

REMARQUES SUR DES CNIDAIRES DU TYPE DE *MICROHYDRULA PONTICA* VALKANOV 1965, TROUVÉS A ROSCOFF.

par

Jean Bouillon et Gilbert Deroux

Station biologique de Roscoff et Laboratoire d'Anatomie comparée, Faculté des Sciences, Bruxelles.

Résumé

Deux formes distinctes d'un petit Cnidaire extrêmement réduit en organisation et correspondant à l'Hydraire *Microhydrula pontica* Valkanov 1965, se trouvent à longueur d'année, dans la région de Roscoff, au niveau de certains enduits biologiques, en développement sur des surfaces en contact prolongé avec l'eau de mer.

Ces deux formes se distinguent par quelques caractères histologiques, mais surtout par leur cnidome. Chacune possède un seul type de cnidocyste. L'une, retenue dans le genre et l'espèce *Microhydrula pontica*, possède des cnidocystes eurytèles microbasiques classiques ; l'autre est armée d'un cnidocyste particulier, précédemment décrit comme « sémiophore ». Sa partie basale est aussi du type eurytèle microbasique, mais son filament se trouve subdivisé en deux portions séparées par un coude orné d'une épine spéciale.

Le genre et l'espèce *Rhaptapagis cantacuzenei* n. g., s.p. sont proposés pour cette forme, la famille des Microhydrulidae réunirait, pour l'instant, ces deux genres.

I - HABITAT ET RELATIONS ÉCOLOGIQUES.

Toute surface immergée, même celle d'un sédiment granuleux si sa structure est suffisamment permanente, tend à se couvrir, plus ou moins rapidement, d'un enduit biologique à base de bactéries, de diatomées, de cyanophycées ou d'autres micro-organismes. Les produits métaboliques muqueux de ses constituants font de cette couche un milieu continu et homogène. L'enduit se maintient vivant, en émerision, dans la zone des marées, pourvu que la surface occupée soit protégée d'une évaporation complète.

Une microfaune caractéristique est adaptée à la vie dans cette pellicule superficielle (C.E. Zo Bell, 1938 ; B.T. Scheer, 1945 ; M.A. Miller, J.C. Rapean et W.F. Whedon, 1948 ; A. Daniel, 1954 ; G. Deroux et C. Faidy, 1966).

Cette microfaune comporte de nombreux Protistes dont la plupart lui sont particuliers (L.E.R. Picken, 1937 ; E. Fauré-Fremiet, 1950). Beaucoup sont fixés ou provisoirement adhésifs. Les plus mobiles sont caractérisés par d'importantes différenciations thigmotactiques.

Des phylums entiers de Métazoaires y ont trouvé un de leurs milieux évolutifs principaux. Les Nématodes, les Gastrotriches, les Rotifères et les Tardigrades sont représentés dans les divers types d'enduits biologiques par un large éventail de leurs possibilités adaptatives.

Chez d'autres Métazoaires, par ailleurs macroscopiques ou capables d'échapper à l'influence des forces de contact, les adaptations à ces conditions très spéciales peuvent exister provisoirement ; elles se limitent, alors, à certaines phases de la vie ; c'est le cas des nombreuses larves mobiles, dites nageuses, ciliées ou non, des animaux benthiques, vagiles ou fixés.

Des Métazoaires aussi peu différenciés, aux cellules aussi peu diversifiées individuellement dans leurs propriétés métaboliques que les Coelentérés et les Turbellariés ont, dans ce domaine, des représentants dont les relations mécaniques et trophiques avec la microflore et le reste de la microfaune rappellent celles de certains Protozoaires avec lesquels ils présentent souvent des analogies de formes. Les trois ordres de Turbellariés qui groupent les espèces les plus réduites en taille s'y trouvent abondamment et constamment. Quant aux Coelentérés, en dehors des planulas rampantes issues d'espèces macroscopiques de différents ordres, ils y sont représentés par de nombreuses formes, très difficiles à identifier, à cause d'une simplification morphologique extrême qui les rend toutes semblables à première vue. Ce sont des stades essaimants (frustules par exemple) ou des stades de résistance, qui se placent à des moments variables, d'un cas à l'autre, dans le cycle de toutes sortes d'espèces, en particulier chez les Hydraires.

A. Cantacuzène, à la Station biologique de Roscoff, recueillait et observait, depuis de nombreuses années, de petits coussinets d'un dixième à quelques dixièmes de millimètres, dans cette couche vivante d'épaisseur millimétrique, en formation continue sur les paillasses d'élevage en eau de mer courante. Leur structure histologique rudimentaire ne révèle leur nature de Coelentérés que par la présence de cnidocytes marginaux et d'un périoderme basal.

La preuve qu'il ne s'agissait pas de simples formes de résistance était leur faculté de se nourrir aux dépens de la microfaune qui les entourait et spécialement de Nématodes. Enfin, la production régulière de frustules par bourgeonnement latéral, les situait au niveau d'un stade « polype » d'Hydraire, mais réduit à trois épaisseurs de cellules et privé de toute différenciation anatomique reconnaissable. Le défaut de précisions sur d'autres étapes de leur cycle, en dehors de la frustule et de cet état fixé régressif, en particulier l'absence de toute apparence de sexualité, l'analogie des frustules rampantes avec celles de nombreux Cnidaires dans les mêmes localisations (*Rathkea* et *Gonionemus*, parmi ceux qui ont pu être identifiés, par exemple), enfin la ressemblance des petits dômes du polype avec les premiers stades de fixation des planulas ou des frustules de *Rathkea*, de *Gonionemus*, d'autres Hydraires et même de Stauméduses (W. Wietrzykowski, 1912), toutes ces raisons n'avaient pas encouragé la poursuite des observations plus avant.

L'étude de A. Valkanov (1965) à Varna, d'une part, d'autre part la mise au point d'une méthode de coloration-fixation dans un enrobage

direct du milieu par un mélange formolé de nigrosine dans la gélose (G. Deroux et C. Faïdy 1966), nous ont permis de reconnaître dans ces formes les caractéristiques décrites pour *Microhydrula pontica* et de nous rendre compte qu'il en existait au moins deux espèces. Très proches par l'allure générale, le comportement vis-à-vis des proies, la formation des frustules, etc., elles peuvent être fort éloignées génétiquement si l'on tient compte de l'importance des différences dans la structure de leurs cnidocystes respectifs pour l'évaluation de leur degré de parenté systématique.

Ces deux espèces ont des localisations écologiques très voisines et souvent même communes, elles semblent extrêmement répandues dans toute la zone littorale, au moins. L'imprégnation des cnidocystes et des limites cellulaires par la nigrosine gélosée permet de distinguer les deux espèces, aussi bien sous la forme fixée que sous la forme de frustules.

Après avoir observé ces animaux, comme A. Valkanov l'a fait à Varna, dans des aquariums marins ou dans les écoulements d'eau de mer, au laboratoire, nous avons pu en récolter, encore trop au hasard, dans différents points naturels des environs de la Station biologique.

La forme fixée échappe facilement à l'observation directe car elle est détruite par le grattage du film biologique sur les parois opaques des cailloux ou des roches, mais on peut obtenir sa fixation sur des lames de verre en immergeant des collecteurs dans les endroits qui ont fourni des frustules bien identifiées. Pour l'instant, nous n'en avons encore ainsi recueilli que dans le bassin de retenue d'eau du laboratoire. Ce bassin se remplit à marée haute et son alimentation en eau provient du chenal qui sépare l'Ile Verte de la côte, à un niveau correspondant à la limite inférieure de la ceinture des *Fucus vesiculosus*. Par contre, des frustules ont été récoltées en des points très divers, en haut de la zone de balancement des marées, rampant dans le feutrage protophytique correspondant au type d'enduits biologiques de chacun de ces points (Diatomées, Cyanophycées et algues filamenteuses en proportions variables avec les conditions d'exposition).

Cette localisation des trouvailles à la zone des marées ne prouve aucunement l'absence de ces espèces en profondeur. Les récoltes par dragages ou en plongées ne permettent pas, en effet, une analyse sérieuse des couvertures biologiques de cette dimension. Seules des immersions de collecteurs à lames de verre, dans de très nombreuses stations de fond, pourront éventuellement rapporter de telles fixations avec la possibilité d'identifier les espèces facilement.

II - LES CNIDOCYSTES.

Le contact de la solution liquide de gélose formolée à 42° ou 45° C, sur les animaux vivants, déclenche l'évagination des cnidocystes dans une forte proportion chez le « polype » comme chez la frustule.

