

# ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET ULTRASTRUCTURALE DU FUNICULE LACUNAIRE CHEZ LE BRYOZOAIRE CHILOSTOME *ELECTRA PILOSA* (LINNÉ).

par

**Geneviève Lutaud**

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

## Résumé

Chez *E. pilosa* et divers autres Chilostomes, le funicule des zoïdes bien nourris présente des ramifications canaliformes, transitoires ou persistantes, emplies de matériaux interstitiels diffus. Le tissu funiculaire est constitué d'une seule catégorie cellulaire dont les caractères ultra-structuraux évoluent au cours de la formation des enclaves lacunaires. Les cellules du funicule sont caractérisées par la richesse de leur reticulum granulaire indiquant qu'elles sont le siège d'une active synthèse de protéines. Les plages lacunaires se forment par libération du contenu de leurs vacuoles dans les intervalles cellulaires. L'observation cinématographique du vivant (noir et blanc, 16 mm) met en évidence le rôle moteur du polypide dont les mouvements agitent le funicule en permanence et brassent les substances interstitielles qui s'accumulent dans les ramifications canaliformes et autour des organes de communication.

## Introduction

Le réseau funiculaire se différencie à partir des assises mésenchymateuses de la paroi du bourgeon, au moment de la formation des cloisons interzoïdiales et de l'individualisation de la zoécie. Sa situation dorsale chez les Chilostomes découle de l'épaisseur et de l'évolution morphogénétique différentes des tissus sous-épithéliaux sur les faces frontale et basale du bourgeon, en relation avec le déplacement phylogénique de l'orifice vers la face ventrale du zoïde. Le funicule adhère à la poche stomacale de la vésicule polypidienne embryonnaire à un stade précoce de son développement. La doublure peritoneale qui couvre toute la surface interne de l'épithélium pariétal dérive de la première assise sous-épithéliale du mésenchyme du bourgeon. La relation exacte du funicule et du peritoneum pariétal de même origine — continuité ou superposition — n'est pas établie. La continuité coloniale du réseau funiculaire est assurée par la différenciation plus ou moins complexe de cellules de communication, groupées par deux en « rosettes », à travers les pores qui persistent dans l'épithélium et l'exosquelette pendant la morphogenèse d'un septum transversal ou qui sont percés secondairement dans les parois accolées des bourgeons

- BOBIN, G., 1964. — Cytologie des rosettes de *Bowerbankia imbricata* (Adams). *Arch. Zool. exp. gén.*, 104 (1), pp. 1-44.
- BOBIN, G., 1965. — Introduction à l'histophysiologie des rosettes de *Bowerbankia imbricata* (Adams), (Bryzoaire Cténostome, Vésicularines). Les ribonucléïnes. *Arch. Zool. exp. gén.*, n. et r., 105, pp. 1-25.
- BOBIN, G., 1971. — Histophysiologie du système rosettes-funicule de *Bowerbankia imbricata* (Adams), (Bryzoaire Cténostome). Les lipides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 112, pp. 771-792.
- BOBIN, G., 1977. — Interzoeal communications and the funicular system. In: "Biology of Bryozoans", R.M. Wollacott et R.S. Zimmer ed., Academic Press New York, pp. 309-333.
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires marins. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, Mem. (N.S.) 8, pp. 1-488.
- GORDON, D.P., 1975. — Ultrastructure of communication pore areas in two bryozoans. Dans: « Bryozoa 1974 », S. Pouvet ed., *Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, H.S. 3 (1), pp. 187-192.
- LUTAUD, G., 1961. — Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* (Linné), Bryzoaire Chilostome. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 91, pp. 157-300.
- LUTAUD, G., 1979. — Etude ultrastructurale du « plexus colonial » et recherche de connexions nerveuses interzoïdales chez le Bryzoaire Chilostome *Electro pilosa* (Linné). *Cah. Biol. Mar.*, 20, pp. 315-324.
- NITSCHKE, H., 1871. — Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. III - Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Fluxia membranacea* (L.). *Z. 1. Wiss. Zool.*, 21, pp. 416-498.
- RYLAND, J.S., 1970. — Bryozoans. *Hutchinson and Co. ed., London*, 175 pp.
- SILÉN, L., 1942. — On the formation of interzooidal communications of the Bryozoa. *Zool. Bidr. Uppsala*, 22, pp. 433-488.

contigus (Banta, 1969 ; Bobin, 1958 à 1977 ; Calvet, 1900 ; Lutaud, 1961). Le funicule est la seule voie possible des échanges trophiques entre zoïdes adjacents ou successifs qu'implique le transfert de ressources énergétiques vers les bourgeons périphériques de la colonie. L'étude de la structure des organes de communication (Bobin, 1958 a, 1958 b et 1977 ; Gordon, 1974) montre qu'aucun passage libre de coelomocytes ou de substances diffuses d'un zoïde à l'autre n'est possible et que tous les échanges de métabolites passent nécessairement par l'appareil filtrant des rosettes.

