveloppe superficielle que prolonge le canal étroit du pédoncule, se montre constituée par deux assises accolées de larges cellules aplaties. Les cellules de l'assise interne sont dépourvues de toute sécrétion figurée, suffisamment caractérisée et abondante pour qu'on puisse leur attribuer l'élaboration du contenu anhiste de l'organe.

Les deux éléments de ce contenu diffèrent autant par leurs caractéristiques histochimiques que par leur aspect :

1) La matière, tantôt homogène, tantôt pseudo-fibrillée, dans laquelle baignent les constituants granuleux internes, inégalement colorée par divers colorants de fond, se montre réfractaire à la plupart des colorations histochimiques qui ont été utilisées. En particulier, elle est tout à fait A.P.S. négative et ne présente aucune affinité pour les colorants des mucopolysaccharides acides : elle n'est jamais colorée par le bleu Alcyan ; elle reste incolore après séjour dans le bleu de toluidine selon Lison, quel que soit le pH ; la sulfatation, tout en introduisant après certains fixateurs une légère teinte bleutée par le bleu de toluidine ou l'Azur I, ne fait apparaître ni la teinte orthochromatique ni métachromasie rouge ou violette. Les seules réactions franchement positives qui aient été obtenues sont celles de Millon, en milieu sulfurique et en milieu trichloracétique et celle de Glenner pour la détection des radicaux indols par le p. diméthylaminobenzaldéhyde. La réaction de Barnett et Seligman pour la mise en évidence des radicaux sulphydrilés par le D.D.D. a donné des résultats inégaux que l'on ne peut considérer comme positifs.

L'application de quelques-unes des principales techniques de l'histochimie n'apporte donc aucune indication précise quant à la nature de cette partie du contenu de la vésicule. On peut simplement dire qu'il s'agit d'une substance protéique, dépourvue de radicaux glucidiques détectables par l'histochimie et qui ne saurait être considérée comme un milieu muqueux.

2) Sur matériel fixé, la masse granuleuse interne peut se présenter selon l'âge ou le degré d'évolution de l'organe, soit comme un tapis de grains à tendance basophile, soit comme un amas de globules d'environ 5 μ de diamètre, dont les affinités tinctoriales sont celles de la nappe ambiante, entourés par un cerne granuleux périphérique (Fig. 5, 3).

Les grains ou le cerne granuleux des globules prennent d'une façon très générale le colorant nucléaire : laques ferriques d'hématoxyline et rouge nucléaire solide ; ils sont colorés par la galloxyanine avant et après digestion des ribonucléines par la ribonucléase ; ils donnent au bleu de toluidine la teinte orthochromatique. Une exception : dans la réaction de Unna au vert de méthyle-pyronine, ils se révèlent pyroninophiles et la coloration par la pyronine disparaît après digestion à 37° par la ribonucléase. La réaction la plus caractéristique est celle de Feulgen-Rossenbeck où ces grains, qui sont A.P.S. négatifs et ne sont pas colorés par le Schiff sans prétraitement, acquièrent, après hydrolyse chlorhydrique, la teinte rouge vif qui est celle des noyaux.

Nous retrouverons plus loin cette même superposition d'une réaction pyroninophile et d'une réaction Feulgen positive dans le corps impair découvert par Waters chez *S. sanguinea* (Fig. 7). Notons cependant l'échec du contrôle enzymatique par la désoxyribonucléase chez *F. figularis* : dans les conditions standard appliquées avec succès au cas d'autres espèces, la coloration par le Schiff persiste après séjour dans l'enzyme ; mais il en est de même pour le réseau chromatique des noyaux environnants et il semble qu'il y ait simplement eu une inhibition de l'action de l'enzyme dont la cause n'a pu être déterminée.

La morphogenèse.

D'après les stades les plus précoces qui aient pu être observés sur les montages colorés des régions récentes de la colonie, l'organe a pour origine une simple évagination dorsale, soit de la paroi du vestibule à la limite du diaphragme, soit peut-être même d'un repli du diaphragme encore inachevé ; cette évagination, dont les tout premiers stades n'ont pas été vus avec certitude, intéresse la couche

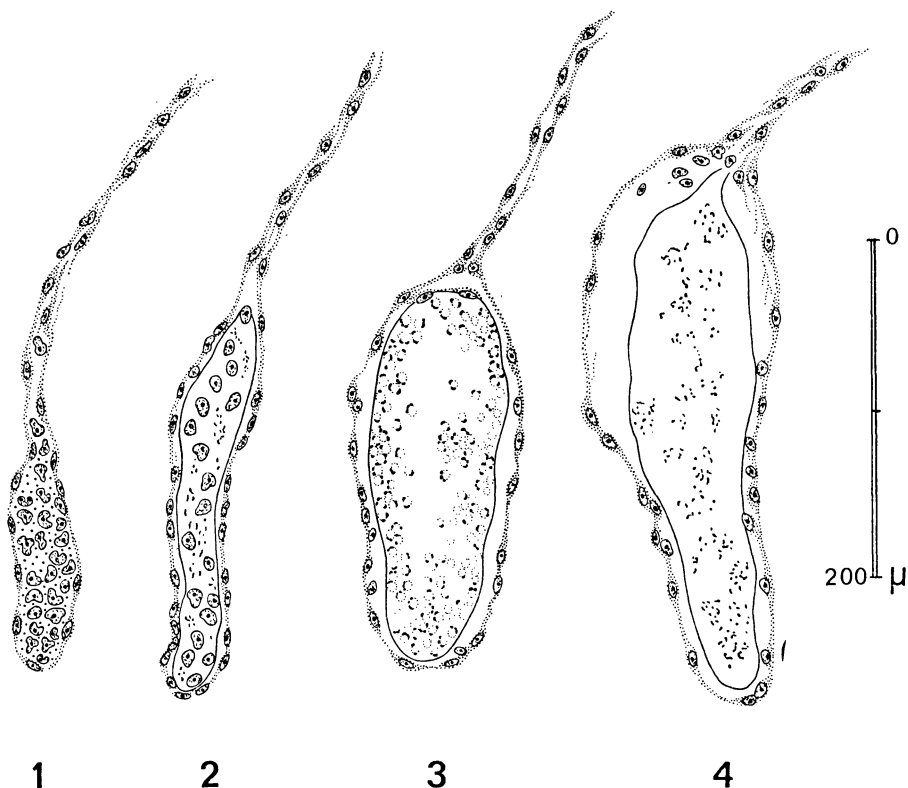


FIG. 5.

Le développement de la vésicule unilatérale de *Figularia figularis* (Johnston) et l'évolution de l'aspect des éléments granuleux internes (chambre claire - montages colorés in toto).

1 et 2 : premiers stades embryonnaires, période de différenciation du pédoncule et de la vésicule ; 3 : fin de la période embryonnaire, phase active d'élaboration de la nappe protéique interne ; 4 : stade adulte, période précédant la dégénérescence.

péritonéale et la couche épithéliale ; elle apparaît à un stade relativement tardif du développement de la zoécie, après la mise en place du système operculaire et à la fin de l'organisation du diaphragme.