La nigrosine imprègne fortement les contours capsulaires, les épines de la hampe et du tube. De cette façon, nous avons pu déceler,

chez certains de ces polypes et chez certaines de ces frustules, la présence d'un cnidocyte d'un type nouveau (Fig. 1). La conformation tout à fait originale de ce cnidocyte, à tube coudé au tiers ou à la moitié de sa longueur, qui fonctionne un peu comme un fouet ou

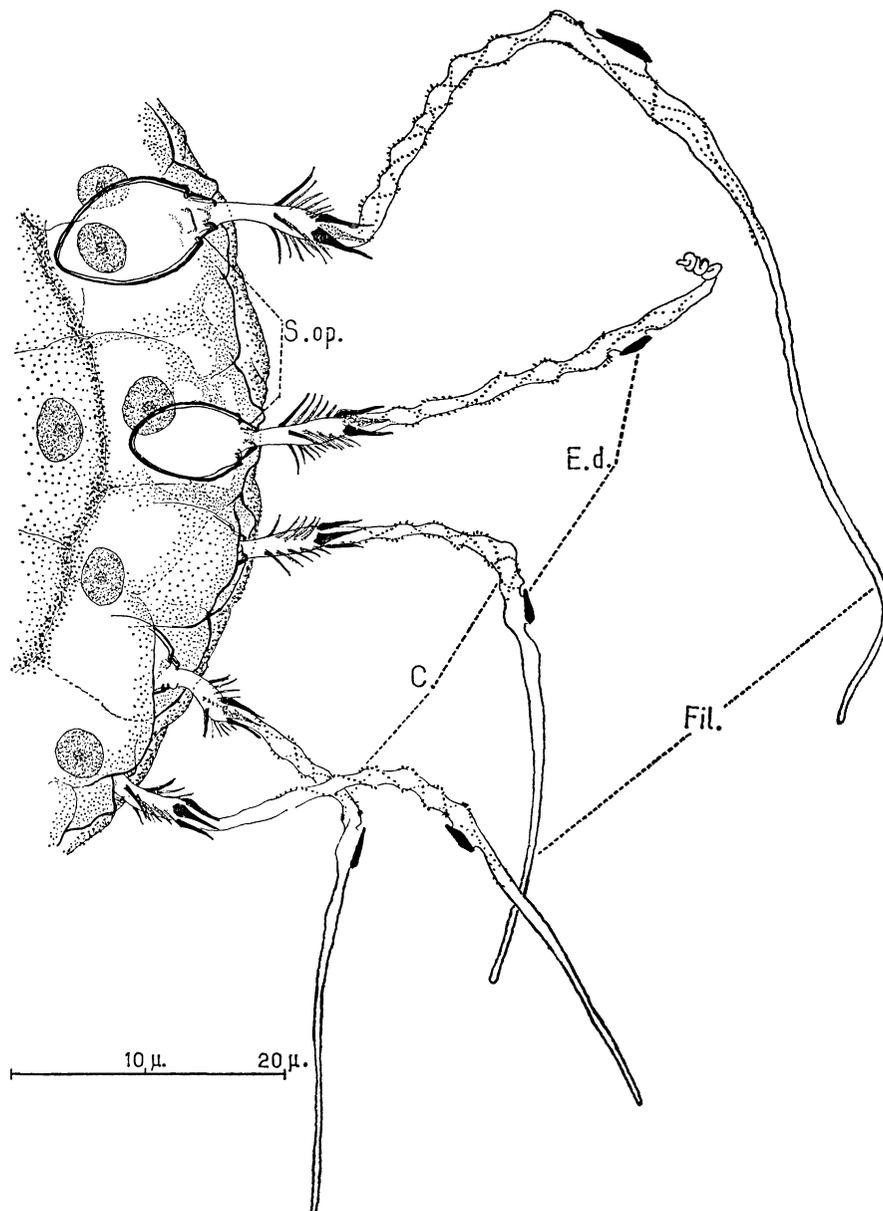


FIG. 1

Détails de quelques cnidocytes eurytèles microbasiques sémiophores de *Rhaptapagis cantacuzenei* n. g., n. sp.

C. : coudes ; E.d. : épines distales ; Fil. : filament ; S.op. : structure operculaire. (Dessin à la chambre claire, imm. $\times 100$; imprégnation à la nigrosine-gélose formolée.)

un lasso, isole nettement l'espèce qui le produit des autres petits Cnidaires ou des phases de résistance qu'on pourrait rencontrer dans le milieu étudié.

C'est grâce à cela surtout qu'il nous a semblé possible de définir à coup sûr une espèce et un genre nouveaux, puisqu'un tel organite est, jusqu'ici, tout à fait inconnu chez les Hydrozoaires et même dans l'ensemble des Cnidaires.

Comparant toutes les formes de ce que nous appelions des « pièges à Nématodes » et la description qu'en fait A. Valkanov pour sa *Microhydrula pontica*, nous avons constaté qu'il y avait une différence de cnidome absolument tranchée, entre ces animaux par ailleurs très difficiles à distinguer par la taille, par la forme ou par le comportement. Les uns et les autres possèdent un seul type de cnidocystes répartis de la même façon irrégulière dans la couche ectodermique supérieure, là où elle se dégage du périoderme basal chez le polype, ou bien accumulés au pôle postérieur de la frustule, si l'on considère comme antérieure la partie qui se trouve en avant pendant les mouvements de progression. Mais les uns sont armés du cnidocyste coudé, eurytèle microbasique désigné sous le terme de « sémiophore » (G. Deroux, 1966) ; les autres ont un cnidocyste plus court, également un eurytèle microbasique, à tube normal, mais dont le profil de la hampe peut parfois rappeler les formes de transitions entre les sténostèles et les eurytèles vrais, signalées par F. Russell, en 1940, chez une Trachyméduse (*Aglantha digitalis*, Müller) (Fig. 2).

Les dimensions capsulaires des deux types de cnidocystes sont très voisines, il est donc difficile de distinguer les deux espèces par ce caractère s'ils ne sont pas dévaginés. S'ils sont dévaginés, au contraire, la différence ne peut échapper, même aux faibles grossissements du microscope.

1. Les *eurytèles microbasiques sémiophores* (Fig. 1) dont les caractères morphologiques ont été décrits précédemment (G. Deroux, 1966), ont une taille assez régulière chez le polype, certains peuvent être nettement plus grands que la moyenne, surtout chez la frustule :

- capsule : 8μ ou $9 \mu \times 4 \mu$ et jusqu'à $12 \mu \times 5 \mu$ (frustules) ;
- hampe : 9μ à 10μ ;
- épines de la hampe : 8 à 10 rangs, en spire sénestre ;
- partie droite du tube : 2 à 3 fois la longueur de la hampe ;
- terminaison en fouet : 2 à 4 fois la longueur de la hampe.

2. Les *eurytèles microbasiques normaux* sont semblables chez le polype et la frustule, avant la décharge ; le tube dévaginé semble cependant indiquer deux catégories, l'une à tube court, très dominante chez les polypes, l'autre à tube long, rare chez les polypes (fixation récente de frustule ?) dominante ou exclusive chez les frustules. Nous devons, cependant, envisager l'éventualité d'une différence systématique des conditions de la décharge au contact de la gélose formolée entre les polypes et les frustules :

- capsule : 8μ à $9 \mu \times 4$ à 5μ (légèrement plus arrondie que celles des « sémiophores ») ;
- hampe : 10μ sur les figures d'élongation maximum (traction sous les efforts du Nématode attaqué) (Fig. 2) ;

— épines de la hampe : 10 à 12 rangs serrés, en 3 spires sénestres ; les trois épines sommitales, très larges à la base, forment des triangles presque équilatéraux encerclant complètement le périmètre d'insertion au départ du tube ;

— tube : forme courte (ou incomplètement dévaginée ?) : 30 μ à 40 μ ; forme longue : 70 à 80 μ .

III - MORPHOLOGIE ET COMPORTEMENT.

La présence permanente et le grand nombre, en toutes saisons, de ces « pièges à Nématodes » dans tous les endroits du laboratoire

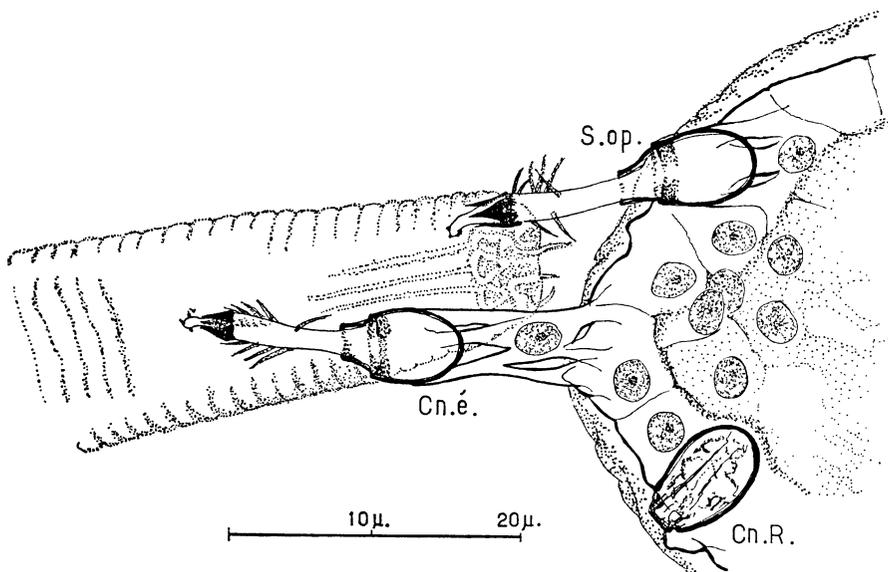


FIG. 2

Détails de deux cnidocytes de *Microhydrula pontica* Valkanov, au cours de la capture d'un Nématode.

