

LA STRUCTURE DES ORGANES PÉRIOPERCULAIRES DES CHILOSTOMES MALACOSTÈGES ET LEUR RELATION AVEC LE RÉSEAU NERVEUX PARIÉTAL CHEZ *MEMBRANIPORA*

par

Gregory S. Hageman

Department of Biological Sciences, University of Southern California, Los Angeles.

et

Geneviève Lutaud

Laboratoire d'Histologie et de Cytologie des Invertébrés marins, Université Paris VI.

Résumé

Les organes pariétaux pairs qui encadrent l'orifice de divers Malacostèges ont fait l'objet d'une étude ultrastructurale chez deux espèces du genre *Membranipora*. Ce sont de petites glandes à sécrétion apocrine dont les cellules dépourvues de ciliature sont remplies d'inclusions vésiculaires. La lumière centrale de l'organe est recouverte par la cuticule de la membrane frontale. Cependant, la trame fibreuse de celle-ci est localement dilatée et sa texture distendue est susceptible de permettre l'exsudation de produits de sécrétion. La coloration vitale du réseau nerveux pariétal par le bleu de méthylène montre que ces organes sont associés aux terminaisons cellulaires d'une ramification du nerf pariétal sensoriel. Ces cellules particulières qui sont caractérisées par leur cytosquelette fibrillaire et la bordure microvillose de leur prolongement à la lisière de la cuticule, ont déjà été décrites dans la paroi d'*Electra*. Il ne semble pas que l'activité de l'organe soit sous contrôle nerveux, mais une fonction sensorielle annexe ne peut être exclue.

Introduction

Chez diverses espèces appartenant aux familles des Membraniporidae, Flustridae et Calloporidae (1), on remarque dans la membrane frontale de chaque zoïde, de part et d'autre de l'orifice, une paire de glomérules hémisphériques constitués sous la cuticule par

(1) On cite parmi les espèces de la Manche qui possèdent ces organes : *Membranipora membranacea* (Linné), *Conopeum reticulum* (Busk), *Chartella papyracea* (Ellis et Solander), *Flustra foliacea* (Linné), *Hincksinia flustroides* (Hincks), *Callopora lineata* (Linné), *Callopora dumerilii* (Audouin), *Callopora rylandi* Bobin et Prenant, *Cauloramphus spiniferum* (Johnston), *Amphiblestrum flemingii* (Busk), *Membraniporella nitida* (Johnston). On cite encore parmi les espèces de Californie : *Membranipora fusca* Osburn, *Chapperia californica* Osburn et *Callopora horrida* (Hincks).

un groupe de cellules palissadiques remplies d'inclusions sphérolaires. Ces organes annexes de l'orifice sont constants chez les espèces qui en possèdent. Ils n'existent pas chez les Cellularines des côtes françaises de la Manche. Bien qu'ils fassent défaut dans certains genres, et notamment chez *Electra*, on peut les considérer comme un dispositif anatomique spécifique aux Malacostèges dans la mesure où ils n'ont pas été signalés jusqu'à présent en dehors de ce groupe. Par leur localisation dans la paroi externe, leurs inclusions vésiculaires et leur répartition systématique, ces organes sont tout à fait différents des glandes vestibulaires des Ascophores qui libèrent des sécrétions muqueuses diffuses dans les replis du diaphragme de la gaine tentaculaire (Lutaud, 1964). Il ne s'agit pas non plus de kystes hébergeant des populations de bactéries spécifiques tels qu'il en existe parmi les annexes de l'orifice chez les Ascophores. Nous avons tenté d'en préciser la fonction par une étude ultrastructurale chez les Membraniporidae et par la recherche de leur relation avec le réseau nerveux pariétal dans l'éventualité qu'il s'agisse d'organes sensoriels.

Matériel et méthodes

Nous avons utilisé deux espèces très voisines de la Manche (Station biologique de Roscoff) et du Pacifique (Santa Catalina marine Laboratory) : *Membranipora membranacea* (Linné) et *Membranipora serrilamella* (Hincks), syn. *Membranipora membranacea* var. *serrata*. *M. serrilamella* diffère de *M. membranacea* par la disposition moins régulière des rangées zoïdiales et par un cryptocyste marginal qui présente des spinules en dents de scie (Osburn, 1950; Prenant et Bobin, 1966).

La recherche systématique des glomérules annexes de l'orifice chez les espèces communes de la région de Roscoff a été faite sur des échantillons colorés *m toto* par le bleu de toluidine, le carmin aluné ou l'hématoxyline selon Groat. La nature des inclusions intracellulaires n'a pas fait l'objet d'une investigation par des méthodes cytochimiques récentes. Toutefois, les résultats de quelques réactions histochimiques usuelles qui avaient été utilisées au cours d'une étude monographique antérieure (Lutaud, 1961), ont été pris en considération.

Les différents procédés de fixation qui ont été utilisés au cours de l'étude ultrastructurale ont donné des résultats similaires. Les colonies de *M. membranacea* ont été fixées dans une solution de glutaraldéhyde à 2,5 p. 100 dans un tampon de cacodylate de sodium 0,4M, de pH 7,2, ajusté à une osmolarité légèrement supérieure à celle de l'eau de mer par addition de 0,3 p. 100 de chlorure de sodium. Les pièces décalcifiées par l'E.D.T.A. ont été postfixées dans une solution de tétroxyde d'osmium à 1 p. 100 dans le tampon initial et incluses dans un mélange Epon-araldite. Les coupes ultrafines ont été colorées par la méthode acétate d'uranyle-citrate de plomb et observées sur un microscope Philips EM 300.