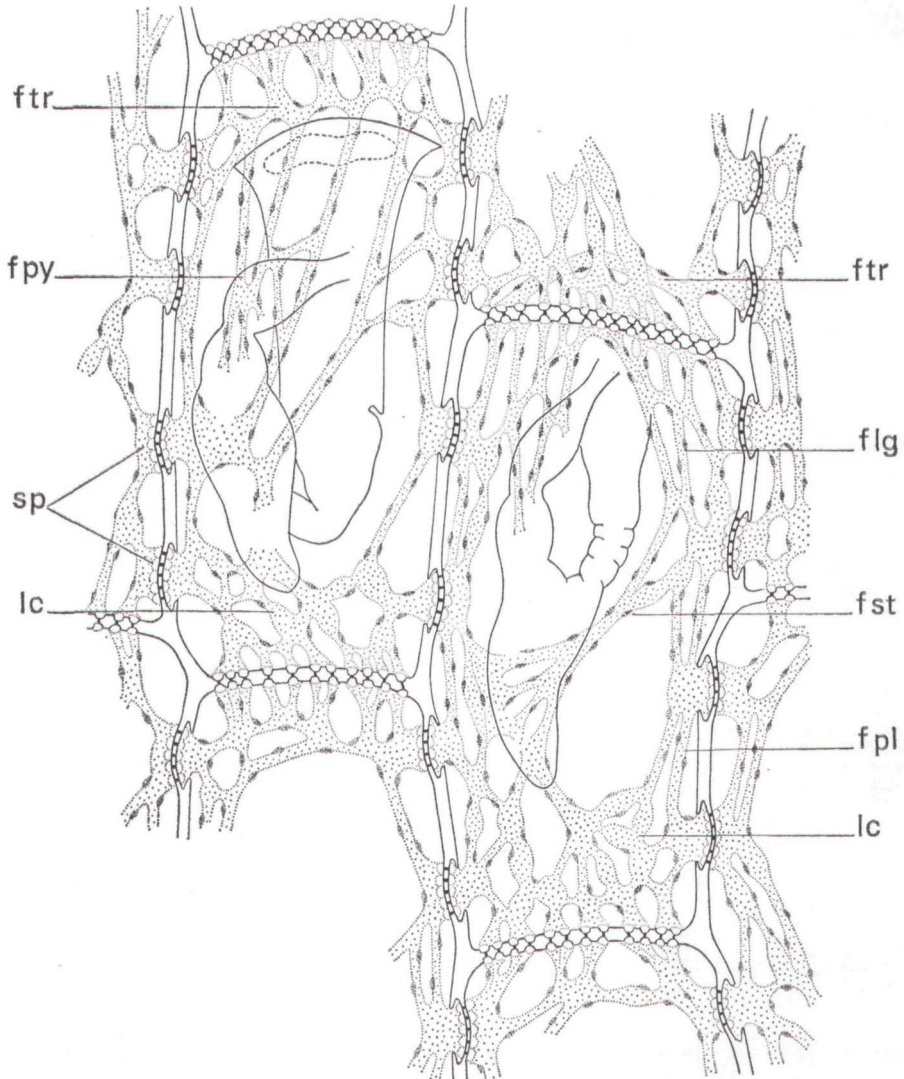


FIG. 1

La répartition du funicule dans la zoécie fonctionnelle chez *Electra pilosa*

f : funicule; flg : ramifications longitudinales; fpl : ramifications périphériques latérales; ftr : ramifications périphériques transversales; fpy : ramifications reliant le pylore aux organes de communication distaux; fst : ramifications stomacales et caecales ; lc : lacunes ; sp : septules.

Les ramifications du funículo se répartissent dans le zoïde adulte suivant certains trajets dominants spécifiques en fonction de la forme et de la spécialisation de la zoécie, de sa place dans les rangées zoïdiales, du mode du bourgeonnement, de la périodicité des organes de communication et des complications secondaires des cloisons interzoïdiales. Chez les Chilostomes à bourgeonnement linéaire, on distingue : 1) un ou plusieurs faisceaux longitudinaux qui relient les pores du septum proximal à ceux du septum distal et enrobent la région dorsale de l'anse digestive du polypide ; 2) des anastomoses qui relient directement les différentes subdivisions de l'estomac et l'ampoule rectale aux organes de communication ; 3) des cordons périphériques qui relient entre elles les plaques perforées (scptules) des cloisons interzoïdiales et qui sont tantôt précis dans leur trajet à la base de celles-ci et tantôt variables et plus difficiles à distinguer des cordons longitudinaux.

Le tissu funiculaire est souple et se déforme sous l'effet des mouvements du polypide. Il est constitué de cellules fusiformes juxtaposées, au cytoplasme basophile et pauvre en inclusions granulaires, qui divergent simplement au niveau des branchements et des anastomoses. Au cours de la vie d'un zoïde, on remarque une évolution du funicule avec l'âge, le cycle de renouvellement des polypides ou les conditions de l'environnement. D'une façon générale, les ramifications funiculaires sont grêles dans les zoécies marginales récentes et s'épaississent progressivement jusqu'aux loges anciennes en voie de dégénérescence au centre de la colonie. Parmi les Anascophores et les Ascophores, on observe chez un grand nombre d'espèces la formation de lacunes transitoires ou persistantes emplies de matériaux diffus à l'intérieur de ramifications tubulaires du funicule. Le cas le plus extrême est celui de *Membranipora membranacea* (h.) où Nitsche (1871) a décrit sous le nom de « funiculi laterales » un canal perennant qui entoure la paroi basale de chaque loge et passe par tous les organes de communication des cloisons latérales et transversales. Ce canal périphérique se forme aux stades précoces de la différenciation des cloisons et des organes de communication (Lutaud, 1961). Ce phénomène de lacunisation du funicule est constamment observé chez un autre Malacostège, *Electra pilosa* (L.) où des enclaves lacunaires variables dans leur volume et leur localisation gonflent la plupart des ramifications funiculaires des zoïdes sains dès que les colonies croissent rapidement dans des conditions nutritives et saisonnières favorables.

#### Matériel et méthodes

L'évolution du tissu funiculaire au cours de la formation des lacunes a fait l'objet d'une étude ultrastructurale chez *Electra pilosa*. Les pièces ont été fixées dans une solution de glutaraldéhyde à 2,5 % dans un tampon de cacodylate de sodium 0,4 M, de pH 7,2, ajusté à une osmolarité légèrement supérieure à celle de l'eau de mer locale par addition de chlorure de sodium. Les pièces ont été décalcifiées par l'E.D.T.A., postosmiées et incluses dans le mélange epon-araldite.

