

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET ULTRASTRUCTURALE DE CERTAINES CELLULES SENSORIELLES DE LA PAROI BASALE DU ZOÏDE CHEZ LE BRYOZOaire CHILOSTOME *ELECTRA PILOSA* (L.)

par

Geneviève Lutaud

Histologie et Cytologie des Invertébrés marins,
Université de Paris VI, et Station biologique de Roscoff

Résumé

La coloration vitale des nerfs pariétaux par le bleu de méthylène montre que la ramifications sensorielle distale s'étend jusqu'à la face basale de la loge chez *Electra pilosa* (L.). A l'origine de chaque fibre nerveuse se trouve une cellule dont le processus renflé s'insère entre les cellules de l'épithélium pariétal et adhère aux assises anhistes de la paroi. L'étude ultrastructurale du processus cellulaire montre que celui-ci présente une bordure de larges microvilloïtés au contact de la cuticule et contient un corps central constitué par un enchevêtrement de microfilaments qui s'organisent en travées fibrillaires à la périphérie. Les microvilloïtés contiennent un axe de microfilaments dans le prolongement des fibrillations sous-jacentes. Ces cellules sont interprétées comme des méchanorécepteurs en raison de leur situation profonde à la lisière des cloisons rigides et de la différenciation de leur cytosquelette.

L'hypothèse selon laquelle il s'agit de propriocepteurs enregistrant la position du polypide par rapport aux parois zoïdales est envisagée.

Introduction

La paroi externe de la loge des Ectoproctes et la musculature pariétale sont innervées par les ramifications des grands nerfs périphériques mixtes qui suivent la gaine tentaculaire depuis le ganglion cérébral à la base du lophophore jusqu'à l'orifice zoïdal (Marcus, 1926 ; Graupner, 1930 ; Bronstein, 1937 ; Lutaud, 1971 et 1977 a). Chez les Chilostomes, les nerfs de la gaine tentaculaire se subdivisent au sommet de celle-ci en trois couples de ramifications sensorielles et motrices : les branches vestibulaires ou diaphragmatiques, les branches operculaires et les branches pariétales (Fig. I, 1). Les muscles de l'ovicelle endozoéciale de *Flustra papyracea* (E. et S.) (syn. : *Carbasea papyracea*), qui appartiennent à la série des muscles pariétaux du zoïde, sont innervés par une ramifications supplémentaire qui diverge probablement de la racine des nerfs pariétaux (Lutaud, 1976).

Les ramifications nerveuses pariétales atteignent la paroi frontale de la loge de part et d'autre de l'orifice, en longeant les ligaments pariétaux vaginaux ventraux de la gaine tentaculaire. Les branches motrices récurrentes entourent l'area membraneuse frontale et desservent les muscles pariétaux dépresseurs (nerf pariétal moteur). Les branches pariétales

sensorielles (nerf pariétal sensoriel) ont été mises en évidence chez divers Anascophores par coloration vitale au bleu de méthylène ou par imprégnation argentique *in toto* selon Bielschowsky (Lautaud, 1971 et 1977 a). Elles sont constituées de chaque côté par un faisceau de fibres diffuses, divergeant en éventail, dont l'étendue et la différenciation varient avec la structure spécifique de la paroi frontale de la loge : chez *Electra pilosa* (Linné), on distingue des fibres distales qui s'étendent au-delà de l'orifice et des fibres récurrentes qui courent le long du rebord calcifié du gymnocyste et se terminent à la base des épines marginales par des groupes de cellules bipolaires. Chez *F. papyracea*, les fibres distales sont plus courtes et portent des terminaisons cellulaires analogues, groupées en bouquets de part et d'autre de l'orifice ; les fibres récurrentes sont remplacées par un plexus de grandes cellules multipolaires, réparties au pourtour de l'óplesia le long du nerf pariétal moteur (Lautaud, 1976).

La présence de corps cellulaires, électivement colorables par le bleu de méthylène au départ de chaque fibre des nerfs sensoriels vestibulaires et pariétaux, est générale chez les Chilostomes, dans le zoïde fonctionnel comme dans l'hétérozoïde. Chez les Bicellariidae, les ramifications homologues des nerfs périphériques de l'aviculaire portent des bouquets de cellules semblables, réparties dans le bec (branche vestibulaire), dans l'óplesia résiduelle sous la charnière de la mandibule (branche pariétale) et sur la face interne de la mandibule (branche operculaire). Il existe ainsi, dans les régions souples ou calcifiées de la paroi externe et dans le sas du vestibule sous l'opercule normal ou modifié, un équipement sensoriel rudimentaire et diffus, distribué dans des régions précises de la paroi.

La nature de ces cellules, leur relation avec les fibres nerveuses qui les relient au ganglion cérébral du polypide, leur éventuelle différenciation fonctionnelle et les capacités de perception qu'elles représentent n'avaient pas fait jusqu'à présent l'objet d'une étude cytologique. Cependant, certaines terminaisons cellulaires de la branche pariétale ont été recoupées au cours d'une étude ultrastructurale des tissus pariétaux chez *Electra pilosa*, dans une localisation inattendue à la base de la cloison transversale distale de la loge. Après qu'ait été précisé l'emplacement par coupes séries, la répartition de ces cellules particulières et leur raccordement aux fibres distales du nerf pariétal ont été vérifiés par coloration vitale au bleu de méthylène. La structure du processus renflé par lequel elles adhèrent aux assises anhistes de la paroi a été ensuite étudiée au microscope électronique.

