

SUR LES CELLULES CAVITAIRES DE QUELQUES VÉSICULARINES (BRYOZOAIRES CTÉNOSTOMES)

par

Geneviève Bobin et Marcel Prenant

Laboratoire de Cytologie, Université Paris VI et Station biologique de Roscoff.

Résumé

Parmi les cellules cavitaires, deux types, sans doute primitifs, se retrouvent, non seulement chez les sept Vésicularines étudiées, mais encore, sous des formes très semblables, chez un grand nombre de Bryozoaires Gymnolèmes divers (cellules amiboides vacuolaires et cellules à granulations réfringentes). D'autres, beaucoup plus caractérisés et diversifiés sont cytologiquement et métaboliquement spécifiques. La présence de ceux-ci, en leur ensemble, oppose les Vésicularines à des groupes voisins comme les Alcyonellines. Plusieurs de ces types évolués accumulent des charges glycogéniques et l'extrême fragilité de tous donne lieu à des artéfacts dont les auteurs ont cherché à définir les aspects et la genèse.

Introduction et historique

Dans le cystide des Bryozoaires Ectoproctes, Calvet (1900) distingue le système tégumentaire (ectocyste, endocyte, musculature pariétale) et le tissu mésenchymateux (cordons funiculaires, plexus central et pariétal de cellules anastomosées, et leucocytes, le tout baigné par le « liquide sanguin » de la cavité générale). Pour cet auteur, toutes les cellules mésenchymateuses dérivent d'éléments primitivement libres et fusiformes issus, au cours du bourgeonnement, d'une prolifération de l'épiderme terminal; les uns s'organisent en réseau à mailles larges de cellules unies par de fins prolongements et occupant toute la cavité, les autres, demeurant fusiformes, s'orientent et se groupent en cordons funiculaires et, enfin, des unités se différencient en « leucocytes sphéruleux et vésiculaires », munis de prolongements discrets.

Les indications de Calvet sur ses « leucocytes » sont éparses dans son ouvrage aux pages 46, 67, 235, 283. La coordination entre son plan et les figures a posé, dès l'abord, des incertitudes d'interprétation; c'est pourquoi nous regrouperons ses données, d'autant plus que les dénominations « sphéruleux » et « vésiculaires », d'apparence interchangeables, introduisent une confusion pour le lecteur.

— Les « *leucocytes sphéruleux* » (ils et, plus souvent, c sur les planches), toujours nombreux, peu variables à travers le groupe des Ectoproctes (sauf quant au nombre et à la taille des inclusions) ont une situation préférentielle pariétale, contre l'épiderme, mais peuvent aussi gagner la cavité générale. Ils sont fusiformes ou ramassés et pourvus de prolongements (effilés ou rétractés selon la technique). Leurs sphéruleux réfringentes, verdâtres sur le vivant, se colorent vivement au vert de méthyle acéto-osmique. Résistants, ils ne subissent pas de dommages appréciables dans les réactifs histologiques après lesquels on les retrouve sous leurs deux aspects, allongé

ou sphérique. Ils sont dépourvus de « granules albuminogènes » et seraient le siège des échanges gazeux de la fonction respiratoire.

— Les « *leucocytes vésiculaires* » (iv et, plus souvent, a, a', a'', b, b' sur les planches) sont plus régulièrement globuleux; la plupart sont cavitaires, mais quelques-uns se situent aussi contre la paroi. Leurs dimensions sont variables (nombre et taille des vésicules selon les espèces); ils peuvent avoir des prolongements effilés ou être libres et se déplacer à la manière d'amibocytes. Certains sont capables de phagocytose. Ils sont plus ou moins colorés en vert clair ou jaune sur le vivant; de fines granulations, périphériques à la cellule ou intervésiculaires, vert foncé et réfringentes, sont assimilées, par référence à Cuénot à propos d'autres Invertébrés, à des « granules albuminogènes ». Des granules analogues occupent aussi le sein des vésicules et sont animés de mouvements browniens: quand le mouvement cesse, ils s'agrègent en un grumeau central. La trame protoplasmique est délicate et le noyau, peu visible, est périphérique.

Ces cellules sont extrêmement fragiles et *tous les réactifs les dénaturent*: les colorants tels que le vert de méthyle ou le carmin, tous les fixateurs employés à froid, à chaud, voire à ébullition; les vapeurs osmiques, même, les modifient. Quelle que soit la méthode tentée, ces « *leucocytes* » ne résistent pas, deviennent méconnaissables, se ratatinent et se vident. Sur coupes on ne retrouve que des trames affaissées.

Partant d'observations vitales, l'auteur a pu cependant saisir quelques structures et observer le cheminement de la désintégration sous l'action du vert de méthyle acéto-osmique par exemple (voir Calvet, p. 68 et 237). Ces « *leucocytes vésiculaires* » seraient chargés de la transformation des peptones en l'albuminoïde du liquide sanguin et du transport de l'oxygène dans les différents tissus.

Comme en font foi les traités de Hyman (1959) et de Grassé (1960, article de Brien), la thèse de Calvet demeure l'étude fondamentale, de nature histologique, où l'on trouve des informations cohérentes sur les éléments cystidiens de Bryozaires Gymnolèmes (Cténostomes et Chilostomes). A propos des Cyclostomes on peut citer Borg (1926 a).

Par ailleurs, à part quelques notations éparses dans la littérature, seules les Alcyonellines, parmi les Cténostomes, ont été examinées de plus près à cet égard : Bobin et Prenant (1957 a et b) pour *Alcyonidium gelatinosum* L., et Matricon (1960) pour *Alcyonidium polyoum* (Hassal) et *Alcyonidium mytili* Dalyell. Il ressort des diverses observations que la terminologie est incertaine, voire ambiguë, et mérite d'être reprise et discutée. Déjà, celle de Calvet, pour ses seuls « *leucocytes* », nous semble trop rigide et devra être précisée en fonction des types cellulaires et de leur variété d'une espèce à l'autre.

Position du problème

Pour notre part, à la faveur d'examens déjà anciens sur le vivant, puis de travaux histologiques à buts diversifiés, nous avons survolé, dans ses grandes lignes, la composition cystidienne de nombreux Cténostomes et de quelques Chilostomes.

Nous avons constaté une certaine identité de structure pour les cellules de paroi (épiderme), pour les cellules des « plexus » (terme de Calvet), pour le funicule, tout en relevant quelques variantes spécifiques. Ces dernières atteignent en priorité les « *leucocytes* » et surtout la catégorie dite « *vésiculaire* » par Calvet.

Notre objectif, dans ce mémoire, est de décrire les éléments proprement cavitaires, abstraction faite de l'épiderme et du funicule, chez quelques Vésicularines (Cténostomes) appartenant aux genres *Bowerbankia*, *Vesicularia* et *Amathia*. Les éléments les plus constants et distincts les uns des autres, seront mentionnés rapidement sous les

noms qui nous paraissent préférables de *cellules amiboides vacuolaires* (= plexus de Calvet) et de cellules à granulations réfringentes (= leucocytes sphérulaires de Calvet).

Les autres cellules, multiformes et vulnérables, seront identifiées au cours de l'exposé et donneront lieu à des commentaires plus étoffés. Elles comprennent en gros « les leucocytes vésiculaires » de Calvet, plus diversifiés que prévu et, parfois, des éléments très originaux caractéristiques d'une espèce donnée.

L'examen des types cellulaires sera fait espèce par espèce.

Matériel et techniques

Les Vésicularines étudiées proviennent de Roscoff et de sa région :

- Aber Benoît : *Bowerbankia gracillima* (Hincks), *B. pustulosa* (Ellis et Solander), *B. citrina* (Hincks), *Vesicularia spinosa* (Linné) ;
- Estuaire de la Penzé : *Bowerbankia imbricata* (Adams) et *B. gracilis* Leidy ;
- Abords de la Station biologique : *Amathia lendigera* (Linné).

On a procédé à l'observation microscopique du vivant, soit directement, soit à la faveur de colorations vitales (rouge neutre, bleu de méthylène, bleu de crésyl brillant et, à l'occasion, bleu de Nil et vert Janus).

Par ailleurs, sur fragments de colonies, montés *in toto*, l'iode (Lugol, gomme iodée ou vapeurs) a permis de déceler le glycogène avec, bien entendu, usage de la contre-épreuve salivaire. Les vapeurs osmiques conservent assez fidèlement l'aspect de la majorité des cellules et impose, par surcroît, une osmophilie particulière à certains éléments ainsi triés. Dans quelques cas, noir Soudan B ou bleu B.Z.L. ont coloré des granules lipidiques.

Quant aux techniques habituelles de l'histologie, elles sont très peu favorables à l'étude d'ensemble que nous nous proposons ; en effet, elles détruisent ou déforment profondément, au point de les rendre méconnaissables, bien des cellules spécialement vacuolisées et fragiles. Nous nous y réfèrerons cependant de temps à autre, en cherchant à interpréter, par comparaison avec le frais, les artéfacts provoqués.

1° BOWERBANKIA GRACILLIMA (Fig. I et II)

Nous avons déjà signalé cette espèce à port diffus et rampant (1954, 1956). Une colonie florissante apparaît, à l'œil nu, comme une très petite masse glaireuse transparente ; ses brins enchevêtrés, assez facilement détachables du support, émettent un assez grand nombre de pousses libres. L'incohérence de l'architecture zoariale oblige à un tri soigné des fragments sous la loupe ; en effet, rameaux prospères et sénescents se côtoient et s'entrelacent et même les ramifications d'un seul axe peuvent offrir, de segment à segment, des

états plus anarchiques ou plus contrastés que chez les *Bowerbankia* à texture mieux organisée.

La garniture autozoéciale des cénozoécies stoloniales, groupée ou non, est mal sérieée et fonctionnellement très polymorphe. Il n'est pas rare, par exemple, que de jeunes bourgeons s'intercalent entre des lots de loges dégénérées. Celles-ci présentent d'ailleurs des singularités propres à *B. gracillima*, en regard d'autres représentants du même genre. Si la dégradation du polypide et la formation du corps brun s'opèrent selon un processus assez banal, il faut retenir les traits originaux suivants :

- le cystide autozoécial se raccourcit, devient presque sphérique, sa longueur pouvant diminuer de moitié. Corrélativement, sa paroi se plisse transversalement en s'ornant d'une forte annulation ;
- si les moins raccourcies sont des loges mâles ou banalement asexuées, les plus trapues correspondent souvent à des individus femelles dont le cystide est transformé en chambre incubatrice. Dans ce cas, il reste du polypide dégradé un corps brun, des œufs pondus dans la cavité et, très souvent, un embryon en développement (jusqu'à la larve ciliée), au sein de l'ancienne gaine tentaculaire dont la paroi épaisse semble rigide ;
- quelle que soit l'origine des loges dégradées, elles subissent finalement une désintégration totale de leur contenu. La plupart tombent alors en laissant sur les stolons des cicatrices rappelant ce qui se passe chez *Vesicularia spinosa*. Malgré des observations répétées, nous n'avons jamais trouvé jusqu'ici, dans les loges en déპrisissement de tous stades, la trace, si commune ailleurs, d'une néoformation polypidienne ;
- de tels faits ne sont pas sans incidence sur la physiologie coloniale et, nous le verrons, sur l'état variable du contenu local de tel ou tel segment stolonial.

Il semble que *B. gracillima*, pour sa prospérité, table, moins que ses homologues, sur la reconstitution polypidienne périodique, mais plutôt sur une croissance continue assurant un renouvellement constant par adjonction d'unités jeunes. Pour certains segments, les jeunes bourgeons intercalés entre les loges mortes sont peut-être un signe de renouveau.

En tous cas, beaucoup de cénozoécies, vieillies et sans autozoécies fonctionnelles, restent en continuité avec d'autres mieux pourvues et, même si elles ne conservent qu'une vie latente, elles peuvent servir à des accumulations ou transferts de substances.

Nous décrirons ici cinq types cellulaires, les deux premiers appartenant aux catégories les plus constantes chez les Bryozoaires ; parmi les trois autres, « les cellules étoilées à glycogène » retiendront particulièrement notre attention.

A) Cellules amiboides vacuolaires (Fig. I, 1 et 2).