L'ébauche s'allonge d'abord en doigt de gant dans la cavité générale, en déviant indifféremment vers l'une ou l'autre des parois latérales de la loge. Les deux moitiés de la formation tubulaire initiale ont ensuite une évolution différente : la moitié la plus proche du

point origine s'allonge rapidement sans augmenter sensiblement de diamètre pour former le canal ou pédoncule ; la moitié terminale, au contraire, s'épaissit pour former une massue d'abord compacte dont les cellules, qui se divisent activement, sont caractérisées par la grande dimension et l'aspect tourmenté de leurs noyaux (Fig. 5, 1). Puis la massue terminale dont les deux assises cellulaires s'étalent à la périphérie pour former l'enveloppe de la vésicule définitive, augmente de volume à mesure que s'accumulent au centre les deux composants anhistes qui la remplissent entièrement (Fig. 5, 3).

La morphogenèse de l'organe est essentiellement caractérisée par le fait que, si l'on excepte son point d'origine, la vésicule embryonnaire est, à toutes les époques de son développement, entièrement indépendante des autres ébauches étroitement imbriquées de la partie supérieure de la gaine et du système operculaire.

Le cycle.

Au cours du développement de l'organe, puis dans les formes adultes de plus en plus âgées, on note une certaine évolution dans l'aspect de son contenu hétérogène (Fig. 5, 3 et 4) : dans les stades très jeunes, alors que la vésicule n'a pas encore atteint son plein développement, la proportion relative des formations structurées par rapport au volume total de la masse interne est plus élevée que dans les stades plus avancés ; les stades jeunes sont caractérisés par l'abondance et la prédominance de globules cernés d'un anneau granuleux ; je pense, pour ma part, que l'abondance dans les stades précoces, de ces gouttelettes dont les affinités histochimiques sont celles de la nappe ambiante, correspond à une phase active de l'élaboration de la matière protéique qui remplit la vésicule et dont le volume augmente rapidement. On remarque dans les stades jeunes que cette nappe interne ne présente généralement pas l'aspect pseudo-fibrillé qui, au contraire, domine dans l'organe adulte, où d'autre part les grumeaux globulaires tendent à disparaître et à être progressivement remplacés par un tapis de grains irrégulièrement dispersés.

L'organe n'est pas pérennant et présente un cycle de dégénérescence et de remplacement qui ne recouvre pas celui du polypide auquel il survit au moment de la formation du corps brun. (Rappelons à ce propos que le corps brun chez *F. figularis* peut s'effriter et que ses débris s'accumulent alors contre les parois de la loge). Il n'est pas exclu que la vésicule persiste pendant la durée de la vie de plusieurs polypides successifs. En effet, il n'est pas rare de trouver l'organe apparemment normal dans une loge vide dont le polypide de régénération n'est pas encore formé ; le pédoncule est alors rattaché au bord proximal de l'orifice. D'autre part, on trouve souvent dans une même zoécie fonctionnelle deux vésicules impaires simultanées, l'une en voie de dégénérescence, l'autre embryonnaire ou complètement développée et toujours située du côté opposé. Parfois, trois vésicules à des stades divers de leur évolution peuvent coexister dans une loge déjà ancienne. Le processus de dégénérescence commence :

1) par l'agglomération et la destruction des granulations internes qui disparaissent des préparations histologiques ;

2) par la condensation et le durcissement de la nappe interne dont la pseudo-fibrillation disparaît, entraînant le décollement de l'enveloppe cellulaire. Puis le pédoncule se rompt et se résorbe. Il ne reste bientôt plus dans la cavité générale de la zoécie, à côté de la vésicule de remplacement, qu'une boule dure sans structure interne, enkystée dans les restes fripés de l'enveloppe cellulaire. Il n'est pas impossible que ces kystes puissent être ultérieurement rejetés à l'extérieur.

II. — LE CORPS IMPAIR DE L'AUTOZOÉCIE CHEZ *SCHIZOBRA-CHIELLA SANGUINEA* (NORMAN).

Le corps impair, découvert en 1894 par Waters dans la cavité générale de la zoécie chez *S. sanguinea* sur des échantillons récoltés en Méditerranée, a été retrouvé sur tous les exemplaires que j'ai pu récolter à Roscoff en 1952 et en 1961-1963. La description de Waters recouvre exactement mes propres observations et l'organe qui est présent dans chaque unité fonctionnelle de la colonie doit être considéré comme une structure fondamentale de la zoécie chez cette espèce.

C'est un corps allongé, de section circulaire, plein, c'est-à-dire dépourvu de cavité interne, situé dans l'axe antéro-postérieur de la loge, entre la paroi basale de celle-ci et le polypide, renflé à l'extrémité libre et dont l'extrémité amincie s'insère directement, sans l'intermédiaire d'un pédoncule, sur le bord distal du péristome (Fig. 6, 2). A son plein développement, l'organe, plus volumineux et plus allongé que les glandes vestibulaires qui l'encadrent, atteint couramment 300 μ de long pour une section moyenne d'environ 50 μ . L'organe, qui n'est pas relié aux ramifications funiculaires, est anatomiquement indépendant de tout autre organe du cystide ou du polypide. Il est semblable en cela à la vésicule unilatérale de *F. figularis* dont il se rapproche par sa structure mais dont il diffère par la forme de son contenu. L'organe est constitué par un sac dont la paroi mince comprend deux assises cellulaires : les cellules de l'assise superficielle sont chargées de pigments ; aucune sécrétion figurée n'a pu être mise en évidence dans les cellules pavimenteuses de l'assise interne. L'enveloppe cellulaire, qui s'ouvre à l'extérieur par un petit orifice au niveau de son insertion, est entièrement remplie par un amalgame compact où sont juxtaposés deux éléments distincts :

1) les enclaves globuleuses remarquées par Waters et qui sont en réalité des cellules isolées internes, chacune constituée par une énorme inclusion homogène de 10 à 20 μ de diamètre, entourée d'une pellicule de cytoplasme et flanquée d'un noyau périphérique. Ces cellules dont le diamètre, relativement régulier à l'intérieur d'un même organe, varie en fonction de l'âge de celui-ci, sont généralement situées contre la face interne de l'enveloppe cellulaire, soit qu'elles lui appartiennent et s'en détachent au cours de la fixation, soit qu'elles en dérivent et s'en séparent à un stade quelconque de leur évolution ;

2) une matière interstitielle, dépourvue de structure cellulaire apparente, qui occupe tout l'espace disponible entre les cellules à enclave et qui se présente, sur les coupes comme sur le vivant, comme un feutrage de filaments ou de chaînes de granulations enchevêtrées.