Matériel et méthodes

Les colorations vitales ont été réalisées dans les conditions techniques des études précédentes par incubation prolongée des spécimens dans l'eau de mer saturée de bleu de méthylène. En raison de la situation des éléments recherchés à la limite de la paroi basale, les colorations ont été faites sur des colonies d'*E. pilosa* poussant rapidement sur les lobes jeunes de l'algue rouge *Palmaria palmata* (L.), qui adhèrent faiblement au thalle souple et lisse et qu'on peut décoller du substrat sans trop endommager la face

FIG. I
Les terminaisons cellulaires du nerf pariétal
dans la paroi basale de la loge chez *Electra pilosa*

1 : les trois branches du nerf pariétal sensoriel ; 2 : répartition des cellules à processus microvillieux dans la paroi basale de la loge ; 3 : forme des cellules et leur groupement à l'angle distal de la loge ; 4 : structure du processus cellulaire. (1, 2, 3 : d'après nature, colorations vitales par le bleu de méthylène ; 4 : d'après microographies).

cen : amas central ; com : chambre de communication interzoïdale ; c.mv : cellules à processus microvillieux ; cut : trame fibreuse de la cuticule ; fb : zone fibrillaire ; fn : fibres nerveuses ; mit : mitochondries ; mv : bordure de microvillosités ; np. dia : branche diaphragmatique du nerf pariétal sensoriel ; np. dor : branche dorsale ; np. op : branche opésiale récurrente ; nu : noyau ; ret : réticulum granulaire ; tb : microtubules ; ves : enclaves multivésiculaires.

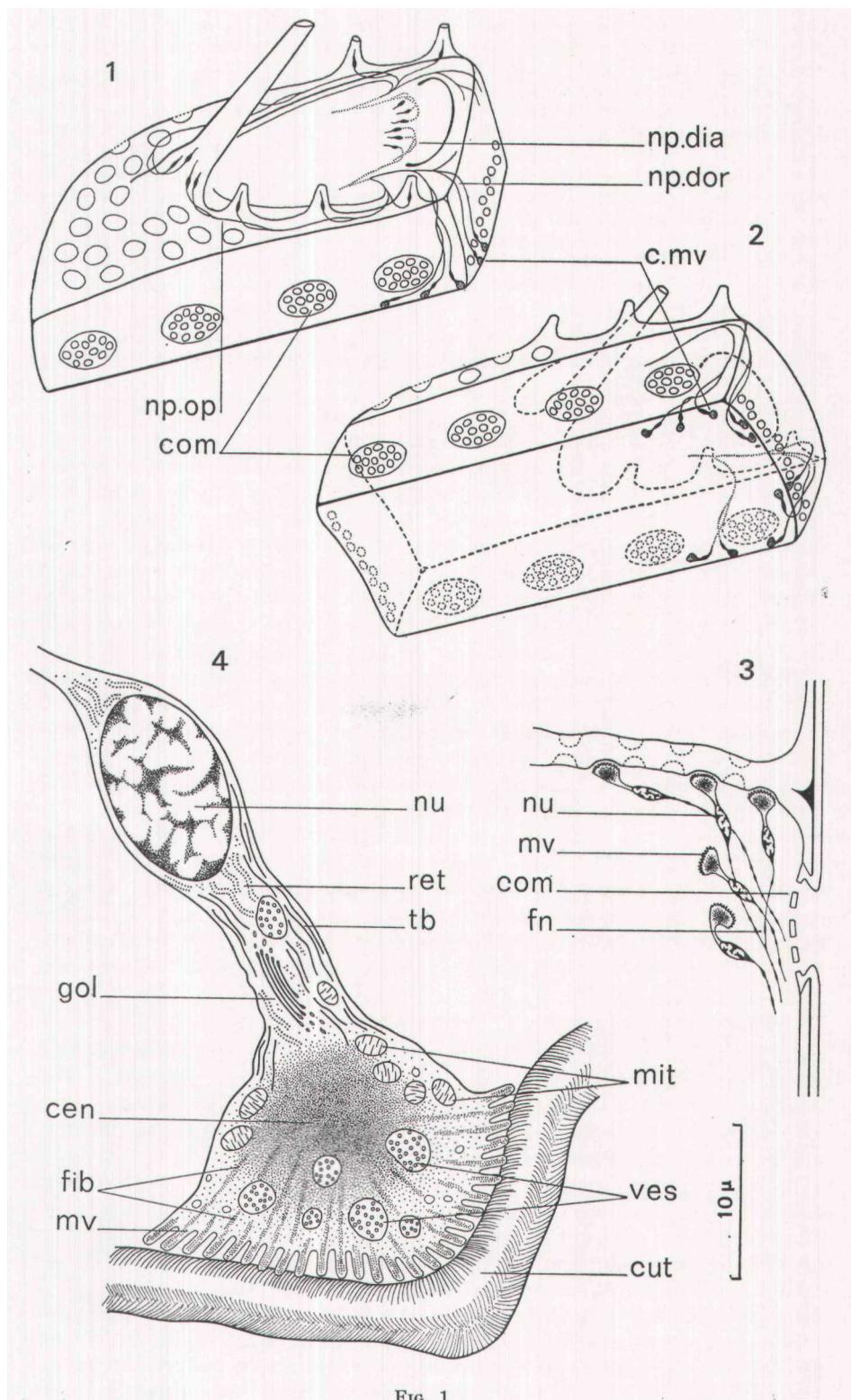


FIG. 1

basale des zoïdes. Les préparations *in toto* ont été fixées et décalcifiées par le molybdate d'ammonium à 10 p. 100, additionné de quelques gouttes de tétr oxyde d'osmium.

