

Biosystématique et anatomie

**CONNAISSANCES ACTUELLES
SUR LE TRACTUS DIGESTIF LARVAIRE TEMPORAIRE
D'*ALCYONIDIUM POLYOUM* (HASSALL)
(BRYOZOAIRES, CTÉNOSTOMES)**

par

Jean-Loup d'HONDT

Rappel des connaissances actuelles et apport de nouvelles données sur l'anatomie et la cytologie du tractus digestif temporaire de la larve d'*Alcyonidium polyoum*, bien différencié lors du développement embryonnaire, régressant et devenant virtuel chez la larve libre.

Mots-clés : Bryozoaires, tractus digestif, larve, développement.

**Current knowledge of the larval primordial digestive tract
of *Alcyonidium polyoum* (Hassall) (Bryozoa, Ctenostomata)**

A synthesis of previous knowledge and new data are provided on the anatomy and cytology of the provisional digestive tract of the larva of *Alcyonidium polyoum*. The digestive tract is well differentiated during the embryonic development, but regresses and becomes vestigial in the free-living larva.

Keywords: Bryozoa, digestive tract, larva, development.

Introduction

Parmi les différents types larvaires connus chez les Bryozoaires, et dont chacun est corrélé à un type particulier de métamorphose et à des stratégies développementales distinctes (d'HONDT, sous presse), celui présenté dans le genre *Alcyonidium* Lamouroux, 1813 retient tout particulièrement l'attention. Ce matériel présente tout d'abord l'intérêt d'être proportionnellement de grande taille (de l'ordre de 0,5 mm) ; il est en outre facile d'en obtenir la ponte larvaire, souvent abondante et qui peut dans certains cas être déclenchée artificiellement ; enfin, la typologie et la localisation et les caractères des différentes catégories cellulaires, ainsi que les devenir respectifs de ces dernières au cours de la métamorphose et du développement post-larvaire qu'il est possible de suivre en raison de leurs marquages cytologiques naturels, en font le meilleur matériel expérimental chez les Bryozoaires. La relative facilité d'obtention d'une dissociation cellulaire dans ce groupe, contrairement aux larves d'autres taxons de Bryozoaires où elles sont limitées et partielles en raison du nombre et de la solidité des digitations des membranes intercellulaires, simplifie les interventions expérimentales. Par une légère centrifugation, les cellules de taille voisine peuvent être regroupées. Enfin, les larves d'*Alcyonidium* se caractérisent en outre par leur capacité de suppléances morphogénétiques lors de la métamorphose à la suite des événements survenant durant l'ontogenèse dont les phénomènes d'apoptoses, et qui permettent à certaines lignées de se substituer à d'autres, défailtantes ou incapables d'assurer la fonction pour laquelle elles étaient *a priori* génétiquement programmées. Ce genre – et plus particulièrement la population de l'espèce *A. polyoum* colonisant les abords du pont de la Corde sur la Penzé, près de Roscoff (Finistère) – est devenu notre matériel de laboratoire privilégié dans le cadre de nos travaux portant sur l'étude descriptive et expérimentale du développement des Bryozoaires.

Les larves d'*Alcyonidium* se caractérisent par le fait qu'elles possèdent la totalité des tissus épidermiques susceptibles d'être présents chez ces organismes, ce qui n'est pas le cas chez les larves dans d'autres genres ; aucun d'entre eux n'est l'objet d'une dégénérescence génétique préprogrammée (apoptoses), qui n'affecte chez elles que des cellules endodermiques, celles-ci n'avortant d'ailleurs que très tardivement, chez l'embryon âgé (voir plus loin). L'embryon d'*Alcyonidium* différencie donc les trois feuilletts embryonnaires « classiques », l'endo-mésoderme étant initialement issu de la délamination de quatre macromères ectodermiques du pôle végétatif embryonnaire. Ceci les différencie de la plupart des autres lignées phylogénétiques des Bryozoaires (à l'exception des Malacostèges – dont les larves dites « cyphonautes » présentent un tube digestif fonctionnel et ont un régime planctotrophe après leur libération –, de quelques familles mineures de Cténostomes dont la planctotrophie larvaire est plausible ou probable, et des Flustrellidridae où le tube digestif abortif se transforme en organe d'accumulation de réserves glucidiques) chez lesquelles les endomères dégénèrent généralement et très précocement, l'endo-mésoderme ne différenciant alors que des cellules mésodermiques. Dans le cas des *Alcyonidium*, le tube digestif régressé et vestigial, non fonctionnel, est encore reconnaissable dans la

