

SUR L'ÉVOLUTION DES QUATRE MACROMÈRES DU PÔLE VÉGÉTATIF CHEZ LES EMBRYONS DE BRYOZOAIRES EURYSTOMES

par

Jean-Loup d'Hondt

Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie,
Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue de Buffon et 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Résumé

Observations sur l'évolution du groupe de quatre cellules situées au pôle végétatif de l'embryon chez quatre espèces de Bryozoaires Eurystomes. Ces macromères sont à l'origine d'une partie des tissus sous-épithéliaux de la larve; qu'il y ait ou non genèse d'un endoderme, il n'apparaît jamais de cavité générale ni de trimérie coelomique initiale.

Etudiant l'embryologie de Bryozoaires Eurystomes, Barrois (1877), Repiachoff (1878, 1879 a et b, 1880) et Vigelius (1886) avaient reconnu l'existence de 4 blastomères au pôle végétatif du jeune embryon, et les avaient considérés comme des initiales endodermiques; ces 4 blastomères ont été revus par Braem (1896) qui a estimé que leur prolifération conduisait, chez *Paludicella*, à la formation d'un tube digestif larvaire, au moins temporairement ouvert vers l'extérieur. Les études embryologiques menées sur différentes espèces par Harmer (1887), Prouho (1890, 1892) et Calvet (1900) leur permirent d'identifier des cellules de nature mésoblastique et mésodermique en certaines régions d'embryons âgés et de larves mûres. Pace-Clark (1906) a conclu que, chez *Flustrellidra hispida*, la larve présentait un tube digestif formé de deux ébauches ne paraissant pas entrer en communication, et dont l'une proviendrait de la prolifération des 4 initiales précitées; cet auteur a identifié des cellules mésodermiques lors des stades tardifs de l'embryogenèse, mais n'a pu en déterminer ni l'origine ni la différenciation; il en est de même de Ström (1969) et de Marcus (1938 et 1939) qui avait cependant pu décrire la formation de ce feuillet chez les Entoproctes qu'il étudiait parallèlement aux Ectoproctes.

Prouho (1892) avait bien signalé la présence de ce qu'il avait supposé être une ébauche mésodermique dans la région antérieure d'une larve de type cyphonaute, extérieurement au tube digestif, mais n'en avait donné que des figures peu convaincantes. Les seuls documents relativement plus précis que nous possédions sur la genèse

du mésoderme des Bryozoaires sont dûs à Correa (1948) qui montra que, chez *Bugula flabellata*, les 4 blastomères du pôle végétatif se divisaient transversalement en produisant, par une sorte de délamination, 4 cellules-filles en relief dans le blastocoele; selon cet auteur, leur division serait à l'origine de l'apparition d'un archentéron transitoire, mais ces entomères dégénèreraient rapidement à la fin de la segmentation pour laisser place à des masses granuleuses éparses qui constitueraient un parenchyme. Selon d'Hondt (1973), il existe, chez l'embryon âgé et la larve d'*Alcyonidium polyoum*, un tractus digestif vestigial noyé dans le mésenchyme.

En résumant les observations de ces différents chercheurs, on voit que les 4 blastomères du pôle végétatif sont à l'origine d'un massif cellulaire dont l'évolution graduelle n'a pu être suivie, les observations ultérieures ne concernant que des embryons déjà âgés. Ceux-ci contiennent alors un tissu de remplissage, parfois un endoderme emballé dans un mésenchyme qui pourrait en dériver, mais dont le mode de formation demeure toujours inexplicé.