Les colonies de *M. serrilamella* ont été fixées de deux façons différentes :

a) fixation primaire dans une solution de glutaraldéhyde à 0,7 p. 100 et de paraformaldéhyde à 0,8 p. 100 dans un tampon de cacodylate de sodium 0,2M, de pH 7,4, additionné de 0,75 p. 100 de chlorure de sodium; postfixation dans une solution de tétr oxyde d'osmium à 1 p. 100 additionnée de 1,25 p. 100 de carbonate de calcium et de 2,1 p. 100 de chlorure de sodium ;

b) fixation primaire dans une solution de glutaraldéhyde à 2,5 p. 100 dans un tampon de Millonig 0,2M, de pH 7,4, additionné de 0,8 p. 100 de chlorure de sodium; postfixation dans une solution de tétr oxyde d'osmium à 1 p. 100 dans un tampon de Millonig 0,1M additionné de 2,2 p. 100 de chlorure de sodium. Les pièces ont été incluses dans l'Epon. Les coupes colorées par la méthode acétate d'uranyle-citrate de plomb ont été observées sur un microscope JEOL 100C TEM. Pour la microscopie optique, des coupes semi-fines ont été colorées par le mélange Azur I-bleu de méthylène selon Richardson *et al.* (1960).

La coloration vitale du réseau nerveux pariétal par le bleu de méthylène a été faite chez *M. membranacea*. Les colonies sur leur substrat naturel ont été incubées à 30°C dans l'eau de mer saturée de colorant. Des préparations *in toto* permanentes ont été faites à partir de pièces fixées après coloration dans une solution aqueuse de molybdate d'ammonium à 10 p. 100. Quelques gouttes de tétr oxyde d'osmium à 1 p. 100 ont été ajoutées au fixateur pour une meilleure conservation des tissus.

Aspects morphologiques et relation avec le nerf pariétal sensoriel

1 - Chez *M. membranacea* et *M. serrilamella*, les glomérules annexes de l'orifice sont situés légèrement en retrait vers les parois latérales, à mi-chemin entre la base de l'opercule et les areas réni-formes claires qui correspondent, dans l'épithélium, aux insertions des ligaments ventraux de la gaine tentaculaire et de leurs fibres musculaires (Fig. I, 1 et Planche I, a). Chez les Calloporidae, on les trouve plus près de l'orifice, à l'angle de la charnière operculaire. Leur diamètre moyen est de l'ordre de 50 µm. Chacun est composé de dix à vingt cellules palissadiques qui convergent autour d'un espace cupulaire sous la cuticule et dont la quasi-totalité du cytoplasme est envahie par de volumineuses vésicules à l'exception de la plage périnucléaire du pôle basai. Ce groupe de hautes cellules différenciées dans l'épithélium pavimenteux de la paroi externe est enrobé dans les tissus sous-épithéliaux et relié à l'insertion proche du ligament de la gaine tentaculaire par un tractus superficiel de l'assise péritonéale.

Les vésicules intracellulaires sont incolores et légèrement réfringentes sur le vivant. Elles sont teintées en vert pâle par le bleu de toluidine et le bleu de méthylène. Elles ne prennent pas les colorants électifs des mucopolysaccharides acides tels que le bleu Alcyan et ne sont pas colorées par le P.A.S. Elles donnent une réaction de Glenner positive. Ces affinités tinctoriales qui sont voisines de celles des sphères des coelomocytes associés au réseau péritonéal, indiquent une proportion notable de radicaux protidiques.

Une légère éminence des couches cuticulaires de la paroi s'élève au-dessus de la cupule centrale, formant dans la membrane frontale un petit mamelon dont le relief est plus ou moins accusé. Chez *M. membranacea*, l'épaississement local de la cuticule au-dessus de la cavité constitue un couvercle lenticulaire bombé dont les strates absorbent le bleu de méthylène *in vivo*. (Planche I, b). Ce couvercle, qui correspond à une modification locale de la texture et de la porosité de la cuticule, ne présente pas de pore qui permette l'évacuation de produits de sécrétion vers l'extérieur. Observé au microscope à balayage chez *M. serrilamella*, le sommet du mamelon présente une zone centrale érodée.

Les ébauches des glomérules apparaissent chez *M. membranacea* au moment de la différenciation des muscles operculaires et pariétaux et débutent par l'élévation et la concentration de quelques cellules épithéliales dans le prolongement des tractus qui relient le sommet de la gaine tentaculaire inachevée à la paroi et fourniront les ligaments ventraux de celle-ci. Les vésicules intracellulaires sont d'abord petites et dispersées, mais s'accumulent rapidement à la fin de l'organogenèse. La crypte et son couvercle cuticulaire deviennent apparents après le début de l'activité du premier polypide. Dans les régions plus âgées de la colonie et au cours de la vie des zoïdes, on note des variations dans le volume et la turgescence de la cavité centrale et des phases d'accumulation ou d'appauvrissement des inclusions vésiculaires. Les glomérules persistent mais régressent temporairement pendant la formation de corps bruns et le renouvellement des polypides. Chez *M. serrilamella*, on observe, au moment de l'émission des gamètes, des stades caractérisés par la raréfaction des vésicules et le développement simultané d'un réticulum abondant aux cisternae très dilatées. Toutefois, il n'a pas été possible d'établir une relation précise entre un quelconque cycle sécrétoire de l'organe et le cycle de renouvellement des polypides, l'âge des zoïdes ou les conditions du milieu.