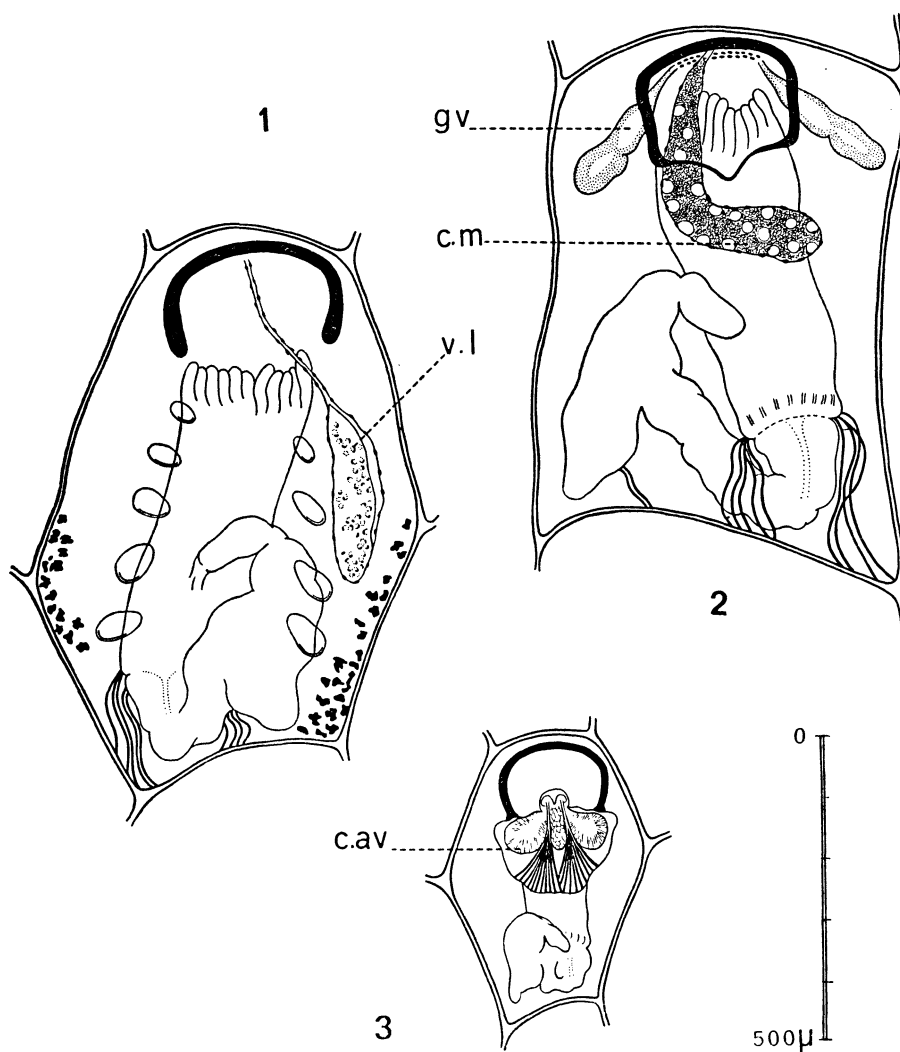


FIG. 6.

L'aspect et l'emplacement des organes cystidiens spécifiques.

1 : la vésicule unilatérale de *Figularia figularis* (Johnston) ; 2 : le corps impair médian de *Schizobrachiella sanguinea* (Norman) ; 3 : les corps aviculariens pairs de *Porella concinna* Busk.

gv : glandes vestibulaires ; cm : corps impair médian ; v.l : vésicule unilatérale ; c.av : corps aviculariens.

Morphogenèse et cycle.

L'organe a pour origine une petite excroissance cellulaire qui prend naissance à la frontière du péristome et du vestibule et s'enfonce vers la cavité générale (Fig. 1, 3). Le bouton cellulaire initial apparaît au centre du bord distal du péristome à un stade tardif du développement du polypide, peu avant le stade fonctionnel et après la formation des glandes vestibulaires. L'ébauche acquiert très précocement

cement la forme d'une poche au centre de laquelle on reconnaît déjà un premier dépôt de matière filamenteuse interstitielle. Avant d'avoir atteint le cinquième de sa taille définitive, l'organe a déjà sa forme caractéristique ; son développement, au cours duquel on ne distingue pas d'étapes morphologiques, est un simple processus de croissance à partir de son point d'origine, par augmentation du volume des matériaux qu'il contient. Relativement peu développé dans les zoécies adultes de formation récente, l'organe croît encore dans la zoécie fonctionnelle puisqu'il augmente de volume à mesure que l'on va vers des régions plus anciennes de la colonie. Les cellules à enclave internes, petites et dispersées lorsque l'organe est jeune, augmentent en nombre et en diamètre avec l'âge.

L'organe présente un cycle de renouvellement qui coïncide approximativement avec celui du polypide sans le recouvrir exactement. Sa dégénérescence intervient, soit au moment de la mort du polypide, soit peu après. En effet, un nouvel organe embryonnaire est toujours visible dans les loges habitées par un polypide de régénération de formation récente ; contrairement au cas de *F. figularis*, il n'a pas été observé la présence simultanée, dans une même loge, de deux ou plusieurs organes à des stades différents de leur évolution.

Dans les zoécies âgées, l'organe devient très volumineux ; dans les zoécies dont le polypide manifeste les premiers signes de sa dégénérescence, on remarque en général que l'organe, dont l'enveloppe cellulaire moule la forme des cellules internes, perd sa turgescence et présente des contours irréguliers. Il se détache au niveau de son insertion au moment de la rupture de la gaine tentaculaire et de la résorption du diaphragme. Il semble qu'il persiste encore quelque temps dans la cavité générale après la formation du corps brun ; mais la durée de sa survie est difficile à apprécier. Puis, la matière interstitielle se résorbe et la masse résiduelle des enclaves internes encore enfermées dans les restes de l'enveloppe cellulaire vient s'accoler au corps brun. On assiste ainsi à l'élimination périodique de matériaux accumulés dans la cavité générale de la loge, à l'intérieur d'une enceinte close, pendant toute la durée de la vie du polypide.

Étude histochimique.

1° *Les enclaves globuleuses* et homogènes des cellules internes sont caractérisées par leur réaction A.P.S. positive. La coloration rouge intense obtenue après oxydation périodique et qui n'est pas affaiblie par une digestion préalable par l'amylase salivaire, n'apparaît pas après acétylation, à condition toutefois que la durée du bain d'acétylation à 37 degrés excède une heure trente ; l'acétylation est réversible mais la saponification entraîne une dissociation partielle de l'enclave qui, par ailleurs, est insoluble dans la pyridine.

Les enclaves intracellulaires sont, d'autre part, réfractaires aux principaux colorants des mucopolysaccharides acides. Traitées soit par l'Azur I selon Kramer et Windrum, soit par le bleu de toluidine selon Lison, elles ne présentent aucune métachromasie rouge ou violette entre pH 2,5 et pH 7 ; par contre, la sulfatation fait apparaître une

métachromasie rouge ou violette en fonction des fixateurs, très franche, qui résiste à la déshydratation par les alcools. Cette dernière réaction que l'on considère comme caractérisant les mucoprotides ou les mucopolysaccharides neutres, est confirmée, d'une part par une réaction A.P.S. positive et par la durée du délai d'acétylation (Gabe-Martoja, 1958) et, d'autre part, par des réactions de Millon et de Glenner positives indiquant la présence, à côté d'un radical glucidique, d'un radical protéique.

2° *La matière filamenteuse interstitielle* est, au contraire, A.P.S. négative. Elle est caractérisée par son affinité pour les colorants nucléaires et donne trois séries de réactions apparemment contradictoires :

1) elle fixe d'une façon inégale les colorants des mucopolysaccharides acides : elle prend d'une façon diffuse le bleu Alcyan acétifié à pH 2 et donne au bleu de toluidine selon Lison une teinte métachromatique violette dont l'intensité varie en fonction du fixateur ;

2) la réaction de Unna, en milieu tamponné selon Brachet, donne des résultats d'interprétation difficile : la matière interstitielle est intensément pyroninophile, mais, après digestion à 37° par la ribonucléase, ne se décolore pas comme la trame cytoplasmique des cellules et prend le vert de méthyle comme le réseau chromatique des noyaux ;

3) la matière interstitielle prend toujours le colorant nucléaire lorsque son affinité pour celui-ci n'est pas masquée comme dans les deux cas précédents et, en particulier, la galloxyanine après digestion par la ribonucléase. Dans la réaction de Feulgen-Rossenbeck, elle est électivement colorée en rouge par le Schiff après hydrolyse chlorhydrique, comme les noyaux des tissus environnants ; la couleur rouge, répartie sous forme de fines granulations, n'apparaît jamais sur les préparations témoins qui n'ont pas été traitées par l'acide chlorhydrique ; la réaction est absolument constante, quel que soit le fixateur et même après les fixateurs osmiés. Son caractère positif est confirmé par le contrôle enzymatique : la couleur rouge disparaît comme celle des noyaux, après digestion par la désoxyribonucléase à 37°, l'enzyme étant selon Brachet dilué à 0,2 mg par cm³ dans un tampon phosphate de pH 7,5.