Ces cellules constituent, chez la plupart des Bryozoaires, la trame lâchement réticulée correspondant aux plexus pariétal et central de

Calvet, issus, comme les autres éléments cavitaires, d'une évolution de cellules primitives indifférentes, mésenchymateuses, nées de l'épiderme. Elles peuvent se diversifier ou se spécialiser localement chez

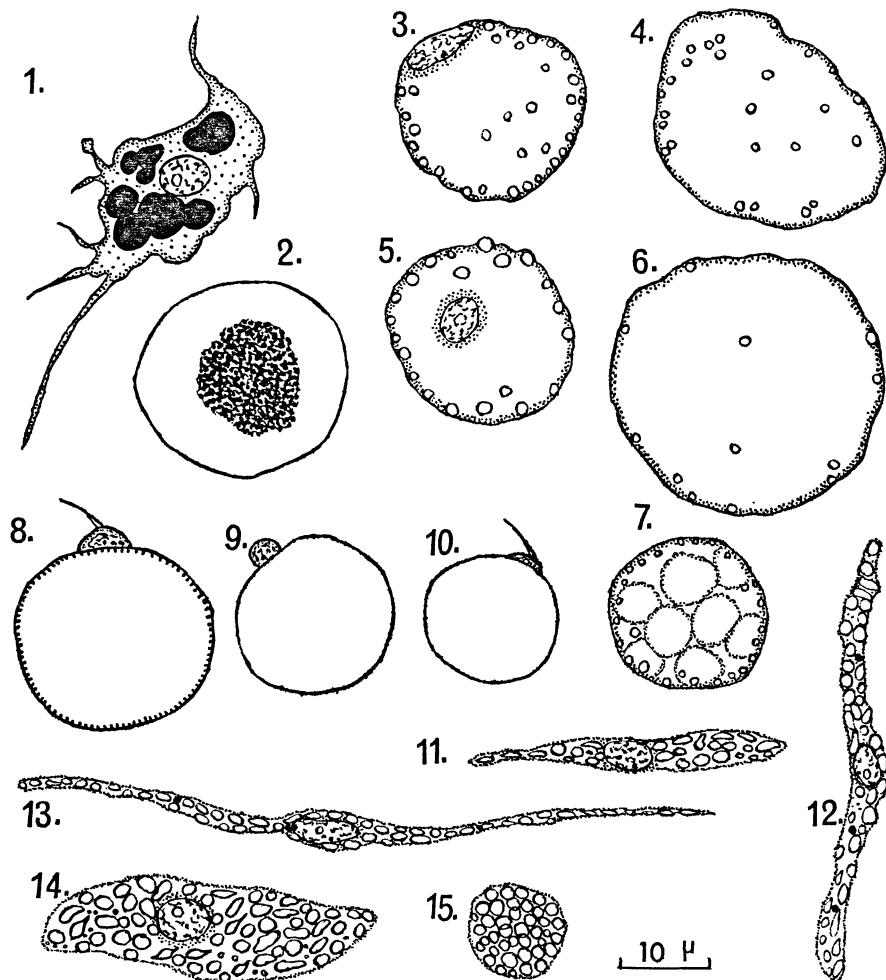


FIG. I
Bowerbankia gracillima. Diverses cellules cavitaires.

1,2 : cellules amiboïdes vacuolaires, normale en 1 avec ses vacuoles colorées vitalement, au terme de son déclin en 2 avec masse de pigment brun, dans une autozoécie dégénérée.

3 à 7 : cellules à inclusions périphériques, normales (3, 4, 5), turgescente dans une autozoécie en dégénérescence (6), exceptionnellement garnie de sphérules (7). 8 à 10 : cellules en ampoules dont l'une (8) présente un piqueté périphérique brillant.

11 à 15 : cellules à granulations réfringentes d'un jeune stolon (11, 12), d'une autozoécie fonctionnelle (13), d'un stolon âgé (14, 15).

certaines espèces et nous les avons désignées (1957 a et b), chez *Alcyonidium gelatinosum*, sous les noms de « cellules amiboïdes », « cellules muqueuses du voile » et, sans doute aussi, de « cellules piriformes » et « cellules à sarcolytes ». Chez *A. polyoum* et *A. mytili*,

Matricon (1960) a parlé, de même, de cellules « amiboïdes », « muqueuses » et « à sarcolytes ». Ces éléments ont, pour la plupart, un rôle dans la formation du liquide filant de la cavité, ainsi qu'un pouvoir phagocytaire ou d'accumulation de déchets. Quand leurs anastomoses existent, elles se rompent facilement et, vues sur le vivant, les cellules sont, grâce à leurs pseudopodes, capables de déformations et de quelques déplacements.

— Chez *B. gracillima*, les cellules amiboïdes banales (Fig. I, 1) ne sont pas rares et sont assez fournies en pseudopodes, ainsi qu'en vacuoles de toutes tailles, colorables, au bleu de crésyl, en bleu-gris pâle ou en lie de vin. Dès les régions jeunes, elles peuvent avoir déjà quelques granules de pigment brun, dont la masse s'accroît dans les zones plus âgées et se concentre alors dans une vacuole privilégiée. A la dégénérescence polypidienne, qui annonce celle des cystides autozoéciaux, les cellules amiboïdes se chargent d'amas considérables de pigment, rétractent leurs pseudopodes, perdent leurs vacuoles et prennent une forme de bulle sphérique autour de l'amas pigmentaire central (Fig. I, 2). Elles restent finalement les seuls éléments figurés de la cavité, les autres cellules ayant préalablement disparu et le corps brun lui-même régressant plus ou moins complètement. L'enveloppe cystidienne n'a plus alors qu'à se détacher. Un processus similaire atteint les vieilles cénozoécies stoloniales qui, tout en restant en place, sont bourrées de sphères brunes analogues.

B) Cellules à granulations réfringentes (Fig. I, 11 à 15).

Nous nommons ainsi, pour éviter les confusions de termes, les « leucocytes sphérolaires » de Calvet, de localisation surtout sous-épidermique. Ce sont ici des éléments d'assez faible taille ; leur forme est le plus souvent étirée, parfois ramassée, et le noyau central est très visible. Les cellules sont bourrées de granulations de calibre uniforme ou non, sphériques, allongées, ou même d'allure cristalline. Elles sont réfractaires aux colorants vitaux, sauf pour de rares et minimes inclusions interposées entre les granulations. Nous avons dessiné (1954, fig. 3, E' à gauche) une telle cellule, en la nommant par erreur « cellule à granulations fusiformes ».

Peu nombreuses dans les autozoécies fonctionnelles et les stolons jeunes (Fig. I, 11 à 13), elles sont plus abondantes et de plus grande taille dans les stolons plus âgés (Fig. I, 14 et 15). On n'est pas actuellement en mesure de leur attribuer une fonction précise.

C) Cellules à inclusions périphériques (Fig. I, 3 à 7).

Nous avons (1954) désigné sous ce nom et dans les termes suivants, des éléments rencontrés chez la seule *B. gracillima* : « Le bleu de crésyl teint une grande vacuole dans des cellules sphériques libres qui présentent en outre à leur périphérie de nombreuses inclusions petites et incolores ». Nous pouvons préciser ici les points suivants.

Dans ces cellules, qui sont fréquentes et irrégulièrement distribuées, la grande vacuole est teinte par le rouge neutre en rose très

pâle et par le bleu de crésyl en lilas clair (Fig. I, 3 à 5) ; elle est exceptionnellement remplacée par plusieurs vacuoles de même colorabilité (Fig. I, 7). Contre le bord cellulaire, les petites granulations réfringentes, incolorables vitalement, sont réparties au hasard. La trame cytoplasmique est infime et le noyau y est largement étalé entre les limites cellulaires et vacuolaires, ce qui le rend visible seulement dans certaines positions favorables. Les dimensions et le nombre de ces cellules sont variables. Dans les stolons particulièrement, elles sont de volumes divers, les plus petites abondant surtout aux extrémités jeunes, où nous les avons vues se détacher des amas mésenchymateux de croissance.

Spécialement grandes dans les autozoécies fonctionnelles, où leur nombre est faible, elles deviennent très turgescentes lors de la dégradation zoéciale, perdent alors en partie leur colorabilité et leurs inclusions périphériques et semblent vouées à l'éclatement (Fig. I, 6). Elles sont totalement absentes des cystides très dégénérés et rares dans les segments stoloniaux âgés. En aucun cas, les cellules de ce type ne réagissent au Lugol.

D) Cellules en ampoules (Fig. I, 8 à 10).

Des globules de diamètre analogue à celui des éléments précédents, et tout aussi variable, se rencontrent çà et là dans le stolon et les autozoécies. Leur substance d'aspect homogène, assez fortement réfringente, résiste aux colorants vitaux ; on distingue parfois un piqueté périphérique régulier et brillant (Fig. I, 8). Le noyau fait protubérance sur un bord et, par un filament inséré à ce pôle, la cellule est attachée à la paroi : dans les autozoécies, elle peut ainsi se balancer au gré des mouvements polypidiens.

Il en existe de petites dès les jeunes bourgeons zoéciaux, mais leur nombre varie de 1 à 5 dans les autozoécies fonctionnelles. Dans les cystides altérés, leur disparition coïncide avec celle des cellules à inclusions périphériques. Dans les stolons, leur distribution est irrégulière ; parfois rares, elles peuvent être groupées par 6 ou 8 en certains points, près d'une cloison par exemple. Elles ne réagissent ni au Lugol, ni aux vapeurs osmiques.

E) Cellules étoilées à glycogène (Fig. II).

Il existe ici une catégorie de cellules spécialement remarquables et nombreuses que nous appellerons dorénavant « cellules étoilées à glycogène », en raison de leur forme ramifiée et de la vigoureuse réaction de leurs enclaves à l'iode ; la coloration est négative après intervention de la salive. En 1954, en les décelant sur le frais, nous les avions nommées à tort « cellules à granulations fusiformes » (Fig. 3, E' à droite).

Sous leur forme typique et sur le vivant (Fig. II, 4 à 9), ce sont de grandes cellules étoilées, ramifiées ou étirées en longueur. Leur noyau, souvent visible, est relativement très petit (Fig. II, 4, 6, 9). Elles semblent reliées entre elles par leurs prolongements en une sorte de réseau analogue à celui des cellules amiboides vacuolaires,

mais sont plus centrales que pariétales. Les autres éléments occupent les mailles de ces divers réseaux. Cette texture et la viscosité rendent difficile, en cas de lésion, la sortie du contenu cystidien.

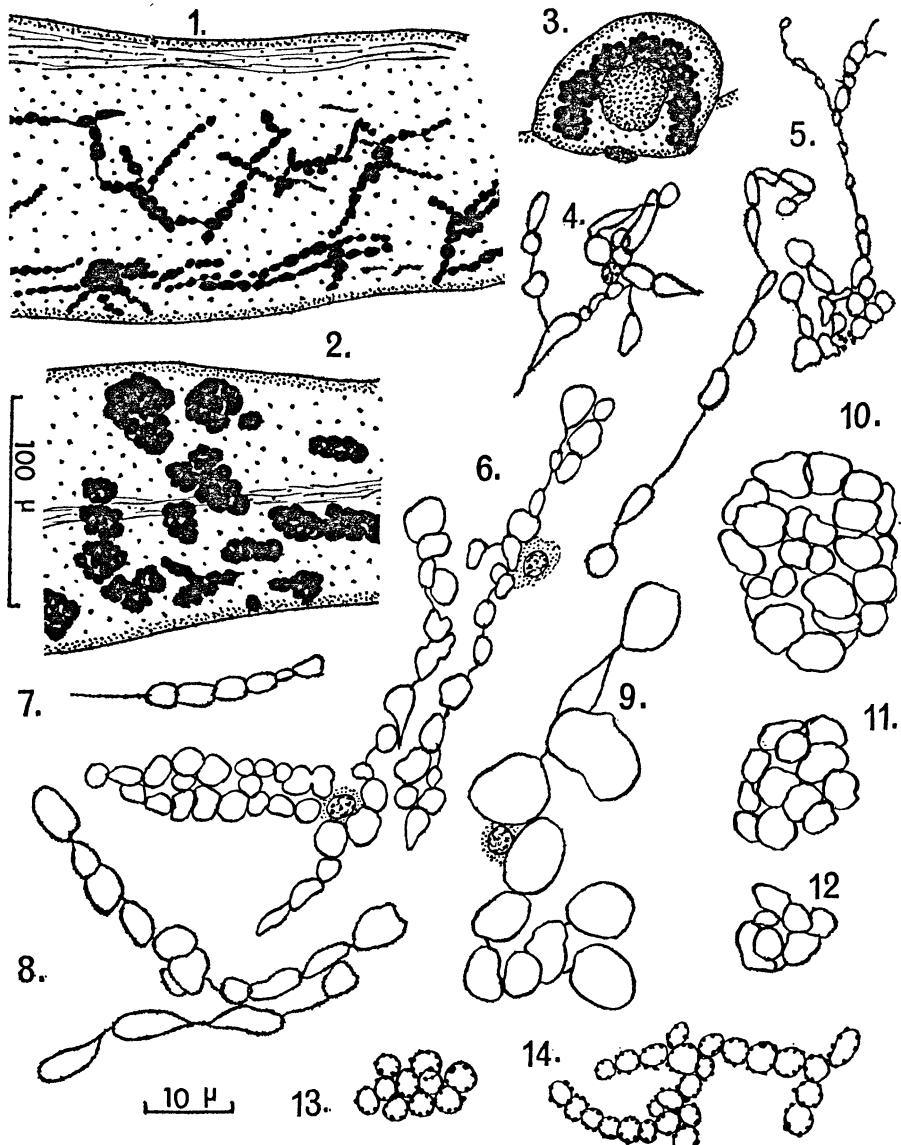


FIG. II
Bowerbankia gracillima. Cellules étoilées à glycogène.

