

**LES CELLULES GLANDULAIRES DES HYDROÏDES
ET DES HYDROMÉDUSES.
LEUR STRUCTURE
ET LA NATURE DE LEURS SÉCRÉTIONS.**

par

Jean Bouillon

Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Libre, Bruxelles.

SOMMAIRE (1)

| | PAGES |
|---|--------------|
| Introduction | 158 |
| I) Cellules glandulaires digestives spumeuses hypostomiales ou orales. | |
| 1° Description | 159 |
| 2° Histochimie | 161 |
| 3° Ultrastructure | 163 |
| II) Cellules glandulaires digestives sphéruleuses hypostomiales ou orales. | |
| 1° Description | 165 |
| 2° Histochimie | 167 |
| 3° Ultrastructure | 169 |
| III) Cellules glandulaires digestives sphéruleuses stomacales. | |
| 1° Description | 170 |
| 2° Histochimie | 173 |
| 3° Ultrastructure | 175 |
| IV) Cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ectodermiques. | |
| 1° Description | 177 |
| 2° Histochimie | 178 |
| 3° Ultrastructure | 179 |
| V) Aspect physiologique | 180 |
| 1° Enzymes protéolytiques | 181 |
| 2° Enzymes autres que protéolytiques | 187 |
| Summary, Riassunto | 188 |
| Index bibliographique | 188 |
| Liste des genres des espèces étudiées | 196 |
| Planches photographiques | 197 |
| Tableaux | 203 |

(1) Seules, les cellules glandulaires qui interviennent dans les processus nutritifs et digestifs sont envisagées dans le présent article. Les autres catégories d'éléments glandulaires que l'on observe à divers niveaux chez les adultes et les larves d'Hydroïdes ou d'Hydroméduses seront étudiées séparément.

Résumé

Les cellules glandulaires digestives des Hydroïdes et des Hydroméduses ont été étudiées aux points de vue histologique, histochimique, ultrastructural et physiologique.

Ces diverses méthodes ont permis de démontrer l'existence de trois types de cellules glandulaires digestives endodermiques caractéristiques de l'ensemble du groupe des Hydroïdes.

Deux de ces types sont localisés principalement dans la région hypostomiale des Polypes ou dans la région orale du manubrium des Méduses. Il s'agit des cellules glandulaires spumeuses hypostomiales ou orales et des cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ou orales. La troisième catégorie de cellules glandulaires se rencontre chez les Polypes au niveau de la colonne gastrique et dans le stolon ; chez la Méduse, elle se situe au niveau des régions médiane et stomacale du manubrium. Ces cellules ont reçu le nom de cellules glandulaires sphéruleuses stomacales.

Outre ces trois types, certains Polypes appartenant aux superfamilles des Pteronematoidea et Corynoidea possèdent une quatrième espèce de cellules glandulaires localisées dans l'ectoderme apical de l'hypostome et dénommées cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ectodermiques.

Ces quatre types de cellules glandulaires diffèrent, non seulement par leur structure et leur ultrastructure, mais également par la nature de leurs produits de sécrétion.

INTRODUCTION

Si l'existence de cellules glandulaires digestives est connue depuis longtemps dans le feuillet endodermique des Polypes et des Méduses d'Hydroïdes, la présence de différents types, leurs caractéristiques et leur origine ont été l'objet de nombreuses controverses. La disparité des observations faites dans les divers groupes d'Hydroïdes, l'état fragmentaire et le peu de concordance des résultats obtenus (1) nous ont amené, au cours de ces dernières années, à étudier l'histologie, l'histochimie et l'ultrastructure de ces éléments chez des Polypes et des Méduses appartenant à diverses familles d'Hydroïdes et d'Hydroméduses (voir liste des genres, p. 196).

Confirmant nos observations précédentes sur les Polypes et les Méduses de *Limnognada tanganyicae*, Limnoméduse (Bouillon, 1956-1957) et de la Méduse de *Rathkea octopunctata*, Anthoméduse (Bouillon, 1961-1962), nous avons montré (Bouillon, 1963) qu'il existait fondamentalement trois types de cellules glandulaires digestives chez ces animaux. Deux de ces types sont situés principalement dans la région hypostomiale des Polypes ou dans la région orale du manubrium des Méduses. Le troisième type de cellules glandulaires se rencontre chez les Polypes, au niveau de la zone gastrique et dans le stolon. Il caractérise, chez la Méduse, les régions médiane et stomacale du manubrium.