2 - La distribution du réseau d'innervation superficiel que le bleu de méthylène révèle dans la paroi frontale de *M. membranacea* ne diffère du schéma général établi chez *Electra pilosa* (Lutaud, 1977 et 1979) que par des variations spécifiques mineures en relation avec l'absence de gymnocyste et d'épines marginales (Fig. I, 1). Les branches pariétales mixtes des grands nerfs périphériques qui suivent la gaine tentaculaire du ganglion cérébral à l'orifice, divergent avec

FIG. 1
Situation et structure des glandes annexes de l'orifice
chez *Membranipora membranacea*

1 : relation topographique avec les terminaisons sensorielles du nerf pariétal (d'après nature, coloration vitale au bleu de méthylène); 2 : structure de l'organe (d'après une micrographie, coupe sagittale).

c.ex.: membrane externe de la cuticule; c.in: strates internes dilatées de la cuticule; c.se: cellule sécrétrice; c.vil: cellule à processus microvilloux; cup: cupule centrale; gl: glomérule annexe de l'orifice; fn: fibre nerveuse; l.gt: ligament de la gaine tentaculaire; mo: muscle abducteur de l'opercule; mp: muscles pariétaux dépresseurs; no: nerf operculaire; npm: nerf pariétal moteur; nsd: nerf pariétal sensoriel, branche distale; nsp: nerf pariétal sensoriel, branche proximale; n.ves.: nerfs vestibulaires; per: cellule péritonéale; spi: processus spiniforme; Z+1: région proximale du zoïde suivant.

les ligaments ventraux de celle-ci et affleurent au bord supérieur de leurs insertions pariétales. La ramification motrice (npm) qui entoure l'opesia et innerve les muscles pariétaux dépresseurs, diverge aussitôt. La ramification sensorielle diffuse (nsp) rassemble les fais-

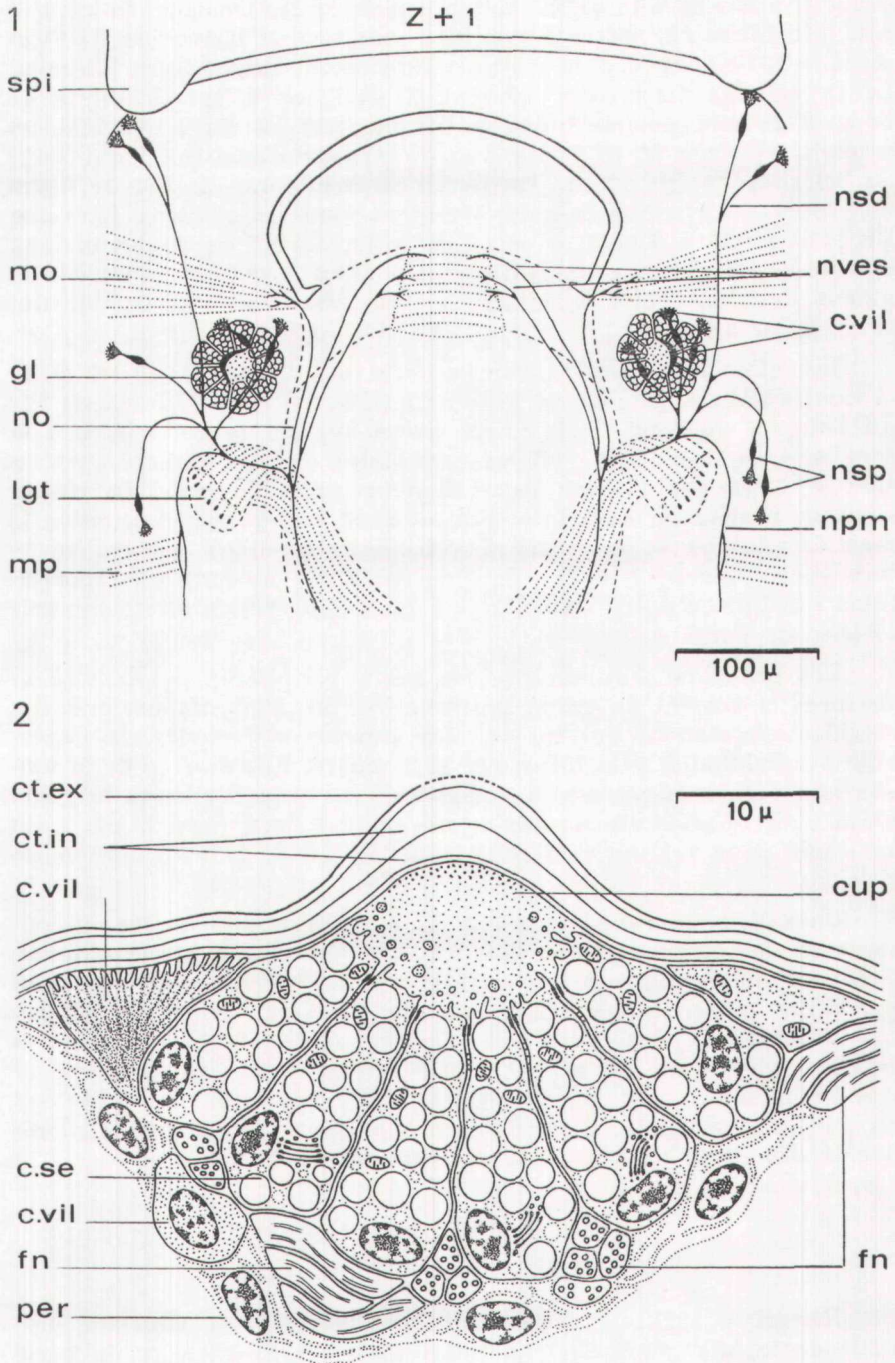


FIG. 1

ceux proximaux et distaux de fibres nerveuses différenciées dans le prolongement de cellules bipolaires (c. vil) que le bleu de méthylène colore électivement près de l'orifice, autour de l'opesia et aux angles distaux des zoïdes. L'extrémité renflée du prolongement apical de ces cellules s'appuie à la surface interne de la cuticule de la membrane frontale ou à la lisière de l'exosquelette des cloisons. De chaque côté, les fibres nerveuses proximales contournent l'insertion du ligament et s'étendent plus ou moins parallèlement aux cloisons latérales. Leurs cellules terminales tendent à s'aligner à la périphérie de l'opesia et sont parfois unies entre elles par de fines anastomoses secondaires. Chez *M. membranacea*, le faisceau distal (nsd) qui longe les sclérites marginaux de l'orifice, comprend une dizaine de fibres nerveuses dont quelques-unes divergent vers les cloisons latérales. Un petit nombre d'entre elles rejoint directement les angles distaux des zoïdes où leurs cellules terminales sont groupées sous le surplomb des tubercules spiniformes proximaux du zoïde suivant (Planche I, d).