1 à 3 : cellules en place (en noir) après réaction au Lugol; forme étoilée banale dans un stolon jeune (1); forme ramassée ou morcelée dans un stolon altéré (2); forme jeune dans un bourgeon contenant une ébauche polypidiennne vésiculaire (3).
 4 à 12 : cellules de diverses tailles et contours dessinées sur le frais sans coloration (ramarquer les noyaux en 4, 6 et 9); formes étoilées normales d'un jeune stolon (4, 5) et d'un stolon plus âgé (6, 7, 8); forme hypertrophiée d'un stolon très âgé (9); formes ramassées ou morcelées, sur le déclin (10, 11, 12).
 13 et 14 : vapeurs osmiques; les vacuoles déformées par rapport au vivant sont cernées de ponctuations osmophiles.
 (L'échelle de 100 μ concerne les images 1 à 3, celle de 10 μ toutes les autres).

Ces cellules, à trame cytoplasmique minime, comportent essentiellement des enclaves modifiables, assez grandes, faiblement réfringentes et multiformes (sphériques, en poire, en navette, etc.) qui sont les supports du glycogène ; ces enclaves sont disposées en files simples ou doubles, dans lesquelles elles sont juxtaposées ou unies par des filaments de même colorabilité. La plasticité des cellules et de leur contenu est prouvée, dans les zoécies vivantes, par les déformations que leur imposent les mouvements des polypides ou même des spermatozoïdes. Dans ces circonstances, la cellule, écartée de sa position, y revient ; elle a visiblement des attaches sur le réseau ou la paroi. Avec une autre structure, ces éléments rappellent les cellules en guirlandes (« syncytiales ») de *Bowerbankia gracilis* (voir p. 492).

Les colorants vitaux usuels teignent inégalement et légèrement les enclaves, en rose pâle (rouge neutre) ou bleu pâle (bleu de méthylène ou bleu de crésyl). L'action prolongée du rouge neutre aboutit à une certaine altération des enclaves. La fixation *in toto* par les vapeurs osmiques (Fig. II, 13 et 14) respecte à peu près la forme cellulaire, mais les enclaves se gonflent ou deviennent sphériques ; elles ne se colorent pas, mais sont cernées de ponctuations noires.

Les conditions d'application de l'iode et leurs résultats méritent d'être plus détaillés. Le mode d'action le moins brutal et le plus instructif consiste à avoir sous le microscope un fragment vivant monté dans l'eau de mer et à faire diffuser progressivement sous la lamelle une goutte de solution très étendue de Lugol dans l'eau de mer. La coloration des enclaves, immédiate et intense, donne une vision globale de la topographie des éléments (Fig. II, 1). Les contours des cellules sont conservés en gros, avec quelques rétractions.

Si l'on suit le phénomène, on observe d'abord un resserrement progressif de la cellule, qui reste pourtant étoilée avec toutes ses ramifications, mais s'isole dans le réseau. Il y a déformation sensible des vacuoles qui tendent à se raccourcir, s'arrondir et s'uniformiser. Dans les vacuoles se précipitent peu à peu des grains colorés qui finissent par leur conférer une teinte homogène. Il n'y a pas dislocation de la membrane limitante de l'enclave, comme c'est le cas dans les cellules « sphérulées à glycogène » de *B. imbricata* également bournées de ce corps (voir p. 496).

La gomme iodée, employée directement, donne une réaction de même ordre, mais la coloration n'est pas stable. Les enclaves sont plus gonflées et plus agglomérées que par le Lugol.

Sur une pièce traitée au Gendre et montée dans la gomme iodée, il reste du glycogène révélé par l'iode, mais la morphologie de nos cellules est très modifiée par le fixateur sauf en quelques points : il y a des groupements, des fusions et parfois des pulvérisations des enclaves, de même que beaucoup d'aspects artificiels en amas de sphéruleuses. En conclusion, la fixation au Gendre n'est pas absolument sans intérêt mais, altérant par trop les formes et le contenu cellulaires, elle interdit une approche histologique de qualité. De son côté, si la contre-épreuve salivaire garde sa valeur de test, elle est néfaste pour les cellules qui se ratatinent et se dégradent.

Sur le déclin, ou au contraire dans leur jeunesse, les cellules étoilées à glycogène donnent lieu à des aspects particuliers, dont

certains ont été pris par nous, lors d'observations anciennes, pour un type autonome de cellules à sphérules.

a) *Cellules sur le déclin* (Fig. II, 2, 10, 11, 12). Dans des autozoécies plus ou moins dégénérées et surtout dans certaines cénozoécies stoloniales, les cellules à glycogène, normalement étoilées, sont rares ou même absentes et l'on trouve, en leurs lieu et place, des éléments mûriformes, de dimensions diverses et contenant des vacuoles sphériques de différents calibres, tassées les unes contre les autres. Ces vacuoles donnent la même réaction du glycogène et prennent les mêmes colorations vitales, accrues par l'agrégation des enclaves. Ces éléments appartiennent à la même lignée que les cellules typiques étoilées et l'on trouve des termes de transition manifestes. Il ne s'agit pas de dommages causés par la coloration vitale elle-même, car on rencontre les mêmes images sur les pièces fraîches examinées sans coloration. Ces cellules anormales garnissent certains secteurs et ne sont, par contre, jamais mélangées aux cellules étoilées indemnes de secteurs florissants. Leurs altérations proviennent de la rupture des prolongements anastomosés, du tastement des enclaves, du morcellement de cellules en fragments pour la plupart anucléés à une ou plusieurs enclaves ; cela explique les différences de forme et de calibre des unités ainsi constituées et qui, sous ce nouvel aspect, ne sont plus guère déformables.

Des causes mécaniques peuvent provoquer ce phénomène, mais bien plutôt des états physiologiques locaux des loges ou stolons.

Les artefacts suscités par le Lugol, que l'on peut suivre sous le microscope, malgré leur rapidité de mise en place, ont permis de reconstituer la progression des modifications morphologiques qui atteignent les cellules étoilées sous l'impulsion de causes diverses, naturelles ou artificielles, et de s'apercevoir que ces balles de sphérules à faux aspect cellulaire résultent d'une détérioration locale d'autant plus poussée qu'elles sont plus nombreuses.

b) *Cellules jeunes* (Fig. II, 3).

Dans les points de prolifération des stolons en croissance et dans les récents bourgeons autozoéciaux (en dômes et jusqu'à l'organisation primaire de l'ébauche polypidienne), on observe les stades jeunes des futures cellules étoilées à glycogène.

Ceux-ci sont réunis, pour une extrémité de stolon en genèse, en amas de cellules sphériques mûriformes assez volumineuses, en arrière du blastème de croissance terminal et au sein d'un magma d'unités mésenchymateuses plus ou moins différenciées. Prenant les mêmes colorations vitales que les cellules adultes, elles réagissent aussi fortement qu'elles au Lugol. En s'éloignant de cet amas, vers l'arrière, on constate que les masses primitivement mûriformes prennent peu à peu un arrangement de cellules étoilées, en s'allongeant d'abord, puis émettant des bras ; la transformation s'opère vite car la zone d'images de transition est courte.

Les bourgeons autozoéciaux s'organisent vraisemblablement comme ceux de *B. imbricata*, *citrina* et *pustulosa* ou de *Vesicularia spinosa* (voir Bobin, 1958 a et b) : surélevé d'abord en dôme, le bour-

geon voit sa nouvelle cavité isolée très tôt de celle du stolon par un voile muqueux temporaire, précurseur de la cloison définitive. L'épiderme épais très actif se multiplie et fournit des cellules d'ectomésenchyme dont l'évolution diversifiée aboutit aux jeunes éléments cavitaires propres au bourgeon qui n'a pas colonisé, au départ, ceux du stolon.

A ce stade et au début de l'ébauche polypidienne chez *B. gracilis*, les jeunes cellules à glycogène sont révélées par l'action de l'iode en une bande importante qui double l'épiderme et coiffe ensuite partiellement l'esquisse vésiculaire du polypide. Ces cellules correspondent, sur le frais non coloré ou coloré vitalement, à des éléments globuleux, assez gros relativement à la taille du bourgeon, et bourrés d'enclaves en billes. Disposant d'un faible espace qu'elles occupent en entier, ces cellules juxtaposées ne peuvent ni se déplacer, ni s'échapper, ni se déformer ; même le Lugol, si prompt ailleurs à susciter l'artefact, les préserve dans leur intégrité.

Dans des bourgeons légèrement plus âgés et plus grands où le polypide commence à s'accroître et où la cavité est un peu plus spacieuse, les cellules se disjoignent et tendent individuellement à prendre peu à peu la forme ramifiée ou étoilée caractéristique.

Il ne faut donc pas confondre les aspects, à première vue similaires, que revêtent les cellules à glycogène à leur origine ou sous l'effet de leur désintégration.

c) Répartition et aperçu physiologique.

Si les cellules à glycogène jeunes, en petites masses de sphérule, sont régulièrement logées vers les points de croissance, il ne s'agit là que d'une phase transitoire très brève.

Les cellules adultes typiques, ramifiées et anastomosées, sont représentées, selon les secteurs, avec des dimensions et une densité très variables. Dans un segment terminal de stolon jeune, leur réseau est plutôt discret, les bras cellulaires grêles et les enclaves assez petites. Dans d'autres cénozoïcées, plus âgées, le nombre et la taille des cellules s'accroissent considérablement et les unités vacuolaires, multipliées, sont bien plus grosses. Il arrive même que certains segments stoloniaux soient littéralement envahis de cellules de cette sorte au point qu'elles forment des boudins entrecroisés.

Les cellules à glycogène des autozoïcées fonctionnelles ne sont pas très nombreuses et correspondent sensiblement au lot initial d'un bourgeon ; elles se sont simplement développées. Ces cellules persistent un certain temps dans les autozoïcées en cours de dégradation, puis s'autolysent et disparaissent complètement avant la phase ultime de déchéance cystidienne.

Quant aux cellules déformées en pelotons, elles se situent le plus souvent dans des stolons d'aspect abortif ou d'autres âgés ; les uns et les autres peuvent encore présenter une garniture d'autozoïcées à divers stades de fonctionnement ou de dégénérescence ; il est toutefois probable que la physiologie des échanges est ici altérée, provisoirement ou définitivement.

Dans d'autres cas, il s'agira de segments stoloniaux tout à fait usés et inaptes à reprendre une activité vraiment rentable. Ils se

signalent, en effet, par l'absence totale d'autozoécies. La chute de celles-ci laisse, en témoignage, une série de cicatrices et des aberrations de structure au sein du stolon, même au niveau des demi-rosettes restées en place mais en cours de destruction. Il ne semble pas que de tels stolons soient capables d'un renouvellement quelconque des autozoécies par reprise du bourgeonnement.

Il est très difficile d'expliquer la présence massive de glycogène dans les colonies de *B. gracillima*. Celui-ci, à part de rares grains disséminés dans l'épiderme ou le funicule, semble l'apanage à peu près exclusif des cellules étoilées. S'il constitue certainement une réserve dans les régions prospères, il peut aussi être le signe, dans de vieux stolons, d'une dégénérescence locale. Ce glycogène ne paraît pas être circulant au niveau du funicule qui en est très pauvre. Il est possible qu'il soit lié à des processus plus complexes, comme reflet de réactions où interviennent des enzymes. La physiologie d'une colonie d'Ectoproctes déconcerte dans ses détails lorsqu'on se livre à des comparaisons entre espèces. On verra en effet que, parmi les *Bowerbankia* examinées, certaines possèdent des cellules à glycogène caractérisées, d'autres pas, ce qui les rapproche ou non de genres voisins et peut risquer d'ébranler des notions systématiques étayées sur la seule morphologie.

De plus, il semble, jusqu'à plus ample informé, que *B. gracillima* échappe à la reconstitution polypidienne périodique, classique ailleurs, et que des phénomènes compensateurs lui soient nécessaires pour survivre. Il n'est peut-être pas exclu que l'abondance et la constance des cellules à glycogène, dans cette espèce, réponde à un besoin dans ce sens que nous ne sommes pas actuellement en mesure d'expliquer.

2° BOWERBANKIA GRACILIS (Fig. III).

Nous avons donné, en 1954, toutes les raisons qui nous font identifier *B. caudata* (Hincks) à *B. gracilis* Leidy, ce dernier nom étant prioritaire. Les colonies, discrètes en général (du moins à Roscoff), atteignent rarement la quasi-autonomie de celles de *B. gracillima* ; elles sont plus adhérentes au support, surtout lorsqu'il s'agit de *B. imbricata*, aux branches desquelles elle est souvent mêlée ; moins riche en pousses libres, le zoarium offre cependant une organisation d'ensemble proche de *B. gracillima*. L'involution des loges y semble de même ordre, avec raccourcissement bien moindre du cystide et annulation moins marquée. Certaines loges sont également transformées en chambres incubatrices. Beaucoup de cicatrices sur les stolons témoignent de la chute de zoécies vieillies, leur détachement abandonnant en place, quand il existe, le prolongement caudé.