Nous emploierons, pour distinguer entre elles ces différentes cellules glandulaires, la terminologie que Semal-Van Gansen (1954) a définie chez l'Hydre. Nous discernons de la sorte :

(1) Voir notamment dans l'index bibliographique : 1, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 32, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 44, 51, 52, 53, 54, 55, 59, 159, 160 et 168.

- des cellules glandulaires spumeuses hypostomiales ou orales ;
- des cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ou orales ;
- des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales.

Outre ces trois catégories, situées dans le feuillet endodermique et que l'on retrouve chez tous les Hydroïdes et Hydroméduses, nous avons pu mettre en évidence chez certains Polypes appartenant aux superfamilles des *Corynoidea* et *Pteronematoidea*, un quatrième type de cellules glandulaires digestives localisées dans l'ectoderme apical de l'hypostome. Ces cellules ont reçu le nom de cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ectodermiques.

Le présent travail a pour objet de décrire la structure et l'ultra-structure de ces types cellulaires et de définir la qualité de leurs sécrétions.

1) CELLULES GLANDULAIRES DIGESTIVES SPUMEUSES HYPOSTOMIALES OU ORALES.

1° Description.

Ces cellules, en forme de massue ou d'aspect piriforme, présentent un pédoncule mince et de longueur variable les reliant à la mésoglée (Fig. 1 ; 2 ; 3 ; 5 ; Pl. I, 1 ; Pl. II, 5 ; Pl. II, 6). Leur cytoplasme est chargé de nombreuses vacuoles à contours inégaux et peu précis, serrées les unes contre les autres. Le contenu de ces vacuoles apparaît clair, homogène, parfois faiblement et irrégulièrement granuleux (Fig. 1 ; 2 ; 3 ; Pl. I, 1 ; Pl. II, 6). Les vacuoles sécrétrices occupent la quasi-totalité du volume cellulaire, refoulant et comprimant le noyau dans le pédoncule (Fig. 1 ; 2 ; 3 ; Pl. I, 1). Ce noyau est de taille réduite, très dense, il renferme un petit nucléole souvent excentrique (Pl. II, 6).

Le cytoplasme de la région périnucléaire et du pédoncule contient également quelques formations filamenteuses qui se révèlent riches en A.R.N. et qui correspondent à des structures ergastoplasmiques (9). Ce type de cellules glandulaires est identique à celui décrit sous le nom de cellules muqueuses par les anciens auteurs.

Lors de la décharge, ces cellules spumeuses expulsent leur contenu sous la forme d'une coulée compacte ayant un aspect écumeux, d'où leur nom.

Elles se vident ainsi presque complètement de leurs produits de sécrétion puis se reconstituent, se rechargent dans les heures qui suivent pour reprendre leur aspect normal, caractéristique. Une même cellule peut, de cette façon, subir plusieurs cycles sécrétoires avant d'être histolysée et digérée ou être expulsée dans la cavité gastrique. Les cellules glandulaires spumeuses sont principalement localisées dans l'endoderme de la région hypostomiale des Polypes. Dans la partie la plus apicale de celle-ci, elles s'amassent autour de l'ouverture buccale qu'elles entourent (Fig. 1 ; 2 ; 3 ; Pl. I, 1 et 4 ; Pl. II, 5 et 6). Ensuite, lorsqu'on s'éloigne de la bouche, elles alternent presque régulièrement avec les cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales,

constituant une couche glandulaire superficielle qui recouvre une assise plus profonde de cellules épithélio-musculaires banales (Fig. 1; 2; 3; Pl. I, 1; Pl. V, 14 et 15). L'endoderme de l'hypostome, ainsi recouvert d'un feuillet glandulaire, forme des replis longitudinaux