L'étude topographique du réseau funiculaire chez *E. pilosa* et d'autres espèces communes en Baie de Morlaix a été faite sur le vivant et sur des montages colorés *in toto* par l'hématoxyline (technique de Groat), le carmin aluné, la gallocyanine ou le bleu de toluidine.

L'étude cinématographique des répercussions des mouvements du polypide sur le funicule a été faite à la Station biologique de Roscoff en collaboration avec J. Painlevé et G. Hamon. Les colonies d'*E. pilosa* qu'on peut détacher de jeunes algues souples sans en déchirer la paroi basale, ont été maintenues sur des lamelles de verre assurant la rigidité des parois sur lesquelles s'appuie la musculature. La survie optimale des colonies détachées de leur substrat naturel est de l'ordre de 8 heures, la durée des prises de vues aussitôt après l'intervention n'ayant pas excédé 4 heures. Les séquences ont été filmées en accéléré à travers la paroi basale et le substrat transparent au rythme d'une image toutes les 4 secondes ou toutes les 18 secondes pour suivre l'évolution lente de lacunes, et de 8 images par seconde pour amplifier les mouvements du polypide. Les principales images ont été projetées à la V<sup>e</sup> Conférence de l'International Bryozoology Association (1980).

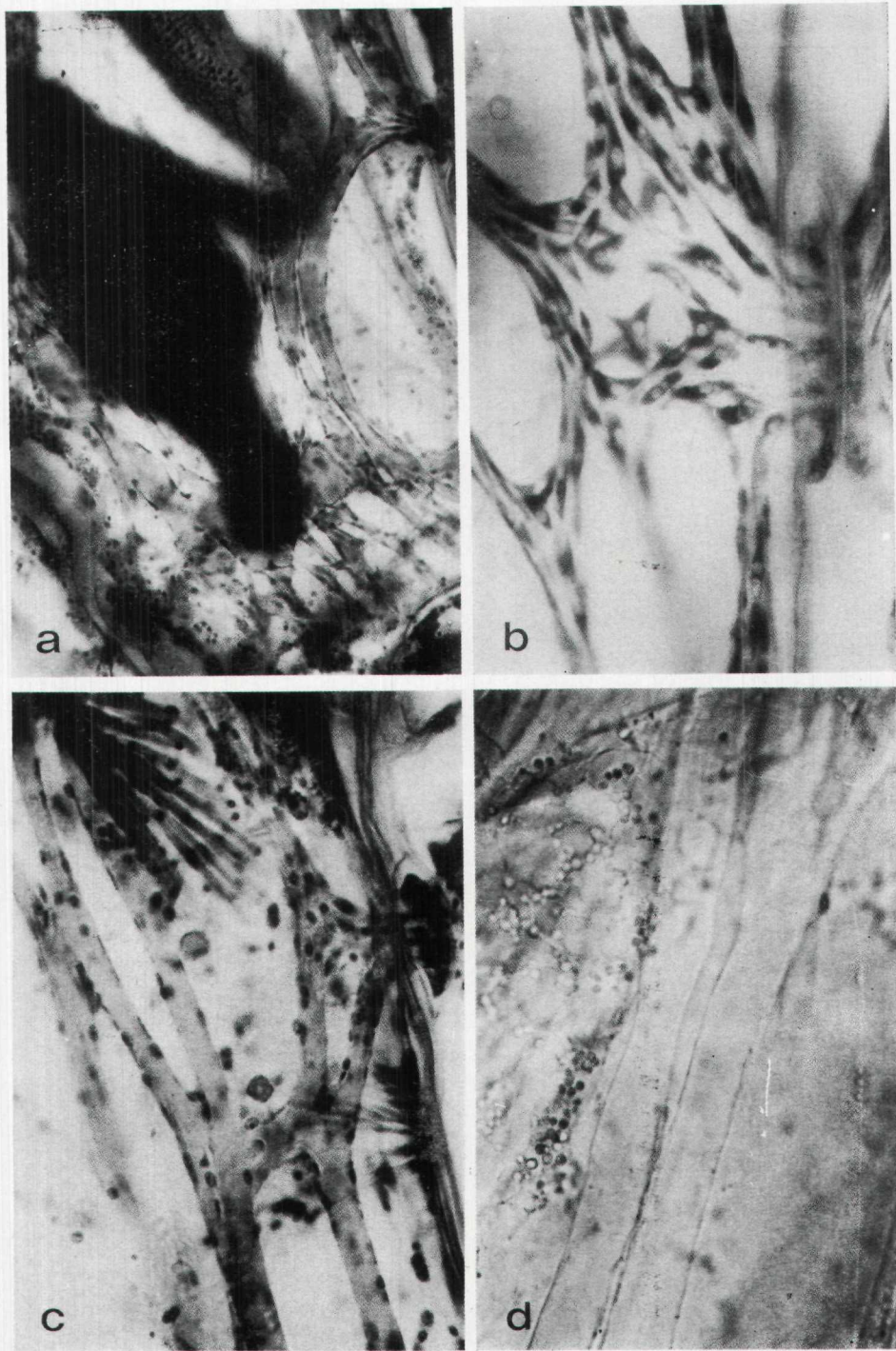
## RECHERCHES ET RÉSULTATS

### La répartition du funicule dans le zoïde fonctionnel

Chez *Electra pilosa*, deux faisceaux de ramifications funiculaires longitudinales qui reposent sur la paroi basale et qui sont reliées par des anastomoses secondaires, traversent la loge d'une cloison transversale à la suivante (Fig. 1). En raison de l'asymétrie du polypide, un seul de ces deux faisceaux longitudinaux s'attache directement à l'anse digestive. Toutefois, la région caecostomacale est reliée aux chambres de communication distales de la cloison latérale opposée par une épaisse travée de funicule qui traverse obliquement la cavité générale. Les parois du pylore et de l'ampoule rectale sont unies aux septules distales de la même cloison et aux pores de la cloison transversale distale ou aux cordons qui y aboutissent par des ramifications plus fines, mais constantes. Les cordons périphériques qui vont d'une septule à l'autre sont variables et souvent peu distincts des ramifications longitudinales. On observe généralement deux branches transversales dans les régions proximale et distale de la loge qui relient les septules proximales et distales des cloisons latérales opposées.