Nous reconnaissons, dans cette Vésicularine, trois catégories de cellules cavitaires dont deux sont banales (cellules amiboides vacuolaires et cellules à granulations réfringentes) alors que la troisième, bien plus spécialisée et caractéristique de l'espèce, correspond à ce que nous appelions « éléments syncytiaux » et se rapproche, nous le verrons, des cellules étoilées à glycogène de *B. gracillima*.

A) Cellules amiboides vacuolaires (Fig. III, 1 à 3).

NOMBREUSES, BANALES, ET DE TAILLES DIVERSES, CES CELLULES ONT, SUR LE VIVANT, DES PSEUDOPODES TRÈS EFFILÉS SOUVENT DICHOTOMISÉS. LE ROUGE NEUTRE ET LE BLEU DE CRÉSYL Y COLORENT PLUSIEURS VACUOLES INÉGALES,

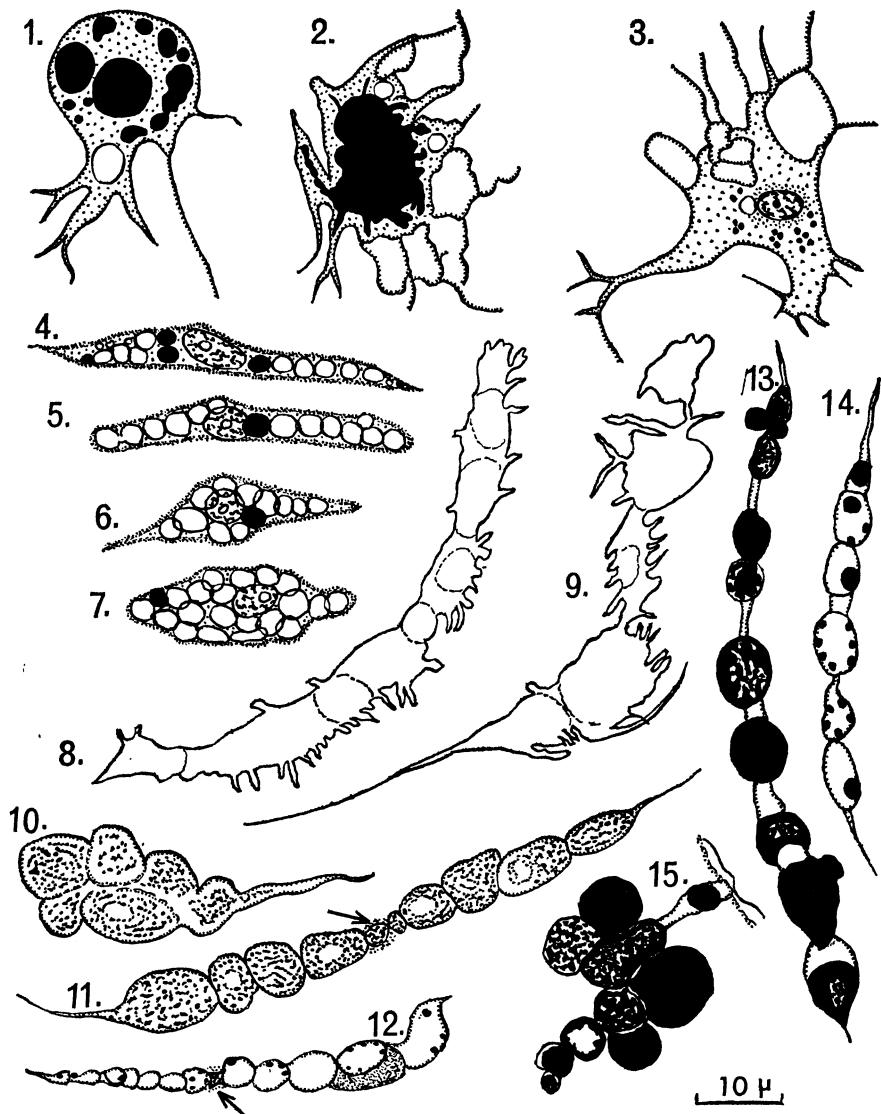


FIG. III
Bowerbankia gracilis. Les cellules cavitaires.

1 à 3 : cellules amiboides vacuolaires après coloration vitale (1, 2) et vapeurs osmiques (3).

4 à 7 : quatre cellules à granulations réfringentes colorées vitalement.

8 à 15 : cellules en guirlandes à glycogène; silhouettes après coloration vitale (8, 9); les vacuoles plus ou moins fusionnées les remplissent en réalité complètement; vapeurs osmiques (10, 11, 12), remarquer le noyau désigné par une flèche en 11 et 12; glycogène (en noir) révélé par le Lugol (13, 14, 15); en 15, la cellule, liée encore à la paroi par un bout, a rompu son autre amarre et s'est tassée.

dont l'une est souvent bien plus grande (Fig. III, 1 et 2). Les vapeurs osmiques permettent de bien repérer le noyau et imprègnent en noir quelques fines granulations (Fig. III, 3).

B) Cellules à granulations réfringentes (Fig. III, 4 à 7).

Les cellules, à noyau central, ont des aspects fusiformes, rubanés, ou quelque peu ramassés. Les granulations réfringentes sont ici plus grosses et moins nombreuses que dans l'espèce précédente. Les quelques vacuoles vitalement colorables, montrent parfois un centre plus clair, ce qui pourrait marquer un stade de sécrétion des granulations.

C) Cellules en guirlandes à glycogène (Fig. III, 8 à 15).

Nous avons déjà décrit et figuré ces cellules sous le nom d' « éléments syncytiaux » (1954, fig. 3, D). Compte tenu de leur forme et de nouvelles observations sur leur contenu, nous adoptons le terme plus adéquat de « cellules en guirlandes à glycogène ».

Il s'agit d'unités très particulières, d'allure syncytiale, qui existent dans le stolon et les autozoécies en nombre généralement modéré (de 2 à 10 par autozoécie). Très allongées (leur longueur peut atteindre le quart de celle d'une autozoécie, ou bien le diamètre du stolon), elles sont attachées à la paroi par leurs deux bouts. Les mouvements du polypide les déplacent dans l'autozoécie et permettent de constater qu'elles flottent dans la cavité, à la manière de guirlandes.

Les colorants vitaux révèlent, dans ces éléments, de grandes vacuoles dont les contours se modifient rapidement, sur le frais, et deviennent très irréguliers en émettant de multiples prolongements, parfois filiformes, contenus dans autant de pseudopodes cytoplasmiques ténus (Fig. III, 8 et 9). L'élément, dans son ensemble, simule une sorte d'organisme vermiforme amiboïde très actif dont les limites changent sans cesse. C'est au bleu de crésyl que ces faits frappent le plus, les vacuoles étant alors d'un bleu violacé foncé très vigoureux. Mais les mêmes processus s'observent au rouge neutre dans la tonalité rouge-brun et au bleu de Nil qui teint les vacuoles en bleu pâle.

Les vapeurs osmiques (Fig. III, 10 à 12) figent les guirlandes sous un aspect linéaire moniliforme (11) ou plus contracté (10) si les attaches sont rompues. Dans chaque renflement correspondant à une ancienne enclave homogène, l'osmium est précipité en fines ponctuations noires désordonnées ou bien disposées en chaînes et il y a quelquefois des grains plus gros (12); des vésicules claires nous avaient semblé, de prime abord, correspondre en gros à un noyau par renflement. De récents examens semblent contredire cette illusion. Sur d'autres préparations, en effet, l'osmium fait apparaître, en grisé, un seul noyau par guirlande, sensiblement vers son milieu, noyau parfois déformé, voire étoilé, par pression des enclaves (11, 12, flèche). Si deux noyaux coexistent parfois, ils sont distants et résultent d'une liaison cytoplasmique, fortuite ou non, entre deux cellules. Chaque unité semble plutôt garder son autonomie et les contacts avec les voisines n'aboutissent jamais à un réseau comparable à celui

formé par les cellules étoilées de *B. gracillima*. Sur pièces fixées au Bouin ou au formol salé, les guirlandes sont dissoutes ou profondément altérées.

L'étude du contenu glycogénique est la plus instructive. Le Lugol, dilué dans l'eau de mer et appliqué directement, confère aux guirlandes un aspect moniliforme (Fig. III, 13 et 14), plus accusé encore qu'après l'osmium. Chaque renflement est habité par une masse plus ou moins sphérique, homogène ou grenue, vivement colorée en brun acajou ; c'est le contenu de la vacuole dont elle a les dimensions à peu près exactes. Un contrôle salivaire confirme qu'il s'agit de glycogène.

Ces résultats ont été obtenus sur des colonies en bon état. Mais il convient de relater quelques faits recueillis (été 1971) à propos de zoariums moins prospères. Ceux-ci s'intriquaient à des colonies de *B. imbricata* dont les individus pullulants étouffaient leur hôte au point qu'il devenait malaisé de débrouiller et détacher quelques fragments de *B. gracilis*, lesquels présentaient des signes de mauvaise santé : taille anormalement restreinte des zoïdes, opacité des cystides envahis de particules collées à leur surface, beaucoup d'individus en cours de dégradation, de rares zoécies fonctionnelles et quelques bourgeons. Les colorations vitales rejoignent les images commentées plus haut, avec une restriction. Les guirlandes présentent leur activité pseudopodiale habituelle du cytoplasme et des enclaves violacées sombres (bleu de crésyl) ou violettes et bleues côté à côté (bleu de méthylène) ; mais, très souvent, la colorabilité est incomplète et diverses vacuoles, demeurées incolores, sont en tout ou partie vidées de leur contenu. Cette remarque est confirmée par l'emploi du Lugol. Il est fréquent que le glycogène soit absent ou figuré seulement par des globules moyens rares ou des grains clairsemés logés au sein de la vacuole ou contre sa limite (Fig. III, 14) ; ces granules disparaissent après action de la salive. La gomme iodée, pratiquée directement, fournit des résultats analogues ; après fixation au Gendre, les cellules sont altérées. Le noyau, petit, se discerne parfois. Dans les zoécies vieillies, il peut exister un îlot de 6 à 8 cellules enchevêtrées, et nous avons vu parfois, dans certains segments stoloniaux âgés, un grand nombre de guirlandes (par exemple 20 à 25 au lieu des quelques spécimens habituels) bien plus gorgées de glycogène que dans le reste de la colonie. Ceci tend à prouver que ces cellules, si elles élaborent des réserves qui s'épuisent et se renouvellent dans les régions en bon état, ont la faculté, dans les secteurs usés, de se multiplier et d'accumuler du glycogène qui reste statique. Il peut s'agir d'une forme de dégénérescence locale que nous avons déjà repérée, par exemple, dans l'épiderme ou des éléments cavitaires de vieilles loges enfouies chez *Alcyonidium gelatinosum* (1957 b).

Il apparaît que la présence du glycogène est beaucoup plus cyclique dans les cellules en guirlandes de *B. gracilis* que dans les cellules étoilées de *B. gracillima* ; ce corps y est plus fragile et aussi soumis davantage aux incidences de la physiologie proprement coloniale et des facteurs extérieurs.

Enfin, on peut rencontrer des cellules en guirlandes tassées sur elles-mêmes (Fig. III, 15) ou bien morcelées, ce qui évoque, en plus

rare et moins spectaculaire, le terme ultime, en balles de sphérules, auquel aboutissent les cellules étoilées dégradées de *B. gracillima*.

Nous n'avons pas trouvé de types de cellules cavitaires annexes, comparables aux cellules à inclusions périphériques ou en ampoules de *B. gracillima*.

3° BOWERBANKIA IMBRICATA (Fig. IV et V).

Si *B. gracillima* et *B. gracilis* ont un port zoarial similaire, rampant et diffus, les autres espèces étudiées sont arbusculaires.

B. imbricata, parfois gazonnante, offre surtout des touffes très visibles. L'architecture zoariale est mieux organisée que dans les cas précédents et les pousses libres, en plein essor et à zoïdes relativement sérieux, se distinguent aisément des régions vieillies plus basales. Le renouvellement cyclique des polypides est de règle dans toutes les branches prospères et il n'y a pas de chute automatique d'individus usés qui se flétrissent seulement. A ce niveau, on ne décèle pas de cicatrices sur les stolons. Nous examinerons trois types d'éléments cavitaires : les cellules classiques (amiboïdes vacuolaires et à sphérules réfringentes) et une forme spécifique, les « cellules sphéruleuses », ainsi désignées par nous en 1954 (Fig. 3, A). Nous conserverons le terme en y ajoutant « à glycogène ».

