

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DU « PLEXUS COLONIAL » ET RECHERCHE DE CONNEXIONS NERVEUSES INTERZOIDIALES CHEZ LE BRYOZOIRE CHILOSTOME *ELECTRA PILOSA* (LINNÉ).

Geneviève Lutaud

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

Résumé

Les caractères ultrastructuraux du réseau que Hiller (1939) a découvert dans les cloisons interzoidales des Electridae par coloration vitale au bleu de méthylène, confirment que ce réseau est constitué par une chaîne de cellules nerveuses peu différenciées. Le cytoplasme clair des prolongements cellulaires contient des mitochondries caractéristiques et des plages de microtubules semblables aux neurotubules des fibres typiques des nerfs périphériques et polypidiens. Les prolongements de deux cellules successives sont unis par une large surface de contact qui présente à la fois des desmosomes et des jonctions de type « gap ». Les connexions qui établissent la continuité coloniale du plexus à travers un pore de chaque organe de communication du réseau funiculaire ont été mises en évidence par coloration vitale au bleu de méthylène. Chacune comprend, en Heu et place de l'une des rosettes, une cellule intermédiaire, qui présente comme celles-ci une orientation préférentielle dans le sens du bourgeonnement et de la morphogenèse des cloisons.

Introduction

Le réseau que Hiller (1939) a mis en évidence dans les cloisons interzoidales des Electridae par coloration vitale au bleu de méthylène, est interprété comme une disposition topographique particulière du plexus qui existe sous forme diffuse dans la paroi externe de la loge chez les Cténostomes Stoloniférines (Marcus, 1926 ; Lutaud, 1974) et chez les Phylactolaemes (Gewerzhagen, 1913 ; Marcus, 1934). Ce réseau, caractérisé par sa localisation dorsale et son apparente continuité coloniale, a été révélé par le bleu de méthylène ou par imprégnation argentique *in toto* selon Bielschowsky chez plusieurs espèces du genre *Electra*, chez d'autres Malacostèges, chez les Flustridae et chez certains Ascophores peu calcifiés (Lutaud, 1977). C'est vraisemblablement une structure constante de la paroi chez les Chilostomes. L'inventaire des branches pariétales des nerfs périphériques (Bronstein, 1937 ; Lutaud, 1969 et 1977) montre qu'il n'y a pas d'autre voie nerveuse susceptible de transmettre de proche en proche l'in-

formation réciproque entre zoïdes adjacents que suppose la mise en évidence d'activités coordonnées de groupes de zoïdes par des techniques électrophysiologiques (Thorpe *et al.*, 1973) ou par l'observation cinématographique (Winston, IV^e Conférence de l'International Bryozoology Association, 1977).

Le réseau se présente comme une chaîne linéaire de cellules bipolaires qui prend origine au sein du ganglion cérébral du polypide et constitue un filament simple continu à la périphérie de la paroi basale, ou dorsale, de chaque compartiment zoïdial (Fig. I, 1). Les connectifs pairs qui partent du ganglion situé à la base du lophophore vers la paroi, suivent la face dorsale de la gaine tentaculaire et les ligaments pariétaux vaginaux dorsaux qui la rattachent à la base de la cloison transversale distale de la loge. Le trajet du filament pariétal à la base des cloisons latérales et transversales coïncide avec celui des cordons pariétaux périphériques du réseau péritonéo-funiculaire qui assure la distribution coloniale des métabolites. Les filaments pariétaux des zoïdes adjacents sont apparemment reliés par des anastomoses transverses périodiques à travers certains des pores simples ou groupés, percés dans le squelette, auxquels aboutissent les principaux cordons du funicule et par lesquels s'établit la continuité coloniale de ce dernier.

Le réseau découvert par Hiller est interprété comme un circuit nerveux, en raison de son affinité pour les colorants de la fibre nerveuse et de sa connexion avec le centre cérébral des polypides, et comme la voie d'une information collective de tous les zoïdes dans la colonie en raison de sa relation topographique remarquable avec les organes de communication. Il était néanmoins nécessaire d'en confirmer la nature nerveuse par un examen ultrastructural et de vérifier la réalité des connexions interzoïdiales apparentes afin de déterminer s'il s'agit vraiment d'une voie directe de coordination coloniale ou d'un trajet périphérique du zoïde lui permettant éventuellement la perception des variations mécaniques ou physiologiques qui interviennent dans les organes de communication.

Matériel et méthodes

La principale difficulté de ce travail réside dans le repérage sur coupes ultrafines d'une fibre isolée irrégulière dont la section est de l'ordre du micron, parmi les tissus variés et mal connus des assises péritonéales qui doublent la surface interne de l'épithélium pariétal chez les Bryozoaires. L'espèce *Electra pilosa* (Linné), à parois simples, dont les trajets nerveux sont connus avec précision par l'étude anatomique préliminaire, a été conservée comme matériel de base de l'étude ultrastructurale. L'identification du réseau de Hiller sur micrographies a été constamment contrôlée par référence aux nouvelles colorations vitales par le bleu de méthylène faites pour la recherche de connexions interzoïdiales.