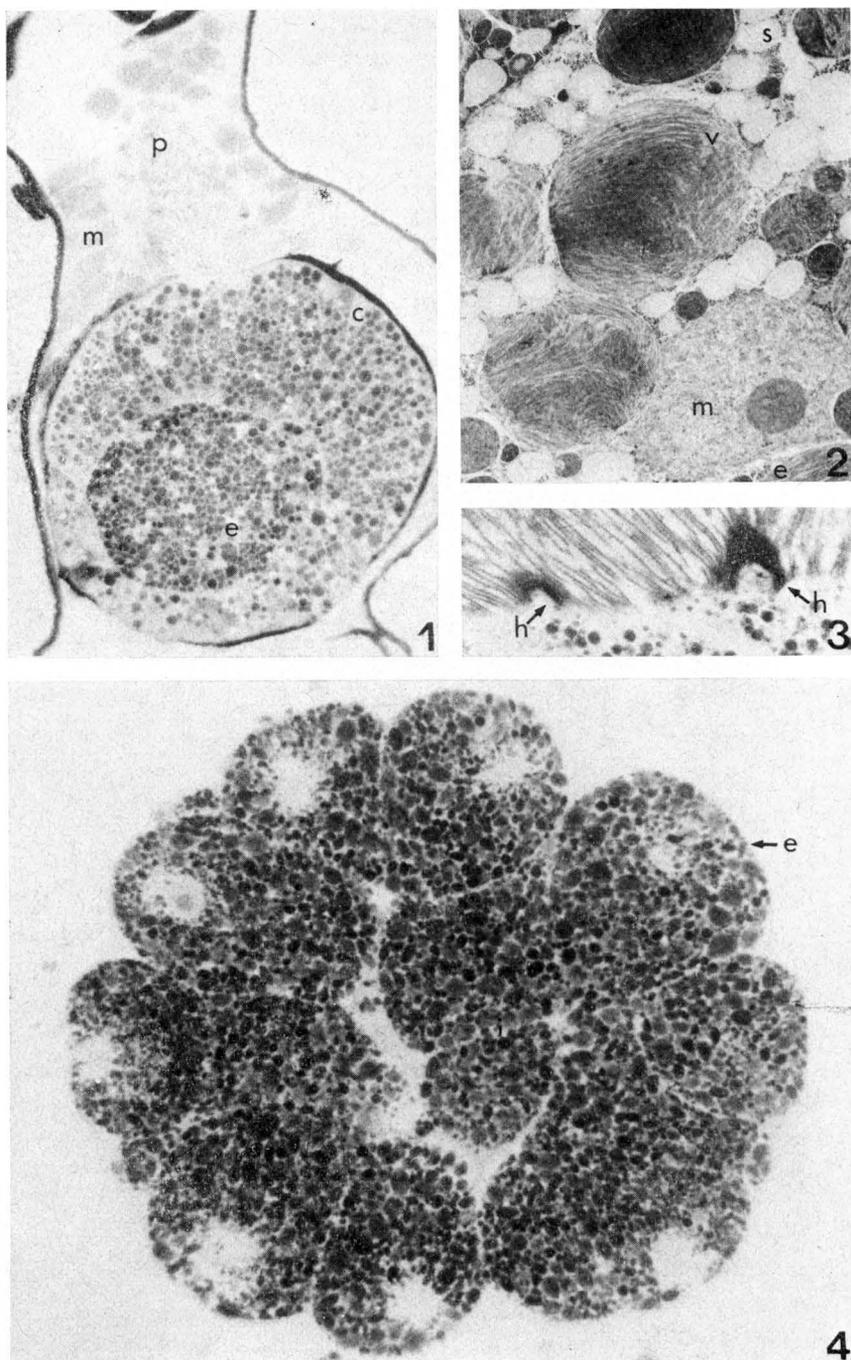
Nous ne considérerons ici comme « mésodermiques » (cf. Stark et Siewing, 1980) que les lignées cellulaires sous-épidermiques des Bryozoaires procédant de la souche constituée par les 4 initiales précitées et que l'étude des processus morphogénétiques ultérieurs nous permet de reconnaître comme conduisant à la genèse de la paroi coelomique, la doublure de l'épithélium pariétal et la musculature qui en est issue.

Matériel et méthodes

Notre étude a été menée sur 4 espèces, correspondant chacune à un type particulier de développement (embryologie, morphologie et anatomie larvaires, modalités de la métamorphose) : *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) (Ctenostomida, Alcyonidioidea) et *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798) (Ctenostomida, Vesicularioidea) dont des colonies incubantes ont été récoltées sur les pilastres du pont de la Penzé près de Roscoff en juin 1972, 1978 et 1979, *Scrupocellaria reptans* (Linné, 1758) (Cheilostomida) qui vivait en abondance (juin 1977) sur les laminaires du Chenal de l'Île Verte en face de la Station biologique de Roscoff, et *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780) (Ctenostomida, Flustrellidroidea) recueillie (juin 1975, 1977 et 1979) sur les *Fucus* de Saint-Efflam.