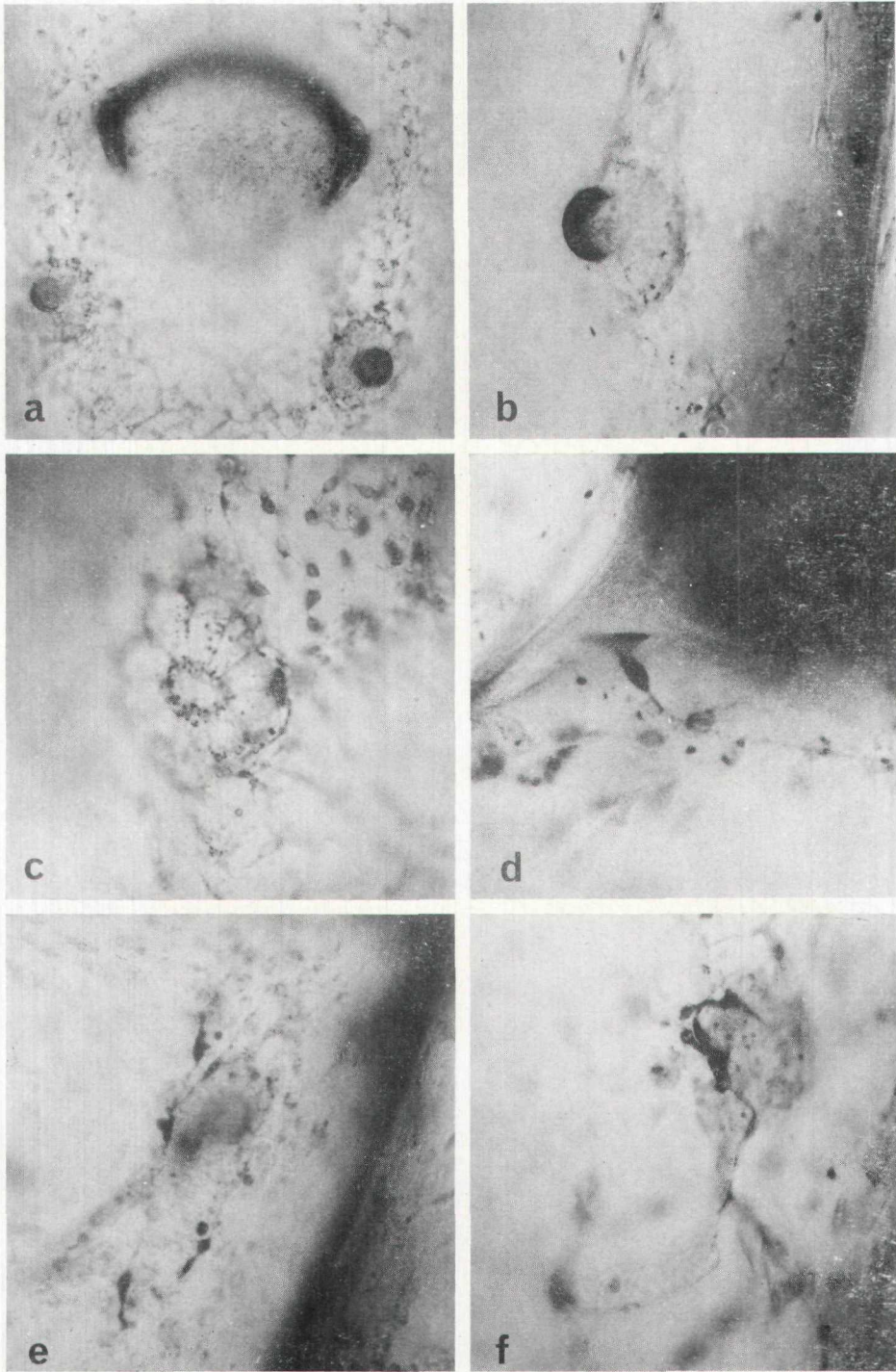
Les glomérules annexes de l'orifice sont situés sur le trajet de la ramification distale du nerf pariétal sensoriel et sont desservis par un bouquet de deux à six fibres nerveuses qui se rattachent à la souche de celle-ci. Les cellules terminales de ces fibres nerveuses sont révélées par le bleu de méthylène avant le reste du réseau nerveux pariétal et sont groupées au bord des glomérules, entre le massif cellulaire et la membrane frontale, ou dans leur voisinage immédiat (Planche I, e, f). Une fine ramification, dont les arborisations s'insinuent entre les cellules à inclusions vésiculaires, encercle la base de l'organe.

Les branches vestibulaires des nerfs périphériques, motrice et sensorielle, suivent la gaine tentaculaire jusqu'au diaphragme. La ramification motrice qui innerve les muscles abducteurs de l'opercule s'individualise plus tôt que chez *E. pilosa*. Elle diverge de la souche mixte du nerf pariétal à l'origine du ligament et longe la gaine tentaculaire parallèlement aux nerfs vestibulaires, puis la paroi du vestibule pour rejoindre le muscle à l'angle de la charnière operculaire.