Les animaux ont été fixés par le glutaraldéhyde à 2,5 p. 100 dans un tampon de cacodylate de sodium 0,4 M, aux pH 6,8, 7 et 7,2, ajusté à l'osmolarité de l'eau de mer par addition de chlorure

de sodium. Les pièces ont été décalcifiées par l'E.D.T.A. en solution 0,1 M dans le tampon après remplacement du glutaraldéhyde par du saccharose afin d'éviter une variation sensible d'osmolarité. La décalcification intervient entre la fixation et l'imprégnation dans une solution de tétr oxyde d'osmium à 1 p. 100 dans le tampon. Les pièces

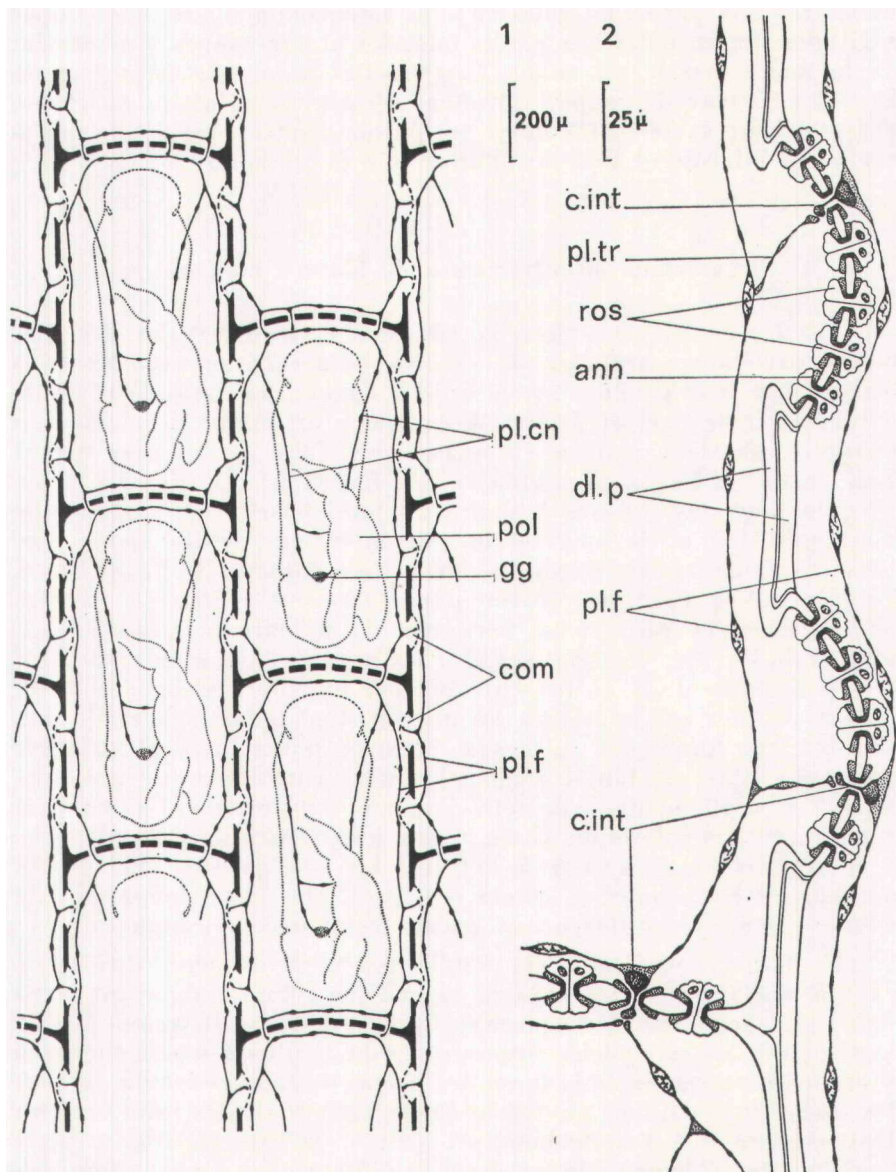


FIG. 1

Le réseau coloré par le bleu de méthylène dans les cloisons interzoïdiales d'*Electra pilosa*.

1 : répartition coloniale du plexus de Hiller ; 2 : interprétation de la structure des connexions interzoïdiales dans les cloisons latérales et transversales.
 com : chambre de communication ; ann : bordure cellulaire du pore (annulus) ;
 c. int : cellule intermédiaire de la connexion interzoïdiale ; dl. p : double paroi latérale ; gg : ganglion cérébral ; pl. cn : plexus, connectifs cérébraux ; pl. f : plexus, filament pariétal ; pl. tr : plexus, branches transversales ; pol : polypide ;
 ros : rosettes.

ont été incluses soit dans l'araldite, soit dans le mélange épon-araldite. Les coupes ultrafines ont été colorées par la méthode acétate d'uranyle-citrate de plomb selon Reynolds.

Le filament pariétal et les connectifs cérébraux du réseau de Hiller ont été observés sur coupes transversales du zoïde, perpendiculaires aux parois latérales et à la gaine tentaculaire, sur coupes sagittales tangentielles aux parois latérales et sur coupes semi-sériées de la moitié basale du zoïde, tangentielles à la face basale de la loge. La réussite de coupes ultrafines sériées est aléatoire en raison des grains de sable inclus entre les parois soudées des zoïdes adjacents qui interdisent l'emploi d'un rasoir de diamant.

Caractères ultrastructuraux du filament pariétal

Sur les coupes des cloisons latérales et transversales, les filaments pariétaux parallèles des zoïdes adjacents se reconnaissent d'abord par leur position symétrique à l'angle des cloisons et de la paroi basale de part et d'autre de la trame organique décalcifiée du squelette, par leur matrice cytoplasmique claire et par leur aspect isolé parmi les tissus environnants (Pl. I, a et b). Le filament passe ainsi le long des cloisons latérales au bord basai des chambres de communication et le long de la rangée irrégulière des pores des cloisons transversales. Il repose sur la face interne de l'épithélium. Vers la cavité générale, il est imparfaitement recouvert par les cellules espacées du réticule péritonéal et affleure par endroits au contact du liquide coelomique. Entre les noyaux des unités cellulaires qui le composent, il se présente comme une fibre unique dont la section variable est inférieure au micron, tout à fait semblable aux plus grosses fibres des faisceaux nerveux polypidiens et périphériques. La fibre est tantôt régulière, tantôt constituée par une succession de renflements et de rétrécissements qui évoquent son aspect moniliforme en coloration vitale et sur les préparations argentiques. A intervalles espacés (100 à 200 μ A), des renflements plus évasés contiennent les noyaux et divers organites. On ne reconnaît pas de cellules adventives différenciées parmi les tissus environnants.