Tractus digestif larvaire d'*Alcyonidium*

larve élaborée ; on ignore toutefois si sa cavité digestive embryonnaire s'ouvre vers l'extérieur à un moment ou un autre lors de son évolution ; il est très régressé et aveugle lorsque la larve est libérée.

Rappel historique

Selon les familles de Cténostomes, il se différencie ou non au cours du développement embryonnaire un tractus digestif, temporaire et non fonctionnel chez certaines (*Alcyonidiidae*, *Flustrellidridae*), durable et fonctionnel chez d'autres (*Alcyonidioidesidae*). L'existence d'un tube digestif chez les embryons âgés d'*Alcyonidium* a été révélée lors des observations anatomiques de HARMER (1887), et confirmée par PROUHO (1890), SEELIGER (1906), SILBERMANN (1906) et ZSCHIESCHE (1909), mais parmi ces auteurs cités, seul le premier a fourni des informations relativement explicites et exploitables sur les deux organes qu'il a respectivement désignés sous les noms d'estomac et d'œsophage, par équivalence avec leurs homologues chez les larves cyphonautes (KUPELWIESER, 1905 ; STRICKER *et al.*, 1988). ZSCHIESCHE (1909) ne mentionne pas avoir observé lui-même le tractus digestif, mais considère que l'organe piriforme est lui-même trop mal connu pour que l'on puisse l'interpréter comme partie prenante de celui-ci. D'HONDT a effectué des observations anatomiques comparables chez la larve immature (1972) d'*Alcyonidium polyoum*, puis a constaté (1973) que ce tractus était régressé chez la larve mûre au moment de sa ponte et qu'il n'en restait que des fragments noyés dans la cavité et entourés de cellules mésenchymateuses mésodermiques. Le moment précis de l'entrée de ce tractus en dégénérescence et les causes de celle-ci sont encore inconnus et n'ont d'ailleurs pas été étudiés.

Chez *Alcyonidium*, HARMER (1887) a constaté la formation du blastopore et la présence, issue de la division des 4 macromères du pôle oral de la larve, d'une masse de cellules qu'il a interprétées (ce que nous avons confirmé) comme endomésodermiques, oblitérant complètement la cavité de segmentation. À un stade plus tardif, une cavité stomacale, bordée par des cellules très irrégulières, s'est différenciée et creusée au sein de cette masse ; elle se poursuit vers l'avant par un œsophage rectiligne, clos dans sa moitié post-blastoporale, présentant une lumière étroite dans celle prolongeant l'estomac, et s'achevant topographiquement entre la dépression délimitée par l'organe piriforme et le pore de dévagination du sac interne. À un stade encore ultérieur, les cellules stomacales demeurent très irrégulières, mais la cavité s'est rétrécie, tandis que la lumière œsophagienne devient virtuelle sur toute sa longueur ; aussi HARMER présume-t-il qu'elle n'est pas – sinon jamais – fonctionnelle, notamment chez la larve ayant atteint sa maturité. Plus tard, non seulement la lumière œsophagienne a disparu, mais l'œsophage lui-même n'est plus identifiable topographiquement. Sur une dernière coupe figurée par HARMER on peut avoir l'impression que le tractus digestif n'est plus reconnaissable, mais ceci s'explique par le fait que celle-ci est transversale à la partie antérieure de la larve, donc en avant de la région traversée par l'appareil digestif, alors que les précédentes étaient sagittales.