Au cours de travaux histologiques variés sur cette espèce, nous avons recueilli quelques informations concernant notamment ces derniers éléments, extrêmement vulnérables et sporadiquement conservés intacts sur coupes. Cela permettra d'analyser plus complètement les actéfacts dont ils sont presque toujours le siège.

A) Cellules amiboïdes vacuolaires (Fig. IV, 1 et 2).

Elles forment un réseau complexe, mieux représenté dans les stolons que dans les autozoécies et peu visible dans les bourgeons où il est masqué par l'abondance des autres éléments. Elles contractent des anastomoses entre leurs longs prolongements effilés et ramifiés qui changent de forme très rapidement. Tous les modes de fixation amènent la rétraction en un corps cellulaire généralement triangulaire, avec rupture de certaines anastomoses. Peu réfringent, le cytoplasme a des contours mal discernables. Les colorations vitales, cependant, révèlent ces cellules par les grandes plages vacuolaires qu'elles contiennent, teintes au rouge neutre en orangé pâle et en lie de vin au bleu de crésyl et au bleu de méthylène (Fig. IV, 1). On compte ainsi une à quatre plages lie de vin. On note, de plus, dans le cytoplasme qui sépare le noyau des vacuoles, de fines granulations dont une partie seulement est colorée en bleu foncé par le bleu de méthylène.

Assez souvent, des cellules plus superficielles et moins ramifiées renferment des vacuoles inégales (quelques-unes très grandes) dont

la distribution rappelle celle des enclaves des cellules amiboïdes typiques sous-jacentes ; mais leur coloration en rouge orangé franc par le rouge neutre et en lie de vin soutenu par le bleu de crésyl a toute l'intensité de celle des cellules épidermiques. En outre, dans quelques cas et en situation plus profonde, le rouge neutre imprègne en rouge groseille une ou plusieurs sphères dont l'une prédomine, et qui semblent identiques aux globes des cellules sphéruleuses (voir p. 496). Les couches sous-pariétales paraissent donc contenir des stades intermédiaires (à filiation encore mal débrouillée) entre les cellules épithéliales et divers types d'unités cavitaires.

Le vert janus (Fig. IV, 2) colore un chondriome abondant fait de fines granulations réparties dans tout le cytoplasme, prolongements compris. Les grandes vacuoles sont réfractaires aux réactifs des graisses, mais le soudan III et le noir soudan colorent quelques globules lipidiques inégaux dans le corps cellulaire et dans les prolongements.

B) Cellules à granulations réfringentes (Fig. IV, 3 à 9).

Ces cellules, à noyau très net, sont situées de préférence contre l'épiderme et sont allongées et plus rarement ramassées comme dans les espèces précédentes (Fig. IV, 3 à 6). Déformables sur le vivant, elles offrent des prolongements amiboïdes (si riches parfois, au sein d'un bourgeon, qu'ils peuvent y former un feutrage local). Le passage d'un aspect à l'autre est rapide, car on rencontre peu d'intermédiaires ; si les réactifs surprennent les états extrêmes, le Lugol, par contre, provoque l'étirement en rubans étroits.

Les granulations réfringentes, sphériques et grosses, sont réfractaires aux produits employés *in toto* (colorants vitaux, Lugol, soudans, etc.). Dans les régions âgées, le calibre des granulations tend à augmenter : entre elles, bleu de crésyl ou rouge neutre peuvent révéler une à trois vacuoles très discrètes. La cellule ramassée, moruliforme, ressemble, sur le frais, à une cellule sphéruleuse à glycogène, mais la coloration vitale, très positive pour les éléments sphéruleux, exclut toute confusion.

Les cellules à granulations réfringentes résistent très bien aux techniques de l'histologie. Ainsi avons-nous dessiné trois coupes d'entre elles, observées après fixation de Regaud et triple coloration de Masson, à l'hématoxyline lente (Fig. IV, 7 à 9). Elles ont peu de cytoplasme, sont allongées ou tassées et la section du noyau a une surface de même ordre que celle de certaines enclaves ; celles-ci, même après une différenciation poussée de l'hématoxyline, demeurent, la plupart du temps, très sidérophiles et se signalent en noir homogène ; de divers calibres, elles atteignent jusqu'à 5 ou 6 μ de diamètre. C'est le cas le plus répandu (7, 8). Mais, dans certains secteurs (9), on trouve assez fréquemment la structure suivante : dans la même cellule, des grains apparaissent en noir uniforme alors que d'autres restent clairs à leur périphérie, vaguement bleuâtre après bleu d'aniline ; à l'intérieur, se distinguent des masses noires assez grandes ou des granules plus petits, voire très fins. De telles images sont certainement le reflet d'une évolution dans la sécrétion des enclaves ou de leur utilisation. Après éosine-aurantia-orange-bleu de toluidine,

ces enclaves sont jaune franc ou roses avec des intermédiaires dans l'affinité tinctoriale ; certaines d'entre elles récèlent une accumulation de grains petits et serrés.

C) Cellules sphéruleuses à glycogène (Fig. IV, 10 à 23 et Fig. V).

Nous avons déjà mentionné (1954, fig. 3 A) ces nombreuses cellules caractéristiques de *B. imbricata*. Plus centrales que pariétales dans la cavité cystidienne elles sont, à part quelques exceptions dotées d'un point d'attache, plus libres que les autres éléments. Elles sont donc facilement expulsées lors du déchirement d'un stolon, ou charriées dans les autozoécies par les mouvements du polypide. Ce sont, le plus souvent, de petites sphères de 10 à 15 μ de diamètre, bourrées de sphérule non réfringentes sur le vivant, au sein desquelles se situe un « globe » fortement réfringent. Seul ce caractère du globe, dont la présence est d'ailleurs inconstante, permet de les identifier partiellement sur le frais, sans artifice technique. Les faits à relater étant assez nourris, nous en allégerons l'exposé en le coupant de quelques sous-titres.

1) Colorations vitales.

Celles-ci ont l'avantage de conférer à nos cellules une teinte spécifique qui permet de les trier, les décompter et connaître leur répartition. Nous décrirons trois de leurs états, le plus fréquent indiqué plus haut, correspondant sans doute à leur pleine activité, puis quelques aspects du déclin probable et de jeunesse.

a) *Etat banal* (Fig. IV, 11 à 14 et 15 à 17).

Les cellules arrondies ont un film protoplasmique à peine visible et un petit noyau plaqué à la surface (16) ; elles se signalent donc par l'amas de sphérule, ou vacuoles, de calibres peu variés, dont la colorabilité est toujours moins intense que celle du globe qui, lorsqu'il existe, tranche sur le reste par sa brillance, la netteté de son contour et sa colorabilité accentuée. Nous énumérons dans l'ordre pour chaque technique, les teintes respectives des sphérule et du globe : rose pâle diffus uniforme et rouge groseille vif (rouge neutre), bleu pâle franc et bleu turquoise vif (bleu de crésyl), bleu turquoise clair et bleu turquoise foncé (bleu de méthylène), bleu-vert pâle et bleu sombre (bleu de Nil).

Le diamètre du globe varie beaucoup en valeur absolue et relative ; plus le globe est petit, plus il y a de sphérule autour de lui ; en certains cas, il est absent ou ponctiforme et discernable seulement alors à l'immersion. Nous avons parfois aperçu, sur le frais non coloré, ou après un bleu de méthylène (peu toxique ici après action prolongée) des cellules à deux globes, parfois trois, suggérant des bipartitions. Le rouge neutre, lui, provoque assez souvent des images dont on peut suivre l'évolution sous le microscope : on assiste, par exemple, à la formation d'une excroissance du globe qui expulse ensuite un globule à la manière d'un nucléole ; d'autres fois, une condensation centrale du globe évoque un nucléolule dans son

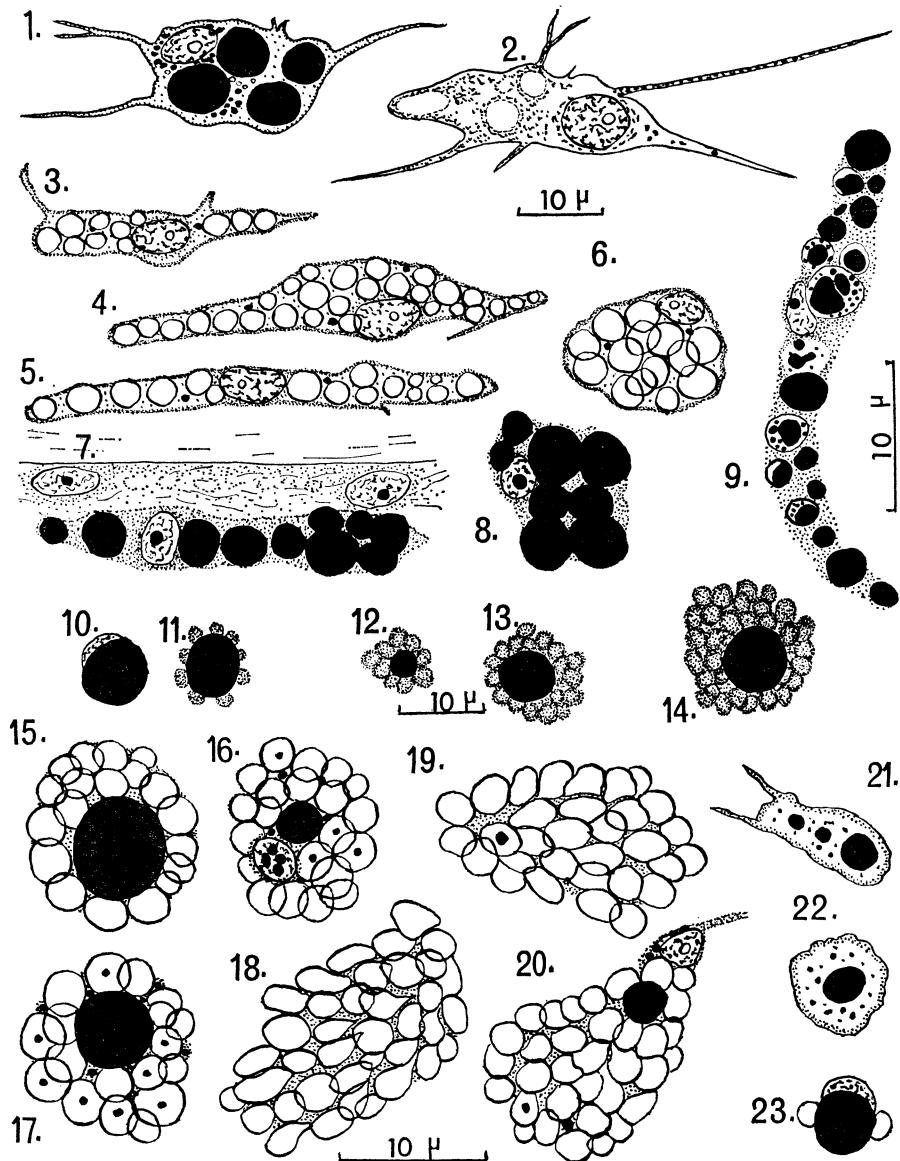


FIG. IV
Bowerbankia imbricata. Cellules cavitaires normales.

1 et 2 : cellules amiboïdes vacuolaires, avec vacuoles colorées vitalement (1) et avec chondriome révélé par le vert Janus (2).

3 à 6 : cellules à granulations réfringentes observées sur le vivant.

7 à 9 : coupes histologiques de cellules à granulations réfringentes plus grosses (échelle verticale, à droite).

10 à 14 : diverses cellules sphéruleuses à glycogène colorées vitalement (remarquer les globes en noir et, en 10, un globe isolé avec un noyau en calotte).

15 à 23 : cellules sphéruleuses à glycogène plus grosses; formes banales (15, 16, 17; remarquer le noyau avec petites vacuoles en surimpression en 16 et des grumeaux intra-sphérulaires); formes déclinantes (18, 19, 20) sans globes ou avec un globe petit (remarquer, en 20, le noyau et le filament suspenseur); formes jeunes sous-pariétales, amiboïde (21), arrondies et plus libres (22, 23).

nucléole ; ou bien le globe se scinde après s'être étiré en 8. Ceci aboutit à un morcèlement anormal du globe en deux ou plusieurs unités dont la matière se reconnaît toujours à sa colorabilité propre, grosseille. Parallèlement, les contours des sphérules ont tendance à s'estomper. Il s'agit de l'explosion accélérée d'un processus dont l'expression naturelle, discrète, est très certainement nuancée, limitée et échelonnée dans le temps. L'observation d'une telle anomalie a une double utilité : permettre de reconnaître, dans leur diversité, les multiples artéfacts créés et figés par l'ensemble des réactifs histologiques et de constater l'état de santé d'une colonie. Si la plupart des zoariums frais ont montré des garnitures cellulaires intactes, un lot recueilli, en été 1971, dans le site habituel de la Penzé, était affecté de troubles au niveau de presque toutes ses cellules sphéruleuses : les globes étaient régulièrement et largement morcelés et les sphérules à contours flous ou éclatés, peu colorables. Nous avons pensé à un dommage local et temporaire, causé peut-être par un déversement, dans l'estuaire, de quelque produit polluant. Les autres catégories cellulaires, plus résistantes, avaient moins souffert. L'artéfact est donc continuellement sous-jacent et tous motifs, mécaniques, chimiques ou physiques (tension superficielle par exemple) peuvent jouer.