Le filament pariétal a été étudié aux grossissements directs de 5 000 à 45 000. Entre les noyaux, la matrice cytoplasmique est aussi claire que celle des fibres nerveuses typiques du Bryozoaire. Elle contient des mitochondries denses qui sont le plus souvent allongées et groupées au centre de la fibre, des plages de tubules longitudinales, des traces de reticulum granulaire et de rares vésicules sans contenu dense apparent. Les mitochondries sont assez caractéristiques pour être l'un des éléments du repérage du filament à faible grossissement. Les tubules sont plus ou moins abondantes. Elles sont agranulaires. Leur section constante est de l'ordre de 200 Å, y compris leur membrane limitante, c'est-à-dire sensiblement plus étroite que celle des formations du reticulum endoplasmique. Elles sont semblables aux neurotubules des fibres nerveuses typiques (Pl. II, a et b). Il n'a pas été observé de microfilaments. Dans les corps cellulaires, on trouve un appareil de Golgi bien développé près du noyau, un ou

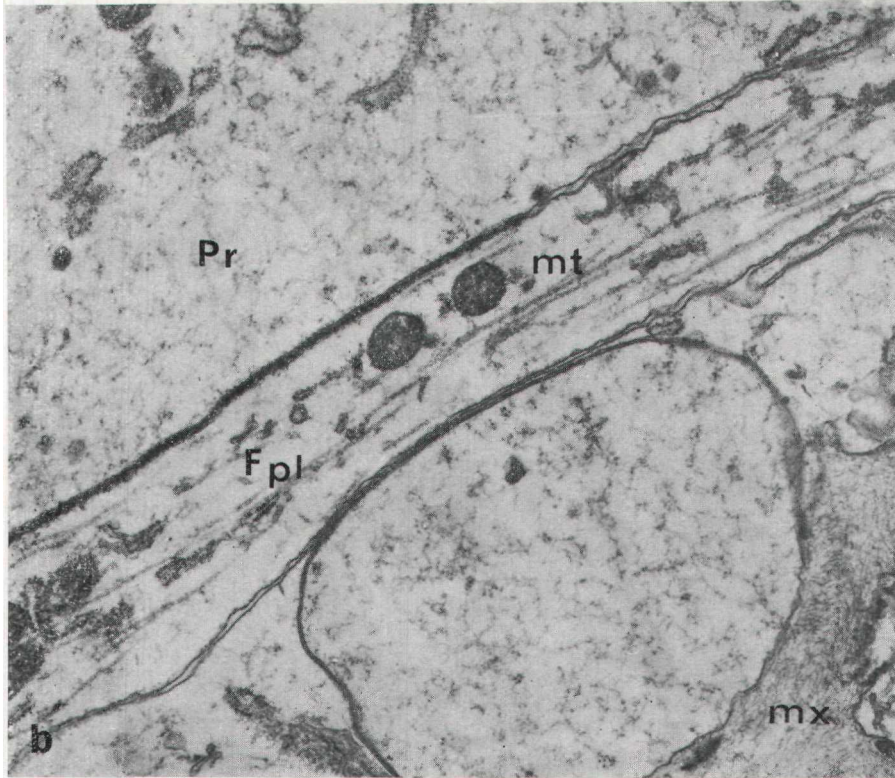
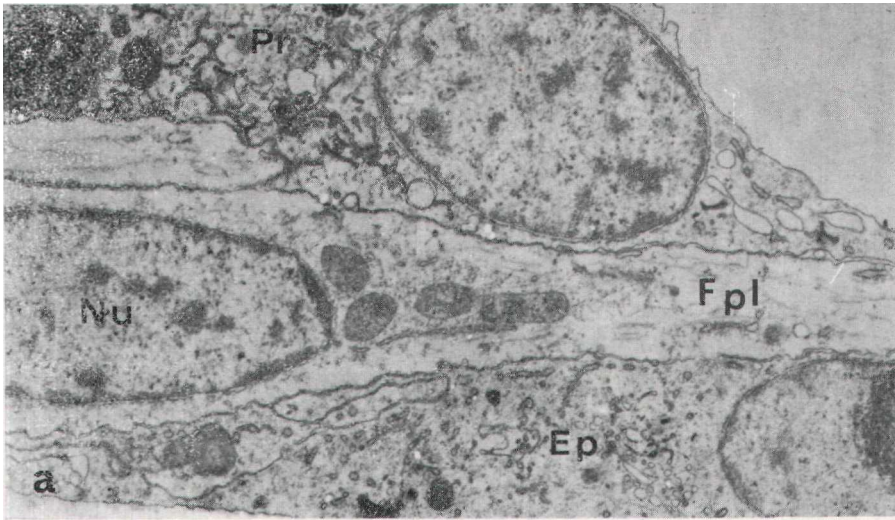


PLANCHE I
Electra pilosa

Caractères **ultrastructuraux** du filament pariétal.

a : situation du noyau dans le filament (X : 12.000) ; **b** : aspect du filament parmi les autres tissus pariétaux (X : 20.000) ; (coupes longitudinales, cloisons latérales).

Ep : cellule épithéliale ; F. pl : plexus de Hiller, filament pariétal ; mx : matrice organique de l'exosquelette ; Nu : noyau ; mt : microtubules ; Pr : cellule péritonéale.