Bulletin de la Société zoologique de France 142 (2)

D'après nos propres observations, l'emplacement de ce pore est parfois discernable, mais il n'est pas sûr que l'image observée corresponde à celle d'une réelle perforation, et il peut ne s'agir en fait que d'une petite dépression superficielle. Mais, chez les larves examinées après quelques dizaines de minutes de vie libre, l'observation macroscopique ne montre plus la présence de ce pore et l'étude histologique révèle qu'il ne reste plus rien de l'œsophage hormis quelques petits paquets de cellules relictives distribués çà et là sur l'emplacement de son ancien trajet. Quant à l'estomac, les colorations à l'acétate d'uranyle-citrate de plomb montrent l'existence de quelques amas de cellules dispersées, mais l'appareil digestif dans son ensemble et en lui-même n'est plus anatomiquement reconnaissable.

Les données que nous possédons sur le tractus digestif larvaire des *Alcyonidium* demeurent très limitées, et certains anciens auteurs (ZSCHIESCHE, SILBERMANN) ont probablement attribué à tort à la larve *Alcyonidium mytili* Dalyell des observations effectuées au moins en partie sur celle d'*A. polyoum*. Ce sujet d'étude demanderait à être repris par les auteurs récents et à la lumière des méthodologies modernes ; à cet effet, les connaissances actuelles sont récapitulées ci-après et complétées par quelques observations nouvelles, destinées à faire un point de la situation en prévision d'un nouveau départ.

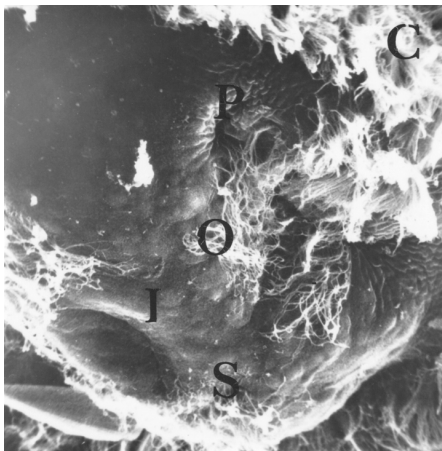


Figure 1

Alcyonidium polyoum. Face ventrale d'une larve âgée (diamètre : 0,55 mm). C : corona embryonnaire ; I : sac interne ; O : emplacement du blastopore ; P : organe pyriforme ; S : orifice du sac interne.

Alcyonidium polyoum. Ventral side of an old larva (diameter 0.55 mm). C: embryonic corona; I: internal bag; O: location of blastopore; P: pyriform organ; S: opening of inner bag.

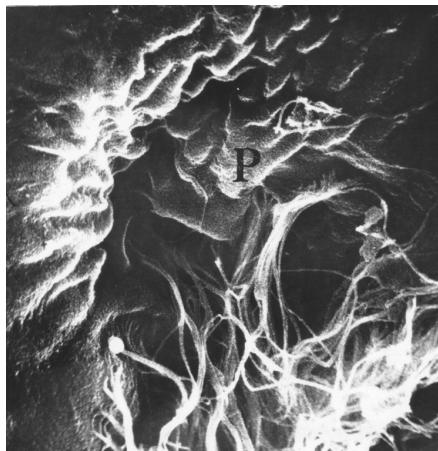


Figure 2

Alcyonidium polyoum. Fossette du sac interne. Agrandissement x 3 de la photographie précédente.

Alcyonidium polyoum. Dimple of the inner bag. Magnification x 3 of the previous figure.

Tractus digestif larvaire d'*Alcyonidium*

Observations macroscopiques

L'examen de la face inférieure de larves, libres et en tout début de métamorphose, d'*Alcyonidium polyoum*, permet d'apporter quelques informations complémentaires. Ainsi, la fente longitudinale déprimant la région centrale de l'organe piriforme apparaît-elle comme étroite et délimitée par deux lèvres (Figures 1, 2). Les soies constituant le plumet vibratile (Figure 3) la précèdent à quelque distance ; elles sortent d'une petite dépression et pourraient peut-être être accolées à leur base. La fente est bordée de cellules ciliées ; par arrière, un petit faisceau cilié se situe à l'arrière de celle-ci.

L'épiderme compris entre l'organe piriforme et le sac interne est lisse, ne présentant aucune différenciation apparente ou d'orifice buccal chez la larve libre et âgée au niveau du débouché présomptif de l'œsophage, alors qu'il est possible (voir ci-dessus) que l'emplacement de cet orifice existe au moins à l'état vestigial, sous la forme d'une petite dépression, sur la larve non encore émise ou lors de son rejet dans le milieu. Il cesse d'être reconnaissable peu de temps avant la ponte.