L'étude cytologique a été faite à partir de pièces fixées à la température de 4 °C par le glutaraldéhyde à 2,5 p. 100 dans un tampon de cacodylate de sodium 0,4 M, de pH 7,2, ajusté à l'osmolarité de l'eau de mer locale par addition de chlorure de sodium. Après décalcification par l'E.D.T.A. et imprégnation dans le tétr oxyde d'osmium à 1 p. 100 dans le tampon, les pièces ont été incluses dans un mélange épon-aráldite et coupées au rasoir de verre. Les coupes de la région distale de la loge, tangentielles à la face basale de celle-ci et séries dans la mesure du possible, ont été colorées par la méthode acétate d'uranyle-citrate de plomb selon Reynolds et observées aux grossissements directs de 5.000 à 45.000.

Répartition et caractères morphologiques des terminaisons cellulaires basales du nerf pariétal

Le bleu de méthylène colore électivement, sur la face basale des colonies d'*E. pilosa*, en même temps que l'ensemble des nerfs poly-pidiens et pariétaux, de grandes cellules en forme d'haltères qui sont réparties dans la région distale de chaque zoïde (Fig. I, 1 et 2 ; Pl. 1, a-e). Observées sur le vivant et sur montages colorés fixés et décalcifiés, ces cellules se rattachent sans équivoque aux fibres divergeantes de la branche distale du nerf pariétal : celles-ci se prolongent dans la paroi externe de part et d'autre de l'orifice jusqu'aux angles distaux de la loge, puis longent la face interne de la cloison transversale et de la région distale des cloisons latérales pour s'épanouir en deux bouquets cellulaires dans la paroi basale, à la lisière des cloisons. A la base de la cloison transversale, les fibres nerveuses passent entre les rosettes cellulaires qui obstruent les pores interzoïdaux et auxquelles aboutissent les cordons du funicule. Le nombre de ces cellules est variable d'un zoïde à l'autre, dans une même colonie. On en dénombre entre trois et huit de chaque côté : les plus médianes sont inclinées le long du bord basai de la cloison transversale distale (PL 1, a) ; d'autres s'insèrent aux coins de la loge perpendiculairement à l'angle des cloisons et de la paroi basale (PL 1, b, c) ; les plus latérales s'étendent dans la paroi basale le long de la moitié distale des cloisons latérales. Les fibres nerveuses ne s'étendent pas au-delà, dans la région proximale de la loge.

Ces cellules sont plus ou moins étirées ou ramassées et souvent coudées dans leur région médiane rétrécie. Le corps cellulaire où le noyau est clairement visible sur le vivant coloré, se prolonge par un collet étroit qui s'évase pour former une ampoule adhérant comme une ventouse aux couches cuticulaires ou calcifiées de la paroi basale ou de la cloison transversale (Fig. I, 3). Il arrive que cette ampoule soit partiellement encastrée dans une encoche déprimée de l'assise calcifiée à la base de la cloison (PL 1, e). Le diamètre de l'ampoule dont le volume est égal ou supérieur à celui du renflement nucléé, est de l'ordre de 10 um. La longueur totale du corps cellulaire et de son prolongement est en moyenne de 25 à 30 µm sur le vivant. Cette ampoule distale est parfois colorée par le bleu de méthylène dans une teinte métachromatique rougeâtre. Elle contient un corps sphérique de faible colorabilité au centre d'une aura claire qu'entourent des granules colorés dans la teinte orthochromatique. Ces cellules diffèrent