Nous nous trouvons donc devant un élément structuré, filamenteux qui, sous contrôle enzymatique, présente les deux réactions histochimiques qui caractérisent deux des constituants fondamentaux de la cellule, ribonucléines et chromatine. Si l'on admet, comme l'impliquent les résultats de la réaction de Feulgen, que cet élément filamenteux contient effectivement de la chromatine répartie, non sous la forme classique du réseau chromatique des noyaux, mais sous forme de granulations masquées dans la réaction de Unna par une couche de ribonucléines pyroninophiles, on doit envisager la possibilité d'une des formes d'organisation vivante qui ne rentre pas dans le cadre du schéma classique de la cellule. C'est ainsi que l'on est conduit à l'hypothèse selon laquelle on pourrait être en présence d'une population de micro-organismes. Cette hypothèse qui n'est pas incompatible avec l'existence d'une gangue comprenant une certaine

proportion de mucopolysaccharides acides rend compte de la superposition des résultats histochimiques obtenus (Fig. 7). Nous rejoignons ainsi l'hypothèse de Hastings dans la mesure où l'auteur admettait que les structures de ce type qu'elle avait observées n'étaient pas des organes du Bryozoaire mais des organismes étrangers.

Confirmation des résultats de l'étude histochimique par l'observation du vivant — Hypothèse d'un organe à bactéries symbiotes.

Pour confirmer ou infirmer cette hypothèse suggérée par l'étude histochimique, j'ai repris l'examen du vivant par la confection de frottis qui puissent être traités par des techniques de bactériologie.

Après ouverture de la zoécie et extirpation du polypide, il est facile de prélever l'organe par une simple section au niveau de son insertion. Après lavage répété à l'eau de mer filtrée, au moyen d'une micropipette, pour éliminer les microorganismes provenant de la couche détritique qui couvre la surface de la loge, l'organe est dissocié à l'aiguille dans une petite goutte d'eau de mer afin d'obtenir une dispersion maxima dans une aire limitée. Le frottis peut être examiné directement ou fixé par la chaleur et, après lavage à l'eau distillée pour éliminer les cristaux de sel, coloré par la méthode de Gramm.

Sur le vivant, l'aspect des frottis va dans le sens de l'hypothèse qui a été avancée (Fig. 7, 2 - Pl. I, 5). On obtient en effet un réseau fragmenté de filaments plus ou moins anastomosés, ramifiés et dichotomes, d'environ $1/2 \mu$ de section. Ces filaments sont renflés à intervalles plus ou moins réguliers par des nodules, en particulier à leurs extrémités libres et à l'emplacement des bifurcations. A l'examen en contraste de phase ou en microscopie interférentielle, ces nodules paraissent correspondre aux unités alignées d'une chaîne, mais aucune structure interne et, en particulier, aucune cloison n'ont pu être mises en évidence. On obtient des images identiques sur les frottis fixés et colorés où les filaments se montrent Gramm-négatifs. L'ensemble évoque les hyphes entremêlés d'un mycelium qui aurait été dissocié. Mais l'absence de noyaux typiques, de structure tubulaire et de cloisonnement, ainsi d'ailleurs que la finesse même des filaments, éliminent la possibilité de champignons marins parasites ou symbiotes. Par contre ces filaments se rapprochent par leur morphologie externe des bactéries que l'on classe dans le groupe des Mycobactéries et parmi lesquelles on connaît plusieurs cas d'association symbiotique.

La nature bactérienne du contenu ne peut être affirmée avant d'être définitivement établie par un examen bactériologique complet ou par la microscopie électronique. Mais, s'il s'agit effectivement d'une colonie bactérienne, comme on peut le présumer devant la concordance des caractéristiques morphologiques et histochimiques, on est alors en présence de l'un de ces cas d'association symbiotique. En effet, une telle colonie bactérienne, circonscrite dans une enveloppe qui dérive des tissus de l'hôte, ne se développe pas au détriment de l'un des organes normaux de la zoécie et n'entraîne aucune lésion visible. D'autre part, la spécificité de l'organe, sa présence constante dans chaque zoécie du Bryozoaire, la marge de variation relativement étroite de ses dimensions, sa forme et sa disposition immuables à tra-

vers les années et les secteurs géographiques, excluent la possibilité d'une infection tératologique donnant lieu à la formation de kystes. La forme même de telles bactéries va dans le sens d'une même interprétation dans la mesure où la structure filamenteuse est connue chez un grand nombre d'autres bactéries symbiotes.

Enfin, en l'absence d'une irrigation par un système circulatoire qui fait défaut chez les Bryozoaires, l'organe baigne dans le liquide coelomique qui remplit la cavité générale de la zoécie et qui est chargé des produits de son métabolisme ; la population bactérienne n'en est séparée que par une fine enveloppe cellulaire susceptible de permettre certains échanges et, éventuellement, de jouer le rôle d'un filtre.

III. — LES CORPS AVICULARIENS PAIRS DE *PORELLA CONCINNA* BUSK.

La cavité de l'aviculaire chez *P. concinna* contient deux corps sphériques et symétriques encadrant l'organe central que l'on considère comme l'homologue du polypide. Ces corps pairs, de 50 à 60 μ de diamètre, existent dans chaque aviculaire de la colonie (Fig. 6, 3 et Pl. I, 3) ; placés entre les faisceaux musculaires et la paroi commune de l'aviculaire et de la loge sous-jacente, ils s'insèrent près de l'orifice avicularien sur la portion de l'enveloppe cellulaire externe de l'organe glandulaire qui est l'homologue du vestibule. A la forme près, ils correspondent à la description donnée par Waters des sacs allongés pairs qu'il avait découvert chez deux autres Ascophores du genre *Lepralia*, et rappellent les structures considérées par Marcus comme les homologues des glandes vestibulaires.

Chacun de ces corps est constitué comme précédemment par une enveloppe cellulaire mince qui contient une masse anhiste et compacte. Sur les préparations histologiques on distingue deux régions inégales : une épaisse zone périphérique qui constitue la plus grande partie de la masse de l'organe et qui se présente comme un feutrage de fibres courtes, ou plutôt de bâtonnets, très régulièrement disposés de façon rayonnante perpendiculairement à l'enveloppe cellulaire superficielle ; cette disposition constante et particulièrement frappante évoque immédiatement l'image d'une colonie bactérienne ; la partie centrale de l'organe, parfois très réduite, est occupée par des granulations irrégulières enrobées dans une substance diffuse qui prend le colorant de fond.

Il n'y a pas de cellules internes à enclaver du type de celles qui existent chez *S. sanguinea* et que Palk signale également dans les corps intrazoéciaux de *F. papyrea*.

Étude histochimique.

L'étude histochimique a été limitée aux réactions susceptibles de recouper les résultats obtenus dans des deux cas précédents.