La répartition du funicule dans la zoécie adulte est déterminée par la distribution spécifique des organes de communication. Selon le schéma proposé par Silén (1944), les chambres de communication des cloisons intersérielles seraient des bourgeons latéraux inhibés par la présence des lignées zoïdiales adjacentes. Banta (1969) a décrit comment la cuticule des parois accolées des bourgeons adjacents est d'abord dissoute au niveau de l'ébauche d'une septule, puis remplacée par la sécrétion secondaire d'une plaque perforée. Dans les espèces où les loges sont disposées en quinconce, chaque nouveau zoïde for-



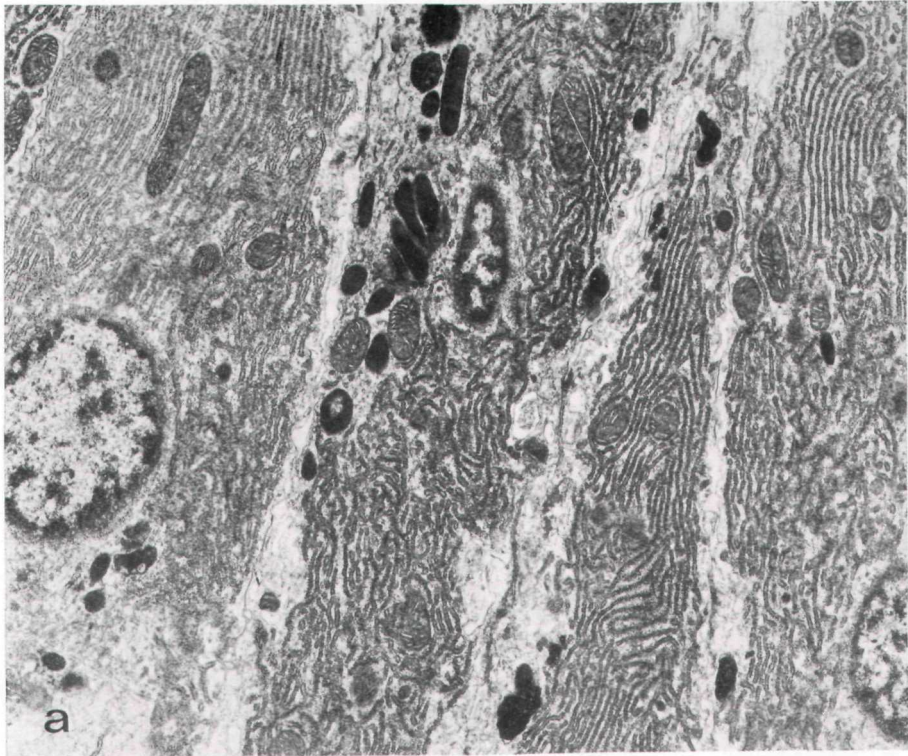


G. LUTAUD

PLANCHE I  
*Electra pilosa*

Les ramifications tubulaires du funicule

a: funicule lacunaire dans la région proximale d'une zoécie fonctionnelle, X : 200; b) : structure du tissu funiculaire et insertion sur une septule, X : 750 ; c : ramifications tabulaires longitudinales et périphériques, X : 400 ; d : aspect des ramifications tubulaires sur le vivant, X : 750. (a, c : colorés in toto par l'hématoxyline ; b : coloré par le bleu de toluidine).



G. LUTAUD

PLANCHE II  
*Electro pilosa*

L'activité métabolique du funicule

a : le reticulum granulaire, section sagittale d'une ramification pleine, X : 9.500 ;  
b) : l'appareil de Golgi, X : 15 000.

nierait dans sa région proximale une ou deux paires de septules proéminant dans la région distale des zoïdes adjacents. C'est le cas chez *E. pilosa* lorsque l'alternance des loges est régulière, mais le nombre et l'orientation des chambres de communication peuvent varier lorsque cette alternance est perturbée. Les pores de la cloison transversale ne sont pas groupés comme chez d'autres espèces, mais irrégulièrement alignés à la base du septum. Selon Bobin (1964 et 1965), chez *Bowerbankia imbricata* (Adams), les pôles nucléés des cellules en massue des rosettes autozoéciales seraient situés du côté du zoïde fonctionnel et sur la face proximale du septum dans les rosettes stolonales. Chez *E. pilosa*, le pôle nucléé des cellules de communication est généralement situé du côté convexe des plaques perforées latérales et sur la face distale des cloisons transversales (Lutaud, 1979). Toutefois, cette orientation n'est pas stricte et il n'est pas rare de trouver des rosettes d'orientation contraire dans les différents pores d'une même septule et, quelquefois, des rosettes dont les cellules jumelles ont une orientation inverse.