Chez *M. membranacea* comme chez d'autres Chilostomes encroûtants, le bleu du méthylène colore à la base des cloisons interzoïdiales, indépendamment du réseau frontal, le plexus colonial dorsal découvert par Hiller (1939) chez les Electridae. La chaîne de cellules bipolaires qui entoure la paroi basale de chaque zoïde et les anastomoses interzoïdiales sont parfois camouflées chez *Membranipora* par le canal funiculaire périphérique, mais les connectifs qui la raccordent au ganglion cérébral du polypide sont toujours franchement colorés à côté des nerfs mixtes qui desservent la paroi frontale.

Etude ultrastructurale

En coupe sagittale, les glomérules présentent la séquence normale des strates cuticulaires et des assises cellulaires de la paroi (Fig. 1, 2). Les modifications structurales de la cuticule au-dessus de

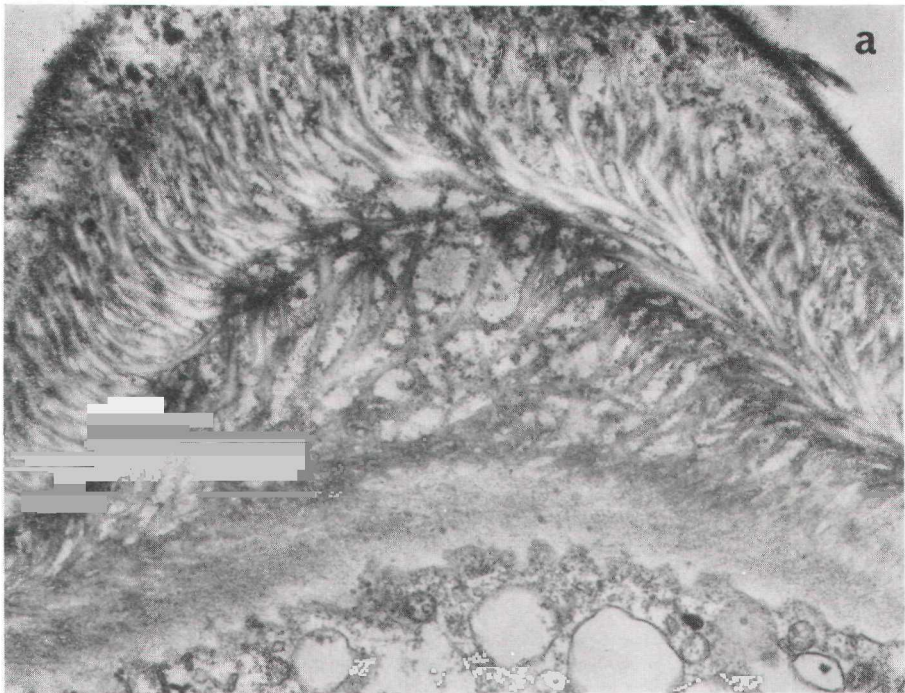


G. S. HAGEMAN et G. LUTAUD

PLANCHE I

Les glandes annexes de l'orifice et leur relation
avec le nerf pariétal sensoriel.

a: situation par rapport à l'orifice (X: 250); b: absorption du colorant par le couvercle cuticulaire de la crypte (X: 400); c: cellules sécrétrices (X: 700); d: fibre nerveuse et sa terminaison cellulaire à l'angle distal d'un zoïde (X: 700); e: cellules colorées par le bleu de méthylène autour d'un glomérule (X: 400); f: id. dans le glomérule (X: 700). (*Membranipora membranacea*, colorations vitales au bleu de méthylène).



G. S. HAGEMAN et G. LUTAUD

PLANCHE II

L'activité sécrétrice des glomérules pariétaux.

a: modification structurale des strates internes de la cuticule au dessus de la crypte (*M. serrilamella*, X: 17.450); b: la crypte et son contenu (*M. membranacea*, X: 9.000).

la crypte et les caractéristiques cytologiques des cellules sécrétrices qui l'entourent et de leurs inclusions sont identiques chez *M. membranacea* et *M. serrilamella*.

1 - Les cellules palissadiques de l'organe sont en continuité avec l'épithélium pavimenteux environnant et ne sont séparées de la cuticule à leur pôle apical que par l'accumulation des produits de leur activité. Les images de cryofracture chez *M. serrilamella* (Wood et Hageman, non publié) et les micrographies chez les deux espèces montrent que leurs membranes plasmiques sont unies dans leur région apicale par deux sortes de jonctions : des jonctions marginales (« intermediate junctions ») et de petites jonctions septae latérales comprenant deux à quatre septes. On trouve des jonctions gap dans la région moyenne des limites cellulaires. Les volumineuses inclusions visibles sur le vivant se présentent sur les micrographies comme des vésicules limitées par une membrane, dont le diamètre peut dépasser 4 μm (Fig. 1, 2). Ces vésicules contiennent un précipité homogène, sans structure périodique ou cristalline apparente, et présentent un degré de condensation variable. Parmi celles qui affleurent à la surface apicale des cellules, certaines sont creusées de cavités qui évoquent des figures de dissolution. Dans les intervalles et dans la région périnucléaire, les canalicules et les cisternes du reticulum endoplasmique rugueux sont toujours très dilatés et contiennent un précipité flocculeux. On trouve d'autres vésicules plus petites à membrane tapissée (« bristle-coated vesicles ») et, sporadiquement, des granulations très opaques aux électrons de moins de 1,1 μm de diamètre. Chaque cellule contient deux à quatre corps de Golgi à proximité des centrioles.