Comme le feutrage filamenteux du corps autozoécial de *S. sanguinea* et comme les grains irréguliers enfermés dans la vésicule auto-

zoéciale de *F. figularis*, les bâtonnets qui constituent la plus grande masse des corps aviculariens et les granulations réparties dans la région centrale sont basophiles et présentent une affinité marquée pour les colorants de la trame cytoplasmique et des noyaux : ils sont en particulier colorés par la galloxyanine avant et après digestion par la ribonucléase ; la zone périphérique est massivement colorée par la pyronine dans la réaction de Unna, coloration qui disparaît sur les préparations témoins soumises à une digestion préalable par la ribonucléase. Dans la réaction de Feulgen, les bâtonnets ne sont pas colorés dans leur totalité, mais après hydrolyse chlorhydrique, toute la coupe de l'organe est parsemée de grains rouge vif qui ne sont pas révélés sur les témoins non hydrolysés. La réaction est confirmée par le test de la désoxyribonucléase, la digestion par l'enzyme dans les normes techniques précitées entraînant la disparition simultanée de la colorabilité des grains internes et du réseau chromatique des noyaux environnants. Enfin, les stries rayonnantes de l'épaisse zone périphérique prennent électivement le bleu Alcyan ; à pH 4, elles donnent au bleu de toluidine une métachromasie violette franche que l'on peut sans doute interpréter comme due à la superposition d'une métachromasie rouge et d'une réponse vraisemblablement orthochromatique des matériaux que colorent la pyronine et le Feulgen. Ces deux réactions pourraient indiquer, comme chez *S. sanguinea*, l'existence d'une gangue chargée de mucopolysaccharides acides.

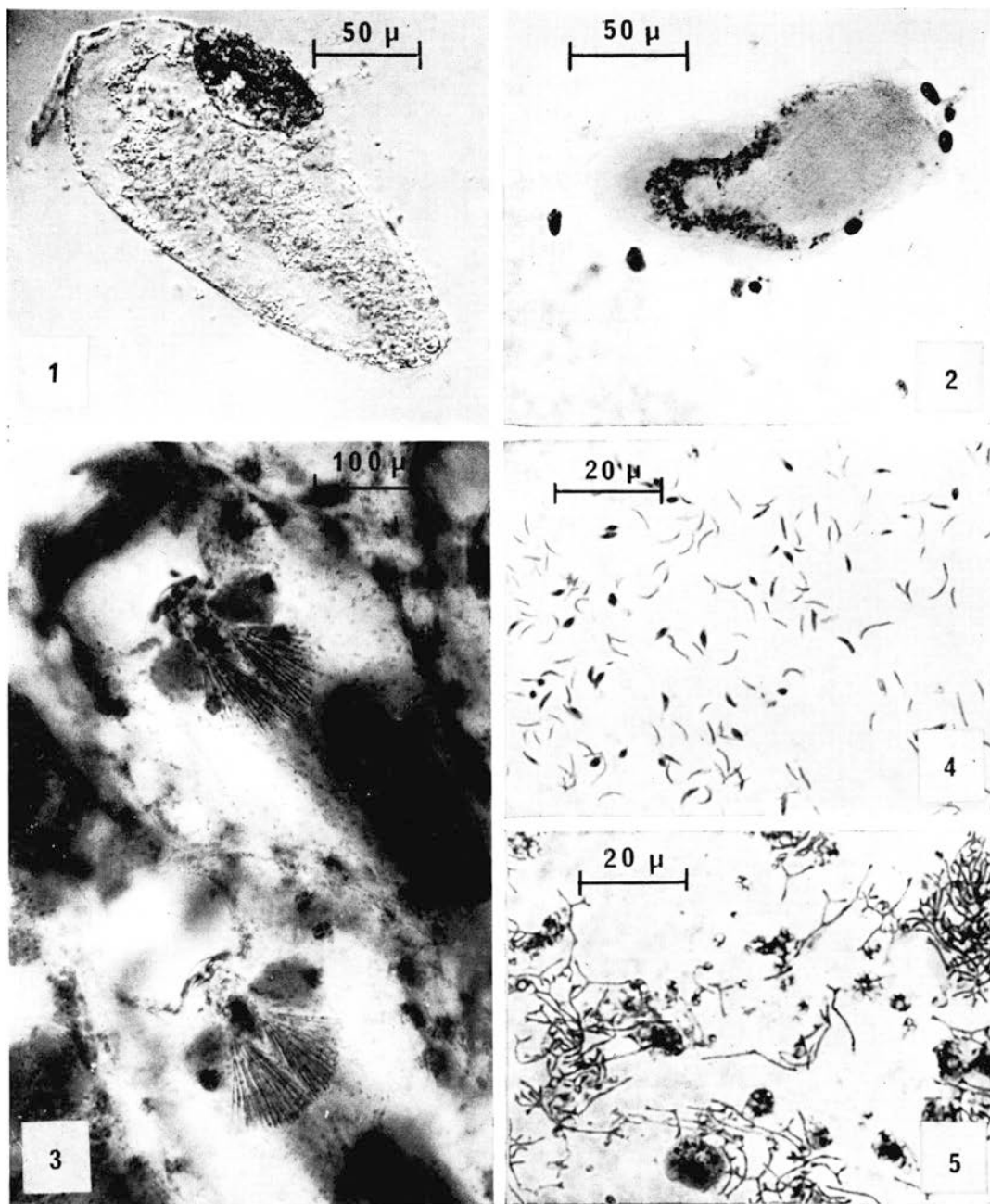
Nous retrouvons ainsi la superposition de trois caractéristiques histochimiques différentes qui conduisait chez *S. sanguinea* à envisager l'hypothèse d'une population de microorganismes symbiotes (Fig. 7).

On ne retrouve pas dans la substance diffuse qui s'accumule au centre de l'organe et s'infiltre dans les interstices de la zone périphérique, l'affinité, franche ou partielle, pour les colorants des mucopolysaccharides acides manifestée par les stries ou bâtonnets qui constituent la masse de l'organe. Dans la coloration dichrome par le bleu Alcyan et le rouge nucléaire solide, cette substance prend une teinte métachromatique ocre ; elle est d'autre part, comme les enclaves des cellules globuleuses observées chez *S. sanguinea*, caractérisée par une réaction A.P.S. positive.

Examen du vivant.

Lorsqu'on parvient à ouvrir l'aviculaire et à prélever la triade formée par l'organe avicularien central et par les deux corps sphériques latéraux sans crever l'enveloppe de ceux-ci, on reconnaît à fort grossissement dans l'organe détaché, mais vivant et intact, le feutrage interne de bâtonnets tel qu'il se présente sur les préparations histologiques.

L'enveloppe comprend deux feuillets qui se décollent aisément : une membrane externe résistante dont la surface est parcourue de nervures en chevrons semblables à celles déjà remarquées par Waters à la surface des sacs aviculariens de *L. foliacea*, et une doublure interne transparente, plus fine et plus souple. Après compression entre lame et lamelle, cette doublure transparente peut faire hernie par les déchirures de l'enveloppe superficielle et permettre



G. LUTAUD.

PLANCHE I.

1. - *Figularia figularis* : vésicule unilatérale de la cavité autozoéciale isolée par dissection (vivant, contraste de phase). 2. - *Figularia figularis* : coupe longitudinale d'une vésicule autozoéciale, réaction de Feulgen. 3. - *Porella concinna* : vue de la face frontale de la colonie montrant la disposition des corps aviculariens (coloration *in toto*, après décalcification, par l'Hémalun). 4. - *Porella concinna* : aspect des frottis obtenus par dissociation des corps aviculariens (frottis fixé par la chaleur et coloré par la méthode de Gram). 5. - *Schizobrachiella sanguinea* : éléments filamenteux ramifiés obtenus par dissociation du corps impair médian de l'autozoécie (frottis fixé par la chaleur et coloré par la méthode de Gram).

alors l'observation *in situ* des éléments du feutrage interne partiellement dissocié par la pression.