Le phénomène de lacunisation du funicule atteint son maximum à la fin de l'été en Baie de Morlaix. Dans la plupart des colonies dont la surface dépasse le  $\text{cm}^2$ , toutes les zoécies fonctionnelles, à l'exception des zoécies marginales et des loges anciennes épuisées, présentent alors des ramifications funiculaires tubulaires et turgescentes dont les cellules s'étalent à la périphérie d'une lumière centrale emplie de matériaux diffus (Planche I, a-d). Ces plages lacunaires peuvent envahir l'ensemble du réseau funiculaire d'un zoïde, mais elles sont généralement plus fréquentes et plus volumineuses dans la région proximale de la loge. La lumière des cordons funiculaires tubulaires communique avec les poches lacunaires de même nature qui gonflent leurs insertions sur les plaques perforées et enrobent les rosettes. Le funicule inorganisé des cénozoécies qui terminent les lignées zoïdiales arrêtées et sont dépourvues de polypide, est aussi constitué de ramifications tubulaires lorsque le funicule des loges environnantes est lacunaire. Au moment du renouvellement du polypide, les ramifications qui convergent autour du corps brun sont boursouflées par de volumineuses lacunes qui tendent à se réduire pendant le développement du polypide de régénération. Les lacunes disparaissent en automne dans les colonies qui survivront à l'hiver et bourgeonneront de nouveau au printemps suivant. Elles se résorbent en aquarium dans des conditions de nutrition insuffisantes ou anormales. Elles se raréfient au cours de la gamétogenèse et pendant la maturation des gamètes. Leur contenu disparaît en automne dans les colonies qui survivront à l'hiver et bourgeonneront de nouveau au printemps suivant. Elles se résorbent en aquarium dans des conditions de nutrition insuffisantes ou anormales. Elles se raréfient au cours de la gamétogenèse et pendant la maturation des gamètes. Le contenu des segments canaliformes du funicule, qui est incolore, translucide et apparemment homogène sur le vivant, n'a pas fait l'objet d'une étude histochimique chez *E. pilosa*. Chez *M. membranacea*, le contenu similaire du canal funiculaire périphérique présente sur coupes une réaction P.A.S. positive, avec acétylation réversible, indiquant un fort pourcentage de polysaccharides (Lutaud, 1961).



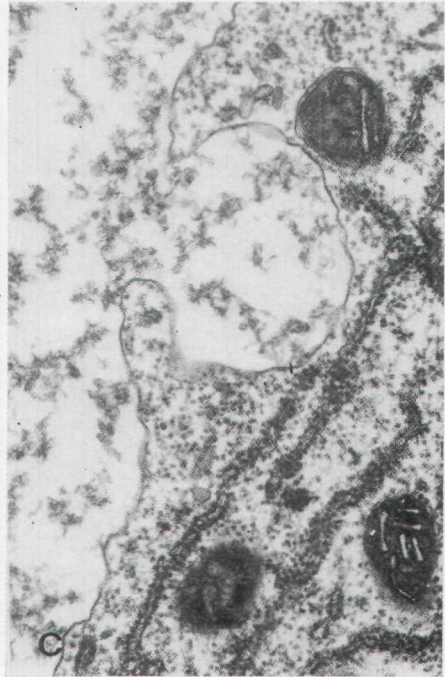
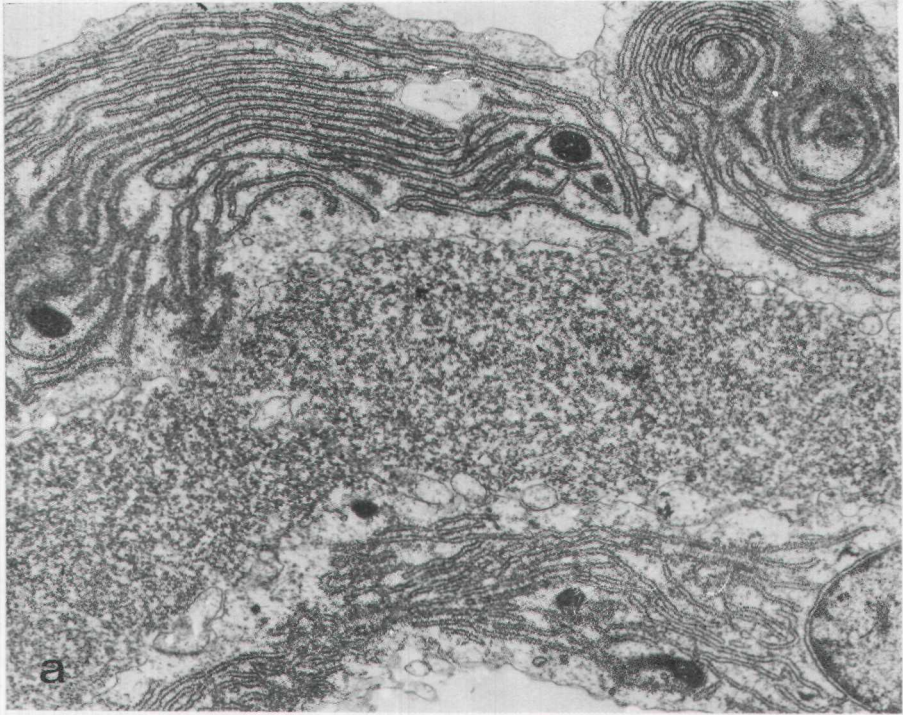
Aspects ultrastructuraux du funicule chez *E. pilosa*

Les micrographies de coupes ultrafines aux grossissements directs de 5 000 à 30 000 montrent l'intense activité métabolique des cellules qui composent le tissu funiculaire et qui diffèrent des cellules diversifiées du péritoneum pariétal par leur uniformité et par l'abondance de leur reticulum granulaire (Planche II, a).

Les cellules du funicule sont unies par des « zonula adherens », visibles en coupe transversale au bords interne et externe des limites cellulaires, et par des zones de rapprochement des membranes qui sont probablement des jonctions gap. Dans les zoécies jeunes, au début de la formation des lacunes, elles présentent un développement maximal du reticulum granulaire dont les couches concentriques envahissent la plus grande partie du cytoplasme (Planche II, a) à l'exception d'une plage autour du noyau où se trouve un appareil de Golgi caractérisé par l'opacité des saccules et des vésicules et par le volume de celles-ci (Planche II, b). Le cytoplasme renferme des globules lipidiques dépourvus de membrane limitante, des corpuscules pseudomyéliniques sporadiques et des mitochondries en bâtonnets orientés dans l'axe longitudinal des cellules. Le cytoplasme est riche en ribosomes libres. Le reticulum lisse est rare. On trouve quelques microtubules longitudinaux dispersés. Chaque cellule contient une ou plusieurs vacuoles dont le contenu diffus floccule dans les conditions standard de la fixation et de l'inclusion des pièces.