Une ou deux petites vacuoles (lilas après bleu de méthylène ou bleu de crésyl) jouxtent souvent le noyau (16) ; d'autres, punctiformes et de même colorabilité, sont disséminées entre les sphérules ; elles semblent correspondre à un piqueté brillant reconnu après d'autres procédés. De plus, il n'est pas rare de voir les sphérules habitées chacune par un grumeau central (16, 17). Quand la cellule perd de sa vitalité, ces grumeaux sont animés de mouvements browniens.

b) *Cellules déclinantes* (Fig. IV, 18 à 20).

Nous considérons comme termes ultimes des cellules sphéruleuses des éléments plus volumineux, d'allure piriforme ou en grappes de raisin. Les sphérules très nombreuses, déformées par pression réciproque, y offrent une colorabilité globale, par cellule, soit normale, soit modifiée avec des transitions dans la tonalité. Ainsi le bleu de crésyl ou le bleu de méthylène parviennent-ils à teinter certains ensembles en violacé soutenu. Le noyau est souvent logé au pôle le plus étroit où le cytoplasme minime peut émettre un prolongement accroché à la paroi ou à la trame de cellules amiboides vacuolaires (20).

La plupart du temps démunies de globe (18), ces cellules pourraient sembler appartenir à une autre lignée ; mais un examen minutieux permet de repérer parfois un globe modeste normal enfoui dans la masse des sphérules, ou bien des résidus de globe, de couleur caractéristique, réduits à un ou deux grains (19).

De plus, ces formes cellulaires, absentes des régions très jeunes, sont plus fréquentes et parfois prioritaires dans des secteurs âgés.

c) *Stades jeunes* (Fig. IV, 21 à 23).

La seule observation par transparence sur le vivant respectant les cellules sphéruleuses dans leur intégrité approchée, nous ne prétendons pas établir une filiation vraiment cohérente. Nous pourrons

seulement étudier quelques stades qui suggèrent une hypothèse évolutive. Il faut les chercher dans les régions en croissance, jeunes stolons et bourgeons autozoéciaux, et observer la coupe optique des zones directement sous-pariétales où se situent les cellules indifférentes d'ectomésenchyme à l'origine des divers éléments cavitaires. D'autres stades de petites dimensions peuvent déjà être libérés dans la cavité cystidienne où ils poursuivent leur différenciation. Ces derniers semblent caractérisés, au début, par une grande vacuole sur laquelle est appliqué un noyau en calotte (Fig. IV, 10). La vacuole, suivant les cas, a la coloration spéciale aux globes, ou un aspect plus terne et quelconque : violacé par exemple avec les bleus vitaux. Des intermédiaires existent entre ces extrêmes, y compris ceux où une condensation de type globe occupe le centre de la vacuole. Des stades cellulaires libres un peu plus âgés montrent l'apparition, à la périphérie de la vacuole, de quelques petites sphérules qui grossissent ensuite (23).

Des images différentes de stades primitifs que nous ne pouvons raccorder de façon précise aux précédentes concernent des éléments sous-pariétaux encore noyés dans la couche d'ectomésenchyme et peu distincts des cellules amiboides jeunes. Ce sont de petites cellules à pseudopodes (21), ou d'autres déjà arrondies (22) contenant une à trois vacuoles à colorabilité de globes, se détachant sur un fond flou à peine coloré et parsemé d'un piqueté brillant.

Malgré l'insuffisance de ces données, il est acquis que le globe est élaboré d'abord, avant la trace des premières sphérules, qu'il est relativement volumineux dans les cellules jeunes ou en pleine activité et qu'il s'épuise peu à peu jusqu'à finalement disparaître.

d) *Répartition des cellules.*

Des numérotations faites sur plusieurs portions de colonies en conditions biologiques variées, il résulte d'abord que les nombres absolus de cellules sphéruleuses rencontrées ne sont pas significatifs ; il en va autrement si le comptage distingue les stades évolutifs. Les cellules à globe isolé ou accompagné de quelques sphérules sont très abondantes au voisinage des points de croissance stoloniaux et dans les jeunes bourgeons autozoéciaux où elles sont parfois groupées. Leur proportion diminue dans les autozoécies fonctionnelles au bénéfice de cellules à sphérules actives plus nombreuses, à globes de tous calibres ou absents. Les grandes cellules piriformes, pratiquement dépourvues de globe, sont mêlées aux autres dans les régions plus âgées et disparaissent elles-mêmes dans des zoécies totalement dégradées.

2) *Vapeurs osmiques et noir soudan* (Fig. V, 1 à 8).

Les autres réactifs utilisés *in toto*, avec ou sans fixation et en histologie, provoquent tous des actéfacts plus ou moins destructeurs. Les vapeurs osmiques colorent rapidement et électivement les cellules en noir et sont utiles pour étudier leur distribution. Mais, à plus fort grossissement, une série d'altérations sont observables. Le globe, plus résistant, peut persister, noirci ou non (1, 2, 4, 5, 7), ou il est morcelé (3), ou il se constitue une apparence de globes multipliés et factices

à partir de la désintégration des sphérolites (6); celles-ci, éclatées, ne laissent en général qu'un semis de granulations noires de tailles diverses (1, 2, 5) et disposition incohérente. Les précipitations osmiques, sans valeur histochimique pour les enclaves essentielles, masquent les gouttelettes lipidiques authentiques, perceptibles entre les

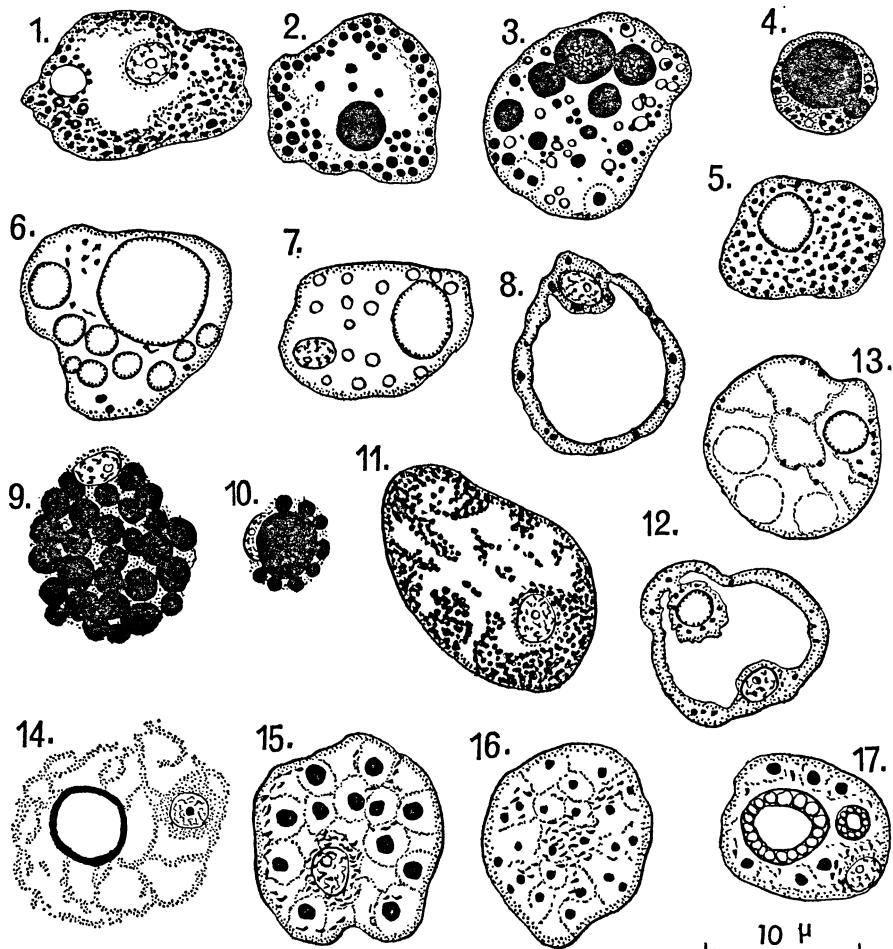


FIG. V

Bowerbankia imbricata. Cellules sphéruleuses à glycogène; artéfacts dus aux réactifs (on appréciera leur étendue par comparaison avec la fig. IV, 10 à 23).

1 et 2 : vapeurs osmiques, cellules *in toto*.

3 à 7 : coupes histologiques : vapeurs osmiques (3, 4, 5); technique golgienne de Champy-Kolatchev (6), fixation de Flemming (7).

8 : lipides, noir Soudan B.

9 à 13 : étude du glycogène par le Lugol; deux cellules peu déformées, avec glycogène en noir (9, 10, car rarissimes); exemple banal d'artefact dû au Lugol (11), d'autres ressemblent beaucoup à ceux figurés à propos de l'osmium; action de la salive, suivie de celle du Lugol (12, 13).

14 : coupe histologique après fixateur de Regaud (cellule exceptionnellement peu flétrie, avec globe mais plus de sphérolites).

15 à 17 : coupes de cellules, technique mitochondriale (Helly, postchromisation, fuchsine d'Altmann-vert de méthyle); remarquer les mitochondries, la trace des sphérolites réduites à des condensations minimales en globules et, en 17, des fragments altérés de globes.

sphérule, sur le frais, comme de fins globules réfringents, d'ailleurs teintés en lilas par le bleu de crésyl. On les identifie par le noir soudan B (8) qui les rejette à la périphérie cellulaire, charriage motivé par la fonte des sphérule.

3) Recherche du glycogène (Fig. V, 9 à 13).

Appliqué soit en vapeurs, soit en solution iodurée (Lugol) à diverses concentrations, soit par le moyen de la gomme iodée, l'iode donne immédiatement, aux cellules sphéruleuses, une intense coloration brun acajou, qui atteint toujours les sphérule et, le plus souvent, le globe. Cette coloration ne se produit pas après action préalable de la salive et caractérise donc le glycogène ; mais elle s'accompagne presque inévitablement d'actéfacts qui interdisent les interprétations cytologiques et qu'il faut préciser. Le traitement préliminaire à la salive pour son compte, altère la morphologie cellulaire.

Pour suivre la genèse des actéfacts, il est nécessaire de faire diffuser de façon ménagée une solution de Lugol très diluée. Il y a tout d'abord fonte des sphérule dont les contours s'estompent puis précipitation sur place de nombreux petits granules colorés par l'iode. Ou le globe persiste intact, ou il se fragmente en globules plus gros que ceux provenant des sphérule. De toute façon, les contours cellulaires sont gonflés et uniformisés avec le petit noyau visible à la périphérie (11).

Dans de rares cas exceptionnels, on a pu saisir quelques aspects normaux de la réaction : deux ou trois jeunes cellules à globe important et peu de sphérule (10), le tout très coloré, une cellule plus âgée à sphérule positives et globe négatif et une cellule sans globe de type piriforme (9) à sphérule nombreuses teintes en acajou.

La négativité occasionnelle, mais certaine, du globe à la réaction de l'iode semble indicatrice d'une réalité biochimique et d'un rythme physiologique dans la fonction glycogénique de cet organite, qui aurait une autre forme de dynamisme à cet égard que les sphérule, toujours positives, quel que soit l'âge de la cellule possédant globe ou non.

Les types de bouleversements artificiels produits par l'iode rappellent ceux provoqués par les vapeurs osmiques et peuvent s'étendre peu ou prou à la plupart des réactifs.

4) Quelques techniques histocytologiques (Fig. V, 3 à 7 et 14 à 17).

Les fixateurs d'ordre banal, tels que formol salé ou Bouin, détruisent totalement ces cellules, le Gendre aussi, bien entendu. Les fixateurs chromés (Helly ou Regaud) n'en laissent subsister que de très rares spécimens reconnaissables (14), à sphérule disparues ou dissociées, quand ils ne sont pas complètement fripés. On les retrouve en place après les fixateurs osmiés mais, dans tous les cas, les actéfacts sont multiples et interdisent une interprétation cytologique quelconque (3, 4, 5, 6). Au Flemming (7) cependant on peut retrouver, en grisé pâle, des globes à peu près indemnes et la technique d'Altmann (15, 16, 17) révèle des mitochondries entre les sphérule altérées réduites à une condensation centrale plus ou moins grosse ; les

globes sont alors tous anormaux, cernés souvent de grains en colliers de perles.

Les seules images qui offrent certaines garanties concernent des cellules très jeunes, à globe unique et contenues dans des bourgeons où elles sont sans doute mieux protégées : après une fixation de Regaud, sans postchromisation, nous avons pu en observer plusieurs avec un globe éosinophile, étroitement entouré d'un mince liseré cytoplasmique contenant le noyau. On peut supposer qu'il s'agit là de globes au début de leur formation dans la vacuole préliminaire (cf. par ex. Fig. IV, 10).