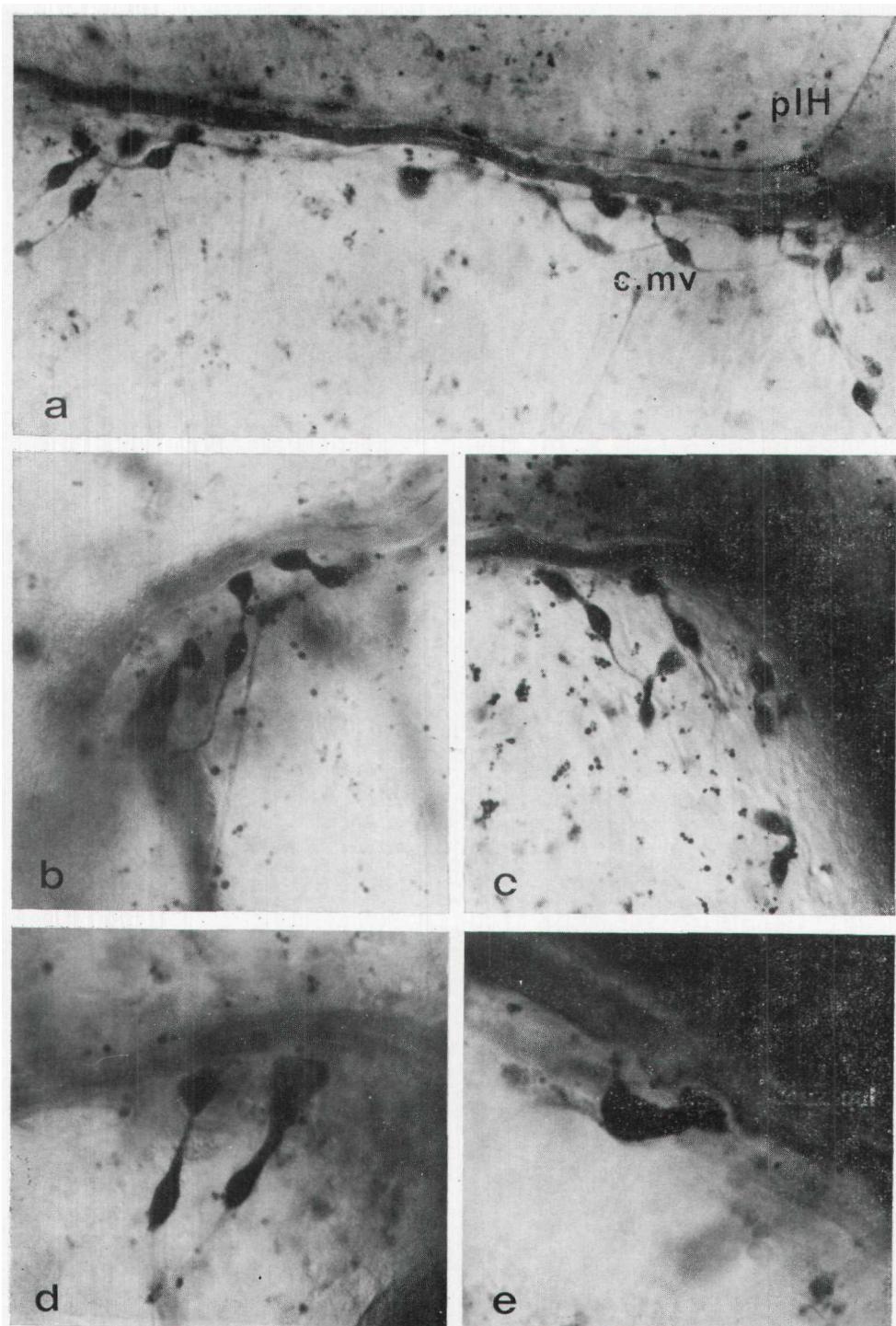


PLANCHE 1
*Les cellules colorées par le bleu de méthylène
dans la paroi basale de la loge*

a : répartition à la lisière de la cloison transversale distale ; b et c : groupement des cellules aux angles distaux de la loge ; d et e : adhérence du processus cellulaire aux assises anhistes de la paroi. (Sur le vivant, face basale de colonies décollées du substrat ; a, b et c : 1 cm = 25 μ ; d et e : 1 cm = 10 μ .)
c.mv : cellules à processus microvilloux ; pl.H : plexus de Hiller.

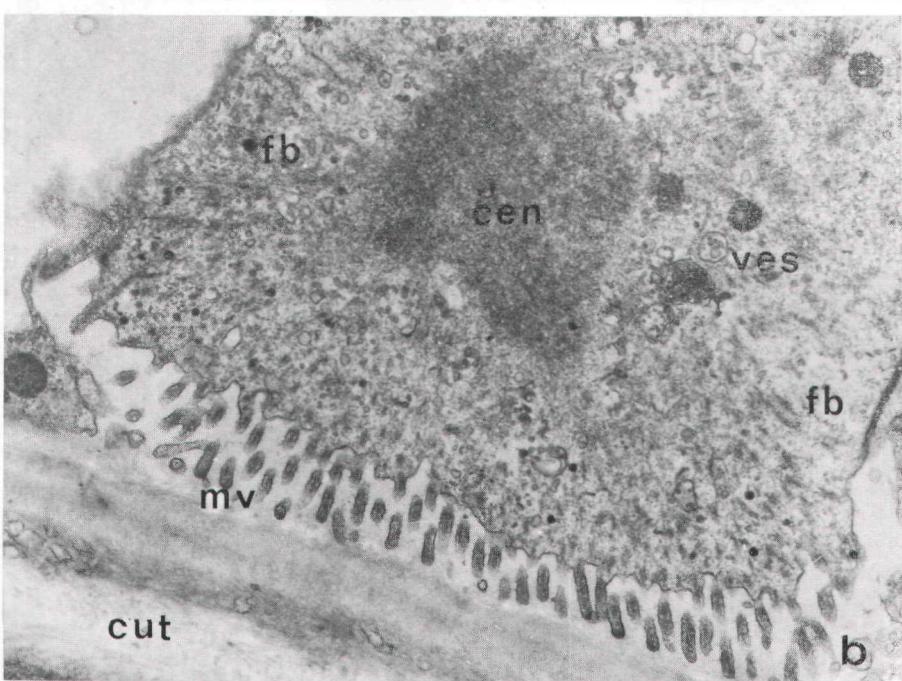
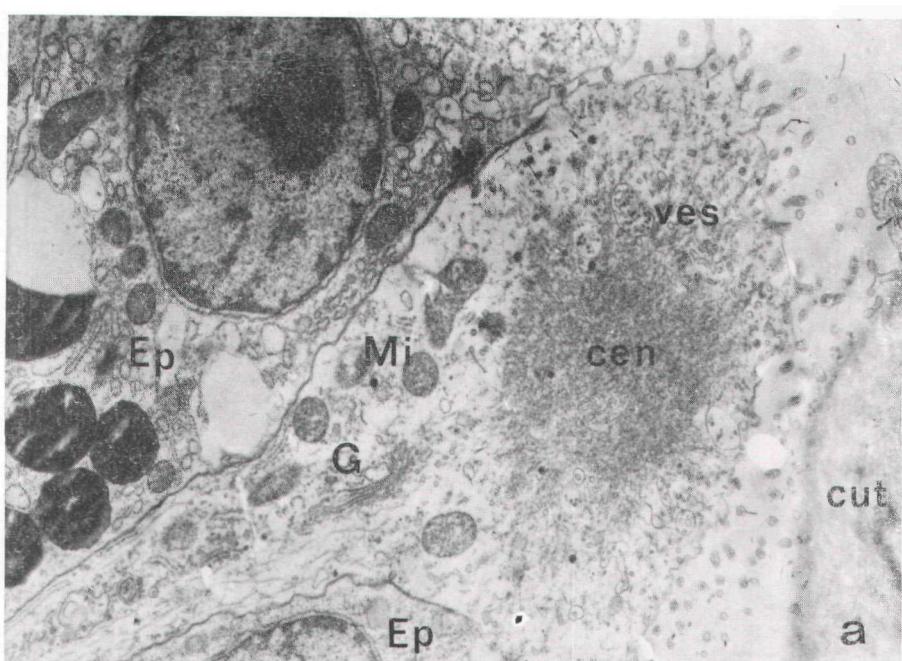