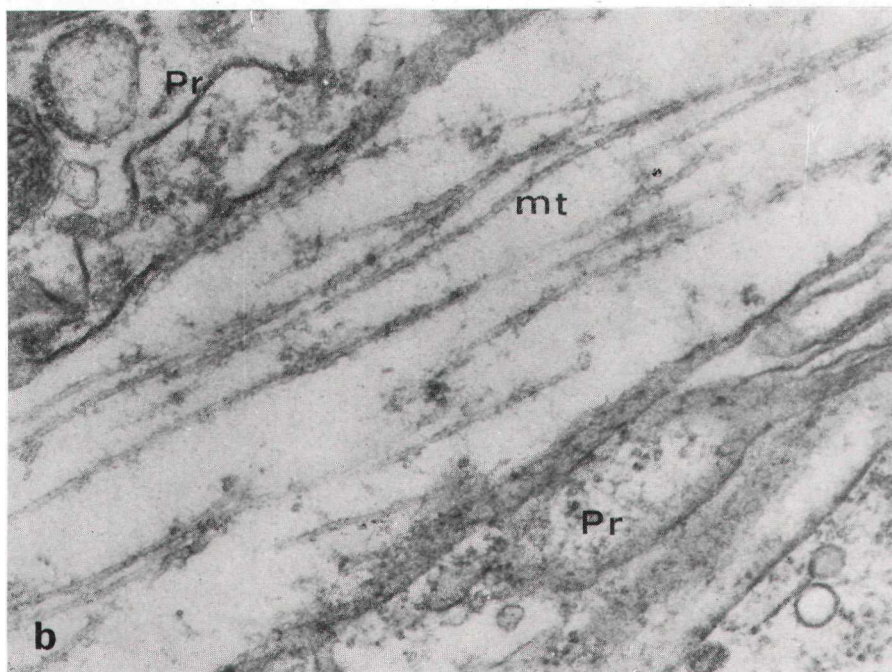
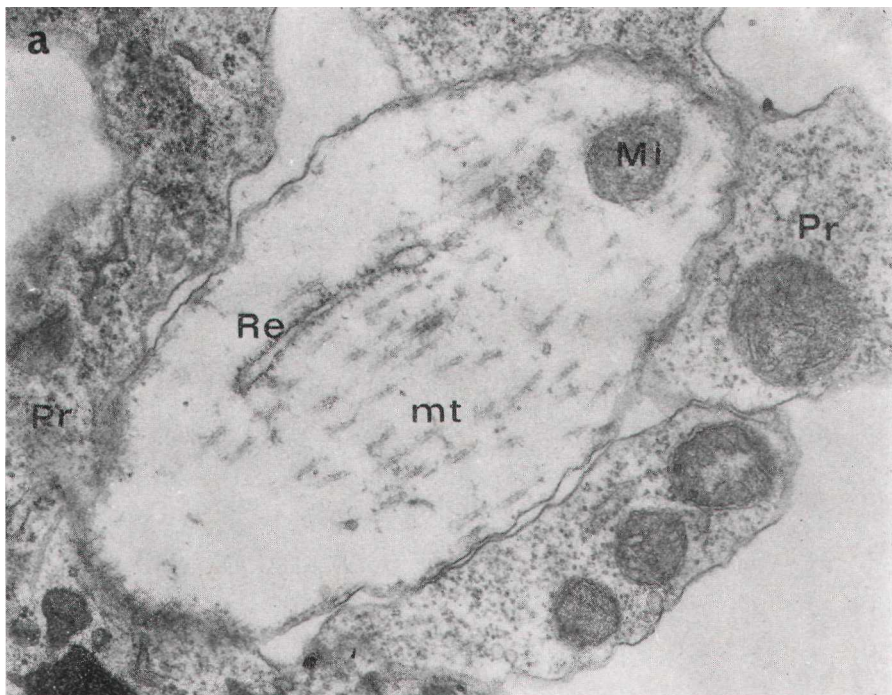


PLANCHE II

Electro pilosa

Caractères ultrastructuraux du filament pariétal : les microtubules.

a : en coupe transversale (X : 38.000) ; b : en coupe longitudinale (X : 58.000).
 Mi : mitochondries ; mt : microtubules ; Pr : cellule périfonéale ; Re : reticulum endoplasmique granulaire.

plusieurs corps multivésiculaires, des plages de microtubules et quelques inclusions de dimensions et de densités variables. Le reticulum granulaire est plus ou moins abondant et se raréfie le long des prolongements cellulaires. Des plages de ribosomes et d'autres granulations de nature indéterminée sont présentés dans les corps cellulaires et à proximité.

Les connectifs qui relient le ganglion cérébral au filament pariétal sont identifiés sur les coupes transversales de la gaine tentaculaire par leur situation dorsale médiane entre les faisceaux pairs des nerfs périphériques qui se dirigent vers la paroi frontale de la loge. Ces connectifs ont la même structure cellulaire que le filament qui les prolonge à la périphérie de la loge sans discontinuité cytologique. Ils sont constitués d'une fibre simple qui présente les mêmes renflements nucléés, les mêmes mitochondries denses et les mêmes microtubules longitudinales. Ils reposent dans la paroi de la gaine tentaculaire à côté des nerfs périphériques qui rejoignent la paroi frontale de la loge, sur la face péritonéale de la lamina collagène qui soutient l'épithélium et le sépare des muscles et du revêtement péritonéal dans les organes polypidiens. Les ligaments pariétaux vaginaux sont des extensions tubulaires des assises collagène, musculaire et péritonéale de la paroi de la gaine tentaculaire, auxquelles l'épithélium ne participe pas. Les connectifs cérébraux du réseau de Hiller sont inclus avec les fibres musculaires dans l'étui péritonéal des ligaments le long desquels ils divergent vers la paroi basale de la loge.