Ces remarques montrent à quel point l'histologie peut offrir, exceptionnellement, de pièges, lorsqu'il s'agit d'éléments vulnérables comme il en existe peu. Même l'observation sur le frais doit être menée ici avec circonspection.

4° *BOWERBANKIA PUSTULOSA* (Fig. VI, 1 à 10).

A) Cellules amiboïdes vacuolaires (Fig. VI, 1).

Le réseau des cellules amiboïdes vacuolaires est beaucoup plus net que celui de *B. imbricata*, avec des ramifications compliquées, déformables et souvent très grêles. Leurs vacuoles sont grandes, faiblement colorables mais montrent parfois, au bleu de crésyl, des granulations d'un violet plus foncé. Les cellules les plus superficielles qui semblent se détacher de la paroi, n'ont que de volumineuses vacuoles peu colorées et se transforment, en profondeur, en éléments encore amiboïdes mais à prolongements plus courts, où les vacuoles sont nombreuses, plus petites et plus sensibles aux colorants ; la teinte conférée par le bleu de crésyl varie du bleu au rose. Certaines des cellules amiboïdes profondes renferment des concréctions dont on reparlera plus loin.

B) Cellules à granulations réfringentes (Fig. VI, 2 et 3).

Ces éléments sont analogues à ceux de *B. imbricata* mais plus petits. Au bleu de crésyl, ils se teignent parfois légèrement en bleu. On trouve, entre les granulations caractéristiques, quelques résidus vacuolaires colorables au rouge neutre.

C) Cellules à concréctions (Fig. VI, 4 à 10).

« *B. pustulosa* possède en abondance, avons-nous écrit (1954, fig. 3, B), dans le liquide de la cavité générale, des cellules libres, sphériques dans leur forme d'ensemble, mais à surface bosselée... Le fait caractéristique est que la cellule contient des cristaux très réfringents, réunis en un seul amas central ou en nombreux amas périphériques » (voir ici Fig. VI, 4 à 6).

Nous pouvons maintenir cette description en remplaçant toutefois le mot « cristaux » par « concrétions ».

Nous n'avons pu distinguer ici les parois propres de vraies sphérolites, mais les saillies de la surface, qui répondent souvent à autant d'amas de concrétions, donnent à l'élément entier l'aspect mûriforme (4, 5). Par les colorants vitaux, tout l'intérieur apparaît comme une grande vacuole irrégulière, bleu-vert au bleu de crésyl, rose au rouge

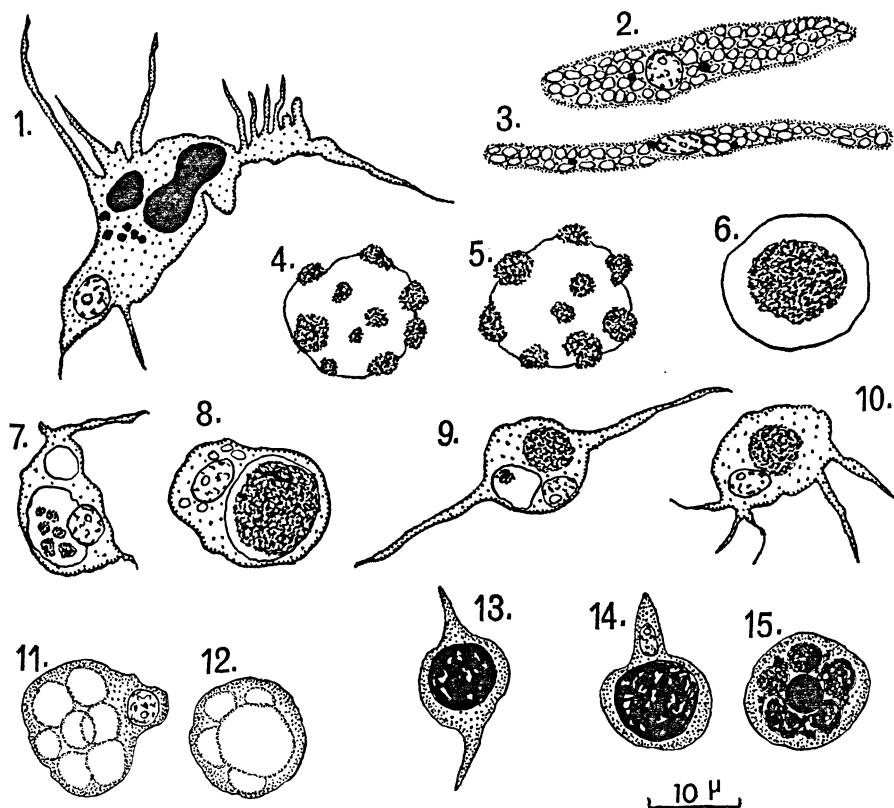


FIG. VI

Bowerbankia pustulosa et *Bowerbankia citrina*. Cellules cavitaires.

1 à 10 : *B. pustulosa* : cellule amiboïde vacuolaire et ses vacuoles colorées vitalement (1); cellules à granulations réfringentes (2, 3); cellules à concrétions (adultes en 4, 5, 6; jeunes, dérivant d'éléments amiboïdes, en 7, 8, 9, 10).

11 à 14 : *B. citrina* : cellules plurivacuolaires à glycogène (coloration vitale en 11, 12; artefacts après réaction du Lugol, glycogène en noir en 13, 14, 15).

neutre. Il existe des transitions entre ces éléments et des cellules amiboïdes profondes qui sont de même taille. En ce cas, une vacuole importante, colorable en mauve ou en vert par le bleu de crésyl, renferme un amas de concrétions (7, 8), tandis que les autres vacuoles, plus petites, gardent la tonalité normale violacée et sont toujours dépourvues de concrétions. En d'autres occasions, les amas de concrétions peuvent être plongés directement dans le cytoplasme, sans vacuole colorable (9, 10).

Le Lugol et les vapeurs osmiques ne colorent rien dans les cellules amiboïdes, ni dans les cellules à concrétions, ni dans celles de transition ; mais il semble que les vapeurs osmiques fassent disparaître les concrétions. Après actions successives du liquide de Gendre et de la gomme iodée, il ne reste plus des cellules à concrétions qu'une trame squelettique dans laquelle les concrétions sont dispersées, tandis qu'un très faible piqueté brun pourrait représenter de vagues traces de glycogène. Mais les essais répétés faits par diffusion de Lugol sur le frais n'ont jamais révélé de charges glycogéniques comme on l'obtenait aisément pour les cellules sphéruleuses de *B. imbricata*. Parmi les éléments cavitaires de *B. pustulosa* et contrairement à l'exemple des trois espèces précédentes, il n'en existe donc pas qui présentent une spécificité massive dans le métabolisme glycogénique.

5° BOWERBANKIA CITRINA (Fig. VI, 11 à 15).

Les cellules à granulations réfringentes sont banales. Le réseau des cellules amiboïdes est peu apparent et assez pauvre en éléments dont les grandes vacuoles se teignent en violet foncé par le bleu de crésyl.

Nous avons signalé en 1954 (Fig. 3, C) la troisième catégorie cellulaire sous le nom de « cellules plurivacuolaires ». Leurs corps, généralement sphériques, rappellent surtout les cellules sphéruleuses de *B. imbricata*, avec les différences suivantes :

— la couche cytoplasmique périphérique est notoirement plus apparente, plus réfringente et plus épaisse, ce qui est en rapport avec des mouvements amiboïdes très marqués ;

— les vacuoles en sphérules (11, 12), moins nombreuses et plus grosses, ont des contours flous et sont instables, capables de fusions et de séparations qui vont de pair avec les modifications rapides des contours des cellules. Ainsi ont-elles peu d'influence sur la forme de ces dernières. Elles se teignent en bleu clair par le bleu de crésyl, en rose pâle par le rouge neutre.

Les cellules plurivacuolaires, souvent libres, peuvent aussi être liées au réseau sous-parietal par un prolongement cytoplasmique conique (14) ; certains stades, plus petits et plus jeunes, sont marqués de trois ou quatre vacuoles violettes arrondies.

Les altérations dues au Lugol (13, 14, 15) sont amorties par la quantité de cytoplasme qui en souffre peu ; mais les artéfacts sont très apparents sur les sphérules dont le contenu est précipité dans une grande vacuole artificielle commune et se colore en brun acajou (13, 14). En certains cas, un contour vacuolaire plus résistant demeure avec un contenu dont la coloration est plus accusée (15) ; il pourrait faire croire à l'existence d'un globe (au sens de *B. imbricata*) si l'on ne songeait à la possibilité d'un artéfact.

6° *VESICULARIA SPINOSA* (Fig. VII, 1 à 7).

A) Cellules amiboïdes vacuolaires (Fig. VII, 1).

Très grandes, ces cellules offrent des prolongements rameux, trois le plus souvent, mais aussi un plus grand nombre ; ils se rétractent rapidement en émettant des fragments sphériques ; corrélativement, le corps central s'arrondit puis recommence à protracter des pseudopodes. Le rouge neutre colore de petites vacuoles surtout péri-nucléaires. Les coupes histologiques révèlent rarement des cellules bien orientées ; dans les cas favorables (1) on a pu voir, près du blastème de croissance d'un stolon, de jeunes éléments amiboïdes de transition sous-pariétaux, encore liés à la paroi par leurs bras. Le noyau est plus gros que celui des cellules épidermiques et le protoplasme très clair est semé d'inclusions pâles (verdâtres au vert lumière) de dimensions diverses ; de fins granules peuvent se loger dans les prolongements.

B) Cellules à granulations réfringentes (Fig. VII, 2).

Ces cellules, de grande taille et de forme très irrégulière, ont des granulations inégales et abondantes. Très visibles, elles sont nombreuses dans le stolon et plus particulièrement dans les portions basales, vieillies, du zoarium. Les inclusions se colorent légèrement en bleu par le bleu de crésyl ; entre elles, le rouge neutre teint vigoureusement quelques petites vacuoles.

C) Cellules sphéruleuses à glycogène (Fig. VII, 3 à 7).

Ces cellules ont un volume très modéré, mais leurs vacuoles en sphérule sont peu nombreuses, grosses, bien distinctes et cernées ; il n'y a pas de globe différencié. Les sphérule se colorent en rose pâle (rouge neutre) ou en bleu franc et parfois mauve (bleu de crésyl). En outre, le bleu de crésyl révèle dans la faible zone protoplasmique englobant le noyau un amas dense de petites vacuoles violet foncé, les unes sphériques, les autres plus minimes encore, allongées en bâtonnets (4). Le bleu de Nil fournit des images beaucoup moins nettes et semble altérer les sphérule qui ont tendance à fusionner. Sur coupes optiques de la paroi, on peut voir certaines de ces cellules appendues par le pôle nucléé, garni de grains violets, les inclusions en bâtonnets étant dans le pédicule (3, 5).

Les vapeurs osmiques soulignent en noir les contours des grandes sphérule et colorent aussi un amas compact de granulations au niveau du cytoplasme péri-nucléaire (6), qu'il s'agisse d'éléments cavitaires libres ou fixés à la paroi.

Après action du Lugol (7), les cellules sphéruleuses sont consi-

débrablement déformées quoique reconnaissables. Certaines sphérolites dont le diamètre s'est réduit, sont entièrement brun acajou ; ailleurs, il y a des précipités provenant de sphérolites éclatées ou non. L'artéfact est de mise ici aussi, mais moins total et brutal peut-être que dans les cellules sphérolitaires de *B. imbricata* qui sont les plus directement comparables parmi les espèces étudiées.

Episodiquement, nous avons cru voir de longues cellules rubanées rappelant un peu les guirlandes de *B. gracilis* ; mais cette observation, très insuffisante, demanderait vérification.