Les cellules sécrétrices sont dépourvues de ciliature. Elles n'ont pas de bordure microvillositaire typique, mais leur surface apicale présente souvent des projections irrégulières de la membrane plasmique qui s'étendent plus ou moins loin dans la cavité centrale (Planche II, b). Ces microvillosités anarchiques sont fréquentes aux stades précoces où les inclusions vésiculaires sont encore clairsemées et plus sporadiques lorsque celles-ci occupent la quasi-totalité du volume cellulaire. Néanmoins, des lambeaux de cytoplasme, des fragments de microvillosités et des débris membranaires persistent toujours dans la crypte. Celle-ci contient une substance diffuse qui présente la même densité aux électrons que le contenu des vésicules, et un fin dépôt granulaire à la surface interne du couvercle cuticulaire.

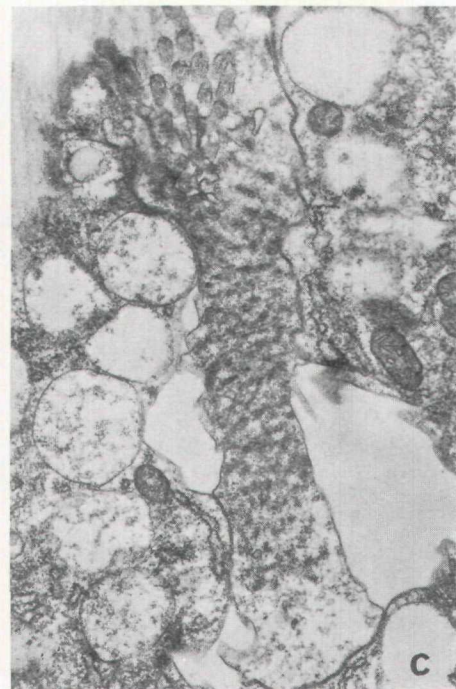
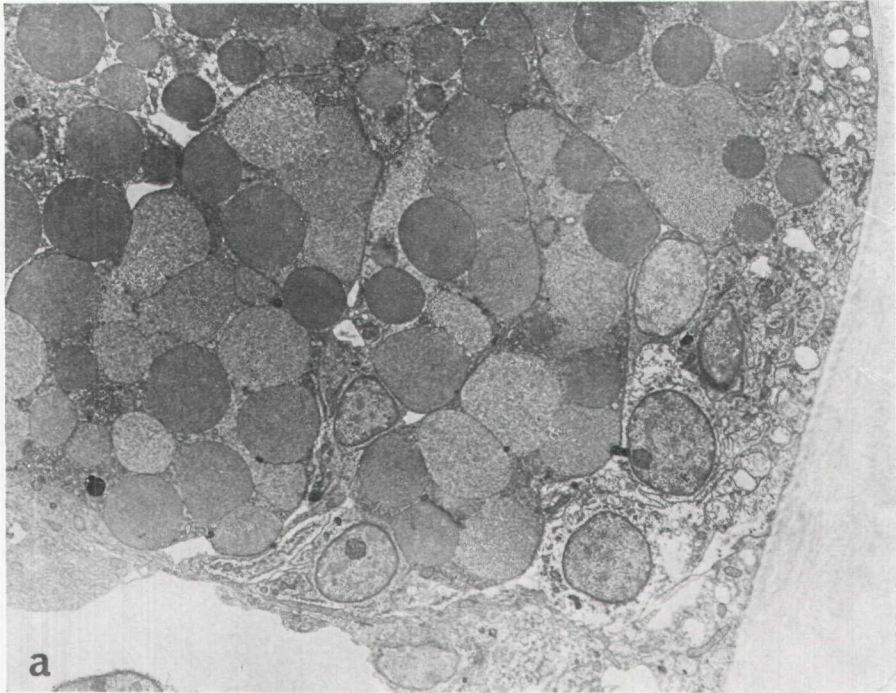
Le massif de cellules sécrétrices est entouré par une assise de cellules péritonéales qui ne présentent pas d'adaptation structurale remarquable. Des coelomocytes sphérulaires sont généralement groupés à la surface du revêtement péritonéal de l'organe.

2. — La crypte est recouverte par un dôme de cuticule modifiée. Chez les Chilostomes, la cuticule de la paroi externe comprend fondamentalement une membrane superficielle trilamellaire de 50 nm d'épaisseur, dont la surface est couverte par un feutrage de filaments très fins, et plusieurs strates fibreuses sous-jacentes qui diffèrent par la densité de leur texture et l'orientation de leur fibrillation (Taverner-Smith et Williams, 1972). Chez *M. membranacea*, l'épaisseur moyenne

de la cuticule est de l'ordre de 2 μm dans la membrane frontale de zoïdes adultes. Sur les micrographies, on distingue, sous la pellicule superficielle, une strate fibreuse primaire, deux strates fibreuses secondaires et une couche interne moins structurée au contact de l'épithélium. La surface de l'opercule et la membrane frontale près de l'orifice sont hérissées de spinules pointues et irrégulièrement espacées qui sont formées par des excroissances de la strate primaire sous la pellicule superficielle. La cuticule est d'abord légèrement déprimée au pourtour des glomérules, puis bombée au-dessus de la cavité centrale et de son contenu. Dans certains cas qui correspondent éventuellement à des phases de stagnation ou d'usure, il arrive qu'elle soit localement amincie. Mais plus généralement, elle est au contraire épaissie au-dessus de la crypte par la dilatation des strates fibreuses secondaires (Planche II, a). Son épaisseur peut dépasser 8 μm au centre du dôme. La membrane superficielle est déchirée ou interrompue. La strate primaire est érodée. Les deux strates secondaires sont très dilatées et leur trame distendue forme un réseau lâche de grosses fibres écartées, ramifiées et entrecroisées, de 50 à 100 nm de diamètre, qui s'organisent à la lisière de la strate inférieure. A fort grossissement, la surface de ces fibres est finement striée. Une substance granulaire qui tend à se concentrer dans la strate supérieure, est répandue à leur surface et dans les intervalles. Des amas granulaires similaires sont également inclus dans la trame dissociée de la strate primaire.