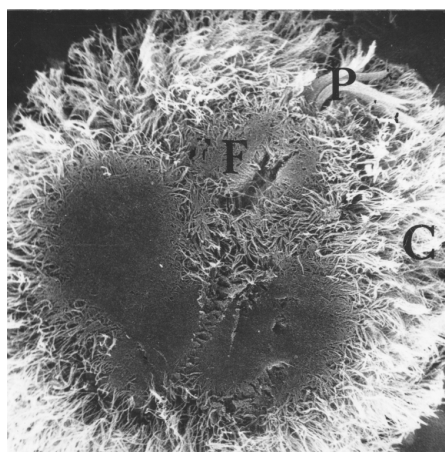


Figure 3

Alcyonidium polyoum. Face ventrale d'une larve âgée (diamètre : 0,55 mm), comprimée dorso-ventralement pour une meilleure mise en évidence du plumet vibratile. **C** : corona ; **F** : fossette de l'organe pyriforme ; **P** : emplacement du plumet vibratile.

Alcyonidium polyoum. Ventral side of an old larva (diameter 0.55 mm), compressed dorso-ventrally to better show the vibratile plume. **C**: corona; **F**: dimple of pyriform organ; **P**: location of vibratile plume.

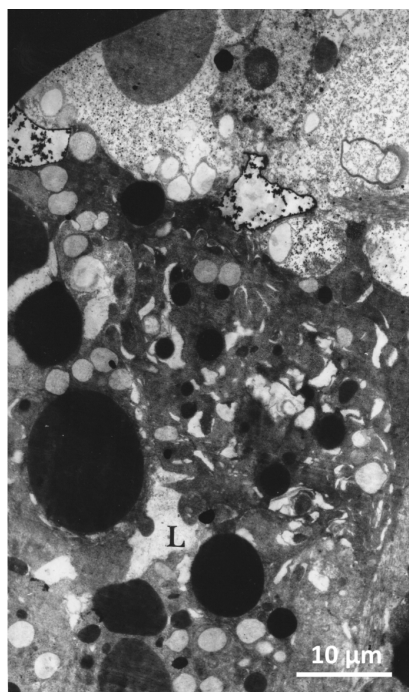


Figure 4

Alcyonidium polyoum. Coupe oblique de l'œsophage d'une jeune larve. **L** : lumière.
Alcyonidium polyoum. Oblique section of esophagus of a young larva. **L**: lumen.

Plus postérieurement s'ouvre le gros orifice circulaire correspondant au pore de dévagination du sac interne. Il apparaît un peu en saillie par rapport à la surface sur la photographie, ce qui laisserait supposer que celle-ci est dans ses premières prémices de métamorphose, la partie débordant vers l'extérieur correspondant selon toute vraisemblance à l'anneau de cellules du collet commençant à sortir vers l'extérieur dans le but d'assurer un premier ancrage temporaire de l'organisme sur son substrat.

Observations microscopiques

La lumière stomacale (Figure 5) renferme chez la jeune larve libre une concrétion d'aspect minéralisé de dimension et de forme variables selon les individus, d'une dureté telle qu'elle se déchire et raye à la coupe la lame du microtome ; la substance qui la constitue se ramollit chez les vieilles larves, et sa structure présente alors des images de lyses concentriques, unilobées ou plurilobées, apparemment se fusionnant parfois, d'apparence

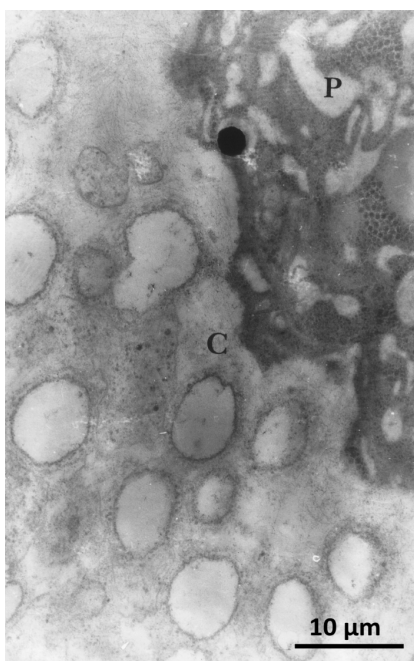


Figure 5

Alcyonidium polyoum. Aspect de la concrétion après métabolisation partielle.. **C** : concrétion ; **P** : paroi.