Les autozoécies (Cténostomes) et les ovicelles (*Scrupocellaria*) ont été ouvertes sous la loupe binoculaire pour permettre l'extraction des embryons. Ceux-ci ont été fixés et inclus pour étude en microscopies optique et électronique (cf. d'Hondt, 1973). La difficulté de manipulation des zoécies de *Bowerbankia* a parfois nécessité l'inclusion *in toto* des loges incubantes préalablement nettoyées. Les échantillons étudiés en coupes semi-fines ou en microscopie ultrastructurale ont été inclus au « Durcupan » et les coupes fines étudiées au microscope électronique à transmission « Hitachi HU 11 ».

Il ne nous a malheureusement pas été possible de nous procurer, dans le plancton de Roscoff, des stades embryonnaires ou juvéniles de larves planctotrophes (Cyphonautes de Chéilostomes). Chez les



J.-L. D'HONDT

PLANCHE I

1. — *Bowerbankia imbricata*. Très jeune embryon incubé à l'intérieur du péristome. x 480. c : ectoblaste; e : endomésoderme; m : fibre musculaire; p : péristome.
2. — *Alcyonidium polyoum*. Jeune embryon. Cellule de la première ébauche mésodermique lenticulaire. x 2 650. e : endoderme; m : noyau de cellule mésodermique; s : cytoplasme de cellule mésodermique (vacuoles claires et « en pelote »).
3. — Hiles (h) d'une « vacuole en pelote » (x 29 500) dans le cytoplasme d'une cellule ectoblastique d'*Alcyonidium polyoum*.
4. — *Flustrellidra hispida*. Gastrula en coupe transversale, renfermant les 4 initiales mésodermiques. x 700. e : cellule épiblastique; i : initiale mésodermique.

larves de ce type, qui caractérisent les Malacostèges *sensu stricto* (cf. d'Hondt, 1977 a), il existe un tractus digestif complet, ouvert aux deux extrémités, aux régions différenciées témoignant d'une organogenèse plus complexe.

RÉSULTATS

1) *ALCYONIDIUM POLYOUM*

Les divisions des 4 initiales aboutissent à la formation d'une masse de cellules qui remplit très rapidement le blastocoele et n'a ainsi présenté qu'une lumière transitoire. Les caractères cytologiques des cellules ectoblastiques et blastocoeliques demeurent identiques jusqu'au stade où le mésoderme et l'endoderme transitoire présumé sont anatomiquement distinguables l'un de l'autre et qui marque le début de la différenciation générale des diverses catégories cellulaires larvaires. Ces cellules, dont le cytoplasme est dense et riche en glycogène, sont bourrées de granules vitellins. Le noyau, qui est généralement mononucléolé, est apical dans le cas des cellules épiblastiques ; il a sensiblement les mêmes dimensions chez toutes les cellules de l'embryon : son diamètre atteint 4 μm et celui du nucléole 1,3 μm . On trouve peu de formations golgiennes et de mitochondries.

Les granulations vitellines sont de deux types :

1°) Inclusions osmiophiles à structure « en pelotes »

Celles-ci, d'aspect homogène et dense, sont déjà reconnaissables dans l'œuf non segmenté (d'Hondt, 1973, pl. II, fig. 1 et pl. V, fig. 3) et contiennent parfois une structure prismatique plus dense aux électrons (d'Hondt, 1973, pl. VII, fig. 1). Elles réagissent positivement à l'A.P.S. et au bleu alcian à différents Ph (mucopolysaccharides acides) et au Bleu Nil (lipides). Leur diamètre atteint 11 x 9 μm ; bien circonscrites et de contours circulaires, elles n'ont pas de parois propres. En coupe, elles sont formées par la cohésion de plusieurs inclusions élémentaires identiques à structure concentrique. Quel que soit le plan de section, chacune est formée par un peloton de fins filaments isodiamétriques équidistants séparés les uns des autres par un espace sensiblement égal à leur propre diamètre (7 nm). L'espacement peut être moins serré dans certains cas (les plus petites de ces structures). A un très fort grossissement (au-dessus de $\times 60\,000$), ces « filaments » ont une structure élémentaire périodique.

Des zones denses très osmiophiles, saillantes vers l'intérieur, s'observent en plusieurs points de la surface de l'inclusion pelotonnée. Les « filaments » réunis en faisceaux convergent vers ces structures que nous désignerons sous le nom de « hiles ».