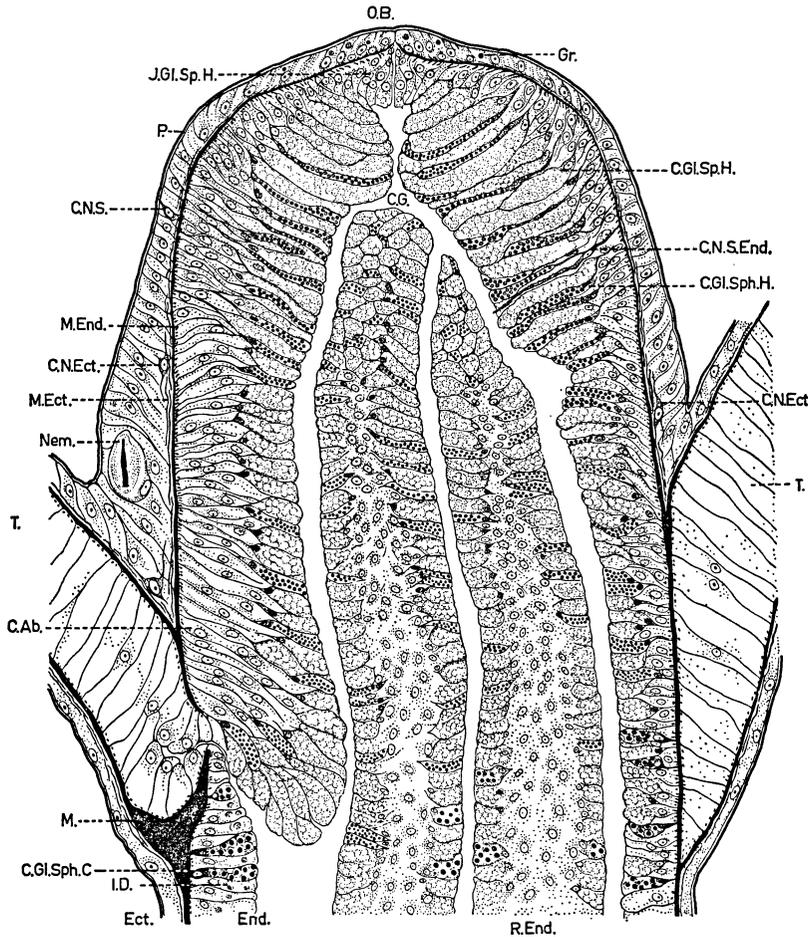


FIG. 1

Coupe longitudinale médiane de la région hypostomiale de *Coryne pusilla*.

C.Ab. = cellule absorbante ; C.Gl.Sp.H. = cellule glandulaire spumeuse hypostomiale ; C.Gl.Sp.C. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ou colonnaire ; C.Gl.Sp.H. = cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale ; C.N.Ect. = cellule nerveuse ectodermique ; C.N.S. = cellule nerveuse sensorielle ectodermique ; C.N.S.End. = cellule nerveuse sensorielle endodermique ; Ect. = Ectoderme ; End. = endoderme ; Gr. = granule ectodermique ; J.Gl.Sp.H. = jeune cellule spumeuse hypostomiale ; I.D. = inclusion digestive ; M. = mésoglée ; M.Ect. = muscle ectodermique ; M.End. = muscle endodermique ; Nem. = nématocyste ; O.B. = ouverture buccale ; P. = périderme oral ; R.End. = repli endodermique ; T. = tentacule.

découpant la cavité gastrique (Fig. 3; Pl. I, 1), replis dont l'importance varie avec l'espèce d'Hydranthes considérée. Ces replis s'atténuent et disparaissent dans la colonne proprement dite où l'endoderme reprend une disposition régulière, leurs limites marquant celles de l'hypostome.

Si chez la plupart des Polypes, les cellules spumeuses sont situées exclusivement dans la région hypostomiale, certaines formes en possèdent aussi quelques-unes éparses le long de leur colonne gastrique. Il en est ainsi chez quelques Capitata (certains Tubularoidea et Acauloidea); Filifera (*Clava*, *Hydractinia*, *Podocoryne*, *Eudendrium*); Thecata (*Obelia*, *Laomedea*, *Sertularia*) et chez l'Hydre.

Chez les Polypes de *Limnocoñida* et de *Craspedacusta* (Limnoméduses), les cellules spumeuses sont uniquement localisées au niveau de la colonne gastrique, la région hypostomiale en étant complètement dépourvue (Pl. III, 8).