Alcyonidium polyoum. *Appearance of concretion after partial metabolism..* **C** : concretion ; **P** : wall.

vacuolaire (d'HONDT, 2015 et *Bol. Mus. zool. Torino*, sous presse) ce qui doit signifier qu'elle est utilisée comme métabolite ; sa structure et sa constitution chimique sont inconnues. Chez les stades les plus âgés que nous avons observés, cette concrétion présente l'apparence d'un gruyère, le produit de l'apparente liquéfaction de ce métabolite présumé ayant disparu.

En microscopie électronique à transmission, les cellules œsophagiennes comme celles de l'estomac (ces dernières figurées par d'HONDT, sous presse) (Figure 4) d'une larve âgée présentent un cytoplasme très dense aux électrons, quelques petits amas de grains de glycogène, un réticulum endoplasmique réduit, des vacuoles en grande majorité incolores présentant des circonvolutions sinueuses, et des noyaux peu épais, longs de 2,4 à 4,2 μm , allongés dans le sens de la longueur de l'œsophage et plaqués contre la lumière de celui-ci, présentant de petits nucléoles ; les structures golgiennes sont assez abondantes. Cette lumière est étroite, de forme triangulaire, et les cellules n'y présentent que très peu de microvillosités, celles-ci relativement épaies-

Tractus digestif larvaire d'*Alcyonidium*

ses. L'œsophage, alors de 80 μm de section, est bordé de cellules mésodermiques d'apparence mésenchymateuse, dont de nombreuses vacuoles présentent des images de lyse. Les vacuoles y sont très colorables atteignent les dimensions de 7,3 x 5,6 μm .

Dans le cas des larves âgées, les amas résiduels de cellules, aussi bien de l'estomac que de l'œsophage, présentent les mêmes caractères cytologiques et la même densité cytoplasmique. Concernant l'estomac, les cellules sont très chromaffines, aplaties, leur cytoplasme se colorant en sombre ; les mitochondries sont peu nombreuses ; les noyaux mesurent 4,3 x 1,4 μm , le nucléole est petit et le réticulum endoplasmique est peu développé.

Discussion

L'existence de l'estomac rudimentaire de la larve d'*Alcyonidium polyoum* a été révélée par PROUHO (1890). Sa paroi est formée de grosses cellules riches en inclusions et dont les noyaux sont superficiels. Cet auteur rappelle en outre que BARROIS (1877) avait cru voir, avant de rejeter cette première interprétation, un tube digestif chez *Flustrellidra hispida*, confirmant ainsi les observations préliminaires de HARMER (1887) ; celui-ci avait supposé que ce tractus digestif n'était pas en communication avec l'extérieur. PROUHO mentionne également que la poche stomacale n'est plus reconnaissable comme telle ou disparaît chez la larve de *Flustrellidra* Bassler, 1953 lorsqu'elle est pondue, mais qu'il en reste une trace, sous la forme de cellules désordonnées, chez la larve âgée, et que les cellules œsophagiennes comme celles du conduit post-anal sont caractérisées par la petitesse de leurs noyaux. Il précise aussi que les parois de cette poche sont moins bien différenciées que chez la larve d'*Alcyonidium*, et enfin dénie avec juste raison l'emploi du terme « cyphonautes » pour désigner la larve de *Flustrellidra*, en raison de l'évolution de celle-ci qui diffère de celles des larves bivalves de Cheilostomes.

Contrairement à l'appareil digestif présent chez les larves de type cyphonaute de certains groupes de Cheilostomes (les Malacostèges) dont les cellules constituent un épithélium régulier, souvent pavimenteux (KUPELWIESER, 1905 ; STRICKER *et al.*, 1988) celui des *Alcyonidium* reste constitué dès l'origine de cellules irrégulières dont la disposition n'évoluera pas avec l'âge, ce tractus dégénérant avec le temps. (N.B. : la cytologie et l'histologie digestives des larves de *Tendra* Nordman, 1839 étant inconnues et ne pouvant être prises en compte dans la discussion).