Si l'on accentue la compression jusqu'à rupture complète de la double enveloppe, on voit s'échapper d'innombrables éléments bien individualisés, animés d'un mouvement autonome et dont l'apparence est typiquement bactérienne (Pl. I, 4). Parmi ces éléments dominent des bâtonnets dont la longueur est de l'ordre de 5 μ , parfois rectilignes, le plus souvent légèrement courbés, quelquefois renflés en haltère aux deux extrémités et dont la forme était déjà perceptible sur les préparations histologiques. A l'intérieur de l'organe, les restes dissociés du feutrage initial se montrent constitués par un grand nombre de bâtonnets semblables qui s'agitent dans l'enceinte de l'enveloppe déchirée. Mais sur les dissociations du vivant comme sur les frottis fixés et colorés, on remarque que la population n'est pas homogène et comprend un pourcentage variable d'autres éléments : d'une part, des formes arrondies qui pourraient correspondre à des stades de sporulation ; d'autre part des navettes en forme d'accent circonflexe dont la dimension est approximativement celle des bâtonnets ; ces navettes présentent généralement sur le vivant dans leur région médiane une tache arrondie claire qui, sur matériel fixé, apparaît comme un grain central. Il est possible qu'elles représentent un stade de la sporulation ou de l'enkystement, mais si l'on tient compte de leurs seules caractéristiques morphologiques, il n'est pas exclu qu'elles appartiennent à un autre groupe d'êtres unicellulaires, protozoaires ou algues microscopiques.

DISCUSSION

I. — Homologie des organes spécifiques autozoéciaux de *F. figu'aris* et de *S. sanguinea* et des corps aviculariens de *P. concinna*.

Ainsi chez *P. concinna* comme chez *S. sanguinea* la dissociation des organes spécifiques sur le vivant révèle une population de formes organisées dont la morphologie externe correspond à des formes bactériennes classiques. Les principales réactions histochimiques de ces éléments sont, sous contrôle enzymatique, celles qui caractérisent deux des constituants fondamentaux de la cellule, ribonucléines pyroninophiles et chromatine. Ces résultats concordent et conduisent à une même interprétation quant à la nature du feutrage qui constitue la masse de l'organe. En raison de leur présence absolument constante et du fait qu'ils se développent sans entraîner de lésion visible chez le Bryozoaire, ces corps peuvent alors être considérés comme des organes spécialisés dans l'hébergement d'une colonie de micro-organismes symbiotes. Le fait que chez une espèce l'organe soit impair et autozoécial et que chez l'autre les organes soient pairs et aviculariens, ne saurait mettre en cause une homologie fondée sur la nature même de leur contenu, d'autant plus que les deux types occupent une situation similaire par rapport au polypide ou à l'organe avicularien central qui en est l'homologue et qu'il existe chez *F. papyrea* des

organes autozoéciaux pairs dont la structure, selon Palk, rappelle celle de l'organe impair de *S. sanguinea*.

Chez *F. figularis*, l'aspect des éléments granuleux qui ont été vus sur le vivant à l'intérieur de la vésicule isolée par dissection est moins significatif, bien que leur forme irrégulière n'exclut pas la possibilité de bactéries ponctiformes ou de bâtonnets très courts. En l'absence d'un contrôle enzymatique de la réaction de Feulgen, deux des arguments qui appuient l'hypothèse d'organes à bactéries symbiotes chez les deux autres espèces font défaut. Il existe pourtant quelques raisons d'admettre que la vésicule de *F. figularis* représente une troisième forme possible de la même catégorie d'organes.

Tout d'abord, il arrive parfois que dans les zoécies jeunes de la périphérie du zoarium, on observe sur les montages colorés d'exemplaires particulièrement sains, à la place du conglomérat granuleux qui représente l'image la plus fréquente, un lacis de bâtonnets partiellement anastomosés ou enchevêtrés qui, cette fois, ressemblent à des bactéries. D'autre part, l'échec du contrôle enzymatique peut être attribué à des conditions techniques défavorables puisqu'il affecte les noyaux des tissus représentés sur les coupes ; il n'en reste pas moins que l'on retrouve cette superposition de ribonucléines pyroninophiles et d'un matériel colorable par le Schiff dans la réaction de Feulgen qui caractérisait les deux autres cas. Il est certain que l'on obtiendrait aussi ces deux réactions si l'organe était comme le pensait Jullien un spermatophore rempli de spermatozoïdes à tête exceptionnellement petite ; mais nous avons vu que cette hypothèse ne s'accorde guère avec les données morphologiques et qu'elle est exclue par la présence de spermatozoïdes normaux dans la cavité générale de la zoécie.

Enfin, si la vésicule de *F. figularis* ne ressemble guère aux corps aviculariens de *P. concinna* et si un doute subsiste quant à la nature de son contenu, un certain nombre de données d'ordre anatomique ou morphogénétique permettent de la considérer comme voisine de l'organe logé dans l'autozoécie de *S. sanguinea* : les deux organes, s'ils diffèrent par la forme de leur contenu et par l'absence ou la présence d'un pédoncule, occupent dans la zoécie une situation analogue ; ils sont semblables par le fait qu'ils n'appartiennent pas à l'un des systèmes organiques fondamentaux de la zoécie ; tous deux sont constitués par un sac dont la paroi mince dérive par évagination de la paroi du vestibule, rempli d'un contenu anhiste où l'on reconnaît deux constituants distincts dont l'un, granuleux ou filamenteux, présente une forme caractéristique ; tous deux ont pour origine une simple expansion de la paroi du vestibule qui se développe tardivement après la mise en place des autres annexes de la région supérieure de la gaine tentaculaire et de l'opercule et indépendamment de celles-ci ; le développement de l'organe qui n'est pas achevé lorsque la zoécie devient fonctionnelle, est un simple processus de croissance par augmentation du volume des matériaux anhistes qui s'accumulent dans le repli de l'évagination initiale. Enfin les deux organes présentent une évolution orientée et irréversible qui aboutit à leur dégénérescence, suivie de leur renouvellement.

Il est donc très vraisemblable que les trois types d'organes spécifiques que l'on peut ici rapprocher deux par deux sont homologues.