3. — Une douzaine de libres nerveuses qu'on suit dans la paroi sur coupes sériées depuis l'émergence du nerf pariétal au bord de l'insertion du ligament de la gaine tentaculaire, passent à la base des glomérules. Celles qui constituent la branche distale sensorielle, poursuivent leur trajet au-delà. Les autres se distribuent entre les pôles basaux des cellules sécrétrices et les cellules péritonéales sous-jacentes (Fig. 1, 2 et Planche III, b). Les fibres nerveuses pariétales sont dépourvues d'enveloppe gliale différenciée. Au contact des cellules sécrétrices, elles contiennent des plages de granulations opaques, limitées par une membrane, qui sont parfois associées à des pelotons membranaires pseudomyéliniques et qui ont l'aspect et les dimensions de celles qu'on trouve le long de tous les trajets nerveux du Bryozoaire. Cependant, les micrographies et les images de cryofracture ne montrent pas de jonctions synaptiques entre les cellules sécrétrices et les fibres nerveuses adjacentes.

Parmi ces fibres nerveuses, certaines rejoignent les cellules que le bleu de méthylène colore *in vivo* au bord des glomérules. En section tangentielle ou sagittale, on recoupe souvent en position marginale l'une de ces cellules dont le corps nucléé est enclavé entre les cellules sécrétrices et l'assise péritonéale et dont le prolongement interstitiel s'insinue ensuite jusqu'à la cuticule entre les cellules sécrétrices et les cellules épithéliales connexes (Planche III, c). Ces cellules présentent les mêmes particularités structurales que celles qui ont déjà été décrites à l'origine de fibres nerveuses pariétales chez *E. pilosa* (Lutaud, 1980). Le corps nucléé de la cellule est pauvre en reticulum lisse ou rugueux et contient des microtubules et des microfilaments dispersés. L'extrémité renflée du prolongement cellulaire présente, à la lisière de la cuticule, une bordure de larges micro-



G. S. HAGEMAN et G. LUTAUD

PLANCHE III

Aspects **ultrastructuraux** des glomérules pariétaux.

a: inclusions vésiculaires des cellules sécrétrices (*M. serrilamella*, X: 3.640); b: fibres nerveuses à la base des cellules sécrétrices (*M. membranacea*, X: 6.800); c: le processus microvilieux et le cytosquelette fibrillaire d'une cellule sensorielle marginale (*M. serrilamella*, X: 9.520).

villosités, de 0,15 μm de diamètre moyen, qui contiennent un axe fibrille. Les vésicules à membrane tapissée sont fréquentes dans l'ampoule terminale. La région intermédiaire du prolongement cellulaire contient des microtubules longitudinaux et un assemblage de microfilaments, de 55 à 83 Å de diamètre, qui s'organisent dans l'ampoule terminale en faisceaux fibrillaires rayonnants qui se prolongent dans les microvillosités. Ces faisceaux de microfilaments sont plus nets et plus épais que dans les cellules analogues chez *E. pilosa*. Au pourtour de l'opesia, à la lisière des cloisons et à l'angle distal des zoïdes, on recoupe aussi les terminaisons cellulaires des fibres sensorielles distales et proximales dont le prolongement présente le même cytosquelette fibrillaire et la même bordure microvilleuse au contact de la cuticule. Il n'a pas été observé de limites membranaires entre ces cellules et les fibres nerveuses qui les prolongent.

Conclusions

Les cellules épithéliales des glomérules annexes de l'orifice sont des cellules sécrétrices typiques telles qu'il en existe chez les autres Invertébrés. Sur la base des données morphologiques et ultrastructurales, ces organes peuvent être interprétés comme de petites glandes à sécrétion apocrine, compte tenu des débris cytoplasmiques et membranaires inclus dans le contenu diffus de la cupule centrale. La structure dilatée du reticulum rugueux indique qu'une sécrétion active se poursuit durant la vie du zoïde. On note sur le vivant des variations dans l'abondance des inclusions vésiculaires et le volume des produits accumulés dans la cavité centrale, suggérant l'alternance de phases de sécrétion active et de stases, en relation ou non avec l'activité ou le cycle de renouvellement des polypides. Cependant, la glande est close et les produits de sécrétion n'ont pas de débouché immédiat vers l'extérieur. L'étude ultrastructurale montre qu'il n'y a ni perforation complète de la cuticule, ni canalicule débouchant plus loin dans la paroi. L'hypothèse la plus vraisemblable serait l'exsudation plus ou moins rapide des produits de sécrétion à travers la trame lâche du couvercle cuticulaire. En effet, cette texture inhabituelle dont on ne trouve pas l'équivalent ailleurs dans la paroi, est certainement le caractère le plus significatif de ces glandes pariétales. La dilatation des strates intermédiaires de la cuticule et l'érosion des strates superficielles à cet endroit précis n'est pas un artefact ou une lésion accidentelle, car la trame compacte de la cuticule n'est pas dissociée ailleurs dans la paroi par les procédés de fixation et de décalcification qui ont été employés. Elle est constante chez les deux espèces examinées et les micrographies montrent clairement un écartement des fibres cuticulaires et la présence de matériaux finement granulaires dans les intervalles. La pénétration de colorants vitaux dans le couvercle et la lumière des glandes de l'orifice est un autre indice d'une certaine perméabilité de la cuticule à cet endroit.

La nature des substances qui pourraient ainsi suinter à la surface de la membrane frontale n'est pas établie par un examen histochimique succinct, indiquant simplement qu'elles comprennent

des radicaux protidiques et diffèrent des mucopolysaccharides acides élaborés par les glandes du vestibule et l'épithélium des tentacules ou de l'anse digestive.