Cn.é. : cnidoblaste étiré ; S.op. : structure operculaire ; Cn.R. : cnidocyte au repos. (Dessin à la chambre claire, imm. \times 100 ; imprégnation à la nigrosine-gélose formolée.)

où existent des élevages en eau de mer courante, auraient fourni, depuis de nombreuses années, l'occasion de connaître leur évolution vers d'autres stades d'un cycle régulier s'il s'était agi des phases évolutives saisonnières d'un Cnidaire quelconque de la faune marine locale. En fait, quelle que soit leur origine ontogénétique ou philogénétique théorique, ces animaux se présentent comme une forme évolutivement stabilisée dans la phase végétative d'un cycle qui semble pouvoir se prolonger indéfiniment. C'est le cas pour certains Hydraires des genres *Limnocnida* et *Craspedacusta* (Limnopolypes) qui, dans certains biotopes, ne s'observent que dans la phase polypodiale fixée qui se reproduit activement et exclusivement par voie asexuée, ou encore, comme la méduse de l'espèce *Limnocnida tanganycae*, endé-

mique dans le lac Tanganyika, où les polypes sont par contre extrêmement rares, mais où elle se reproduit par bourgeonnement médusaire manubrial tout au long de l'année.

Le « polype » se présente, dans les deux formes, comme un coussinet fortement adhérent au support par une couche de périderme basal et périphérique, plus étalé au-delà de l'ectoderme, sur le substrat, chez les porteurs d'eurytèles normaux, en bourrelets épaissis et plus appliqués à la paroi ectodermique chez ceux qui produisent les cnidocytes sémiophores.

L'invasion du territoire d'une seule lame à préparations microscopiques, offrant des qualités micro-écologiques favorables dans sa

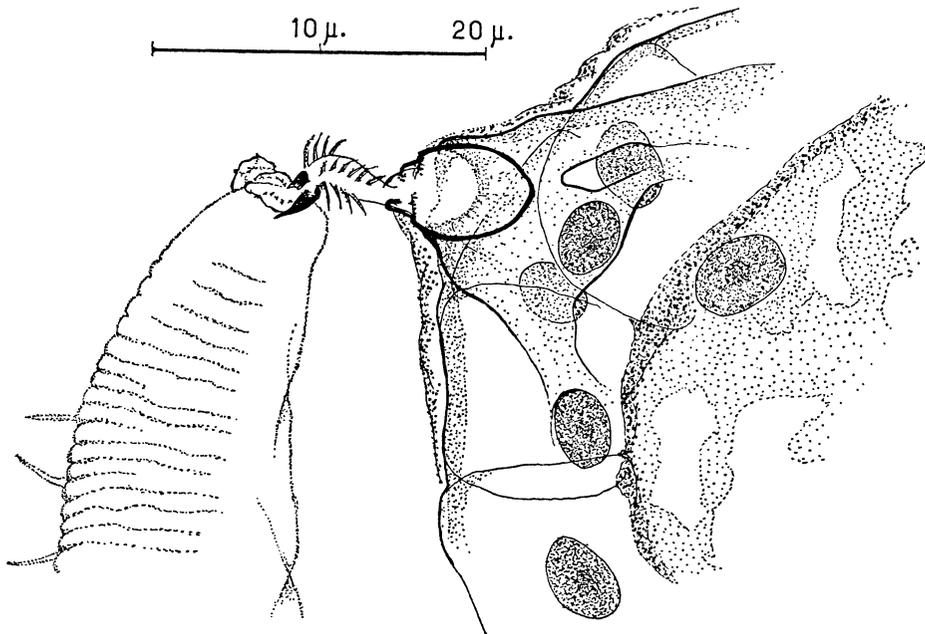


FIG. 3

Capture d'un Nématode par un cnidocyte sémiophore de *Rhapsapis cantacuzenei* n. g., n. sp.

Dans certains cas, seul le filament terminal pénètre et la partie proximale comprise entre la hampe et l'épîne distale agit comme le filament d'un cnidocyte glutinant. (Dessin à la chambre claire, imm. $\times 100$; imprégnation à la nigrosine-gélose formolée.)

couverture biologique et pourvue de populations prospères de Nématodes libres, peut aboutir à la constitution d'un véritable élevage de l'une ou de l'autre espèce à partir d'une frustule. La multiplication, sur une seule lame, de la forme à eurytèles sémiophores est plus rapide, la frustulation beaucoup plus active et les polypes semblent supporter une densité beaucoup plus forte pour une même surface que ceux de la forme à eurytèles normaux ; mais il s'agit de conditions artificielles, au laboratoire, et nous ne pouvons juger si certaines conditions naturelles, par ailleurs, ne favoriseraient pas plutôt la multiplication de l'autre forme.

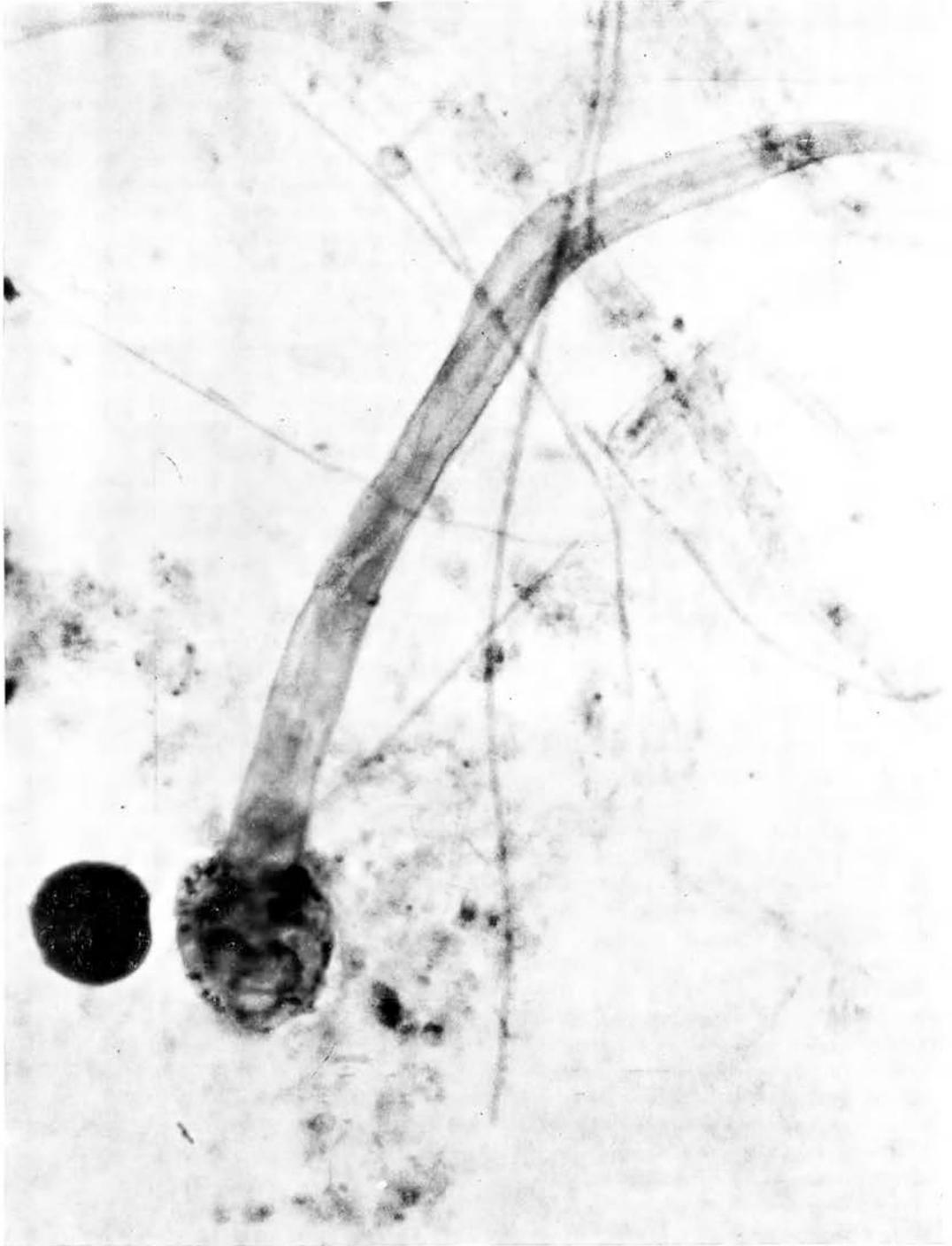
Dans tous les cas, l'amplitude des variations du diamètre des polypes à sémiophores est plus importante que celle des écarts dimensionnels des polypes à tubes cnidocytaires droits. Pour les premiers, sur une seule population d'une centaine d'individus, obtenue en deux mois environ, sur une surface (lame de verre) de 60 mm \times 25 mm, les dimensions sont comprises entre 25 μ et 30 μ de diamètre pour les plus petits dômes, alors relativement arrondis et des longueurs de près de 300 μ sur 60 μ ou 80 μ de largeur moyenne pour quelques individus exceptionnellement allongés et lobés. Dans le cas de l'espèce à eurytèles ordinaires, aussi longtemps qu'on attende, il est rare d'obtenir plus d'une trentaine de fixations simultanées sur la même surface et, si les plus petits polypes ont des diamètres comparables aux plus petits des précédents (20 μ , 30 μ), les plus gros, jamais aussi allongés et rarement aussi irrégulièrement lobés, atteignent au plus 120 μ \times 80 μ , dans un cas de forte ovalisation.