Les lacunes résultent de la décharge du contenu de ces vacuoles dans l'espace intercellulaire (Planche III, b, c). Les sections sagittales de segments lubulaires du funicule montrent des vacuoles qui s'ouvrent au bord interne des cellules et communiquent avec la lumière centrale qui n'est pas cloisonnée par une quelconque structure membranaire. Les plages de substances diffuses formées par la confluence des vacuoles de plusieurs cellules sont interstitielles et seulement limitées par les membranes plasmiques des cellules qui les circonscrivent et qu'on peut suivre jusqu'au point où elles se rejoignent et se soudent par une jonction desmosomique au pourtour de la plage lacunaire (Planche IV, a).

Dans les zoécies plus âgées, une partie des ramifications funiculaires où le contenu des lacunes paraît plus condensé, sont formées de cellules dont le cytoplasme clair ne contient plus que les canalicules raréfiés d'un reticulum granulaire résiduel. Il ne s'agit pas d'une autre catégorie cellulaire, mais du stade ultime d'une évolution régressive du reticulum granulaire au cours de l'accumulation de matériaux interstitiels, dont on trouve toutes les étapes intermédiaires dans les différentes régions du funicule d'une même zoécie. Certaines ramifications sont composées de cellules à différents stades d'enrichissement ou d'appauvrissement du reticulum granulaire. Il n'a pas été observé d'image démontrant la présence de deux catégories cellulaires dans le funicule. Toutefois, les sections tangentielles de ramifications qui adhèrent au revêtement péritonéal de la paroi peuvent prêter à confusion. Il n'a pas été trouvé de fibre nerveuse à l'intérieur ou à la surface de cordons funiculaires. Il n'a pas été vu de mitose dans le funicule de zoïdes adultes.



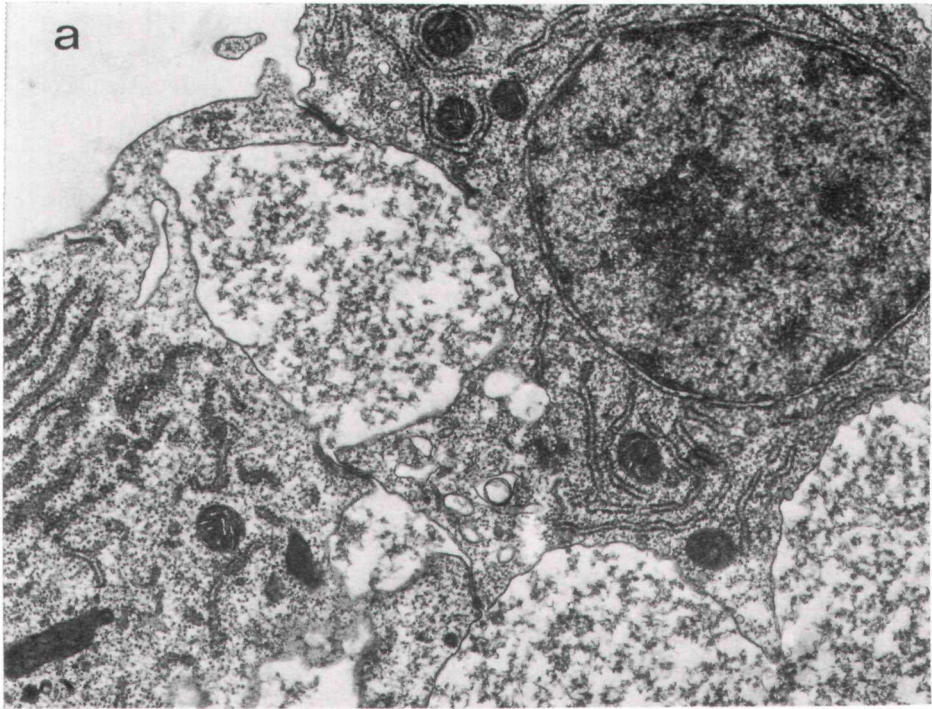
G. LUTAUD

PLANCHE III  
*Electra pilosa*

Le funicule lacunaire

a : section sagittale d'une ramification tabulaire, X : 11 500 ; h : vacuole et intervalle cellulaire dilaté, X : 14 000 ; e : décharge d'une vacuole, X : 35 000.





G. LUTAUD

PLANCHE IV  
*Electra pilosa*

Structure du funicule

a : situation interstitielle des lacunes, X : 18 500 ; 1) : jonctions gap reliant une cellule du funicule au pôle anucléé d'une cellule de rosette, X : 52 000.

Les coupes qui passent par la jonction du funicule avec la région caecostomacale du polypide montrent que les ramifications funiculaires se superposent simplement à l'enveloppe péritoneale de la paroi digestive sans structure de raccordement particulière. L'assise péritonéale qui est composée d'une assise de cellules pauvres en reticulum granulaire demeure nettement distincte des ramifications funiculaires adjacentes.