Il est improbable que l'activité sécrétrice de l'organe soit sous contrôle nerveux. Il n'a pas été trouvé de jonctions synaptiques entre les cellules sécrétrices et les fibres nerveuses connexes qui prolongent des cellules réceptrices interstitielles dans l'épithélium pariétal, et qui sont centripètes du point de vue de leur orientation fonctionnelle. Ces récepteurs présumés sont identiques au niveau de l'organe et ailleurs dans la paroi. L'éventualité d'une fonction photoréceptrice suggérée par la lentille cuticulaire bombée et l'accumulation d'inclusions réfringentes dans les cellules sous-jacentes ne peut être retenue. Dans les organes photorécepteurs que Woollacott et Zimmer (1972) ont décrits chez la larve des Bugules, la crypte est béante, les cellules pigmentaires sont sous-épithéliales et la lumière serait perçue par une cellule ciliée qui n'existe pas dans les glandes pariétales de *Membranipora* et dont l'adaptation structurale est tout à fait différente de celle des cellules à cytosquelette fibrillaire. Toutefois, une double fonction sécrétrice et sensorielle des glandes de l'orifice ne peut être totalement exclue si l'on tient compte que leur coïncidence avec les terminaisons cellulaires d'une ramification particulière du nerf pariétal, dont certaines sont incluses dans l'organe, est constante et plus intime qu'une simple superposition topographique. Les cellules terminales des arborisations du nerf pariétal sensoriel ont été interprétées chez *E. pilosa* comme d'éventuels mécanorécepteurs en raison de leur position à la lisière des cloisons rigides et du développement de leurs structures cytosquelettiques. Il est concevable que des mécanorécepteurs groupés autour de l'orifice et associés à des organes qui sont soumis aux tensions intermittentes de l'ouverture de l'opercule et de la dépression de la membrane frontale, puissent enregistrer leur distorsion, les variations de leur turgescence ou une émission massive des produits de sécrétion.

Summary

A pair of secretory organs which lie next to the aperture in the frontal membrane of each zooid are described in the marine bryozoans *Membranipora membranacea* and *Membranipora serrilamella* (Anasca, div.: Malacostega) by means of correlated vital staining of the parietal nerves with methylene blue and electron microscopic techniques.

Each organ consists of a single layer of columnar cells organized in a cupulate arrangement and its average diameter is approximately 50µm. These cells which are differentiated within the flat epithelium of the frontal membrane are polarized and contain two types of small or large membrane-bound vesicles. Their apices possess irregular microvilli extending into the central cavity. The cavity is subcuticular and filled with cellular fragments and a diffuse substance of the same electron density as the larger inclusions of the surrounding cells. It is covered by a dome of locally thickened cuticle which contains the normal sequence of intracuticular layers although the intermediate layers are dilated and dissociated into a loose arrangement of anastomosing fibers. No pore is observed although the superficial layer is eroded.

Apertural organs are innervated by a few nerve fibers originating from club shaped cells which are stained by methylene blue at the edge of each organ, and joining the stem of the sensory parietal nerve at the level of the frontal insertions of the ventral tentacle sheath ligaments. Similar nerve endings of other parietal sensory fibers are found around the opesia. These cells have already been described in the wall of the Electridae. They possess a swollen

microvillous apex extending to the innermost layer of cuticle between epithelial cells, and an extensive fibrillar cytoskeleton composed of compact bundles of 70 Å diameter filaments.

The above observations are discussed in relation to the possible functional significance of apertural organs in malacostegan *Anasca*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- HILLER, S., 1939. — The so-called "colonial nervous system" in Bryozoa. *Nature, London*, 143, pp. 1069-1070.
- LUTAUD, G., 1961. — Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* (Linné), Bryozoaire Chilostome. *Ann. Soc. Roy. Belgique*, 91 (2), pp. 157-330.
- LUTAUD, G., 1964. — Sur la structure et le rôle des glandes vestibulaires et sur la nature de certains organes de la cavité cystidienne chez les Bryozoaires Chilostomes. *Cah. Biol. Mar.*, V, pp. 201-231.
- LUTAUD, G., 1977. — The bryozoan nervous system, dans "Biology of Bryozoans", R.M. Woollacott et R.L. Zimmer, eds. *Acad. Press, New York*, pp. 377-410.
- LUTAUD, G., 1980. — Etude morphologique et ultrastructurale de certaines cellules sensorielles de la paroi basale du zoïde chez le Bryozoaire Chilostome *Electra pilosa* (L.). *Cah. Biol. Mar.*, 21, pp. 91-98.
- OSBURN, R.C., 1950. — Bryozoa of the Pacific coast of America. I. Cheilostomes. *Allan Hancock Pacific Exp.*, 14, pp. 1-269.
- PRENANT, M. et BOBIN, G., 1966. — Bryozoaires. II. Chilostomes *Anasca*. *Faune de France*. (Office central de Faunistique), 68, pp. 1-647.
- RICHARDSON, K.C.L., JARETT, L. et FINKE, E.H., 1960. — Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. *Stain Technol.*, 35, pp. 313-323.
- TAVERNER-SMITH, R. et WILLIAMS, A., 1972. — The secretion and structure of the skeleton in living and fossil Bryozoa. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Biol. Sc.*, 264, pp. 97-159.
- WOOD, R.L. et HAGEMAN, G.S., 1982. — The fine structure of cellular junctions in a marine bryozoan: gap junctions. *J. Ultrastr. Res.*, sous presse.
- WOOLLACOTT, R.M. et EALIN, R.M., 1973. — Ultrastructure of a potential photoreceptor organ in the larva of an Ectoproct. *J. Ultrastr. Res.*, 43, pp. 412-425.
- WOOLLACOTT, R.M. et ZIMMER, R.L., 1972. — Fine structure of a potential photoreceptor organ in the larva of *Bugula neritina* (Bryozoa). *Z. Zellforsch.*, 123, pp. 458-469.