Les cellules glandulaires spumeuses sont, chez les Méduses, strictement localisées dans l'endoderme de la région orale du manubrium où elles alternent quasi régulièrement avec les cellules glandulaires sphéruleuses orales (Fig. 5). Elles forment ainsi ensemble une assise glandulaire continue surmontant les cellules épithélio-musculaires refoulées en profondeur (Bouillon 1956-1957, 1961-1962).

2° Histochimie.

Les tests histochimiques que nous avons pratiqués, nous montrent que les produits de sécrétion élaborés par ces cellules glandulaires spumeuses ne sont pas de nature protéique (tableau 1, test 38; tableau 3) ni lipidique (tableau 4). Ils ne contiennent quasiment pas d'enzymes (tableau 4); seules les réactions pour les phosphatases alcalines et acides sont quelquefois positives (tableau 4, tests 1, 2, 3, 4).

Les résultats que nous avons obtenus pour la mise en évidence de ces enzymes sont des plus irréguliers, tantôt franchement positifs, tantôt négatifs. Ils semblent dépendre de l'activité sécrétoire des cellules considérées.

Les secrétats des cellules spumeuses se colorent faiblement par le P.A.S. (tableau 1, tests 1, 2, 3), franchement en bleu turquoise par le bleu Alcian (tableau 1, tests 11, 12, 13, 17), même lorsque ce colorant est associé au P.A.S. (tableau 1, test 18). Ils prennent une teinte bleu de Prusse après la réaction de capture du fer, que celle-ci soit couplée ou non avec le P.A.S. (tableau 2, tests 27, 28). L'ensemble de ces réactions indique la nature mucopolysaccharide acide du contenu des vacuoles de ces cellules glandulaires spumeuses. Les réactions au N.N. diméthyl p. phénylènediamine et à la phénylhydrazine (P.A.P.S.) (tableau 1, tests 7 et 8), ainsi que les colorations signalétiques au mucicarmin (tableau 2, test 37) et au jaune Alcian, Méthasol Fast Bleu, pyronine (tableau 1, test 22), confirment pleinement ces résultats.

L'action de la méthylation a pour effet de rendre ces produits de sécrétion non réactifs aux tests des mucopolysaccharides acides (tableau 1, test 14). On sait que cela peut être dû, soit à l'élimination définitive des groupements sulfates des esters sulfuriques, soit au blocage par estérification des groupes carboxyles ou à l'action combinée de ces deux réactions. La saponification, appliquée après méthylation, supprime l'action de celle-ci sur les radicaux carboxyles en éliminant le groupe méthyle et, par conséquent, rétablit ainsi les propriétés tinctorielles des mucopolysaccharides acides non sulfatés. C'est ce que l'on observe au niveau du contenu des vacuoles sécrétrices des cellules

spumeuses qui, après méthylation et saponification, recouvrent en partie leur capacité tinctoriale avec le bleu Alcian (tableau 1, test 15). Leurs sécrétats sont donc partiellement constitués de mucopolysaccharides acides sulfatés (++) et de mucopolysaccharides acides non sulfatés (+) (tableau 1, tests 14 et 15).

La présence de ces derniers explique la légère colorabilité observée après le P.A.S.

La réaction bleu-vert, obtenue après la coloration combinée au bleu et jaune Alcian, confirme également la présence de mucopolysaccharides acides possédant des groupes sulfatés et carboxyles