PLANCHE 2

Caractères ultrastructuraux du processus cellulaire

a : coupe axiale du processus cellulaire, x 12.000 ; 1) : le corps central, section axiale, x 16.000.

cen : corps central ; cut : cuticule ; Ep : cellule épithéliale ; fb : zone fibrillaire ; G : appareil de Golgi ; Mi : mitochondries ; mv : microvillosités ; ves : enclaves multivésiculaires ou corps opaques.

par leur processus, des terminaisons cellulaires de la branche vestibulaire sensorielle dont le processus se ramifie en arborisations dendritiques dans les replis du diaphragme, et de celles de la branche pariétale récurrente, au pourtour de l'oplesia, dont le processus effilé s'étend dans les épines marginales.

Ces cellules persistent dans la paroi au moment de la dégénérescence périodique du polypide bien que les nerfs périphériques auxquels elles se rattachent soient interrompus par la résorption de la gaine tentaculaire. Elles présentent une colorabilité accrue dans les loges occupées par des corps bruns. Leur aspect est normal dans les loges occupées par des polypides de régénération. Les modalités du rétablissement de connexions nerveuses entre le ganglion cérébral et la paroi zoïdale au cours du renouvellement du polypide ne sont pas connues. On ignore si les fibres nerveuses pariétales sont remplacées ou si elles présentent une régression temporaire et comment elles sont alors reprises dans les nerfs périphériques du nouveau polypide.

Caractères ultrastructuraux du processus cellulaire

Le processus renflé de ces cellules dont l'inclinaison est variable par rapport aux parois, a été observé au microscope électronique sur des coupes ultrafines tangentielles à la face basale de la loge et perpendiculaires aux cloisons. Le corps nucléé de la cellule, situé sous l'épithélium, est difficile à identifier parmi les tissus sous-jacents. L'ampoule distale s'intercale entre les cellules de l'épithélium pariétal pour s'appuyer directement contre la trame fibreuse de la cuticule à l'angle de la paroi basale ou contre la matrice organique de la couche décallosifiée de la cloison transversale (Pl. 2 et 3). Elle est unie aux cellules épithéliales adjacentes par des jonctions septées et participe ainsi à la cohésion de l'épithélium.

L'ampoule présente une structure remarquable dont les particularités sont, d'une part, une bordure de larges microvillosités au contact des assises anhistes de la paroi zoïdale et, d'autre part, un amas central condensé de granulations plus fines que des ribosomes et de microfilaments qui correspond au corps dense visible sur le vivant. Aucune membrane intracellulaire ne délimite cet amas granulaire au pourtour duquel s'organisent des travées fibrillaires rayonnantes de microfilaments qui soutiennent la bordure microvilloseuse (Pl. 4, a et b). Ces fibrillations sont particulièrement nettes sur les coupes marginales du processus cellulaire.

Les microvillosités couvrent toute la superficie de la cellule qui se trouve au contact des assises cuticulaire ou squelettique de la paroi. Elles paraissent tantôt libres par rapport à celles-ci, tantôt plus ou moins profondément incrustées dans la trame fibreuse de la cuticule (Pl. 3, a). Leur diamètre régulier est de l'ordre de 80 à 100 nm, y compris la membrane limitante. La profondeur des indentations est de l'ordre de 0,5 µm. Ces microvillosités sont donc sensiblement plus larges que celles de l'épithélium de la gaine tentaculaire, du lophophore et du tube digestif. Elles contiennent une armature axiale de microfilaments dans le prolongement des formations fibrillaires qui rayonnent à partir de l'amas central (Pl. 3, b). L'adhérence du proces-

sus cellulaire à la cuticule se traduit sur les micrographies par la tendance des microvilloïtés marginales à s'aplatir contre celle-ci, à la périphérie de la surface microvilloise.

Les mitochondries arrondies sont réparties autour de l'amas central, entre l'évasement du processus cellulaire et la région équatoriale de l'ampoule. Dans le soubassement fibrillaire des microvilloïtés, on trouve encore, tantôt plusieurs vésicules inégales qui sont limitées par une double membrane et contiennent chacune une plage de microvésicules agranulaires, plus ou moins opaques, de 30 à 50 nm de diamètre (Fig. I, 4) tantôt des corpuscules opaques au centre d'un peloton de réticulum lisse (Pl. 3, a et b). Des images intermédiaires suggèrent que cette dernière structure représente un stade de la formation ou de l'évolution des enclaves multivésiculaires.

Entre le renflement nucléé et l'ampoule distale, le collet médian de la cellule présente, en section axiale, l'aspect d'une fibre nerveuse élargie. Il contient d'abondants microtubules longitudinaux qui se dispersent autour de l'amas central lorsque le collet s'évase pour former l'ampoule. Il contient aussi les autres organites cellulaires, soit un appareil de Golgi, des mitochondries, un réticulum granulaire dispersé, des plages de ribosomes, des plages de réticulum lisse et des enclaves vacuolaires sans contenu apparent.