Qu'une espèce ou l'autre envahisse une seule lame, il n'y a pas de proportionnalité évidente entre la densité en individus fixés et le nombre des frustules rampant sur le même territoire à un moment donné. Cela résulte vraisemblablement d'une activité plus grande des phénomènes de croissance, de frustulation et de fixation des frustules chez le premier, dont chaque stade s'achèverait plus rapidement que chez le second.

Enfin, partant d'une lame envahie par les deux espèces simultanément, il semble que l'espèce à cnidocystes coudés et à polypes plus irréguliers se trouve favorisée par rapport à l'autre si la lame est placée dans un courant d'eau de mer plus rapide.

La capture des proies est nécessairement tout à fait passive jusqu'à l'entrée en jeu du mécanisme anhyste des cnidocystes. Une nutrition abondante exige donc une densité suffisante de Nématodes, l'aliment presque exclusif. Quelques captures de Rotifères (*Colurella*) ou de nauplius de Copépodes harpacticides, comme l'avait constaté A. Valkanov (1965), ne peuvent infirmer la dépendance très probable de ces espèces vis-à-vis des Nématodes.

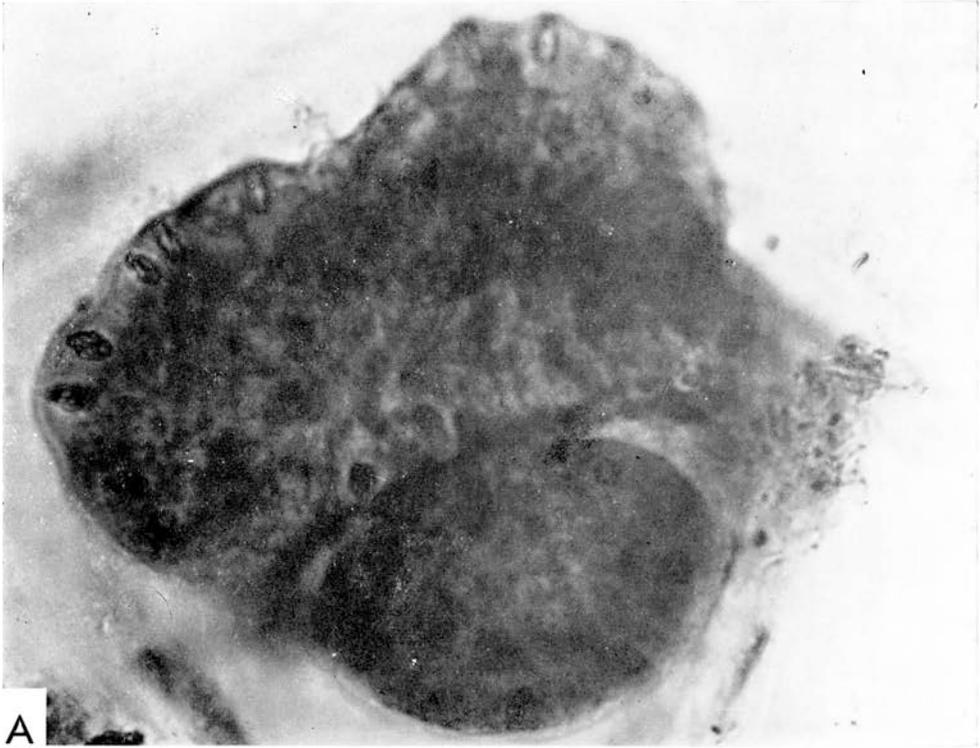
Lorsqu'un ver, heurtant l'un de ces pièges, a été harponné par un, deux ou, au plus, par quatre cnidocystes de la périphérie ou de la surface supérieure du dôme, il se produit un mouvement de contraction générale de toutes les cellules du polype, surtout au voisinage des cnidoblastes intéressés (Fig. 2 et 3). C'est donc une rétraction centripète qui provoque l'expansion des fibrilles extracapsulaires des cnidocystes engagés, allant jusqu'à l'extrusion apparente hors du cnidoblaste (Fig. 2 en bas). Aussitôt, le rappel élastique des fibrilles, en direction de la zone de retrait, provoque le halage de la proie puis la prise de contact avec le tissu ectodermique. A ce moment, la décontraction générale du polype ramène tous les tissus à leur position antérieure. Où que se soit produit le contact, l'écartement des quelques cellules ectodermiques, pressées contre les téguments de la proie, sous l'effet de ce mécanisme, peut se faire sans aucune intervention d'un mouvement coordonné du prédateur, comme a cru le voir Valkanov. Aucune trace d'ouverture préalable n'est jamais visible sur aucun polype au repos et le nombre plus élevé de cas de captures par la périphérie s'explique aisément par le fait que tout se passe dans le domaine de



JEAN BOULLON et GILBERT DEROUX

PLANCHE I

Photographie d'un montage « in toto » coloré à la nigrosine et montrant un polype de *Microhydrula pontica* Valkanov absorbant un Nématode. $\times 500$.



l'enduit biologique, dont les dimensions orthogonales au plan d'extension sont extrêmement réduites et raréfient les déplacements en dehors de ce plan ; les convergences adaptatives elles-mêmes des animaux spécifiques de la microfaune des parois sont, pour la plupart, basées sur l'aplatissement, la reptation et, en général, le contact bidimensionnel.

Chez l'une comme chez l'autre de ces deux espèces, le Nématode est plus facilement entamé par l'extrémité céphalique. Les cas où le ver entre par une portion latérale de son corps sont rares et se traduisent par une disposition spiralée de la proie dans l'endoderme des polypes, pendant la digestion (A. Valkanov, 1965, fig. 18, p. 145). Habituellement, on peut voir se désagréger les parties antérieures du ver à peu de distance, en profondeur, sous la couche ectodermique, alors que le reste du corps s'allonge en dehors du piège sur une distance qui peut excéder 5 à 6 fois le diamètre du polype (Pl. I). Généralement, le Nématode continue à s'agiter au cours de son absorption progressive pendant fort longtemps.

Sur les lames préparées à la gélose-nigrosine, la transparence de l'espèce à eurytèles normaux est toujours plus grande, même après la digestion de proies importantes et malgré la présence des nombreuses inclusions qui en résultent, que chez l'espèce à cnidocystes « sémiophores » dont le cytoplasme a tendance à se teindre en grisé sous l'influence colorante de la nigrosine qui, ailleurs, n'agit que comme fournisseur des micelles noires adsorbées sur la surface des structures figurées.

IV - BOURGEONNEMENT DES FRUSTULES. (Pl. II).

Nos observations, en ce qui concerne la frustulation, correspondent à ce que Valkanov a décrit pour sa *Microhydrula pontica*. Nous ne pouvons cependant pas confirmer les correspondances de polarités entre l'individu fixé et sa frustule, n'ayant jamais pu déceler un seul élément d'orientation vraiment stable chez le polype (Pl. II, A). Le point où commencent les phénomènes de réorientation cellulaire nous semble tout à fait quelconque et ceci s'accorde bien avec les cas, décrits par Valkanov lui-même et que nous constatons également, où deux points simultanés de bourgeonnement apparaissent sur un même polype. L'histologie du polype, comme nous le verrons, n'ayant pas fourni plus de trace de structure buccale, hypostomiale ou gastrique, que l'examen sur le vivant ou sur les imprégnations à la

PLANCHE II

Rhaptapagis cantacuzenei, n. g., n. sp.

A. Microphotographie d'un « in toto » coloré par la méthode à la nigrosine indiquant une des premières phases de la séparation d'un bourgeon asexué ou frustule, de l'organisme mère. $\times 800$.