2°) Inclusions claires

Encore peu nombreuses chez l'œuf indivis, elles augmentent de volume (jusqu'à 1,5 \times 1 μm) et deviennent plus nombreuses chez

le jeune embryon où elles entrent en coalescence et occupent la presque totalité du cytoplasme entre les inclusions pelotonnées ; chez le très jeune embryon, elles forment souvent une couronne autour des inclusions « en pelotes » dont elles pourraient être des produits de transformation. Dépourvues de membrane, faiblement osmiophiles (de teinte grise uniforme), les plus grosses d'entre elles présentent une ou deux plages réfractaires à la coloration, parfois confluentes, avec en périphérie une bordure plus dense aux électrons.

Chez le jeune embryon, la première ébauche du mésoderme observée est vraisemblablement une assise lenticulaire d'une épaisseur maximale de 10 μm , topographiquement distincte de l'endoderme contre lequel elle est plaquée.

Chez un embryon plus âgé, un tissu sous-épithélial monostratifié et continu entoure complètement l'endoderme. Les cellules de l'endoderme délimitent maintenant une cavité centrale, bordée par une glyocalyx s'épaississant rapidement pour acquérir une plus grande densité aux électrons ; la surface de ce revêtement n'est pas microfilamenteuse. Quand l'embryon a atteint une longueur de 250 μm , la lumière centrale a un diamètre de 50 μm . A la fin de l'embryogenèse, l'endoderme régresse jusqu'à constituer une masse compacte avec résorption de la lumière ; durant toute cette évolution, son enveloppe mésenchymateuse devient pluristratifiée et se différencie en différentes catégories cellulaires (d'Hondt, 1973b). Le mésenchyme a envahi tout l'espace compris entre l'endoderme et l'ectoderme, sans creusement d'une cavité à l'intérieur de ce massif mésenchymateux. Dès avant la ponte apparaissent les cellules du mésenchyme « à cytoplasme en résille », dont le nombre s'accroît en fonction de la consommation des réserves au cours de la phase nageante.

2) AUTRES ESPÈCES

a - *SCRUPOCELLARIA REPTANS*

Le clivage des 4 initiales du pôle végétatif conduit à la formation d'une masse compacte de cellules, sans différenciation anatomique ni cytologique entre mésoderme et endoderme et sans qu'il ne s'y creuse jamais de lumière. La taille de ce massif s'accroît au fur et à mesure des mitoses successives ; il demeurera plein jusqu'à la maturation de la larve, se transformant en tissu mésenchymateux.

b - *FLUSTRELLIDRA HISPIDA*

La prolifération cellulaire à partir de 4 initiales conduit à la formation d'un massif compact de gros macromères indifférenciés occupant peu à peu l'ensemble du blastocoele et refoulant vers le haut la lumière archentérique qui se réduit progressivement. Cytologiquement, les mésoblastes ne se différencient des ectoblastes que par une

colorabilité plus intense au bleu de toluidine; une limite nette ne tarde pas à les séparer des épiblastes dont les différentes régions commencent à se différencier. Une invagination ventrale antérieure formée de cellules à cytoplasme réticulaire évolue en un stomodéum qui, comme l'avait supposé Pace-Clark (1906), n'entre effectivement jamais en communication avec la cavité qui se creusera ensuite au sein des tissus sous-épithéliaux, sans être délimitée par un épithélium; il ne s'agit donc pas d'un estomac, contrairement à l'opinion de Pace-Clark.

Cette lumière s'accroît lors de la croissance de la larve, sans doute par suite de l'amincissement par étalement des tissus sous-épithéliaux. La maturation finale de la larve se traduira par un nouvel épaissement du mésenchyme pariétal au fur et à mesure de son enrichissement en vacuoles osmiophiles (Bleu Nil- et A.P.S. positives), qui se concrétisera par la disparition de cette cavité. Chez cette espèce, il n'apparaît pas non plus de cavité coelomique.

c - *BOWERBANKIA IMBRICATA*

La division des 4 initiales conduit à la formation d'un petit saccule creux et monostratifié dont la cavité est très fugitive. Très rapidement, la prolifération de cet amas cellulaire contribue à remplir le blastocoele sans que se manifestent de différenciations cytologiques, qui n'interviennent que très tardivement dans la région sous-épidermique. Ici non plus, il n'apparaît pas de cavité coelomique, le blastocoele demeurant toujours rempli par un mésenchyme compact.