Les fibres qui partent des cellules à processus microvilloux pour se rassembler dans le nerf pariétal ont été recoupées aux deux extrémités des cloisons transversales, à mi-hauteur et au niveau de la rangée basale des pores interzoïdiaux. Elles passent à la base des cloisons entre les pôles turgescents et rapprochés des rosettes dans les intervalles séparant les cellules annulaires qui cernent chaque pore. Elles présentent, en section transversale, l'aspect ordinaire des fibres nerveuses simples et dépourvues d'enveloppe gliale différenciée qu'on recoupe dans la paroi externe au pourtour de l'opésia, entre l'épithélium et son revêtement peritoneal. En raison de l'inclinaison variable du corps cellulaire par rapport à la fibre, il n'a pas été obtenu de coupe axiale qui permette de confirmer si la fibre est réellement l'axone de la cellule comme les images des colorations vitales le laissent présumer.

Discussion

La structure bipolaire de ces cellules, leur groupement en bouquets, au départ d'un faisceau de fibres nerveuses, et leur affinité électrique pour le bleu de méthylène les désignent déjà comme des neurones sensoriels. La situation interstitielle du processus qui prolonge dans l'épithélium un corps cellulaire sous-jacent et son adaptation structurale vont dans le sens de cette interprétation. Mais il est difficile d'imaginer quelles peuvent être les fonctions de cellules sensorielles qui affleurent au contact du substrat hors de portée de l'environnement aqueux. La fonction photoréceptrice étant peu vraisemblable en raison de la localisation profonde de la cellule et de sa structure, il reste à déterminer s'il s'agit de chémorécepteurs ou de méchanorécepteurs.

Les caractères significatifs de ces cellules sont, d'une part, les

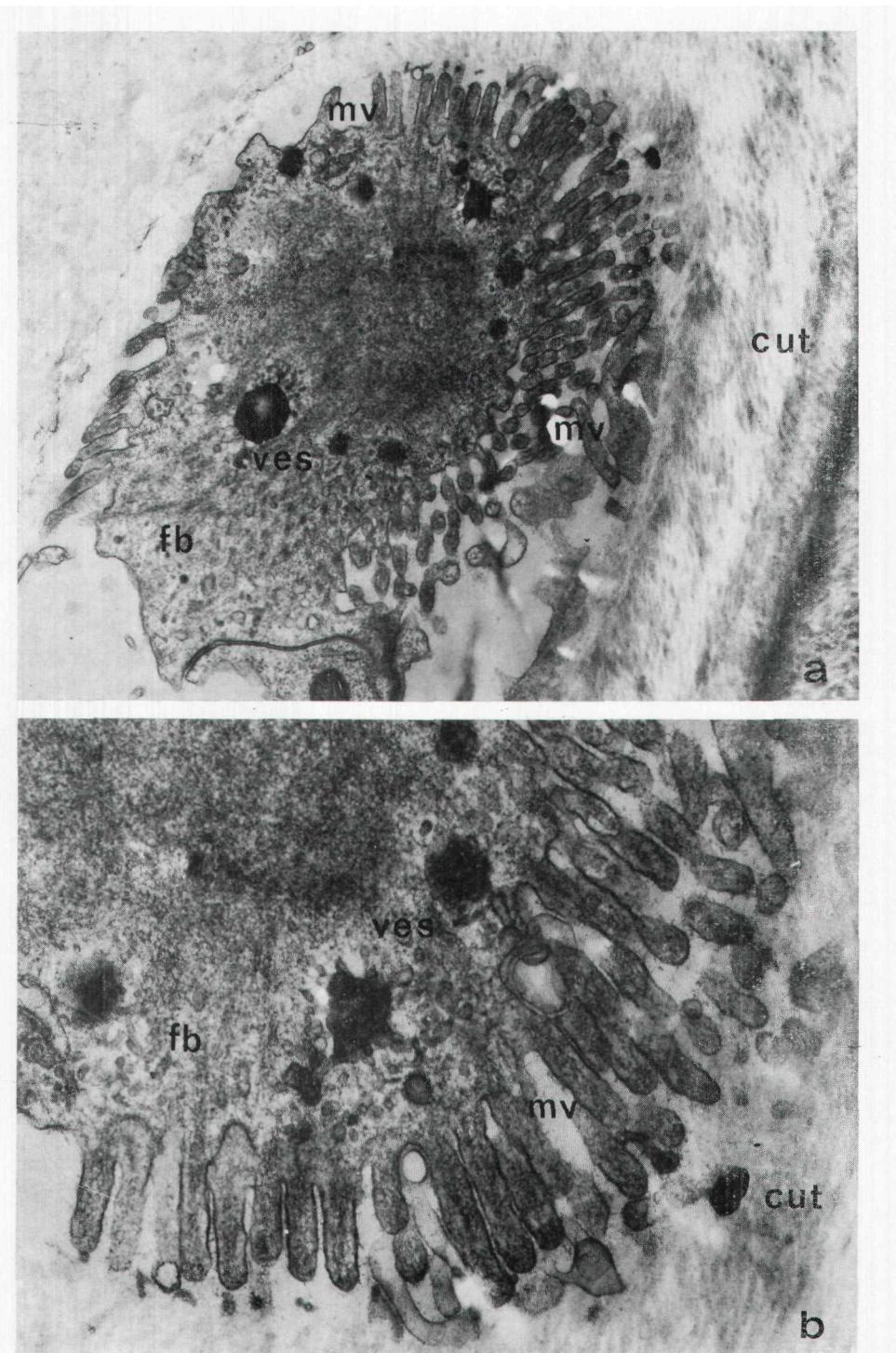


PLANCHE 3
Les microvilloosités

a : la bordure microvillouse, coupe tangentielle à la face basale de la loge, x 20.000 ;
b : détail du même, x 40.000.

cen : corps central ; cut : cuticule ; fb : zone fibrillaire ; mv : microvilloosités ;
ves : enclaves multivésiculaires ou corps opaques.