B. Photographie d'un stade plus avancé de la frustulation. A noter le pédoncule médian reliant encore la frustule au polype souche. Même technique que pour A. $\times 1.000$.

nigrosine in toto, il n'est pas non plus possible de définir une polarité gastrostomatique pour un tel organisme.

La seule chose que nous puissions affirmer, c'est que, dans une espèce comme dans l'autre, la frustule maintient ses rapports tissulaires avec le parent par un point situé latéralement par rapport à son axe et plus près de l'extrémité où s'accumuleront les cnidoblastes que de l'extrémité, plus amincie, qui deviendra le pôle antérieur de progression (Pl. II, B).

Comme le décrit Valkanov, la frustule est d'abord entièrement couverte par le périoderme du polype producteur et c'est toujours par une poussée du pôle dépourvu de cnidocyste qu'elle effectue la percée vers l'extérieur.

Les frustules achevées des deux espèces sont très semblables d'aspect et leurs dimensions individuelles varient de telle manière qu'on se tromperait à coup sûr en essayant de les séparer spécifiquement par la taille. Les différences histologiques décrites plus bas sont peu visibles *in vivo* et seuls les cnidocystes, déchargés, permettent alors de les distinguer.

Les mouvements étant extrêmement lents, les phases de contraction et de décontraction ne sont perceptibles dynamiquement qu'au cours d'un examen prolongé et à condition de prendre des repères spaciaux dans le champ d'observation ; les mesures au micromètre restent donc peu significatives. On peut évaluer l'ordre de grandeur aux environs d'une centaine de microns en longueur pour un étirement moyen de la frustule à « sémiophores », et entre 120 μ et 130 μ pour celle des animaux à eurytèles normaux ; les largeurs étant du même ordre chez les deux espèces (20 μ en étirement, 25 μ , 30 μ en moyenne, jusqu'à 40 μ en forte contraction), ce sont les frustules sans « sémiophores » qui, statistiquement, à l'examen vivant, pourraient sembler légèrement plus grêles.

Le pôle antérieur de progression est généralement régulièrement arrondi et même parfois acuminé ; les colorations révèlent qu'à cet endroit l'ectoderme s'amincit et que l'empilement des larges cellules endodermiques se termine par une sorte de cellule sommitale hémisphérique ou en calotte convexe vers l'avant (Fig. 6, B).

Le pôle postérieur paraît boursoufflé à cause de l'accumulation de cnidocystes mûrs et de cnidoblastes en formation (Fig. 6, A et B).

Très rarement, nous avons pu constater des cas de capture de Nématodes par la frustule encore libre sans avoir pu noter, alors, s'il s'agissait de l'une ou de l'autre espèce. Le Nématode était absorbé dans l'axe endodermique à partir du pôle garni de cnidocystes et la zone de désintégration digestive se trouvait généralement à un quart ou un tiers de la longueur de la frustule à partir du point de pénétration.

V - STRUCTURE HISTOLOGIQUE.

A - Les polypes.

L'étude de coupes histologiques transversales des formes fixées, effectuées après double enrobage à la gélose et à la paraffine, colorées soit à l'hématoxyline-phloxine-vert lumière, soit au bleu alcian, non oxydé, à pH 2, 3, confirme l'existence de deux types de polypes.

1. *Les formes à eurytèles microbasiques sémiophores.*

L'un de ces types (Fig. 4) est caractérisé par un ectoderme formé de cellules très vacuolarisées et d'aspect peu défini, constituant un

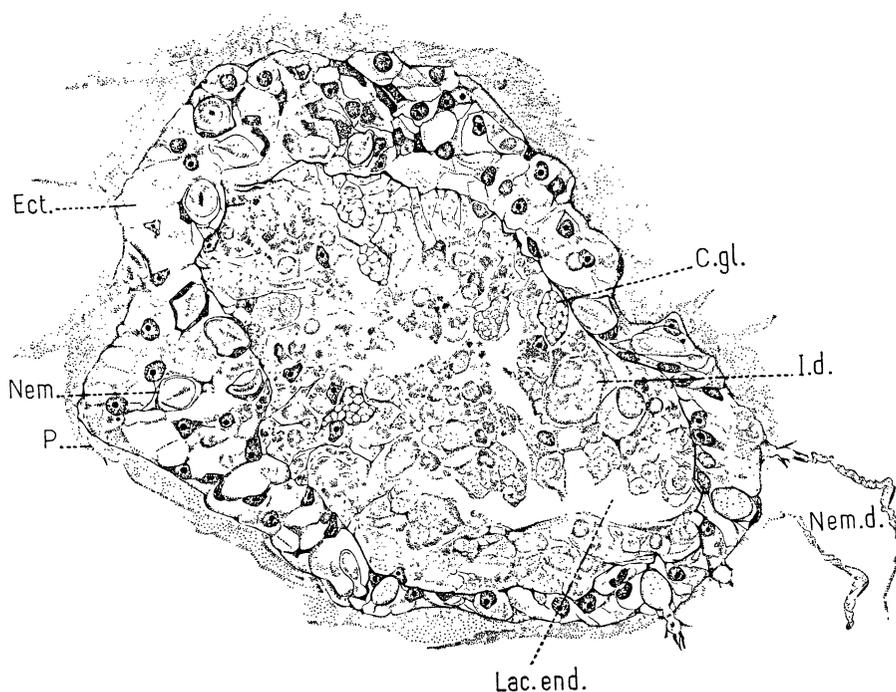


FIG. 4

Coupe histologique d'un polype de *Rhaptapagis cantacuzenei* n. g., n. sp.

C.gl. : cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ; Ect. : ectoderme ; I.d. : inclusion digestive ; Lac.end. : lacune endodermique ; Nem. : cnidocyte ; Nem.d. : cnidocyte dévaginé ; P. : périderme.

épithélium d'épaisseur variable, monostratifié par endroits, pluristratifié ailleurs. Cette variation d'épaisseur est, en partie, responsable de la formation de véritables renflements au niveau desquels peuvent s'accumuler des cnidodystes (pseudotentacules ou boutons urticants) et qui donne à cette espèce son allure souvent irrégulière et bosselée. Intercalés entre les cellules épithéliales ectodermiques banales, on

distingue des cnidoblastes à tous les stades de différenciation et les cnidocystes mûrs qui sont, ainsi que nous l'avons déjà signalé, du type eurytèle sémiophore microbasique ; les cnidoblastes en différenciation sont toutefois plus abondants dans l'épithélium basilaire du polype.

L'examen de coupes sériées ne nous a jamais permis de distinguer une structure quelconque homologable à un hypostome ou à un orifice buccal. L'épithélium ectodermique est en effet continu et, hormis des variations d'épaisseur, ne présente aucune spécialisation ni différenciation sur aucune partie de la surface de l'animal.

Cet épithélium est enveloppé d'un périoderme de nature muco-protéique relativement, mais pas uniformément, épais. Il est séparé du feuillet endodermique interne par une mince lamelle de mésoglée.

Les cellules endodermiques forment un nodule massif au sein duquel nous n'avons jamais pu distinguer de cavité gastrique. Tout au plus peut-on parfois observer quelques faibles lacunes, entre les cellules endodermiques (Fig. 4, Lac. end.). Leur existence est simplement liée aux phénomènes de digestion et provient de la distension des cellules absorbantes et de leur écartement par les morceaux de proies. Ces lacunes ne s'observent en effet jamais chez les polypes à jeun ni chez ceux dont les cellules endodermiques ont fini par absorber tous les fragments de nourriture. A part les cellules absorbantes, on peut distinguer dans l'endoderme, des cellules glandulaires ; celles-ci correspondent, tant par leur morphologie que par leurs propriétés tinctorielles, aux cellules glandulaires sphéruleuses que l'on rencontre dans la colonne gastrique et le stolon des Hydroïdes. On ne trouve aucune trace des différenciations glandulaires caractéristiques de la région hypostomiale des Hydrantes, ou orale des Hydroméduses, c'est-à-dire ni des cellules spumeuses, ni des cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales.

Les cellules absorbantes sont bourrées d'inclusions trophiques, hétérogènes et généralement de forte taille, provenant de la désintégration très superficielle de la proie par les enzymes des cellules glandulaires citées plus haut. C'est ainsi que l'on y remarque des morceaux de muscle, des œufs, des fragments de cuticule, etc., ingérés tels quels par les cellules absorbantes, sans altération apparente. Etant donné l'absence de cavité gastrique, les processus de la digestion extracellulaire sont, en fait, réduits à l'extrême au profit de la digestion intracellulaire. Des phénomènes identiques s'observent chez quelques Hydraires, notamment chez les Limnopolypes des genres *Craspedacusta* et *Limnocrnida* où la cavité gastrique et le nombre des cellules glandulaires sont réduits (J. Bouillon 1956, 1966). On observe également, au sein de ces cellules absorbantes, de nombreuses inclusions excrétrices, riches en corpuscules réfringents et brunâtres, stade ultime de la digestion.