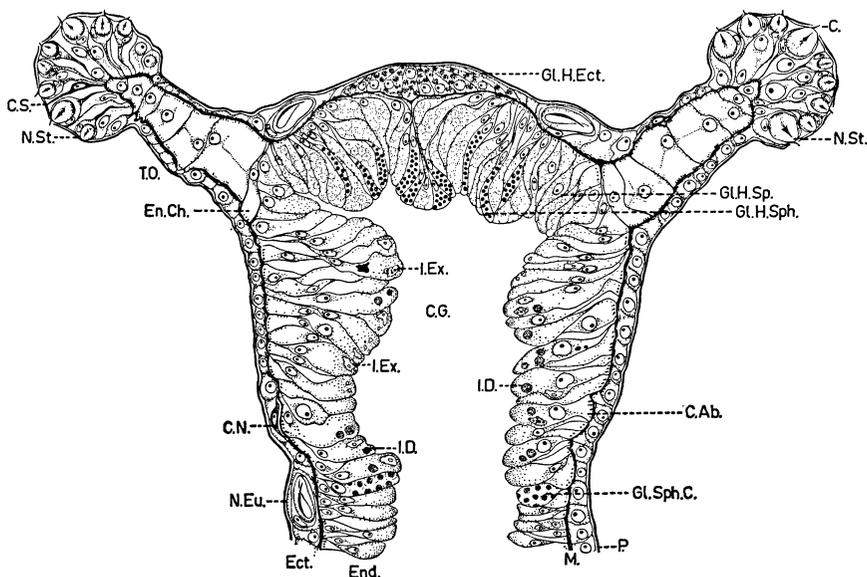


FIG. 2

Coupe longitudinale de la région apicale du Polype de *Zanclea costata*.

C. = cnidocyte ; C.Ab. = cellule absorbante ; C.G. = cavité gastrique ; C.N. = cellule nerveuse ectodermique ; C.S. = cellule nerveuse sensorielle ectodermique ; Ect. = ectoderme ; En.Ch. = endoderme chordal tentaculaire ; End. = endoderme ; GL.H.Ect. = cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale ectodermique ; GL.H.Sp. = cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale endodermique ; GL.H.Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale endodermique ; GL.Sph.C. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ou colonnaire ; I.D. = inclusion digestive ; I.Ex. = inclusion excrétrice ; M. = mésogée ; N.St. = sténocyte ; N.Eu. = eurytyle macrobasique ; P. = périderme ; T.O. = tentacule oral.

(tableau 1, test 20). La nature partiellement sulfatée des mucopolysaccharides en présence est également démontrée par les tests d'extinction à l'azur A (tableau 2, test 23), d'extinction au bleu de méthylène (tableau 2, test 24) et par leur métachromasie au bleu de toluidine à pH 4 (tableau 2, tests 29, 30, 31), ainsi que par les réactions du bleu Alcian combiné à la safranine (tableau 1, test 19), de l'aldéhyde fuchsine (tableau 2, test 25), de l'aldéhyde fuchsine combinée au bleu Alcian (tableau 2, test 26) et de l'acriflavine (tableau 2, test 39).

Les mucopolysaccharides acides sulfatés peuvent être très aisément identifiés après incorporation de radio-sulfate, mis en évidence par autoradiographie (71, 73, 82, 130).

Nous avons appliqué ces méthodes à notre matériel (102, 105, 116, 138) et avons observé une accumulation massive de $S^{35}O_4$ au niveau des cellules glandulaires spumeuses hypostomiales (Pl. III, 7). Ces résultats confirment donc pleinement les tests histochimiques et indiquent, d'une façon indéniable, la présence de sulfomucines au niveau des sécrétions de ces cellules.

La méthode au Bial pour l'acide sialique (tableau 1, test 10), de même que la digestion par la neuraminidase (sialidase) excluent la présence de sialomucines dans les sécrétions des cellules glandulaires spumeuses (tableau 1, tests 9 et 21).

Celles-ci semblent également dépourvues de glycogène (tableau 1, tests 4, 5, 6 et tableau 2, tests 33, 34, 35, 36), et, contrairement à ce que signale Burnett (1959) chez *Pelmatohydra oligactis*, nous n'avons pu y détecter de substance sensible à l'hyaluronidase (tableau 1, test 16 et tableau 2, test 32).

Pour terminer l'examen des propriétés histochimiques de ces cellules, signalons que les mailles des vacuoles sécrétrices sont pauvres en A.R.N. (tableau 2, tests 40 et 41), contiennent du glycogène (tableau 1, tests 4, 5, 6 et tableau 2, tests 33, 34, 35, 36) et des estérases non spécifiques (tableau 4, test 5).

Chez l'Hydre, d'après Lentz et Barrnet (37 et 38), outre les estérases, on trouverait, associées aux membranes plasmiales des cellules spumeuses (mucus cells) des phosphatases alcalines, de la glucose-6-phosphatase, de l'adénosine-triphosphatase, de la 5-nucléotidase et de la leucine aminopeptidase.

3° Ultrastructure.