Les jonctions

Les jonctions qui unissent les unités cellulaires successives en un filament cohérent sont rarement recoupées, compte tenu du petit nombre des cellules et de l'extension de leurs prolongements. On les trouve parfois près d'un noyau, ce qui implique une certaine inégalité des prolongements cellulaires de part et d'autre de celui-ci. Elles ont été quelquefois observées sur les coupes longitudinales du filament et présentent un aspect remarquable. Les extrémités de deux cellules successives se juxtaposent sur une large zone de contact en biseau, oblique et sinuose (PL III, a). Cette zone de contact présente deux types de jonctions : 1) tout d'abord, des areas d'étendue variable où l'espace intercellulaire est réduit et opacifié. L'épaisseur totale des zones de rétrécissement, c'est-à-dire la somme des membranes et de l'intervalle cellulaire est de l'ordre de 180 Å. Il n'y a pas de plages de vésicules ou de formations filamenteuses de part et d'autre de ces zones de rapprochement des membranes qui ont l'aspect et la largeur de « gap-jonctions » (PL NI, b). Toutefois, aux plus forts grossissements utilisés (X 45.000), on ne distingue pas de ligne médiane correspondant à l'espace intermembranaire. Une altération des membranes par la décalcification est possible. Les techniques d'identification des jonctions telles que la cryofracture ou le traitement par l'hydroxyde de lanthane n'ont pas été tentées sur ce matériel difficile. 2) D'autres jonctions de structure et de signification fonctionnelle différentes se trouvent au bord du filament et entre les jonctions de type gap. Elles sont constituées par un double épaissement local des membranes sans réduction de l'intervalle cellu-

laire, avec un feutrage filamenteux de **part** et d'autre. Elles appartiennent au type desmosome et jouent un rôle dans la cohésion du filament. On observe encore par endroits des épaississements unilatéraux de la membrane du filament au contact de l'épithélium.

Les branches transverses et leur relation avec les organes de communication du réseau funiculaire

La répartition des pores et des chambres de communication dans les cloisons interzoïdiales est un caractère spécifique. Chez *E. pilosa*, les cloisons transversales sont percées à leur base par une rangée irrégulière de pores. Dans les cloisons latérales, les pores sont groupés dans des plaques circulaires, minces et bombées, dont la concavité ménage dans la double paroi une chambre hémicirculaire appelée septule (Fig. I, 1 et 2). Ces chambres de communication sont interprétées comme des bourgeons latéraux inhibés par la présence préalable des zoïdes voisins dans lesquels ils font hernie (Silén 1942 ; Banta, 1969). L'orientation alternée des chambres de communication dans les espèces où les loges sont disposées en quinconce serait le résultat du développement alterné des bourgeons dans les rangées zoïdiales adjacentes. Chez *E. pilosa*, lorsque l'alternance des loges est régulière, il y a normalement dans la moitié proximale de chaque loge deux paires de chambres de communication qui pénètrent dans la moitié distale des zoïdes adjacents précédents (Fig. I, 1). Chaque pore est cerné par un anneau compact appelé annulus (ou ceinture, Banta, 1969) et obstrué par une paire de cellules en massues (rosette) dont le fin collet traverse le pore. Les extrémités renflées de ces cellules sont bordées de microvillosités et absorbent d'un côté les substances apportées par le funicule et accumulées dans des lacunes autour des rosettes, pour les libérer sur l'autre face de la cloison (Bobin, 1958, 1962, 1964 et 1977 ; Banta, 1969 ; Gordon, 1975). Chez *E. pilosa*, dans les régions jeunes de la colonie, les noyaux des rosettes se trouvent généralement sur la face convexe des plaques perforées et sur la face distale des cloisons transversales, c'est-à-dire du côté du zoïde présumé bénéficiaire.

La section des branches du filament pariétal qui pénètrent dans chaque chambre de communication a été souvent observée sur les micrographies, dans l'enceinte de celle-ci, près de la plaque perforée et au voisinage immédiat de l'une des rosettes. Sur la face convexe de la plaque perforée, le filament passe le long de plusieurs rosettes et s'évase au niveau de certaines d'entre elles. Il n'a pas été observé de jonctions entre la membrane du filament et la bordure microvillose de la rosette proche, ni d'anomalie structurale de celle-ci. Le passage éventuel de la ramification à travers un pore, soit le long du collet d'une rosette, soit par un pore spécial dépourvu de rosette n'a pas été trouvé sur les coupes ultrafines des chambres de communication. Toutefois, compte tenu de la finesse des structures recherchées, la perte inévitable de coupes dans cette région friable de la paroi est trop importante pour que l'on puisse conclure que de tels passages n'existent pas. Accessoirement, les micrographies confirment les résul-