Le développement de *Bowerbankia* a récemment fait l'objet d'interprétations un peu hâtives qu'il nous semble opportun de commenter ici afin d'éviter qu'elles ne soient à l'origine d'erreurs d'interprétation. Dans ce genre, le sac interne larvaire fait défaut (d'Hondt, 1975), contrairement à l'interprétation de Reed (1978 et *in lett.*) qui, se bornant à des observations en microscopie photonique, a assimilé le « sac interne » au « collet du sac interne », structures d'aspect cytologique très différent en microscopie électronique et dont le rôle au cours de la métamorphose (dont, en dépit de son titre, il n'a étudié que les phases préliminaires) est aussi très différent. L'épiderme ancestrulaire provient en totalité du tissu palléal; le tissu du « collet » assure la seconde phase de l'ancrage au substrat ainsi que Reed l'a démontré dans ce genre où il est considérablement développé, succédant aux cellules glandulaires de l'organe piriforme, avant d'être invaginé et d'entrer en dégénérescence; on peut encore le retrouver, après marquage adéquat, pendant une dizaine d'heures à l'intérieur de la larve (d'Hondt, 1981 et 1982). Chez les espèces où il est présent, le sac interne se dévagine enfin pour assurer l'ancrage définitif, s'étalant sur le substrat pour donner la sole de fixation larvaire, puis l'épiderme ancestrulaire générateur de cuticule, et intervient enfin dans le bourgeonnement polypidien et des zoécies fonctionnelles. Chez *Bowerbankia*, ces diverses fonctions (fixation définitive, épiderme et cuticule, bourgeonnement) sont dévolues au seul tissu palléal.

Contrairement au cas des autres larves de Gymnolaemates connues, à l'exception de celles des *Alcyonidium*, la partie ectodermique du premier polypide ancestrulaire provient de l'évolution de la lignée des cellules infracoronales, topographiquement située entre la corona et le « collet » et au voisinage immédiat de laquelle s'arrête postérieurement le tissu palléal (dissymétrique chez cette espèce); les cellules infracoronales indifférenciées présentent des caractères cytologiques identiques à ceux de leurs homologues chez *Alcyonidium* (cf. d'Hondt, 1977 b) mais différent de ceux de *Scrupocellaria* et *Flustrellidra*. Néanmoins, dans les 4 cas, les muscles homologues y ont leur insertion ventrale quel que soit le degré de différenciation de ces cellules. Les cellules infracoronales indifférenciées de *Bowerbankia* forment une assise entourant le collet du sac interne au cours du développement embryonnaire (d'Hondt, inédit), alors qu'elles demeurent en situation superficielle chez *Alcyonidium* (cf. d'Hondt, 1973); leur disposition chez *Bowerbankia* est une acquisition secondaire, ainsi que nous avons pu le reconstituer en partie par l'observation des stades successifs de l'embryogenèse.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET INTERPRÉTATIONS

1 - Les 4 blastomères initiaux du pôle végétatif participeraient ainsi à la formation du mésenchyme larvaire des Gymnolaemates. Dans trois des cas étudiés, la souche cellulaire issue de la division de ces initiales ne donne que des cellules mésenchymateuses; chez *Alcyonidium*, cette souche est à l'origine d'un feuillet intermédiaire qui participera au mésoderme larvaire et d'un feuillet interne (avec apparition d'une lumière centrale) qui peut être interprétée comme une ébauche endodermique transitoire. Si nous avons pu, pour la première fois, confirmer cette participation, nous n'avons cependant pas pu déterminer si les capacités de ces 4 blastomères étaient identiques; au cas où ils seraient simultanément à l'origine du mésoderme et de l'endoderme, cela signifierait qu'ils ne sont pas équivalents à l'origine et suivent une évolution différente.

2 - Chez *Flustrellidra hispida*, la masse mésenchymateuse se creuse d'une lumière, les cellules constituant la doublure de l'épithélium entier. Cette disposition ne correspond pas à celle observée chez les autres types larvaires. Il semble que les larves de morphologie « cyphonaute », outre l'acquisition « néoténique » des capacités propres au tissu palléal avant la métamorphose (contrairement aux autres larves d'Eurystomes), présentent aussi dès l'embryogenèse la structure pariétale cystidienne autozoéciale.

3 - Chez *Alcyonidium* comme chez les autres espèces, la musculature larvaire se différencie à partir des cellules du mésenchyme pariétal. Le mésenchyme monostratifié qui entoure l'ébauche endodermique présumée ne deviendra pluristratifié qu'au moment où l'ébauche endodermique entrera en régression. Cette ébauche reste toujours close.