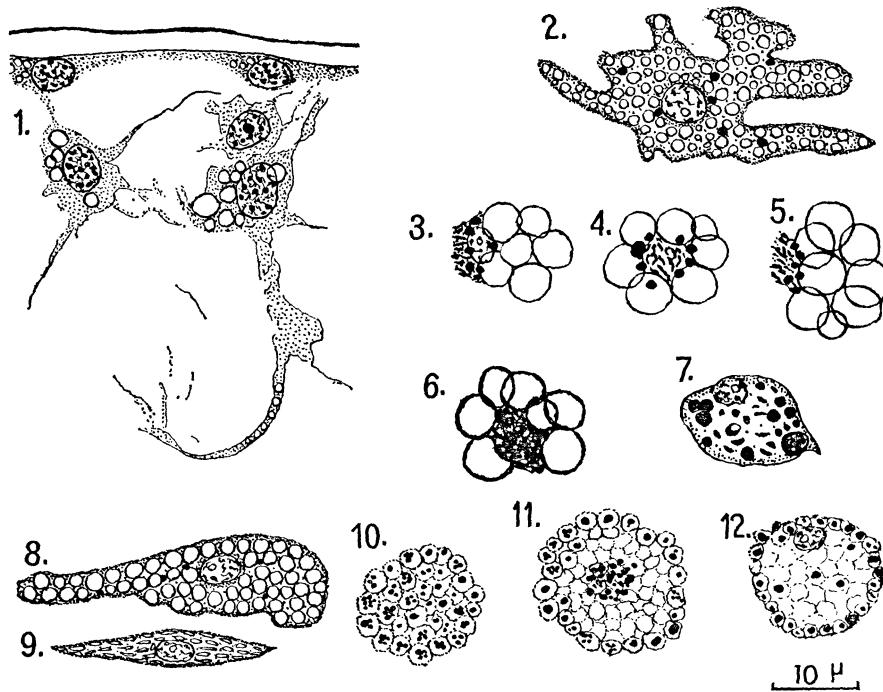


FIG. VII
Vesicularia spinosa et *Amathia lendigera*. Cellules cavitaires.

1 à 7 : *V. spinosa* : cellules amiboides vacuolaires vues sur coupe histologique (1) ; cellules à granulations réfringentes (2) ; cellules sphérolitaires à glycogène, en coloration vitale (3, 4, 5), après vapeurs osmiques (6) et glycogène en artéfact après Lugol (7).

8 à 12 : *A. lendigera* : cellules à granulations réfringentes, banale (8) et à petites inclusions anguleuses (9) ; cellules à microgranules (10, 11, 12).

7° AMATHIA LENDIGERA (Fig. VII, 8 à 12).

A) Cellules amiboides vacuolaires

Les cellules amiboides vacuolaires sont peu visibles sur le vivant. Après action des vapeurs osmiques, leur réfringence se modifie et l'on peut en apercevoir quelques-unes avec leurs pseudopodes.

B) Cellules à granulations réfringentes (Fig. VII, 8 et 9).

Elles sont volumineuses (8) et peuvent se ramasser presque jusqu'à l'état sphérique. Les granulations arrondies, nombreuses et assez grosses, se colorent régulièrement en bleu clair au bleu de crésyl et restent incolores ou rarement teintées par le rouge neutre. Dans certains secteurs coloniaux, elles peuvent prédominer et remplir presque complètement les cavités cystidiennes. Elles sont peu modifiées par les vapeurs osmiques.

Il ne faut pas les confondre avec d'autres éléments, plus rares et plus petits, dont les granulations, plus petites aussi, souvent anguleuses et même d'aspect cristallin et fortement réfringentes, restent tout à fait incolores par les colorants vitaux (9).

C) Cellules à microgranules (Fig. VII, 10 à 12).

Les éléments les plus caractéristiques sont des cellules, libres pour beaucoup, et extrêmement nombreuses, surtout dans les bourgeons et les bouts de stolons. Elles s'aperçoivent facilement, sur le vivant et sans coloration, car elles contiennent des amas de granules, petits et sphériques, dont l'ensemble apparaît opaque. Elles sont faites, presque en totalité, d'un entassement de sphérulets peu nettes : les sphérulets centrales se colorent intensément en bleu-violet par le bleu de crésyl et plus ou moins fortement en rouge par le rouge neutre ; à la périphérie, il y a, suivant les cas, une ou deux couches de sphérulets plus ou moins continues ; certaines restent incolores, d'autres, selon le colorant, sont lilas ou rouge foncé. Les amas de microgranules réfringents sont contenus, à la périphérie, dans les sphérulets colorables vitalement ; il en est de même pour un certain nombre de sphérulets centrales et, très souvent, un amas plus volumineux occupe le centre (11). Aux vapeurs osmiques, les cellules ne présentent guère que leurs contours et les amas de microgranules, alors très visibles.

Nous n'avons pas cru déceler de glycogène après intervention du Lugol. Un léger doute subsiste cependant, car le hasard a fait que les fragments de colonies utilisés pour cette réaction étaient peu transparents, d'autant moins que l'ectocyste épais tendait à se colorer en brunâtre.

CONCLUSION

La revue des cellules cystidiennes (à l'exclusion de l'épiderme et du funicule) entreprise dans ce mémoire pour sept espèces de Bryozoaires Gymnolèmes Cténostomes, appartenant toutes aux Vésiculaires, permet de relever à leur propos les résultats suivants :

1. **Les cellules amiboïdes vacuolaires** (cf. plexus pariétal et central de Calvet) sont constantes, quelconques et à peu près semblables pour

les sept cas choisis. Elles constituent un réseau déformable et précaire dans la cavité dont elles fournissent le liquide filant et sont capables, en outre, de phagocytter des particules et d'accumuler des résidus, généralement sous forme pigmentaire. Elles sont issues, comme les autres catégories cavitaires, de l'ectomésenchyme indifférent sous-pariétal ; les termes de transition diversifiées sont là pour le prouver.

Si nous comparons ces cellules amiboides, uniformément banalisiées, au système homologue étudié précédemment chez des *Alcyonidium* par nous-mêmes (1957) ou par Matricon (1960), nous constatons que, pour ces Alcyonellines, il y a hétérogénéité et, qu'à côté de cellules typiques, il existe localement des éléments plus originaux, à mucus, à sarcocytes, etc., à rôles spécialisés.

2. Les cellules à granulations réfringentes (cf. leucocytes sphérolaires de Calvet) sont très constantes pour nos espèces, analogues partout, ne variant que par leur taille individuelle ou celle de leurs enclaves, à peu près réfractaires aux colorants vitaux, sauf de rares petites vacuoles. Comme l'avait noté Calvet, elles sont très résistantes aux réactifs, même aux techniques histologiques. Il en existe une sorte par espèce, excepté pour *Amathia lendigera* qui en offre une seconde catégorie de faible dimension, à grains petits et anguleux.

Ces cellules sont vraisemblablement présentes chez la plupart des Bryozoaires Gymnolèmes ; nous les avons repérées bien souvent. Toutefois, nous pensons que la généralisation proposée par Calvet doit susciter quelque réserve. Nous référant en effet aux Alcyonellines, nous savons que de telles cellules ne sont qu'épisodiquement décelables et que des espèces en sont dépourvues. Chez *Alcyonidium gelatinosum*, par exemple, les « cellules morulaires » ne semblent être ni leur équivalent, ni celui d'autres éléments cavitaires de Vésiculaires morphologiquement voisins.

Par ailleurs, si nous en avons trouvé d'assez particuliers chez *Nolella dilatata* (Hincks) et *Valkeria uva* (Linné), il ne semble pas en exister chez *Hypophorella expansa* Ehlers.

Une certaine prudence reste donc nécessaire dans l'interprétation et l'assimilation de certains éléments au type indiscutable dit « à granulations réfringentes ».

3. Les autres cellules cavitaires (cf. partiellement les leucocytes vésiculaires de Calvet).

Le titre de ce paragraphe, à lui seul significatif, montre qu'un dénominateur commun, inapte à coiffer la diversité des éléments rencontrés chez les sept espèces, n'aurait pas de sens.

Si, à la rigueur, le terme de « leucocytes vésiculaires » peut regrouper, au sens large, toutes les cellules cavitaires plus ou moins sphériques et libres, il ne rend compte que d'une grossière équivalence morphologique qui ne reflète ni la spécificité des structures ni celle d'activités fonctionnelles, encore inconnues mais à coup sûr multiples.

On peut encore moins ranger sous ce vocable les formes originales de cellules rubanées flottantes mais attachées, ni les réseaux d'unités

étoilées. L'hétérogénéité des éléments est par conséquent marquée, d'une espèce à l'autre, dans la diversité des contours et aspects, dans la plasticité ou la stabilité, le nombre ou le volume des vacuoles, dans les charges en glycogène, en concrétions, en granules, en pigment parfois, et dans les rôles métaboliques.

Le seul caractère commun qui pourrait réunir toutes ces cellules est leur extrême fragilité vis-à-vis des réactifs quels qu'ils soient, les catégories résistantes étant exceptionnelles. Calvet avait souligné ce désagrément et suivi, dans quelques cas, les processus de détérioration. Pour notre part, nous avons reconnu bien des artefacts, examiné leur genèse et conclu qu'une étude histo-cytologique ou histochimique est rarement concevable ou pleinement valable ; seule l'observation sur le frais offre une sécurité et, en tous cas, il faut avoir déterminé dès ce moment, en appliquant des produits *in toto*, la marge de pertes ou d'altérations des cellules et la falsification des images qu'on risque de retrouver par hasard sur les coupes. Cela est vrai en particulier pour les cellules à glycogène, très vulnérables, quelle que soit leur morphologie : sphéruleuses, étoilées ou en guirlandes.

Chaque espèce offre au moins un type cellulaire qui lui est propre, exceptionnellement davantage.

De plus, des cellules sphériques, plus ou moins comparables en apparence, n'exercent certainement pas le même rôle, témoins celles qui contiennent du glycogène (sphéruleuses de *B. imbricata* et *Vesicularia spinosa*, plurivacuolaires de *B. citrina*) ou en sont dépourvues (à concrétions de *B. pustulosa*, à inclusions périphériques de *B. gracillima* et probablement celles à microgranules d'*Amathia lendigera*). De son côté, *B. gracilis* est privée de telles cellules arrondies.

Ainsi sont soulignées des différences frappantes entre deux espèces très voisines : *B. citrina* et *B. pustulosa* ; cette dernière, pour son compte, ne présente aucun élément cavitaire positif aux réactifs iodés du glycogène. On peut rapprocher par contre, pour la richesse des cellules en ce corps, *B. imbricata*, *B. citrina* et *Vesicularia spinosa*. Enfin, les deux *Bowerbankia*, *gracillima* et *gracilis*, ont en commun des cellules à glycogène très particulières, mais les éléments sphériques de la première n'ont pas d'équivalents chez la seconde.

Ces caractéristiques, très utiles pour l'identification actuelle des espèces telles qu'elles sont classées, peuvent risquer, ajoutées à d'autres critères, de remettre en cause certains points d'une systématique peut-être trop rigide.

Summary

Among cavitary cells, two types of them, undoubtedly primitives ones, are to be found in the seven Vesicularines which have been studied, but even, under very similar features, within a great number of various Gymnolemata Bryozoa (amiboid vacuolar cells and cells with refractive granulations). Other ones, being more characterized and diversified are cytologically and metabolically specific. The presence of these ones, on the whole, opposes the Vesicularines against next groups, such as Alcyonellinae. Many of these evolved types accumulate glycogenic loads and the extreme frailty of them all leads to artefacts the Authors have tried to define the aspects and genesis of which.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOBIN, G., 1958 a. — Structure et genèse des diaphragmes autozoéciaux chez *Bowerbankia imbricata* (Adams). (Bryozoaire cténostome, Vésicularine). *Arch. Zool. exp. gén.*, 96, pp. 53-99, 9 Fig.
- BOBIN, G., 1958 b. — Histologie des bourgeons autozoéciaux et genèse de leur diaphragme chez *Vesicularia spinosa* (Linné). (Bryozoaire cténostome). *Bull. Soc. Zool. France*, LXXXIII, pp. 132-144, 4 Fig.
- BOBIN, G. et PRENANT, M., 1954. — Les *Bowerbankia* (Bryozoaires cténostomes) des côtes françaises. *Arch. Zool. exp. gén.*, N. et R., XCL, pp. 73-88, 3 Fig.
- BOBIN, G. et PRENANT, M., 1957 a. — Histogenèse et histolyse de la région péristomiale et de la colerette chez *Alcyonidium gelatinosum* L. (Bryozoaire cténostome). *Ann. Sc. nat. Zool.* 11^e série, pp. 23-48, 16 Fig., 1 Pl.
- BOBIN, G. et PRENANT, M., 1957 b. — Les cellules cystidiennes et les phénomènes d'histolyse et de phagocytose chez *Alcyonidium gelatinosum* L. (Bryozoaire cténostome). *Bull. biol. France-Belgique*, XCI, pp. 203-224, 9 Fig., 1 Pl.
- BORG, F., 1926. — Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. *Zool. Bidrag.* 10.
- BRIEN, P., 1960. — Classe des Bryozoaires (in: Grassé, Traité de Zoologie, V, pp. 1054-1335).
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins, (Thèse, Paris). *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n. s., mém. 8, 488 pp., 13 Pl.
- HYMAN, L.H., 1959. — The Lophophorate Coelomates. Phylum Ectoprocta. (in: The invertebrate smaller coelomate groups. New York, V, pp. 275-515).
- MATRICON, I., 1960. — Etude histologique d'*Alcyonidium polyoum* (Hassal). Caractères structuraux spécifiques d'*Alcyonidium mytili* Dalyell (Bryozoaires cténostomes). *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 359-395, 16 Fig.
- PRENANT, M., et BOBIN, G., 1956. — Faune de France, Bryozoaires (Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes), 60, 398 pp., 151 Fig.