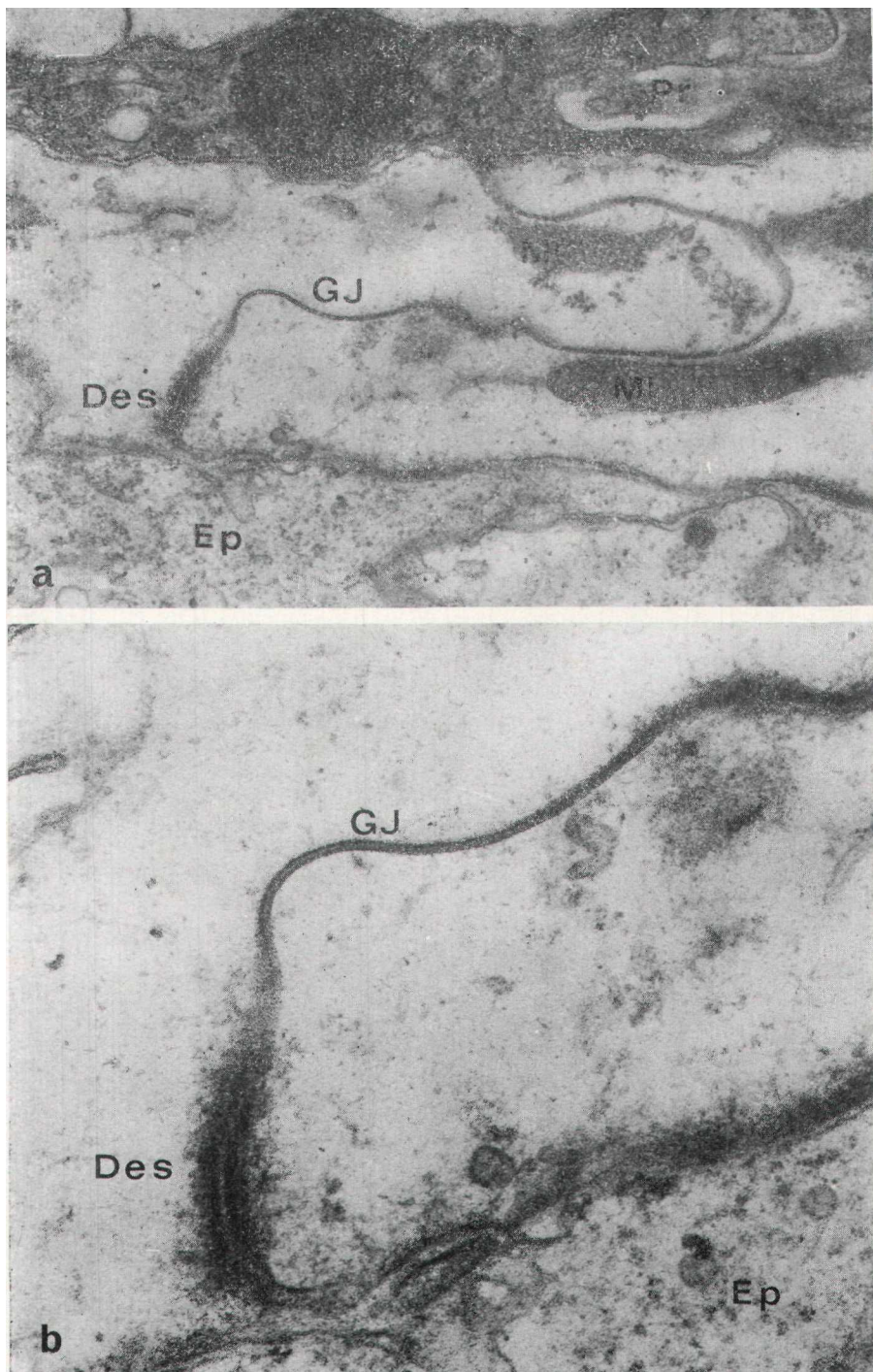


PLANCHE III
Electro pilosa

Cohésion du filament pariétal.

a : zone de contact de deux cellules successives (X : 40.000) ; b : id., détail, les deux types de jonctions (X : 90.000).

Ep : cellule épithéiliaie ; Des : jonction de type desmosome ; GJ : jonction de type « gap » ; Mi : mitochondria ; Pr : cellule péritonéale.

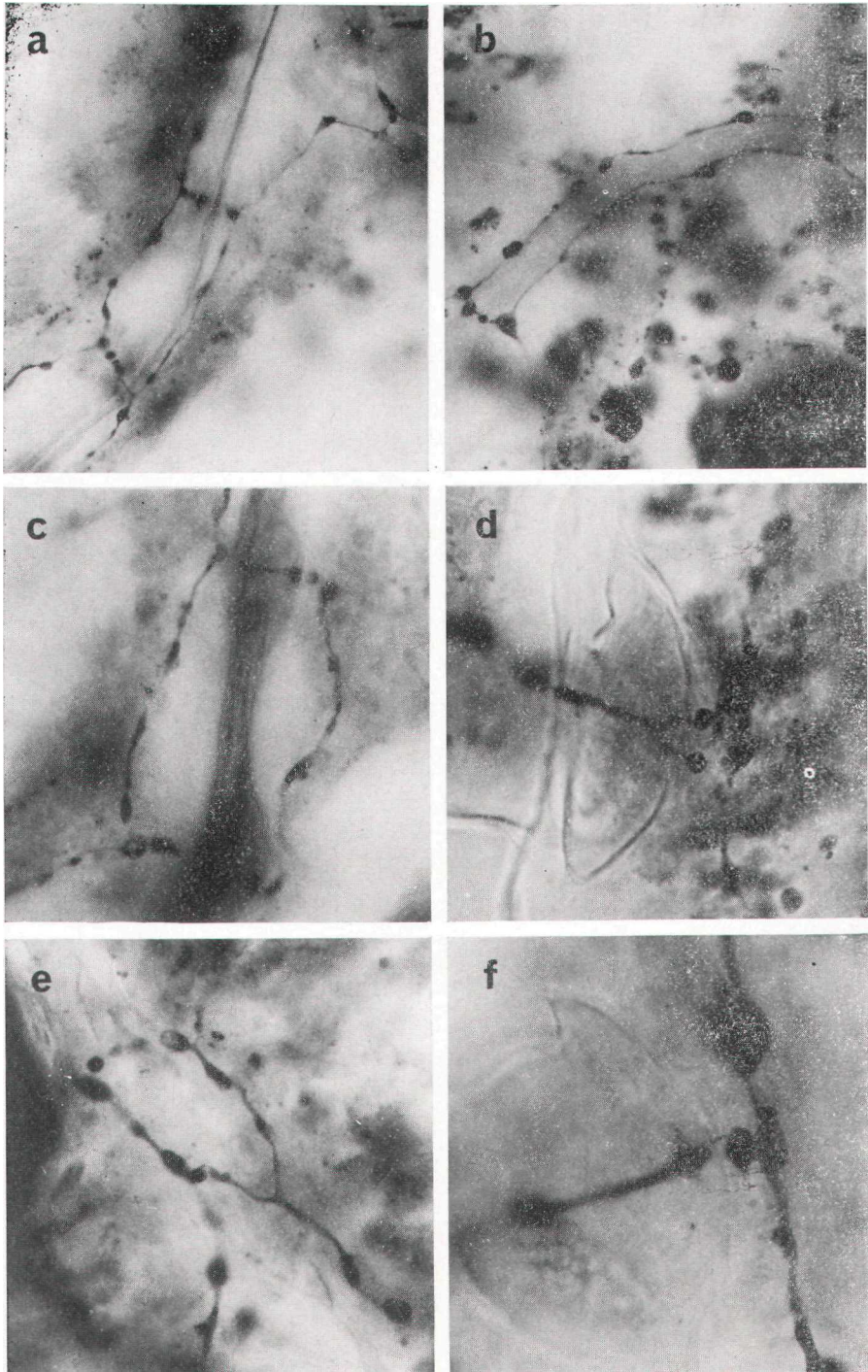


PLANCHE IV

Electra pilosa

Connexions interzoïdiales du plexus de Hiller chez *Electra pilosa*.