L'ultrastructure des cellules glandulaires spumeuses n'a été que très superficiellement décrite ; pour la première fois, par nous-mêmes, chez la Méduse de *Limnocyda tanganyicae* (Bouillon 1956-1957), ensuite chez l'Hydre d'eau douce par Hess, Cohen et Robson 1957.

Hess, en 1961, chez l'Hydre et Lunger, en 1963, chez *Campanularia flexuosa*, ont publié des micrographies de cellules glandulaires qui semblent également correspondre au type spumeux.

Lorsqu'on examine la structure fine des cellules spumeuses d'Hydroïdes, on est frappé par la ressemblance existant avec celle des cellules à mucus (goblet cells) du tube digestif des Vertébrés, qui est particulièrement bien connue à l'heure actuelle après les travaux de Palay, 1958, Kurosumi, 1961, Hollmann et Hagueneau, 1961, Hollman, 1963, Lane et al., 1964.

Tout comme ces dernières, les cellules spumeuses sont typiquement constituées par deux parties, l'une, apicale glandulaire et généralement de forme globuleuse, correspond à la « thèque » des cellules à mucus des Vertébrés, l'autre basilaire, effilée, très dense, est homologue à la portion appelée le « pied » chez ce même type de cellules.

La thèque ou partie apicale des cellules spumeuses, est distendue par les produits de sécrétion qui s'y accumulent, refoulant à la périphérie les éléments du reticulum endoplasmique et les mitochondries dont l'ensemble constitue ses parois épaissies (Pl. V, 14 et 15; Pl. VI, 16; Pl. VII, 17; Pl. VIII, 18; Pl. IX, 19; Pl. X, 20). Ces sécrétions se

présentent sous forme de gouttelettes accolées les unes aux autres, souvent coalescentes et à contours faiblement définis. Elles contiennent un matériel peu dense aux électrons, d'aspect floconneux ou bulleux et parsemé de granulations plus opaques et de taille irrégulière (Pl. V, 14 et 15; Pl. VI, 16; Pl. VII, 17; Pl. VIII, 18; Pl. IX, 19).

Ces substances sécrétées s'organisent au sein des vacuoles de l'appareil de Golgi très développé (Pl. VII, 17; Pl. XI, 21). Les éléments de celui-ci ne sont toutefois reconnaissables, sous leur forme typique, que dans les parties périphériques de la cellule et dans la région basilaire de la thèque où les produits de sécrétion sont les moins abondants et les plus ténus (Pl. VII, 17 ; Pl. XI, 21 ; V.G., Ve.G. et L.G.). Dans la partie apicale de la cellule, l'appareil de Golgi est, par contre, complètement déformé, modifié par l'activité sécrétoire ; ses éléments y sont en effet écrasés par les produits de sécrétion et ne subsistent plus que sous la forme d'un mince réseau séparant les gouttelettes muqueuses les unes des autres et conférant au cytoplasme son aspect vacuolaire si caractéristique (Pl. V, 15; Pl. VI, 16; Pl. VII, 17; Pl. VIII, 18; Pl. IX, 19; Pl. X, 20). Intercalées entre les produits de sécrétion, se distinguent également quelques mitochondries (Pl. XI, 21). La région basilaire ou pied de la cellule spumeuse apparaît très sombre. Comprimés par les produits de sécrétions et par le développement des cellules avoisinantes, les éléments du pied sont difficilement définissables (Pl. V, 14 et 15; Pl. VII, 17). On y discerne le noyau qui présente souvent un aspect pycnotique, des mitochondries et quelques éléments ergastoplasmiques peu développés (Pl. VII, 17; Pl. XI, 21). Ces derniers sont responsables de la basophilie de cette région cellulaire et de la présence de l'A.R.N. que les techniques histochimiques nous ont permis de mettre en évidence.

Des cellules glandulaires identiques à celles que nous venons de décrire s'observent également dans l'ectoderme de certaines « planula » d'Hydroïdes. La micrographie 21 (Pl. XI) nous montre la structure d'une telle cellule provenant de l'ectoderme d'une larve de *Clava squamata*. Beaucoup moins comprimée par les cellules avoisinantes que les cellules spumeuses des Hydranthes, on y observe plus aisément les détails ultrastructuraux.