Il ne nous a pas été possible d'observer des différenciations musculaires à la base, ni des cellules ectodermiques, ni des cellules endodermiques ; de même, nous n'avons pu mettre en évidence aucun élément nerveux. Soulignons que, si ces éléments existent, il est normal qu'ils soient tenus puisque, ainsi que le signale Valkanov, ces polypes ne sont capables d'aucun déplacement et que nous n'y

avons pas décelé d'autres réactions de contraction ou d'élongation en dehors de celles qui relèvent de la réactivité généralisée propre à toute cellule vivante.

2. Les formes à eurytèles microbasiques à tubes droits.

Le second type de polypes présente une structure histologique fondamentalement identique ; il se distingue toutefois du premier par un certain nombre de caractères bien définis (Fig. 5). C'est ainsi que le périoderme enveloppant l'animal, bien que plus mince, plus homogène que dans l'espèce précédente, s'élargit au niveau de la

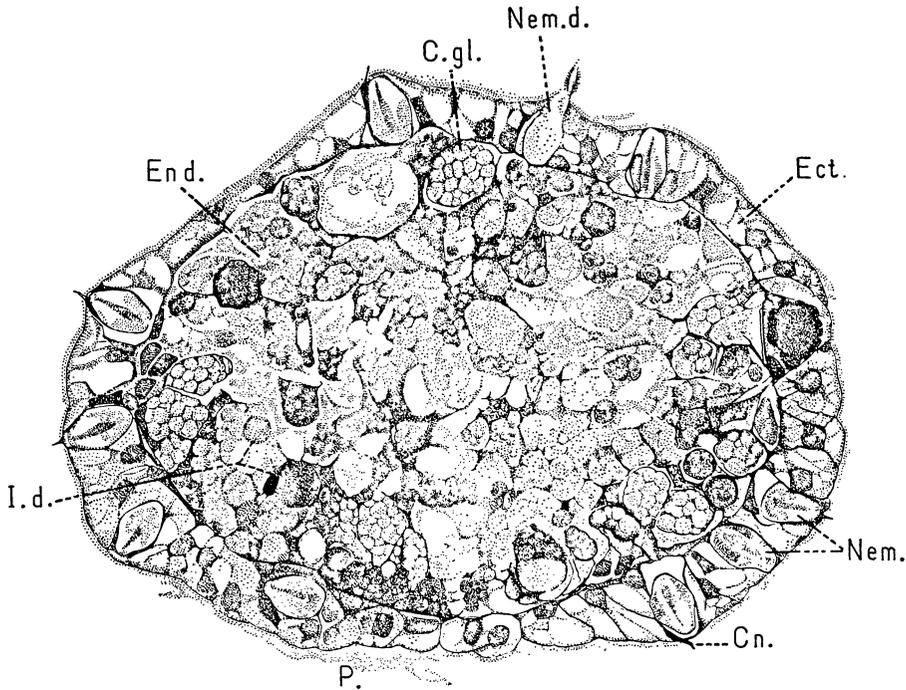


FIG. 5

Coupe histologique d'un polype de *Microhydrula pontica* Valkanov.
Mêmes légendes que Fig. 4. Cn. : cnidocil.

base du polype en une sole adhésive ; le feuillet ectodermique est formé de cellules plus petites (en moyenne 2 à 3 μ , contre 4 à 5 μ chez l'espèce précédente), moins vacuolarisées, de forme mieux définie et disposées en une couche quasi-monostratifiée ; l'absence de renflement du feuillet ectodermique régularise également la répartition des cnidoblastes et des cnidocystes ; ces qualités de l'ectoderme doivent contribuer à rendre les polypes de cette espèce plus arrondis, plus lisses ; les formes lobées ou pourvues d'extensions comparables aux pseudo-tentacules, fréquentes dans l'autre espèce, sont ici beaucoup plus rares et toujours moins bosselées sur la partie convexe supérieure.

Les cnidocystes sont d'un autre type (voir plus haut), mais ils fonctionnent de la même manière et, à part une différence systématique

dans la taille des noyaux (presque moitié moins grands, comme les cellules ectodermiques), nous pourrions répéter, pour l'endoderme de la seconde espèce, tout ce qui a été dit à propos de la première.

Nos observations ne concordent donc pas totalement avec celles de A. Valkanov (1965) puisque, outre le fait de distinguer deux espèces différentes dans ces populations de polypes régressés, nous n'avons, contrairement à cet auteur, pu mettre en évidence, chez aucune des deux formes, ni bouche, ni cavité gastrique.

B - Les frustules.

L'étude histologique de ces bourgeons de dissémination s'est effectuée à partir d'« in toto » colorés par la méthode à la nigrosine, complétée d'une surcoloration nucléaire au carmin aluné et d'un très rapide passage au vert lumière dilué pour les inclusions cytoplasmiques.

Nous avons, sans difficulté, pu retrouver les deux types de frustules correspondant aux deux espèces de polypes envisagés précédemment.

1. Les frustules à « sémiophores ».

La frustule issue par bourgeonnement du premier type de polype décrit dans le paragraphe précédent, est caractérisée par la grande taille et le nombre réduit des cellules qui la composent (Fig. 6, A). L'ectoderme est formé de grosses cellules à noyaux dilatés (4 à 5 μ), disposées en un épithélium monostratifié simple dans les régions antérieure et moyenne, plus complexe et pluristratifié dans la zone postérieure de la frustule où de nombreux cnidoblastes et cnidocystes s'ajoutent aux cellules épithéliales banales. Ils sont du même type que ceux du polype correspondant, c'est-à-dire, eurytèles microbasiques sémiophores. Ce feuillet ectodermique n'est recouvert d'aucune enveloppe ; il est séparé de l'endoderme, comme chez le polype, par une mince couche de mésoglée.

L'endoderme est constitué par un mélange de cellules absorbantes et de cellules glandulaires du même type que celles du polype, imbriquées les unes entre les autres. Il n'y a, là non plus, aucune trace de cavité gastrique. A. Valkanov (1965) avait d'ailleurs déjà noté l'absence d'une telle cavité chez les frustules de *Microhydrula pontica*.

Les cellules absorbantes possèdent également un volumineux noyau (3 à 5 μ) ; elles sont généralement pauvres en inclusions trophiques et excrétrices, principalement celles de l'extrémité antérieure qui sont particulièrement grosses, vacuolarisées et turgescents (10 μ de longueur sur 6 μ de largeur, en moyenne).

2. Les frustules à eurytèles normaux.

Les frustules appartenant à la seconde espèce de polype (Fig. 6 B) se différencient de celles que nous venons de décrire par un nombre plus élevé, une taille plus faible des cellules constitutives, le volume réduit de leurs noyaux (ectoderme : 1,5 à 3 μ ; endoderme : 2 à 3 μ),

ainsi que par leur cnidome. Les cnidocystes sont du même type que ceux du polype et, de la même façon que chez la frustule décrite plus haut, ils sont localisés dans la région postérieure, épaissie, polystratifiée.

Ainsi définies, ces frustules présentent une structure très voisine de celle des frustules libérées par un grand nombre d'Hydrires