Par comparaison, les cellules du tube digestif abortif des larves de *Flustrellidra hispida* Fabricius, 1780 dont la structure n'a pas été étudiée chez les larves immatures, sont elles aussi disposées de façon anarchique, et délimitent une poche stomacale aux cellules bourrées de grains de glycogène. Il faut remarquer que cet aspect de désorganisation affecte deux types distincts de tubes digestifs non fonctionnels présents chez les larves lécithotrophes et que l'on rencontre uniquement chez les Cténostomes (*Alcyonidiidae*, *Flustrellidridae*) ; en revanche, un tube digestif fonctionnel complet de larve planctotrophe n'est connu, en dehors des

Bulletin de la Société zoologique de France 142 (2)

Cheilostomes, que chez les Alcyonidioidesidae (et est à étudier chez les larves des familles mineures de Cténostomes comprimées latéro-latéralement, au même titre que les Flustrellidridae).

PACE (1906), dans un travail consacré aux phases de la maturation de l'œuf et de l'embryon de *Flustrellidra hispida*, a observé l'invagination des initiales endomésodermiques, constaté que le blastopore restait longuement ouvert, et noté que le mésoderme n'était individualisé qu'après la différenciation de l'estomac. À partir du blastopore se différencie un pharynx, poche qui pourrait être une formation glandulaire et qui semble ne jamais s'ouvrir pour entrer en communication avec l'estomac. Ce dernier, étroit, s'étend sur presque toute la longueur de la larve.

Le cyphonaute des Cheilostomes présente un tube digestif fonctionnel, qui n'entre qu'assez tardivement en communication avec l'extérieur (MARCUS, 1926). Les descriptions qu'en donnent respectivement KUPELWIESER (1905) et STRICKER *et al.* (1988) diffèrent et il n'est pas sûr que les travaux consacrés par ces deux auteurs à une prétendue même espèce ne s'attachent pas en fait à deux espèces cryptiques différentes, mais impossibles à différencier à l'état adulte. L'« espèce » européenne (KUPELWIESER, PROUHO) a un estomac de grande taille et son tube digestif s'étend sur presque toute la longueur de la larve ; chez la « population » américaine (STRICKER), il est localisé dans la moitié postérieure du corps, avec un estomac court, et il comprend trois parties :

- œsophage, très cilié, à épithélium pavimenteux et cellules prismatiques. Il comprend deux types cellulaires, l'un cuticularisé et plus densément cilié, l'autre sans cuticule, moins cilié et au réticulum endoplasmique plus granuleux ;
- estomac, constitué par un épithélium aux cellules plus irrégulières très vacuolisées, à gros noyaux, à ciliature plus discrète ;
- intestin aux cellules épithéliales pavimenteuses, très ciliées, aux noyaux basaux.

La bouche est délimitée par des cellules relativement aplaties et elles-mêmes peu ciliées. Il existe un conduit post-anal, à épithélium pavimenteux, aux cellules prismatiques.

Conclusion

L'évolution du tractus digestif, indépendamment de la morphologie, de l'anatomie générale et de la métamorphose des larves dans les lignées dont celles-ci sont connues, peut donc être considérée comme un nouveau critère taxonomico-phylogénétique à prendre en considération dans les reconstitutions de la systématique des Bryozoaires, et corrélé avec les apports des autres approches.