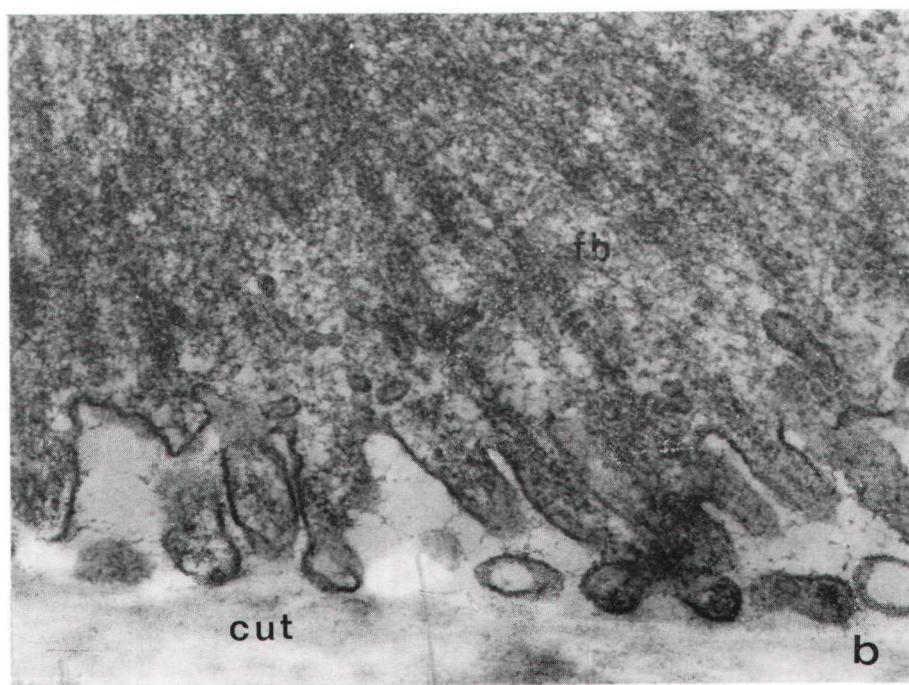
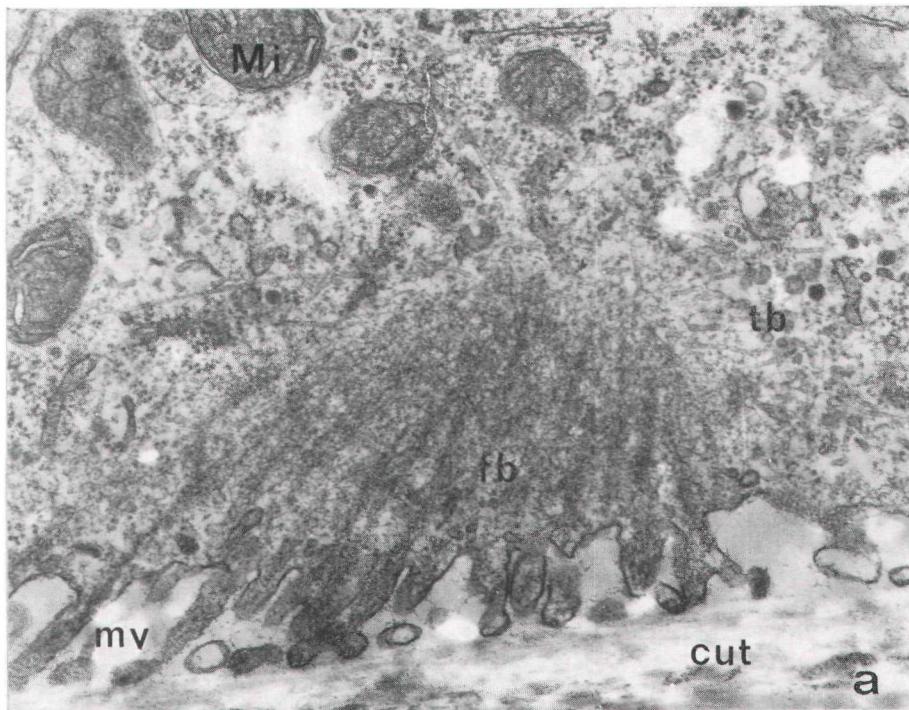


PLANCHE 4

Structures cytosquelettiques du processus cellulaire

a : le soubassement fibrillaire de la bordure de microvillosités, section sagittale marginale, $\times 30.000$; 1) : détail du même, $\times 57.000$.
cut : cuticule ; fb : zone fibrillaire ; Mi : mitoehondries ; mf : microfilaments ;
mv : microvillosités ; tb : rnicrotubules.

microvillosités qui bordent leur pôle distal et, d'autre part, le développement, dans le processus cellulaire, d'un cytosquelette de microfilaments, condensé au centre et fibrillaire à la périphérie.

L'accroissement de la surface membranaire au contact de la cuticule et la formation de multiples enclaves multivésiculaires en arrière des microvillosités évoquent une fonction absorbante. On ne sait rien des échanges qui pourraient avoir lieu entre le Bryozoaire et l'algue à travers la double épaisseur de leurs cuticules accolées. Il n'est pas exclu *a priori* que des chémorécepteurs interviennent dans une certaine perception du substrat par le zoïde fonctionnel. Toutefois, le choix du substrat qui n'est pas exclusif chez *E. pilosa*, intervient au moment de la fixation des larves, et il est peu probable que des chémorécepteurs aient un rôle quelconque dans la croissance encroûtante de la colonie car la prolifération du bourgeon précède la différenciation du zoïde et de son réseau nerveux.