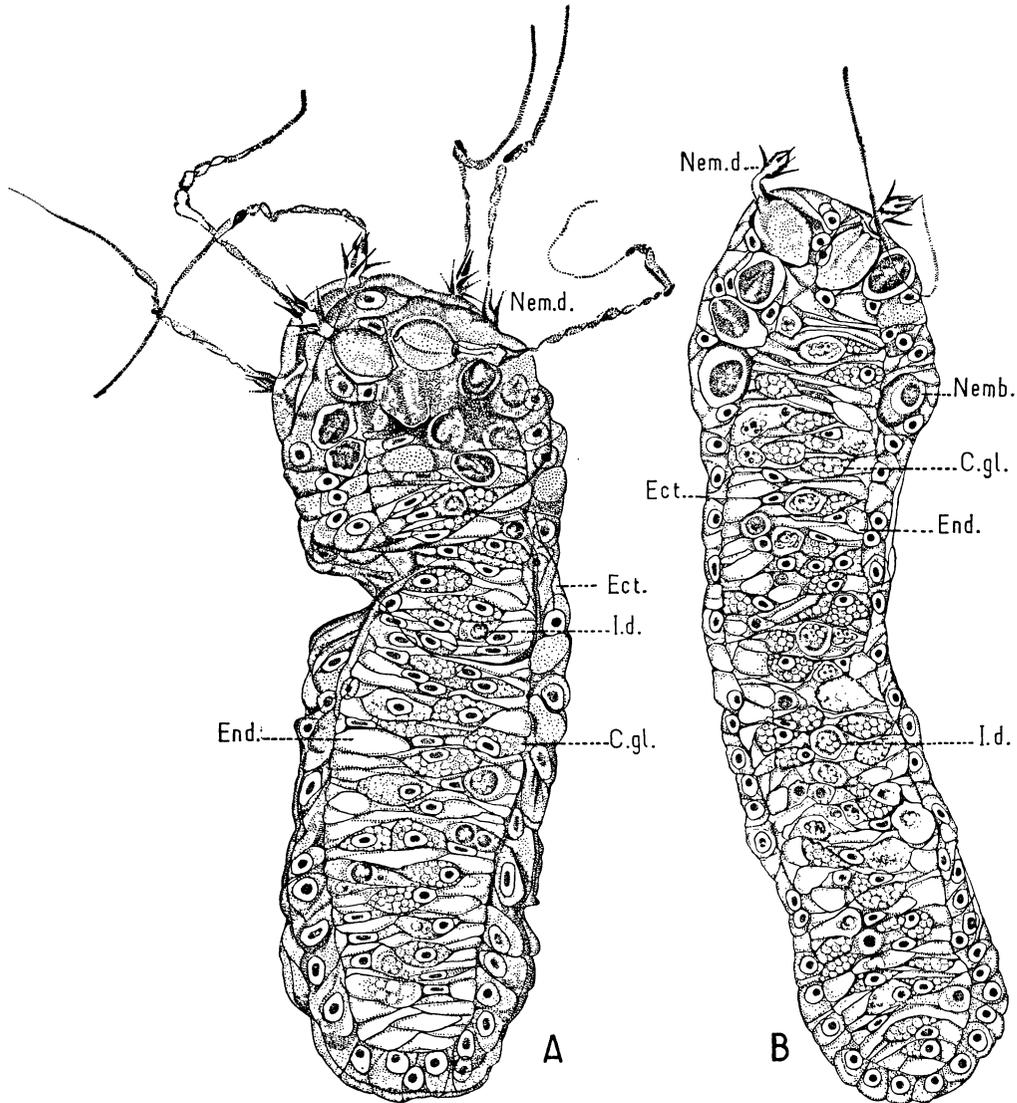


FIG. 6

A. Frustule de *Rhaptapagis cantacuzenei* n. g., n. sp., dessinée d'après une préparation « in toto » par la méthode à la nigrosine-gélose formolée. Surcoloration nucléaire au carmin aluné. Mêmes légendes que Fig. 4. Noter la grande dimension des cellules ectodermiques et la taille des noyaux.

B. Frustule de *Microhydrula pontica* Valkanov. Même méthode de préparation que pour celle de *Rhaptapagis cantacuzenei* (Fig. 6 A). Mêmes légendes que Fig. 4. Nemb. : cnidoblaste. Cellules ectodermiques plus petites et plus nombreuses avec un noyau moins volumineux que chez *Rhaptapagis cantacuzenei*.

Athécates, Thécates, de Limnopolypes, sans compter celles que bourgeonnent les larves fixées de certaines Stauroméduses, au cours de leur période larvaire d'essaimage asexué (W. Wietrzykowski 1912).

VI - SYSTÉMATIQUE.

Il découle de nos observations qu'il existe, à Roscoff, au moins deux espèces de Cnidaires du même niveau structural que celui qu'a décrit, à Varna, A. Valkanov, en 1965, sous le nom de *Microhydrula pontica*. Etant donné la différence de cnidome entre ces deux espèces, renforcée chez l'une d'elles par la présence d'un type de nématocyste inédit, il nous a paru nécessaire d'inclure chacune de ces deux espèces dans des genres différents.

A. Les caractéristiques du premier genre pourront se résumer ainsi :

- 1 - présence de nématocystes d'un type original, nouveau, les eurytèles microbasiques sémiophores (G. Deroux, 1966) ;
- 2 - forme fréquemment irrégulière, généralement bosselée ;
- 3 - épithélium ectodermique constitué de cellules fortement vacuolarisées, disposées anarchiquement ;
- 4 - périoderme épais, débordant peu la périphérie basale du polype ;
- 5 - frustules construites à partir d'un nombre réduit de larges cellules à noyaux volumineux (ectoderme : 4 à 5 μ ; endoderme : 3 à 5 μ).

En raison de sa morphologie et de son mode d'alimentation, cette forme a reçu le nom générique de *Rhaptapagis* (coussin-piège), et le nom spécifique de *cantacuzenei*, en l'honneur du Dr A. Cantacuzène qui, à Roscoff, eut, le premier, l'attention attirée sur ces étranges Cnidaires.

La diagnose spécifique correspond à celle du genre.

Répartition :

Varna, en Bulgarie ? — Roscoff, en France, jusqu'à présent.

B. L'autre espèce, à laquelle nous conservons le nom de *Microhydrula pontica* Valkanov, 1965, sera définie, en complément de la diagnose de A. Valkanov :

- 1 - par son cnidome présentant des cnidocystes eurytèles microbasiques ou des formes intermédiaires entre ce type et les sténocystes ;
- 2 - par une conformation plus souvent régulière, à contours généralement arrondis, en tous cas, à surface lisse, même chez les individus lobés ;
- 3 - par un épithélium ectodermique quasi-monostatifé, formé

de cellules plus denses et plus petites que celles des *Rhaptapagis cantacuzenei* ;

4 - par des frustules à cellules plus nombreuses et plus petites (voir les figures 6, A et B) avec des noyaux notablement moins volumineux (ectoderme : 1,5 à 3 μ ; endoderme : 2 à 3 μ) ;

5 - par un périoderme mince, mais étalé à la base.

Une seule espèce : *Microhydrula pontica* Valkanov 1965 dont la diagnose spécifique se superpose également à celle du genre.

Répartition :

Varna, en Bulgarie — Roscoff, en France, jusqu'à présent également.

Ces deux genres de Cnidaires, *Microhydrula* et *Rhaptapagis*, dépourvus de cavité gastrique, de tentacules et d'hypostome constitueront provisoirement la famille des Microhydrulidae en respectant la priorité du nom de genre *Microhydrula*.

VII - AFFINITÉS.

Comme le signale Valkanov, à propos du genre *Microhydrula*, l'absence de connaissances concernant la reproduction sexuée rend tous les essais de classification de ces animaux fort aléatoires.

S'appuyant sur l'absence de tentacules et le mode de frustulation, A. Valkanov inclut provisoirement les *Microhydrula* dans les *Limnotrachilina* (Hadzi 1928) près des genres *Craspedacusta* et *Limnocnida*, avec les polypes desquels ils présentent quelques ressemblances. Cet auteur signale toutefois des divergences à propos du cnidome : les genres *Limnocnida* et *Craspedacusta* ne développeraient que des glutinants, tandis que *Microhydrula* posséderait, d'après Valkanov, des pénétrants.

L'inclusion des *Microhydrula* dans les *Limnopolypes*, proposée par Valkanov, peut paraître logique. On sait, en effet, que les *Limnopolypes* subissent une forte réduction de leurs phases polypodiales (*Gonionemus*, *Craspedacusta*, *Limnocnida*, *Olindias*) qui aboutit à la disparition des tentacules, la réduction de la région hypostomiale et des cellules glandulaires caractéristiques de cette zone, la diminution du volume de la cavité gastrique et à la prédominance des processus de digestion intracellulaire sur la digestion extracellulaire (J. Bouillon, 1956, 1966).

Les *Microhydrulidae*, sans tentacule, sans hypostome et sans cavité gastro-vasculaire, seraient alors un cas extrême de cette évolution et pourraient s'incorporer, assez naturellement, dans la lignée évolutive des *Limnopolypes*. Leur digestion extracellulaire est réduite au minimum au profit d'une digestion intracellulaire qui semble être la fonction des cellules sphéruleuses du type colonnaire, les seuls éléments glandulaires subsistants.

En ce qui concerne les cnidocystes, nos observations ont montré que les deux genres sont pourvus d'eurytèles, spéciaux chez *Rhaptapagis*, à tendance quelquefois sténotele chez *Microhydrula*, micro-

basiques dans les deux cas. La comparaison de tels cnidomes avec ceux des autres Hydroïdes permet d'éliminer certains rapprochements, mais elle n'est pas défavorable à l'incorporation des Microhydrulidae aux Limnopolypes. Certains de ceux-ci et parmi les plus réduits (*Gonionemus*, *Craspedacusta*, *Limnocnida*), sont en effet caractérisés par la présence de gros eurytèles microbasiques auxquels on peut, contrairement à l'opinion de Valkanov, aisément rattacher les deux types de cnidocystes des Microhydrulidae. Les affinités sont moins évidentes avec le cnidome des Capités (principalement fait de sténocytes vrais) ou celui des Filifères (qui sont aussi des eurytèles microbasiques mais de taille et de forme très différentes). Tout rapprochement avec les Hydroïdes Thecata étant exclu, l'incorporation des Microhydrulidae aux Limnopolypes reste, à ce point de vue, très acceptable.

Valkanov est en droit d'ajouter à ces critères anatomiques, le mode de bourgeonnement des frustules qui s'effectue chez *Microhydrula* et chez *Rhaptapagis* selon un processus très semblable à ceux qui ont été décrits chez les Limnopolypes où ces phénomènes ont pu être étudiés, c'est-à-dire chez *Gonionemus*, *Craspedacusta* et *Limnocnida*.