a: filament pariétal et connexions interzoïdiales à l'angle distal d'une zoécie ;
 b : id. le long d'une cloison transversale ; c : passage de la branche transversale
 dans les chambres de communication d'une cloison latérale ; d : connexion
 dédoublée ; e et f : aspect et orientation de la cellule intermédiaire.
 (a-f : bleu de méthylène, coloration vitale, préparation fixée ; a, b : 1 cm = 80 μ ;
 c, e : 1 cm = 40 μ ; d, f : 1 cm = 20 μ).

tats de Gordon (1975) quant à la structure des rosettes et aux modalités de leur raccordement aux cordons du funicule. Elles montrent clairement que l'annulus n'est pas un simple renforcement cuticulaire du bord du pore, mais qu'il est formé par une cellule en H dont le cytoplasme est rempli par un lacs de microtubules particulièrement enchevêtrés dans la constriction du pore.

Par contre, de nouvelles séries de colorations vitales par le bleu de méthylène mettent clairement en évidence, sur préparations fixées et décalcifiées, la réalité, la structure et l'orientation alternée des connexions qui relient les maillons zoïdiaux du plexus pariétal (Fig. 1, 2 et Pl. IV, a-f). Les ramifications qui divergent unilatéralement du filament situé du côté concave des chambres de communication aboutissent au ras de la plaque perforée. Elles se prolongent au-delà par un élément intermédiaire qui ressemble à une rosette dont le pôle anucléé serait atrophié, mais qui en diffère par sa colorabilité élective par le bleu de méthylène. Les rosettes environnantes demeurent incolores dans les conditions techniques de la révélation du plexus pariétal et des autres trajets nerveux chez *E. pilosa*. Autant qu'on puisse en juger par la microscopie optique, ce chaînon intermédiaire paraît constitué d'une seule cellule. Sa partie renflée est le plus souvent située sur la face convexe de la plaque perforée comme les pôles nucléés des rosettes, bien que l'orientation inverse s'observe parfois (Pl. IV, c). Elle adhère largement à un évasement local du filament qui longe la face bombée de la chambre de communication. Le processus très fin qui la prolonge à travers le pore se termine par un bouton au contact de l'extrémité de la ramification unilatérale du filament opposé. Le pore que traverse la cellule intermédiaire est normalement cerné par un annulus. Dans la plupart des cas, il n'y a qu'un pont de ce type par chambre de communication, parfois deux lorsque celle-ci est vaste. On observe quelquefois la bipartition de la ramification ou le dédoublement de la cellule intermédiaire à laquelle elle aboutit (Pl. IV, d). Le long des cloisons transversales, les filaments parallèles n'émettent pas de branche secondaire vers les pores. Ils sont directement reliés par un petit nombre de cellules intermédiaires dont le pôle renflé est normalement situé sur la face distale de la cloison. Il y a au minimum deux connexions aux deux extrémités de chaque cloison transversale et, souvent, une ou deux supplémentaires (Pl. IV, b). Il apparaît ainsi une relation constante entre l'orientation des organes de communication du système funiculaire et celle des connexions interzoïdiales du plexus pariétal. La cellule intermédiaire est l'essentiel de la connexion et les branches transverses le long des cloisons latérales apparaissent comme une simple adaptation à la profondeur des chambres de communication.

Discussion

Les images ultrastructurales confirment donc les présomptions de l'étude anatomique quant à la nature nerveuse et la structure du réseau que les colorants de la fibre nerveuse révèlent dans les cloisons interzoïdiales des Chilostomes. La situation des noyaux dans la fibre et la mise en évidence des jonctions démontrent qu'il est

effectivement constitué par une succession de cellules dont les caractères cytologiques sont compatibles avec leur interprétation comme des cellules nerveuses peu différenciées. Bien que son adaptation remarquable à la forme du compartiment zoïdial aboutisse à l'ébauche d'un trajet défini, c'est encore un plexus primitif, intercalé entre l'épithélium et son revêtement péritonéal, qui est susceptible d'une orientation réversible de la conduction. Le terme de « nerf colonial » qui est quelquefois employé pour désigner le plexus pariétal des *Electridae* est impropre car il implique des fibres axonales ou dendritiques plus différenciées et une direction dominante de la conduction, compte tenu qu'un tel nerf serait formé d'une seule fibre. La notion de nerf collectif, passant par le relai des ganglions cérébraux de tous les polypides, mettrait en cause l'autonomie nerveuse du zoïde qui se manifeste dans la distribution et la centralisation des nerfs périphériques différenciés.

La probabilité que les unités cellulaires du plexus soient unies par des gap-junctions, ou tight-junctions, demande la confirmation de techniques ultrastructurales qui sont difficilement applicables à ce cas particulier. Cependant, cette hypothèse concorde tout à fait avec les mesures électrophysiologiques de Thorpe *et al.* (1973) selon lesquels la vitesse de la propagation bidirectionnelle des réponses aux excitations électriques le long des rangées zoïdiales implique, non seulement l'intervention du système nerveux, mais encore la présence de jonctions électroniques.