D'autres organes mystérieux ont été décrits chez d'autres espèces par divers auteurs. D'après les descriptions qui en ont été publiées, cer-

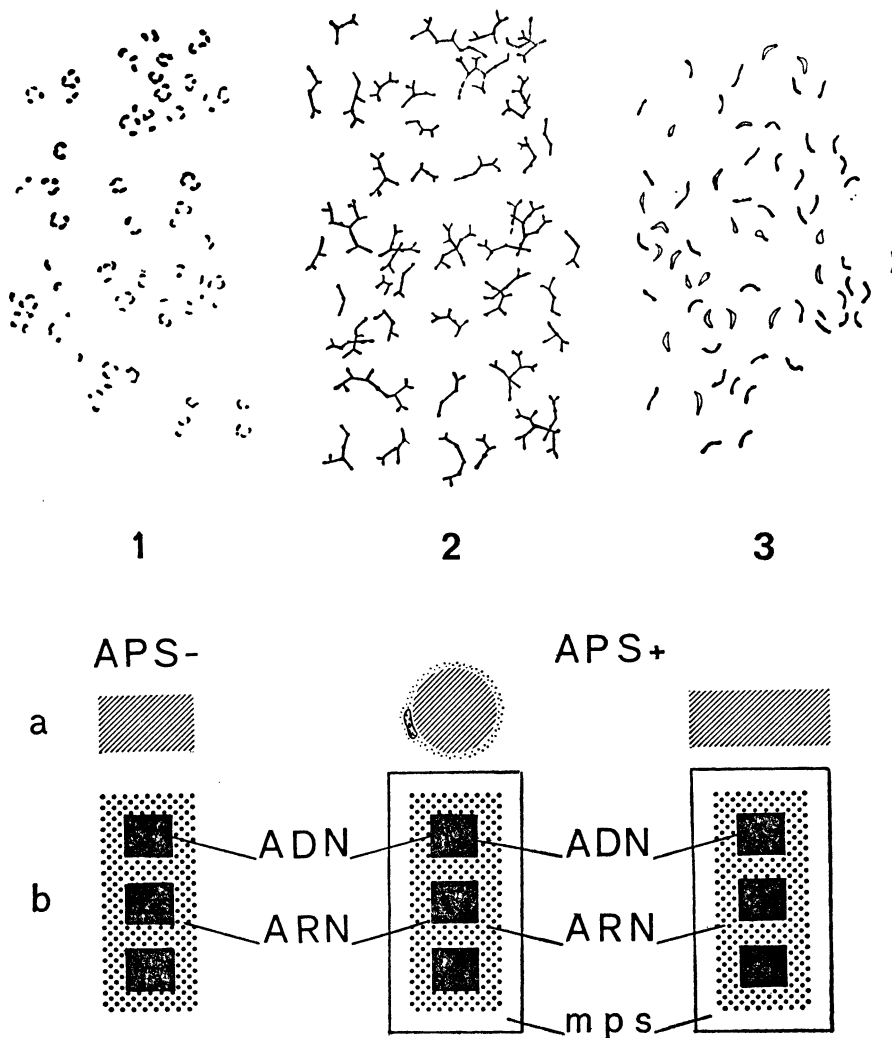


FIG. 7.

Comparaison de la forme et des caractéristiques histochimiques des unités structurées, probablement bactériennes, obtenues par dissociation des organes spécifiques. En haut : aspect des frottis. En bas, principaux caractères histochimiques ; a : composant anhiste ou contenu de cellules internes ; b : unités structurées. 1 : *Figularia figularis* (Johnston) ; 2 : *Schizobrachiella sanguinea* (Norman) ; 3 : *Porella concinna* Busk.

A.D.N. : réactions histochimiques de la chromatine (Feulgen) ; A.R.N. : réactions histochimiques des ribonucléines pyroninophiles (Unna) ; mps : réactions des mucopolysaccharides acides (bleu alcyan et métachromasie).

tains d'entre eux présentent, au moins partiellement, les caractéristiques morphologiques de l'un ou l'autre des trois cas particuliers qui ont fait l'objet de cette étude. Il est très possible qu'un examen ulté-

rieur montre que l'association entre un Bryozoaire et un micro-organisme symbiote, telle qu'elle a été envisagée ici, soit loin d'être exceptionnelle chez les Chilostomes.

II. — La signification des organes spécifiques et leur rôle dans l'activité physiologique du Bryozoaire.

On ne possède aucune indication quant au rôle de ces organes et quant à la nature ou au degré de réciprocité des échanges qui pourraient avoir lieu entre le Bryozoaire et l'éventuelle colonie bactérienne installée dans sa cavité cystidienne, mais isolée et contenue dans une enveloppe qui dérive des tissus de l'hôte. Il est difficile de déterminer d'après les résultats d'une étude morphologique si le microorganisme est simplement hébergé dans un milieu favorable et puise à l'extérieur des substances qui pourraient pénétrer par le pore de l'organe situé à proximité de l'orifice de l'autozoécie ou de l'aviculaire, ou s'il tire le substrat nécessaire à son activité du liquide cystidien dans lequel baigne l'organe. On est frappé en effet par le fait que, dans le cas de corps aviculariens, la colonie bactérienne est située en dehors des unités physiologiquement les plus actives du zoarium, dans des logettes secondairement nourries par les autozoécies adjacentes. Mais l'aspect obligatoire de l'association suppose qu'elle est utile au Bryozoaire et les arguments qui, chez *S. sanguinea*, permettent de conclure au caractère symbiotique de cette association restent valables dans les deux autres cas. Enfin, la présence chez *S. sanguinea* des cellules à enclaves internes que Palk signale également chez *F. papyrea*, implique la participation de tissus appartenant au Bryozoaire dans l'activité générale de l'organe puisque l'origine de ces cellules ne peut être expliquée que par la spécialisation de certains éléments de l'enveloppe superficielle. Ces cellules pourraient soit accumuler des substances provenant du liquide cystidien sous forme d'inclusions entourées par le feutrage bactérien, soit au contraire absorber les produits élaborés par celui-ci ; cette hypothèse est la plus vraisemblable dans la mesure où ces enclaves dont le volume augmente avec l'âge persistent après la dégénérescence de la colonie bactérienne.

On peut dire que quels que soient leur nature et leur équilibre, ces échanges doivent être étroitement spécifiques : une telle association, limitée à un nombre restreint d'espèces n'est pas nécessaire à la plupart des autres Chilostomes ; elles correspondent à des besoins ou des carences qui ne paraissent pas déterminés par la position systématique de l'espèce. La forme du contenu de l'organe c'est-à-dire, d'une part, l'espèce du microorganisme et, d'autre part, la nature des substances qui s'accumulent librement ou sous forme d'enclaves cellulaires à côté de celui-ci, varie avec l'espèce de l'hôte. Si les enclaves intracellulaires de *S. sanguinea*, qui présentent les réactions histochimiques de mucoprotides, s'apparentent à la substance diffuse des corps aviculariens de *P. concinna* par une réaction A.P.S. positive commune, il n'en est pas de même chez *F. figularis* dont l'organe élabore au cours de son développement une substance protidique caractérisée par une réaction A.P.S. négative.

Si aucun cycle régulier n'a été observé chez *P. concinna*, par contre chez *F. figularis* et *S. sanguinea* l'organe dégénère périodiquement, selon des rythmes spécifiques ; il est possible que la colonie bactérienne soit intoxiquée par les produits ou les déchets de son activité ; mais il est possible aussi qu'elle soit sensible aux variations cycliques de la composition du liquide de la cavité cystidienne qui peuvent intervenir au moment de la formation du corps brun. Dans les deux cas, l'évolution de l'organe est la suivante : la proportion de l'élément granuleux ou filamenteux, dont on admet ici qu'il est bactérien et actif, est d'abord relativement élevée par rapport au volume total de l'organe ; puis on assiste à l'augmentation en volume des matériaux élaborés par celui-ci ; cette accumulation est suivie par la dégénérescence de la population granuleuse ou filamenteuse ; après la disparition de celle-ci, le reliquat est éliminé soit avec le corps brun soit sous forme de kystes. Cette élimination périodique de matériaux accumulés pendant la phase fonctionnelle de l'organe évoque l'interprétation suggérée par Harmer (1926) et selon laquelle celui-ci représenterait un système d'excrétion complémentaire, ce qui impliquerait l'absorption et la transformation par le symbiote de toxines contenues dans le liquide cystidien. Certaines images observées chez *F. figularis* pourraient indiquer l'écoulement vers l'extérieur par le pédoncule canaliforme de la substance protéique qui remplit la vésicule. Mais le fait qu'une partie des matériaux élaborés demeure à l'intérieur de l'organe ne signifie pas qu'une certaine part des produits de synthèse ne puisse pas être reprise par le Bryozoaire.