Cependant nous avons déjà évoqué, au cours de ces descriptions, les analogies que ces deux espèces semblent présenter avec les « larves » fixées de certaines Stauroméduses (Scyphozoaires), connues grâce aux descriptions de W. Wietrzykowski pour *Halyclistus octoradiatus* et de H. Hanaoka pour *Thaumatocyphus distinctus*. Celles-ci prennent, en se fixant, une forme hémisphérique et une structure comparable à celle d'un « polype » de Microhydrulidae, elles n'ont qu'un petit nombre de cellules (taille d'une de ces larves, à ce stade : 35 μ), ne présentent pas de cavité gastrique ni de bouche, n'acquièrent pas non plus de tentacules et possèdent, de plus, la faculté de se reproduire par bourgeonnement asexué sous forme de « larves » allongées dont la destinée est la même que celle de la planula initiale ; or, ces « larves » ont une morphologie très semblable à celle des frustules décrites pour les Microhydrulidae.

L'évolution des « larves » de Stauroméduses comporte des phases très particulières. Au moment de se fixer, elles forment des agrégats de 3 à 20 individus ; ce phénomène semble directement lié au mode de nutrition car elles seraient trop petites (d'après W. Wietrzykowski, 1912) pour ingérer isolément des nauplius, des Rotifères ou des Nématodes. Comme chez les Microhydrulidae, la digestion est essentiellement intracellulaire. Les « larves » qui ne peuvent s'associer en nombre suffisamment élevé (2, 3) n'arrivent pas au terme de leur développement.

Toujours d'après Wietrzykowski, la bouche et la cavité gastrique apparaîtraient chez les larves destinées à se métamorphoser, immédiatement après l'absorption de la première proie.

Nous voyons donc que les Microhydrulidae présentent des ressemblances avec ces types larvaires, mais qu'ils s'en distinguent néanmoins :

1° par le fait que, ni Valkanov, ni nous, n'avons jamais observé

de stades de métamorphoses, ni la présence de jeunes Lucernaires aux environs de nos élevages de *Microhydrula* ou de *Rhaptapagis* ;

2° par la présence d'un périderme chez les Microhydrulidae, absent chez les larves hémisphériques de Stauroméduses ;

3° par le mode de frustulation : les frustules des *Halyclistus* se constituent à partir d'une excroissance de la paroi qui s'allonge en direction centrifuge sous forme d'un cylindre qui ne reste bientôt plus attaché à l'organisme souche que par un mince pédoncule situé au niveau du pôle postérieur de la frustule (W. Wietrzykowski 1912, Pl. I, fig. 13) ; chez les Microhydrulidae, le point d'attache est médian.

Si l'on fait appel au cnidome, celui-ci ne peut nous donner d'indications précises : chez les larves de Stauroméduses, il n'a pas été décrit ; Weill (1934) signale que celui des adultes comporte des atriches et des eurytèles microbasiques. Ce dernier type se retrouve chez *Microhydrula* dont il constitue le cnidome à lui seul, mais les eurytèles microbasiques sémiophores de *Rhaptapagis* sont trop particuliers pour permettre une assimilation directe, d'autre part ces deux formes sont dépourvues d'atriches.

Dans ces conditions et, à défaut de renseignements complémentaires sur le cycle de ces animaux, il nous semble plus raisonnable d'inclure les Microhydrulidae, comme Valkanov le suggérerait pour l'espèce de Varna, dans les Limnopolypes, en les considérant comme des formes très simplifiées de ce groupe d'Hydrides.

Summary

Two different forms of a small Cnidaria extremely reduced in his organisation and corresponding to the Hydrozoa *Microhydrula pontica* Valkanov 1965 are found during the whole year in the region of Roscoff on biological substratums which are developing at the surface in prolonged contact with the water.

These two forms are distinguished by some histological characters, but especially by the cnidom. Each form has only one type of cnidocysts. The form which remains in the genus and species *Microhydrula pontica* has classical eurytelian microbasic cnidocysts; the other has a particular type of cnidocysts, which have been described as "semiophors". The basal part is of the eurytelian microbasic type, but the filament is subdivided in two portions, separated by an elbow having a special spine as ornament.

The genus and the species *Rhaptapagis cantacuzenei* n. g., n. sp., are proposed for this form and the family of the Microhydrulidae has for the moment these two genus.

Zusammenfassung

Man findet in der Gegend von Roscoff während des ganzen Jahres, auf Unterlagen biologischer Natur, die sich auf Meeressniveau befinden, aber immer während längerer Zeit von Meerwasser bedeckt sind, zwei verschiedene Formen eines kleinen, morphologisch extrem reduzierten Nesseltiers, das dem Hydroiden *Microhydrula pontica* Valkanov 1965 zugeordnet werden kann.

Die beiden Formen unterscheiden sich durch einige histologische Merkmale, insbesondere aber durch ihr Cnidom. Jede besitzt eine einzige Art von Cnidocysten. Die eine der beiden Formen, die wir in der Gattung und in der Art *Microhydrula pontica* belassen, besitzt die klassischen eurythelen, mikrobasischen Cnidocysten, die andere dagegen weist besondere Cnidocysten auf, die vorgängig als « Semiophoren » beschrieben wurden. Der Basalteil ist ebenfalls vom klassischen Typus der eurythelen mikrobasischen Cnidocysten, aber das Filament ist in zwei Portionen unterteilt, die gegenseitig durch einen mit einem speziellen Dorn verzierten Winkel sich abgrenzen.

Es werden für diese Form die Gattung und Art *Rhaptapagis cantacuzenei* n. g., n. sp. vorgeschlagen ; die Familie der Microhydruliden umfasst demnach vorläufig diese beiden Gattungen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUILLON, J., 1957. — Etude monographique du genre *Limnocnida* (Limnomedusae). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 87, pp. 251-500.
- BOUILLON, J., 1966. — Les cellules glandulaires des Hydroïdes et des Hydroméduses. Leur structure et la nature de leurs sécrétions. *Cah. Biol. Mar.* 7, 2, pp. 157-205.
- DANIEL, A., 1954. — The seasonal variations and the succession of the fouling communities in the Madras harbour waters. *J. Madras Univ.* ser. B, 24, pp. 189-212.
- DANIEL, A., 1955. — The primary film as a factor in settlement of marine foulers. *J. Madras Univ.*, ser. B 25, pp. 189-200.
- DEROUX, G., 1966. — Un nouveau type de nématocystes rhopaloïdes (R. Weill, 1934) : les eurytèles microbasiques (hétérotriches) sémiophores. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, pp. 760-763.
- DEROUX, G. et FAIDY, C., 1966. — Imprégnations rapides à la Nigrosine applicables à la micro-écologie des surfaces. *Hydrobiologia*, 27, pp. 39-64.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1950. — Ecologie des Infusoires ciliés. *Endeavour*, 9, 36, pp. 183-187.
- HANOAKA, K.I., 1934. — Notes on the early development of a stalked medusa. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, 10, 2, pp. 117-120.
- MILLER, M., RAPEAN, J. et WHEDON, W., 1948. — The role of slime film in the attachment of fouling organisms. *Biol. Bull. Woods Hole*, 94, pp. 143-157.
- NOLAND, L., 1925. — Factors influencing the distribution of freshwater ciliates. *Ecology*, 6, pp. 437-452.
- PICKEN, L., 1937. — The structure of some Protozoan communities. *J. Ecol.* 25, 2, pp. 368-384.
- RUSSELL, F., 1940. — On the nematocysts of Hydromedusae III. *J. Mar. biol. Ass. U.K.* 24, 2, pp. 515-523.
- SCHIEER, B., 1945. — The development of marine fouling communities. *Biol. Bull. Woods Hole* 89, pp. 103-121.
- VALKANOV, A., 1965. — *Microhydrula pontica*, n. g., n. sp. Ein neuer solitärer Vertreter der Hydrozoen. *Zool. Anz.*, 174, 2, pp. 134-147.
- WEILL, R., 1934. — Contribution à l'étude des Cnidaire et de leurs nématocystes. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 1 et 2, pp. 1-701.
- WEILL, R., 1964. — Une nouvelle catégorie de nématocystes : existence chez *Apolemia uvaria* Esch., de nématocystes birhopaloïdes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 258, pp. 4.343-4.344.
- WERNER, B., 1965. — Die Nessellkapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydroïda. I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution. *Helv. Wiss. Meeresunter.* 12, pp. 1-39.
- WIETRZYKOWSKI, W., 1912. — Recherches sur le développement des Lucernaires. *Arch. Zool. exp. et gén.* 10, pp. 1-95.
- ZO BELL, C. et ALLEN, E., 1935. — The significance of marine bacteria on the fouling of submerged surfaces. *J. Bact.* 29, pp. 239-251.