Cependant, les microvillosités qui adhèrent à la cuticule pourraient avoir une autre signification. L'orientation rayonnante des fibrillations qui soutiennent la bordure de microvillosités pourrait indiquer que la cellule est soumise à certaines déformations ou tensions mécaniques. La situation même de ces cellules à la lisière des cloisons rigides et de la paroi basale — dépourvue de dépôt calcique chez *E. pilosa* — près de l'insertion des ligaments pariétaux vaginaux dorsaux de la gaine tentaculaire, évoque une fonction méchanoréceptrice. Compte tenu de la souplesse et de la mobilité du substrat végétal et de la présence d'un corps dense dans le processus cellulaire, il est possible que ces cellules enregistrent des vibrations du substrat. Cependant, l'extension des fibres distales du nerf pariétal jusqu'à la face basale du zoïde chez *E. pilosa* est un caractère spécifique. Il n'en est pas de même chez d'autres Anascophores où les terminaisons cellulaires de la ramification nerveuse homologue se trouvent dans la paroi externe près de l'orifice et de l'insertion des ligaments ventraux de la gaine tentaculaire. L'hypothèse suivant laquelle il s'agirait de propriorécepteurs renseignant le centre cérébral sur la position du polypide à l'intérieur de son carcan cystidial et éventuellement de « stretch receptors » selon le terme de Laverack (1968), est sans doute la plus vraisemblable. Ces cellules et les fibres qui les prolongent sont incluses dans les tissus pariétaux. Elles ne sont pas déformées par les mouvements du polypide dans la courte période qui sépare la coloration des nerfs pariétaux de l'immobilisation du polypide dont les nerfs moteurs et le ganglion sont intoxiqués par le bleu de méthylène. Mais l'extrusion et la rétraction du lophophore provoquent des variations dans la pression interne de la cavité générale, des distorsions des cordons funiculaires et le plissement de la gaine tentaculaire et de ses ligaments qui exercent en permanence des tensions variables sur les assises cellulaires de la paroi.

Summary

Club shaped cells in the basal wall are vitally stained by methylene blue at the distal corners of every zoecium in colonies of *Electro pilosa* (L.), detached from their algal substrate. Stained cells lie at the origin of the diffuse fibres of a distal sensory ramification of the parietal nerves which extends on either side of the aperture and follows the distal partition to reach the basal wall.

The cellular body lying beneath the parietal epithelium is prolonged by a distal process with a swollen ending which is inserted between epithelial cells. Ultrastructural study shows that this swollen ending adheres to the cuticular or skeletal layers of the wall by a microvillous border. It encloses a central body without a limiting membrane, made of thin granulations and microfilaments which are organized into fibrillar strands beneath the microvillous border. Microvilli enclose an axis of microfilaments in the prolongation of the underlying fibrillar strands.

These cells are interpreted as sensory nerve cells from their selective affinity for the nerve stain and their continuity with nerve fibres. They seem to be rather mechanoreceptors than chemoreceptors, according to their internal location at the basal edge of partitions and to the differentiation of their cytoskeleton. The hypothesis that they might be proprioceptors registering the position of the polypide within the zooecium is discussed.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRONSTEIN, G., 1937. — Etude du système nerveux de quelques Bryozoaires Gymnolémides. *Trav. St. biol. Roscoff*, 15, pp. 155-174.
- BULLOCK, T.H. et HORRIDGE, G.A., 1965. — Structure and function in the nervous System of invertebrates. *Freeman and Co, San Francisco and London*, 1395 pp.
- GRAUPNER, H., 1930. — Zur Kenntniss (1er feineren Anatomie der Brvzozen. *Z. Wiss. Zool.*, 136, pp. 38-97.
- LAVERACK, M.S., 1968. — On the receptors of marine invertebrates. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6, pp. 249-324.
- LUTAUD, G., 1969. — Le plexus pariétal de Hiller et la coloration du système nerveux par le bleu de méthylène chez quelques Bryozoaires Chilostomes. *Z. Zellforsch.*, 99, pp. 302-314.
- LUTAUD, G., 1971. — The great tentacle sheath nerve as the pathway of an innervation of the frontal wall structures in the Cheilostome *Electra pilosa* (Linné) in "Living and Fossil Brvzoza", J.P. Larwood ed., *Academic Press, London*, pp. 317-326.
- LUTAUD, G., 1977 a. — The Bryozoan nervous system, in "Biology of Bryozoans", R.M. Woollacott et R.L. Zimmer eds., *Academic Press, New York*, pp. 377-410.
- LUTAUD, G., 1977 b. — L'innervation de l'aviculaire pédonculé des Bicellariidae (Bryozoaires Chilostomes). *Cah. Biol. Mar.*, 18, pp. 435-448.
- MARCUS, E., 1926. — Beobachtungen und Versuche am lebenden Meeresbryozoen. *Zool. Jb., abt. Syst. Ökol. u. Geogr.*, 52 (1), pp. 1-102.
- MILL, P.J., 1976. — Structure and function of proprioceptors in the invertebrates. Chapman and Hall, eds., London, 686 pp
- THORPE, J.P., 1974. — Behaviour and colonial activity in *Membranipora membranacea* (L.), in "Bryozoa 1974", S. Pouyet éd., *Docum Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon, hs. 3* (1), pp. 115-121.
- THORPE, J.P., SHELTON, G.A.B. et LAVERACK, M.S., 1975. — Electrophysiology and co-ordinated behavioural responses in the colonial Bryozoan *Membranipora membranacea* (L.). *J. Exp. Biol.*, 62, pp. 389-404.
- WOOLLACOTT, RM. et ZIMMER, R.S., 1972. — Fine structure of a potential photoreceptor organ in the larva of *Bugula neritina* (Bryozoa). *Z. Zellforsch.*, 123, pp. 458-469.