L'insertion des cordons funiculaires sur les organes de communication est plus complexe. Bobin (1964 et 1965), puis Gordon (1974) ont décrit chez les Stoloniférines une assise limitante de cellules qui circonscrivent une poche lacunaire autour des rosettes. Chez *E. pilosa*, cette assise limitante autour des plaques perforées et de la rangée de pores des cloisons transversales, est constituée de cellules particulièrement riches en reticulum granulaire dans le prolongement des cordons funiculaires qui s'évasent autour des organes de communication. Les micrographies montrent que certaines cellules terminales des ramifications funiculaires et les cellules limitantes s'attachent directement sur les pôles renflés des cellules en rosettes ou, tout au moins, d'une partie d'entre elles. Les travaux de Bobin et de Gordon ont établi que les pôles nucléés et anucléés de celles-ci sont bordés par une frange de microvillosités. Chez *E. pilosa*, ces digitations de la membrane plasmique, dont la section est environ de 500 nanomètres, ne sont pas libres clans la lacune interstitielle environnante, mais s'encastrent dans les replis correspondants de cellules terminales du funicule ou de l'assise limitante (Planche IV, b). Les micrographies à fort grossissement (X 30 000) montrent que les membranes de la cellule de communication et de la cellule funiculaire qui s'y attache, sont étroitement accolées et unies par des jonctions gap caractérisées par leur structure pentalamellaire, qui couvrent toute la surface des digitations. Dans les intervalles, les cellules sont unies par des hémidesmosomes très développés dont les longs filaments, observés par Gordon, s'enfoncent dans les cellules des rosettes. Le reste de la surface membranaire est au contact des substances diffuses interstitielles. D'autres hémidesmosomes unissent entre elles les cellules jumelles d'une rosette. Il n'a pas été vu de jonctions entre les cellules des rosettes et la cellule annulaire qui borde le pore et les encercle (« cincture cell », Banta, 1969 ; Gordon, 1974). Par contre, cette cellule annulaire qui est caractérisée par son réseau serré de microtubules, est unie aux cellules épithéliales voisines par des jonctions septae.

#### Les mouvements du polypide et l'agitation du funicule

L'étude cinématographique du vivant met en évidence les tensions qui s'exercent périodiquement sur le funicule au moment de l'extrusion et de la rétraction du lophophore et, en permanence, sous l'effet des mouvements de moindre amplitude du polypide au repos.

Le déploiement soudain de la couronne tentaculaire après son ascension progressive dans la gaine tentaculaire et l'ouverture de l'opercule, agite l'ensemble des ramifications funiculaires qui traversent la cavité générale et relient l'anse digestive aux parois. L'élon-



gation et le déplacement vers l'avant de l'estomac et de son diverticule caecal, du pylore et de l'ampoule rectale distendent et dévient les ramifications funiculaires qui les relient aux organes de communication, étirent les ramifications proximales en comprimant leurs enclaves lacunaires et contractent celles qui rejoignent les pores de la cloison transversale distale. Par contre, les ramifications périphériques et longitudinales qui n'ont pas d'anastomose directe avec le tube digestif ne subissent que les répercussions amorties des tractions qui déplacent les ramifications transcoelomiques et sont peu perturbées par les mouvements de grande amplitude du polypide. Pendant toute la durée de la prospection du milieu, les contractions de la couronne tentaculaire déployée, les déglutitions de l'oesophage et les ondes péristaltiques qui parcourent l'anse digestive, impriment aux ramifications funiculaires tendues des secousses qui se répercutent jusqu'aux organes de communication. Après la rétraction du lophophore qui agite de nouveau l'ensemble du réseau funiculaire, on s'aperçoit que certaines lacunes se sont déplacées ou ont conflué.

L'étude cinématographique du vivant met en évidence le rôle moteur du polypide dans la circulation des produits du métabolisme. Les différentes régions du funicule sont inégalement remuées par les mouvements du polypide qui résonnent plus directement sur les ramifications transcoelomiques que sur les ramifications pariétales vraisemblablement plus favorables à la stagnation des matériaux interstitiels. L'impulsion mécanique du polypide et, en particulier le mouvement giratoire du pylore, pourraient être un facteur non négligeable de l'orientation du flux des substances transmissibles vers la région distale de la zoécie fonctionnelle, le corollaire étant la stase des réserves à l'intérieur de la loge pendant le renouvellement du polypide. Les tensions et les distortions que les organes de communication subissent en permanence se traduisent dans la structure même et l'intrication des jonctions qui rattachent les cellules terminales des ramifications funiculaires aux cellules des rosettes et dans le cytosquelette tubulaire de la cellule annulaire qui les entoure.

Le déplacement de substances fluides dans des structures canaliformes du funicule est certainement évocateur dans un groupe dépourvu de système circulatoire. Cependant, l'analogie entre le funicule et un système circulatoire s'arrête à son rôle dans le cheminement des métabolites vers les parois et les organes de communication. Les structures canaliformes du funicule qui ne contiennent pas d'hémocytes, sont surtout le résultat de son activité métabolique. Le tissu funiculaire intervient également dans l'équilibre physiologique du zoïde et de la colonie par sa fonction essentielle dans l'assimilation que traduit l'ensemble de ses caractères ultrastructuraux.

Le polypide au repos n'est pas immobile. Il est animé par des ondes péristaltiques intermittentes et par des impulsions de protrusion partielle, suivies de reculs. L'accélération cinématographique à 8 images par seconde met en évidence en l'amplifiant un mouvement d'oscillation perpétuelle du pylore entraîné par les battements de sa ciliature épithéliale qui accompagne le tourbillon hélicoïdal du stylet de déchets (Fig. 2). Cette pulsation rythmée dont la périodicité est de l'ordre de deux secondes, entraîne un léger balancement de l'estomac et du diverticule caecal dont la pointe se rapproche et s'éloigne

alternativement du coude du cardia. Ce mouvement tend et relâche sans cesse les ramifications qui relient le pylore et l'ampoule rectale aux septules voisines et aux pores de la cloison transversale distale. Il s'interrompt par instants lorsque le sens des battements ciliaires s'inverse et au moment de brèves contractions qui dépriment le pylore et poussent le stylet vers l'ampoule rectale.