Il n'est guère douteux qu'il existe des ponts anatomiques qui assurent la continuité coloniale du plexus de Hiller à travers les perforations des cloisons, et rendent possible une sensibilité pariétale collective des zoïdes d'une même colonie. Ces connexions comprennent chacune une cellule intermédiaire qui ressemble aux cellules des rosettes par sa situation dans un pore et en diffère par ses pôles inégaux et ses affinités tinctoriales. Ce chaînon intermédiaire présente dans sa structure une polarité analogue à celle des rosettes qui découle des directions du bourgeonnement et de la morphogenèse des cloisons. Il ne semble pas que cette orientation ait une incidence fonctionnelle dans la mesure où l'on admet la réciprocité de la transmission des excitations entre zoïdes voisins. Il n'est pas exclu qu'elle soit réversible, dans la mesure où Bobin (1964) a observé chez les *Cténostomes* l'inversion de la polarité des rosettes lorsque le sens de la circulation des réserves varie au cours de la vie du zoïde. Il n'est pas établi si cet élément intermédiaire est une rosette modifiée par son double contact avec le plexus pariétal de part et d'autre du pore ou une cellule nerveuse qui subirait la même distorsion que les rosettes au cours de la morphogenèse des cloisons. La première hypothèse suppose l'intervention d'éléments non nerveux dans la transmission d'impulsions nerveuses et il n'a pas été trouvé de rosette modifiée dans les coupes des chambres de communication. Il est plus vraisemblable que la continuité de l'assise nerveuse embryonnaire de la paroi du bourgeon, comme celle des assises mésenchymateuses, est maintenue à travers les lacunes du squelette au moment de la formation ultérieure du septum.

Summary

The ultrastructural characters of the network that Hiller (1939), using vital methylene blue stains, first observed in the partitions of Electridae (confirmed by Lutaud, 1969), were investigated in *Electra pilosa* on ultrathin section of partitions at the direct magnifications of 5,000 to 45,000.

Electron micrographs confirm that the filament surrounding the basal wall of every zoecium is a chain of elongated cells without sheath or adventitious cells, lying beneath the parietal epithelium. Cellular processes look like single nerve fibres with a clear cytoplasm enclosing sparse strands of granular reticulum, characteristic mitochondria and longitudinal microtubules. These characters are consistent with the presumed nervous nature of the network. The abutting endings of successive cells are united by wide adhesion areas where both desmosomes and extensive narrowings of the intermembrane space which might be gapjunctions are found.

The interzooidal bonds establishing the colonial continuity of the nervenet were observed on specimens vitally stained by méthylène blue, although they were not found on semi-serial sections of communication chambers. They consist of an intermediary cell across one pore in every poreplate, linking the parietal filaments of adjacent zooids on both sides of their common partitions. The intermediary cells are asymmetrical with a swollen body on one side and a thin process extending on the other side across the pore, and oriented in the general directions of budding and wall morphogenesis.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BANTA, W.C., 1969. — The body wall of cheilostome Bryozoa. II: Interzooidal communications organs. *J. Morph.*, 129 (2), pp. 149-170.
- BOBIN, G., 1958. — Structure et genèse des diaphragmes autozoéciaux chez *Bowerbankia imbricata* (Adams). *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, pp. 50-100.
- BOBIN, C., 1962. — Histogenèse des diaphragmes septaux coloniaux et valeur des rosettes chez les Vésicularines (Bryozoaires Cténostomes). *Arch. Zool. exp. gén., N. et R.*, 101, pp. 14-42.
- BOBIN, G., 1964. — Cytologie des rosettes de *Bowerbankia imbricata* (Adams), (Bryozoaire Cténostome, Vésicularines). Hypothèse sur leur fonctionnement. *Arch. Zool. exp. gén.*, 104, pp. 1-44.
- BOBIN, G., 1977. — Interzoecial communications and the funicular system, in "Biology of Bryozoans", R.W. Woollacott et R.L. Zimmer ed., Academic Press New York, pp. 307-333.
- BRONSTEIN, G., 1937. — Etude du système nerveux de quelques Bryozoaires Gymnolémides. *Trav. St. Biol. Roscoff*, 15, pp. 155-174.
- GEWEHZHAGEN, A., 1913. — Beiträge zur Kenntniss der Brvozoen. *Z. Wiss. Zool.*, 107, pp. 3-345.
- GORDON, D.P., 1975. — Ultrastructure of communication pore areas in two Bryozoans. "Bryozoa 1974", Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon, h.s. 3, pp. 187-192.
- HILLER, S., 1939. — The so-called "colonial nervous svstem" in Bryozoa. *Nature (London)*, 143, pp. 1069-1070.
- 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., 1974. — Le plexus pariétal des Cténostomes chez *Bowerbankia gracilis* Leydi (Vésicularines). *Cah. Biol. Mar.*, 15, pp. 403-408.
- LUTAUD, G., 1977. — The Bryozoan nervous svstem, in "Biology of Bryozoans", R.W. Woollacott et R.L. Zimmer ed., Academic Press New York, pp. 377-410.
- MARCUS, E., 1926. — Beobachtungen und Versuche am lebenden Meeresbryozoen. *Zool. Jb. Jena, Abt. Syst. Ecol. u. Geogr. Tiere*, 52, pp. 1-102.
- MARCUS, E., 1934. — Über *Lophopus cristallinus* (Pallas). *Zool. Jb. Jena, Abt. Anat. u. Ontog. Tiere*, 58, pp. 506-606.

- SILEN, L., 1942. — On the formation of the interzooidal communications of Bryozoa. *Zool. Bidr. Uppsala*, 22, pp. 433-488.
- THORPE, J.B., SHELTON, G.A.B. et LAVERACK, M.S., 1975 a. — Electrophysiology and coordinated behavioural responses in the colonial Bryozoan *Membranipora membranacea* (L.). *J. exp. Biol.*, 62, pp. 389-404.
- THORPE, J.E., SHELTON, C.A.B. et LAVERACK, M.S., 1975 b. — Colonial nervous control of lophophore retraction in Cheilostome Bryozoa. *Science*, 189, pp. 60-61.
- WINSTON, J.E., 1978. — Polypide morphology and feeding behaviour in marine Ectoprocts. *Bull. mar. Sci.*, sous presse.
- WINSTON, J.E., 1978. — Relationships between behaviour and morphology in marine Ectoprocts. Rep. IVth Conference of the International Bryozoology Association, 1977.