Quoi qu'il en soit, la suggestion de Harmer n'a pas été confirmée par les premiers résultats qui ont été exposés ici et il est prématuré de préjuger de la fonction et de l'importance physiologique des organes spécifiques avant d'avoir établi la nature des produits de leur activité et avant d'avoir observé les conséquences que pourrait avoir leur destruction expérimentale.

Summary

A first discrimination between the gland-like structures that can be considered as connected with the orifice of the zoecium in Cheilostoma is established by the systematic survey of 53 species from Roscoff. The vestibular glands of the Ascas and some other specific organs included either in the autozoecium or in the avicularium chambers are studied together.

1.—The vestibular glands studied by histochemistry in *Schizobrachiella sanguinea* (Norman) produce a mucous secretion in the area where the tentacles emerge. They develop from two lateral thickenings in the upper part of the embryonic tentacular sheath. Their evolution through the group is directed towards an increase in volume and the differentiation of two cytologically and functionally distinct regions.

2.—The specific bodies of the autozoecium cavity in *Figularia figularis* (Johnston) and *S. sanguinea* are unpaired organs hanging from the margin of the orifice. They are anatomically independent of any other cystidian or polypidian organ. They develop from an evagination of the vestibule wall and undergo cyclical regeneration, but the phases of this renovation may differ from the polypid regeneration periodicity. Similar, though paired, bodies exist also in the avicularium of *Porella concinna* (Busk).

In the three species, the specific bodies are made of a thin cellular sheath filled with an internal anhistous mass ; this internal part is itself made of two different elements : the first one appears in the live isolated organ either as a granular heap (*F. figularis*) or as a matting of entangled threads (*S. sanguinea*) or short rods (*P. concinna*) ; the second one is a protidic or mucoidic substance either diffused (*F. figularis* and *P. concinna*) or included within internal cells

(*S. sanguinea*) and can be considered as the product of the functionally active organ.

The first component exhibits after enzymatic control both the histochemical characters of the ribonucleins stained by pyronin and the Feulgen positive reaction of chromatin. Such histochemical features are moreover corroborated by the appearance of spreadings achieved by dilacerating the live organ, and the specific bodies are interpreted as bacterian settlements living in symbiosis within the cystidian cavity of the Bryozoa.

Резюме.

Изучение 53 видов Bryozoa Chilostomata из Ламанша позволяет дать обзор разных типов органов, которые можно рассматривать, как связанные с отверстием цистида.

Вестибулярные железы *Ascophora* явились объектом гистохимического исследования у *Schizobrachiella sanguinea* (Norman). Они открываются у основания щупалец на уровне диафрагмы и выделяют слизистый секрет, способствующий выдвиганию венчика щупалец. Они развиваются из двух боковых утолщений эмбрионального влагалища щупалец, расположенных в продолжении зачатка диафрагмы. Их эволюция в разных семействах группы идет в направлении увеличения объема и дифференциации двух отделов различных по функции и клеточному составу.

У *Figularia figularis* (Johnston) и *S. sanguinea* общая полость зооида содержит некоторые постоянные и специфичные органы различной структуры. Речь идет о непарных компактных телах, которые развиваются поздно за счет выпячивания стенки *vestibulum*. Эти тела подвержены циклическому обновлению не совпадающему с таковым полипида. Парные органы такого же типа были найдены в авикуляриях *Porella concinna* Busk.

В трех изученных случаях орган представляет собою мешок с клеточными стенками не имеющий железистого характера. Его содержимое состоит из двух компонентов различной природы. Один из них на живом объекте представляется зернистым (*F. figularis*) фибриллярно-волоконистым (*S. sanguinea*) или же состоит из палочковидных образований (*P. concinna*). Второй компонент, являющийся вероятно продуктом активности органа, представляет собою белковое или мукопротеидного характера вещество; оно либо распределено диффузно, либо представлено в форме включений внутренних клеток, происходящих за счет выстилки органа.

Первый из этих компонентов обнаруживает гистохимические реакции на пиронинофильные рибонуклеопротеиды и одновременно дает положительную реакцию Фельгена на хроматин. Результаты гистохимического исследования, подтверждаемые изучением живых мазков из растертых органов, позволяют толковать специфичные органы, как колонии симбиотических бактерий, заключенные в оболочку, принадлежащую мшанке.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Thèse, Paris et Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n.s. 8, pp. 1-488.
- GABE, M. et MARTOJA-PIERSON, M., 1956. — Rôle du facteur temps dans l'acétylation réversible suivant McManus et Cason. *Ann. Histochem.*, 1, 3, pp. 181-190.
- HADDON, A.C., 1883. — On budding in Polyzoa. *Q. J. Micr. Sci.*, XXIII, pp. 516-555.
- HARMER, S.F., 1891. — Nature of excretory processes in marine Polyzoa. *Q. J. Micr. Sci.*, XXXIII, pp. 123-168.
- HARMER, S.F., 1902. — On the morphology of the Cheilostomata. *Q. J. Micr. Sci.*, XLVI, pp. 263-343.
- HARMER, S.F., 1926. — The Polyzoa of the Siboga Expedition. *Sibog. Exp. Monographs*, I-VII, 28 b, pp. 181-501.
- HASTINGS, A.B., 1943. — Polyzoa. *Discovery Reports*, Cambridge, 22, pp. 301-510.

- JULLIEN, J., 1888. — Du testicule chez la *Lepralia figularis* Johnston 1847 et des variétés de cet organe chez les Bryozoaires en général. *Mem. Soc. Zool. Fr.*, I, pp. 270-273.
- MARCUS, E., 1939. — Briozoários marinhos brasileiros III. *Bol. Fac. Fil. Ci. Letr.*, XIII, *Zool.* 3, pp. 111-353.
- MOORE, R.D. et SCHOENBERG, M.D., 1957. — Low temperature sulfatation and the demonstration of metachromasia. *Stain Techn.*, t. 32, 5, pp. 245-247.
- PALK, M., 1911. — On an enigmatic body in certain Bryozoa. *Zool. Anz.*, 38, pp. 209-202.
- WATERS, A.W., 1888. — Supplementary reports on the Polyzoa collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876.
- WATERS, A.W., 1894. — Observations on the gland-like bodies in the Bryozoa. *J. Lin. Soc. London, Zool.*, 24, pp. 272-278.
- WATERS, A.W., 1898. — Notes on the Bryozoa from Rapallo and other Mediterranean localities. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 26, pp. 1-21.
- WATERS, A.W., 1904. — Résultats du voyage S.Y. Belgica 1897-99. Bryozoa.
- WATERS, A.W., 1909. — Reports on the Marine Biology of the Sudanese Red Sea. XII. The Bryozoa. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 31, pp. 123-181.
- WATERS, A.W., 1912. — A structure in *Adeonella* (*Laminopora*) *contorta* (Michelin) and some other Bryozoa together with remarks on the Adeonidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, s. 8, 9, pp. 489-500.
- WATERS, A.W., 1923. — Mediterranean and other Cribilinidae together with their relationship to Cretaceous forms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, s. 9, 12, pp. 545-573.