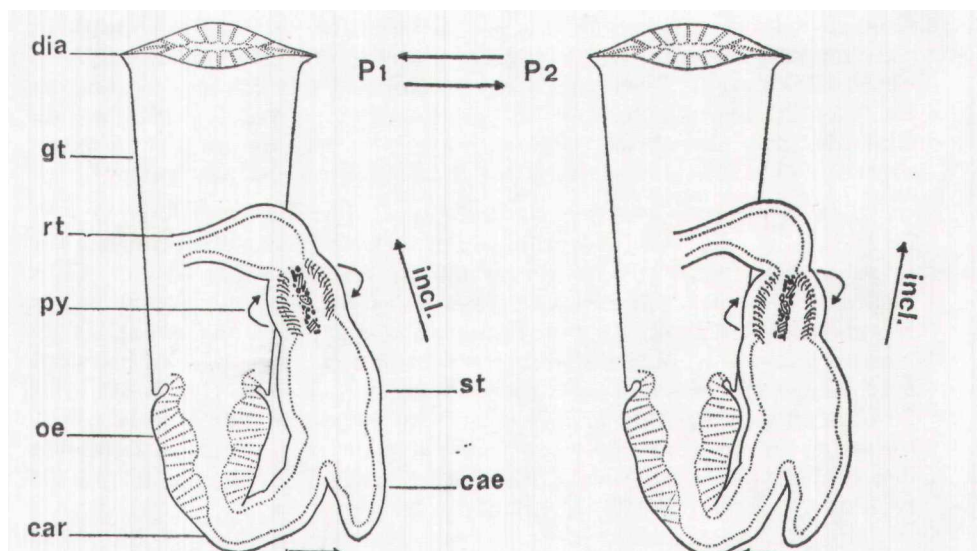


FIG. 2

Le balancement du pylore pendant les périodes de repos du polypide chez

*Electro pilosa*

cae : caecum ; car : cardia ; dia : diaphragme ; gt : gaine tentaculaire ; oe : oesophage ; py : pylore ; rt : poche rectale ; st : poche stomacale ; incl. : inclinaisons alternées du pylore ; P1 et P2 : positions alternées de l'anse digestive.

Les images des chambres de communication à fort grossissement et en accéléré (1 image par 4 secondes) montrent que les tensions importantes ou mineures que subissent les ramifications funiculaires et leurs déviations par rapport aux cloisons déforment la poche lacunaire autour des rosettes et brassent les matériaux diffus qui les enrobent.

L'observation plus accélérée (1 image par 18 secondes) de régions canaliformes relativement statiques, montre une évolution lente des lacunes qui tendent à se dilater pendant les périodes de repos et dans la phase d'inactivité qui précède la formation d'un corps brun.

## CONCLUSION

Le tissu funiculaire est toujours évolutif dans le zoïde fonctionnel. Il est uniformément constitué d'une seule catégorie cellulaire dont les aspects ultrastructuraux varient en fonction de phases d'éla-

boration, de rejet et d'accumulation de substances diffuses dans les intervalles cellulaires, et de régression temporaire ou définitive. Sa principale caractéristique est le développement maximal du reticulum granulaire indiquant qu'il est le siège d'une active synthèse de protéines. Il n'y a pas stockage de réserves intracellulaires comme c'est le cas dans le periloneum pariétal dont les cellules sont diversifiées clans leurs inclusions et leurs caractéristiques cytologiques. C'est un tissu de transit qui transforme les métabolites en matériaux mobiles qui viennent s'accumuler autour des pores interzoïdaux et des cellules qui les traversent. Cette fonction n'exclut pas des échanges à travers les membranes plasmiques et les jonctions entre les cellules du funicule, avec la cavité générale, avec le peritoneum de la paroi digestive et au niveau des rosettes. Le funicule n'est pas innervé.

Les lacunes ne sont pas tératologiques. Par les conditions de leur formation et de leur évolution dans l'environnement naturel chez *E. pilosa*, elles sont le signe d'une activité maximale des zoécies. Elles traduisent surtout un excès de ressources énergétiques fournies par le polypide et les zoécies environnantes par rapport aux capacités de transmission des organes de communication. Ces ressources sont disponibles et consommées dans les périodes de pénurie, lorsque les besoins énergétiques de la zoécie augmentent au moment de la gamétogenèse ou du renouvellement du polypide et lorsque la demande des zoïdes voisins augmente. Elles représentent un moyen simple de régulation de la répartition coloniale des réserves.

### Summary

Well fed zooids of several Cheilostomes accumulate an excess of diffuse substances within transitory or persistent canal shaped strands of funiculus. The natural conditions of the formation of such tubular strands and the general pattern of funiculus in *Electra pilosa* are described.

The ultrastructural study of funicular tissue in *E. pilosa* shows that it is formed of a single kind of cells which are characterized by the abundance of their granular reticulum. Lacunae within tubular strands are interstitial and free to be displaced or fuse. They are formed by the confluence of the vacuoles of the funicular cells releasing their contents into the intercellular space. The granular reticulum undergoes a regressive evolution during the process. Particular gap-junctions between funicular cells and rosette cells have been observed.

Cinematographic observations of living zooids in *E. pilosa* (16mm black and white) shows that funicular strands are constantly strained and displaced, and tractions exerted at the level of the pore-plates by the protrusion and retraction of the lophophore and by more restricted movements of the polypide during its rest periods.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BANTA, w.c., 1969. — The body wall of Cheilostome Bryozoa. II. Interzoidal communications organs. *J. Morph.*, 129 (2), pp. 149-170.
- BOBIN, G., 1958 a. — Histologie des bourgeons autozoéciaux et genèse de leurs diaphragmes chez *Vesicularia spinosa* (Linné), (Bryozoaire Cténostome). *Bull. Soc. zool. France*, 83, pp. 132-144.
- BOBIN, G., 1958 b. — Structure et genèse des diaphragmes autozoéciaux chez *Bowerbankia imbricata* (Adams). *Arch Zool. exp. gén.*, 96 (2), pp. 53-99.