4 - Chez les 4 espèces, c'est à partir du mésenchyme embryonnaire (d'Hondt, 1974, 1976, 1977 b et c) que se différencient les catégories cellulaires phagocytaires, les tissus de réserve et de double des tissus ectodermiques persistants. Le mésenchyme suivra la paroi au cours de la différenciation des zoécies-filles bourgeonnées par l'ancestrula. Le mésenchyme d'un zoarium comprendra toujours des tissus issus des 4 macromères initiaux.

5 - Dans aucun des cas étudiés nous n'avons observé de trimérie coelomique, contrairement à ce qui se produit lors de l'embryogenèse des Phoronidiens et des Brachiopodes; ce caractère oppose phylogénétiquement les Bryozoaires aux deux autres taxons. La masse des cellules du mésenchyme ne se creuse que chez l'embryon âgé de *Flustrellidra*, mais l'apparition de cette cavité coelomique dès l'embryogenèse semble être ici un caractère évolutif particulier, puisque la larve de cette espèce (« pseudocyphonaute ») acquiert, dès la vie larvaire certaines caractéristiques de la structure autozoéciale.

Le tractus digestif du Bryzoaire adulte est, après la métamorphose et lors de chaque bourgeonnement polypidien périodique, édifié par une lignée cellulaire larvaire d'origine épidermique; ce tissu, après s'être organisé en vésicule polypidienne, s'accroît et se différencie (d'Hondt, 1974 à 1977) en polypide (lophophore, pharynx, œsophage, cardia, estomac, caecum, pylore et rectum) emballé dans une enveloppe péritonéale. L'épithélium d'une autozoécie où l'on a procédé à l'éradication complète du polypide rebourgeonne, après fermeture de la plaie et cicatrisation, une nouvelle ébauche polypidienne (d'Hondt, 1976 b) doublée par un péritonéum; le bourgeonnement des statoblastes et des hibernacules est peut-être une variante du même processus. De l'épithélium pariétal dérive l'épithélium du lophophore et du tube digestif du polypide; l'ancestrula ou l'autozoécie fonctionnelle sont des organismes ayant gardé certaines potentialités d'une différenciation d'un endoderme secondaire par prolifération vers l'intérieur des tissus d'origine ectodermique. Le cas des Bryozoaires constitue une infraction à la théorie classique des « feuillets ».

Nous sommes redevable à M. le Professeur C. Lévi et Mlle G. Lutaud de précieuses suggestions, lors de longs échanges de vues concernant ce travail, et sommes heureux de leur témoigner notre gratitude. Nos remerciements iront aussi aux marins de la Station biologique de Roscoff pour l'aide qu'ils nous ont apportée lors des récoltes et à M. A. Foubert pour la réalisation des tirages photographiques.

Summary

On the Evolution of the four Macromeres of the Vegetative Pole in Eurystomatous Bryozoa Embryos.