D'un point de vue fonctionnel, ces différences sont à interpréter en corrélation avec les stratégies biologiques et reproductrices (d'HONDT, sous presse) spécifiques des différentes lignées de Bryozoaires. Le tube digestif régresse chez des larves (Cténostomes) apparemment génétiquement programmées pour être planctotrophes et dont les aléas de l'évolution semblent avoir détournées de leur direction évolutive

Tractus digestif larvaire d'*Alcyonidium*

préprogrammée, tandis que chez la plupart des Cheilostomes, chez les lignées à larves non-cyphonautes, aucune ébauche digestive n'est jamais discernable. Dans le premier de ces cas, il s'agit de la régression d'une structure ayant entrepris mais non achevé sa différenciation et qui était déjà originellement mal construite, dans le second d'une absence pure et simple de sa formation, comme si son déterminant génétique avait disparu. Le tube digestif complet et fonctionnel des cyphonautes, dont les différents stades de développement ont été suivis, apparaît donc en définitive comme un cas particulier et exceptionnel dans le monde des Bryozoaires. Reste posé le problème du caractère primitif ou évolué du tube digestif des Malacostèges, qui pourrait être un caractère ancestral perdu ou régulé à des degrés divers et sous différentes modalités par les autres lignées de Bryozoaires, ou au contraire – et ce qui paraît moins plausible – un caractère adaptatif acquis par mutation dans certaines lignées prédéterminées de Bryozoaires et s'exprimant différemment selon les unes ou les autres.

La différenciation, même partielle, d'un tube digestif larvaire chez les Bryozoaires ne s'observe que dans des lignées mineures. Les Malacostèges ne comportent que quelques dizaines d'espèces, les petites familles de Cténostomes (Flustrellidridae comprises) chez lesquelles on en a confirmé ou supposé l'existence, de même que les Tendridae, qui sont également paucispécifiques. Les Alcyonidiidae comptent dans l'état actuel de nos connaissances une bonne centaine d'espèces dont certaines sont peut-être cryptiques. Tout ceci sur un total actuel qui, compte-tenu des synonymies possibles, doit approcher environ 7 000 espèces de Bryozoaires. Ces différents groupes pourraient correspondre, au moins pour certains d'entre eux, à des fins de lignées, mais dont il demeure encore illusoire de reconstituer aussi bien les affinités que la phylogénie, tant a dû être complexe l'histoire de ce groupe au cours des temps.

Remerciements

Les photographies de microscopie électronique à balayage qui illustrent ce travail ont aimablement été réalisées à notre attention par la regrettée Madame Dehli Guillaumin au laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés de l'Université Pierre et Marie Curie, après passage au point critique. Les clichés en microscopie électronique à transmission ont été effectués par nous-même en 1972 sur l'appareil Hitachi du Laboratoire de Biologie des invertébrés marins et Malacologie, au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

RÉFÉRENCES

- BARROIS, J. (1877).- Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. *Trav. Stn. Zool. Wimereux*, **1**, 1-305.
- HARMER, S.F. (1887).- Sur l'embryogénie des Bryozoaires Ectoproctes. *Arch. Zool. exp. gén.*, (5) **2**, 443-458.
- HONDT, J.-L. d' (1972).- Métamorphose de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall), Bryzoaire Cténostome. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **275**, 767-770.
- HONDT, J.-L. d' (1973).- Étude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, **114** (4), 537-602.
- HONDT, J.-L. d' (2015).- Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **45**, 149 pp.
- HONDT, J.-L. d' (sous presse).- Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversités morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Boll. Mus. reg. Sci. nat.*, Torino.
- KUPELWIESER, H. (1905).- Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes. *Zoologica (Stuttgart)*, **97**, 1-50.
- MARCUS, E. (1926).- Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geog. Biol. Tiere*, **52** (1), 1-102.
- PACE, R.M. (1906).- On the early stages in the development of *Flustrella hispida*. *Quart. J. micr. Sci., N. S.*, **59**, 435-478.
- PROUHO, H. (1890).- Recherches sur la larve de la *Flustrella hispida* : structure et métamorphose. *Arch. Zool. exp. gén.*, **2**, 557-656.
- SEELIGER, O. (1906).- Über die Larven und Verwandtschaftbeziehungen der Bryozoen. *Z. wiss. Zool.*, (A) **84**, 1-78.
- SILBERMANN, S. (1906).- Untersuchungen über die feineren Bau von *Alcyonidium mytili*. *Arch. Naturg.*, **72**, 265-310.
- ZSCHIESCHE, A. (1909).- Untersuchungen über die Metamorphose von *Alcyonidium mytili*. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geog. Biol. Tiere*, **28**, 1-72.

(reçu le 09/10/2018 ; accepté le 06/04/2019)

mis en ligne le 24/06/2019