Observations on the evolution of the four-cell group of the vegetative pole in four species of Eurystomatous Bryozoa embryos. These macromeres are the origin of a part of the sub-epithelial larval tissues; any general cavity or initial coelomic trimery never appears with or without endoderm genesis.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARROIS, J., 1877. — Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. *Trav. Stn. Zool. Wimereux*, I, pp. 1-305.
- BRAEM, F., 1896. — Die geschlechtliche Entwicklung von *Paludicella ehrenbergii*. *Zool. Anz.*, 19, pp. 54-57.
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, N.S., 8, pp. 1-458.
- CORREA, D.D., 1948. — A Embriologia de *Bugula flabellata* (J.V. Thompson) (Bryozoa Ectoprocta). *Zoologia*, 13 (1-8), pp. 7-71.
- HARMER, S.F., 1887. — Sur l'embryogénie des Bryozoaires Ectoproctes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2, Sér. 5, pp. 443-458.
- HONDT, J.-L. d', 1973. — Etude anatomique, histologique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 114 (4), pp. 537-602, 10 pl.
- HONDT, J.-L. d', 1974. — La métamorphose larvaire et la formation du « cystide » chez *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryzoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 (4), pp. 577-605, 6 pl.
- HONDT, J.-L. d', 1975. — Etude anatomique et cytologique comparée de quelques larves de Bryozoaires Cténostomes. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, H.S. 3 (1), pp. 125-134.
- HONDT, J.-L., d', 1976 a. — Evolution des lignées cellulaires larvaires des Bryozoaires Gymnolaemates au cours de la métamorphose et de l'organogénèse ancestrulaire. *Bull. Soc. zool. France*, 101, Suppl. 5 (Colloque sur les métamorphoses), pp. 41-47.
- HONDT, J.-L., d', 1976 b. — Effets de l'ablation de l'ancestrula ou de la première zoécie-fille sur le développement d'une jeune colonie du Bryzoaire Cténostome *Alcyonidium polyoum* (Hassall). *Bull. Soc. zool. France*, 101 (5), pp. 993-995.
- HONDT, J.-L. d', 1977 a. — Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogénèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenbaurs morph. Jahrb.*, 123 (3), pp. 463-483.
- HONDT, J.-L., d', 1977 b. — Structure larvaire et histogénèse post-larvaire chez *Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798), Bryzoaire Cténostome. *Arch. Zool. exp. gén.*, 118 (2), pp. 211-243, 3 pl.
- HONDT, J.-L. d', 1977 c. — Structure larvaire et organogénèse post-larvaire chez *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780), Bryzoaire Cténostome. *Zoomorphologie*, 87, pp. 165-189.
- HONDT, J.-L. d', 1981. — Mise en évidence d'une activité phosphatasique acide lors de la métamorphose larvaire de *Bowerbankia imbricata* (Adams), Bryzoaire Cténostome. *Bull. Soc. zool. France*, 106 (3), p. 363.
- HONDT, J.-L. d', 1982. — Développement et morphogénèse chez les Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. France*, 107 (2) : Progrès récents dans la connaissance des « Lophophoriens » *sensu lato*, pp. 267-289.
- LUTAUD, G., 1961. — Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies de *Membranipora membranacea* (Linné), Bryzoaire Chilostome. *Ann. Soc. R. Zool. Belgique*, 91 (2), pp. 157-300.
- MARCUS, E., 1938. — Bryozoarios marinhos brasileiros II. *Zoologia*, 2, pp. 1-196.
- MARCUS, E., 1939. — Bryozoarios marinhos brasileiros III. *Zoologia*, 3, pp. 111-353.
- PAGE-CLARK, R.M., 1906. — On the early stages in the development of *Flustrella hispida* (Fabricius) and on the existence of a "yolk nucleus" in the eggs of this form. *Quart. Journ. micr. Sci.*, N.S., 50, pp. 435-478, 5 pl.
- PROUHO, H., 1890. — Recherches sur la larve de la *Flustrella hispida*; structure et métamorphose. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2 (8), pp. 409-459, 3 pl.
- PROUHO, H., 1892. — Contribution à l'histoire des Bryozoaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2 (10), pp. 557-656, 10 pl.
- REED, G.C., 1978. — Larval Morphology and Settlement of the Bryozoan, *Bowerbankia gracilis* (Vesicularioidea, Ctenostomata) : Structure and Eversion of the internal Sac. Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae, Chia/Rice ed., Elsevier, North Holland Biomedical Press, Amsterdam-New York, pp. 41-48.

- REPIACHOFF, W., 1878. — Ueber die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, XXX, Suppl. 3, pp. 411-423.
- REPIACHOFF, W., 1879 a. — Zur Embryologie der *Tendra zostericola*. *Zool. Anz.*, II, pp. 67-69.
- REPIACHOFF, W., 1879 b. — Zur Embryologie der *Bowerbankia*. *Zool. Anz.*, II, pp. 660-664.
- REPIACHOFF, W., 1880. — On the Morphology of the Bryozoa. *Zap. Nov. Obs. Est. Odessa*, VI, pp. 1-69 (en russe, non consulté).
- STARK, D. et SIEWING, R., 1980. — Zur Diskussion der Begriffe Mesenchym und Mesoderm. *Zool. Jb. Anat.*, 103, pp. 374-388.
- STRÖM, R., 1969. — Sexual reproduction in a Stoloniferous Bryozoan, *Triticella koreni* (G.O. Sars). *Zool. Bidr. Uppsala*, 38, pp. 113-128.
- VIGELIUS, W.J., 1886. — Zur Ontogenie der mariner Bryozoen. *Mitt. Stat. Neapel*, 6, pp. 499-542.