Lors de la décharge des cellules glandulaires spumeuses, la membrane cellulaire apicale se rompt, les gouttelettes de mucus paraissent fusionner et s'écoulent vers l'extérieur (Pl. VI, 16), entraînant avec elles des éléments cytoplasmiques tels que des mitochondries et des structures golgiennes. Ces cellules semblent donc appartenir au type apocrine.

Ces quelques observations nous montrent le rôle prépondérant que joue l'appareil de Golgi dans la synthèse des sécrétions mucopolysaccharides acides des cellules spumeuses.

Un tel rôle lui est aussi attribué dans les cellules à mucus des Vertébrés (voir les revues de Palay, 1958 et de Kurozumi, 1961, ainsi que les travaux de Hollman, 1963) où il s'est trouvé confirmé ces dernières années par des recherches expérimentales faites à l'aide d'autoradiographies électroniques (Peterson et Leblond, 1964; Lane et al., 1964).

Malgré ces grandes similitudes structurales, il existe toutefois une différence fondamentale entre les cellules à mucus de Vertébrés

et les cellules spumeuses. Les premières contiennent des éléments ergastoplasmiques largement représentés tant dans la thèque que dans la région du pied tandis que, chez les secondes, ces organites cellulaires sont peu abondants et localisés uniquement dans le pied.

Cette différence est vraisemblablement liée à la nature finale des produits de sécrétion. Les cellules à mucus sécrètent des mucoprotéines (167-172), dont la partie protéinique serait synthétisée dans les éléments granulaires du reticulum endoplasmique, pour être ensuite agrégée à la fraction mucopolysaccharide au sein des structures golgiennes où s'achève l'élaboration des secrétats. Les sécrétions des cellules spumeuses contiennent exclusivement des mucopolysaccharides acides non associés à des protéines, ce qui expliquerait le faible développement de l'ergastoplasme dans ce type de cellules.

II) CELLULES GLANDULAIRES DIGESTIVES SPHÉRULEUSES HYPOSTOMIALES OU ORALES.

1° Description.

Alternant presque régulièrement avec les cellules glandulaires spumeuses et comprimées entre celles-ci, les cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales ont une forme cylindrique allongée, étroite (Fig. 1 ; 2 ; 3 ; Pl. I, 1 ; Pl. II, 5 et 6). Leur cytoplasme est plein de nombreuses et petites vacuoles polygonales régulières et nettes. Chacune de ces vacuoles renferme une gouttelette de sécrétion parfaitement définie et d'aspect sphérique (Fig. 1 ; 2 ; 3 ; Pl. I, 1 ; Pl. II, 6 ; Pl. III, 8). Seule, la partie basilaire de la cellule glandulaire ou pédoncule est dépourvue de produits de sécrétion. Cette région est généralement plus longue, plus effilée que celle des cellules spumeuses qui lui correspondent (Fig. 1 ; 2 ; 3 ; Pl. I, 1).

Elle contient le noyau, entouré de cytoplasme très basophile, dans lequel on distingue des filaments bien développés et riches en A.R.N. Ces filaments correspondent à des formations ergastoplasmiques. Lors de la décharge de ces cellules sphéruleuses, les gouttelettes de sécrétion, bien individualisées, distinctes les unes des autres, se déversent dans la cavité gastrique.

Pendant que les produits de sécrétion s'éliminent ainsi au niveau de la portion apicale de la cellule glandulaire, ils paraissent se reconstituer dans la région basilaire supra-nucléaire. En effet, les cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales ne se vident jamais complètement de leurs sécrétions, comme le font les cellules spumeuses, mais leurs secrétats se reconstituent au fur et à mesure de leur utilisation ; phénomène qui rend particulièrement délicate l'étude de leur cycle sécrétoire.

Les cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales appartiennent donc au type mérocrine (eccrine).

Chez les Polypes, les cellules glandulaires hypostomiales sont localisées exclusivement dans l'endoderme de l'hypostome. Elles y

alternent, nous l'avons vu, quasi régulièrement avec les cellules spumeuses, formant ensemble les replis endodermiques hypostomiaux (Fig. 1; 2; 3; Pl. I, 1). Leur nombre est assez considérable (de 500 à 1.000) chez les différents Polypes que nous avons analysés, sauf chez les espèces du genre *Hydra* où ces cellules sont généralement peu

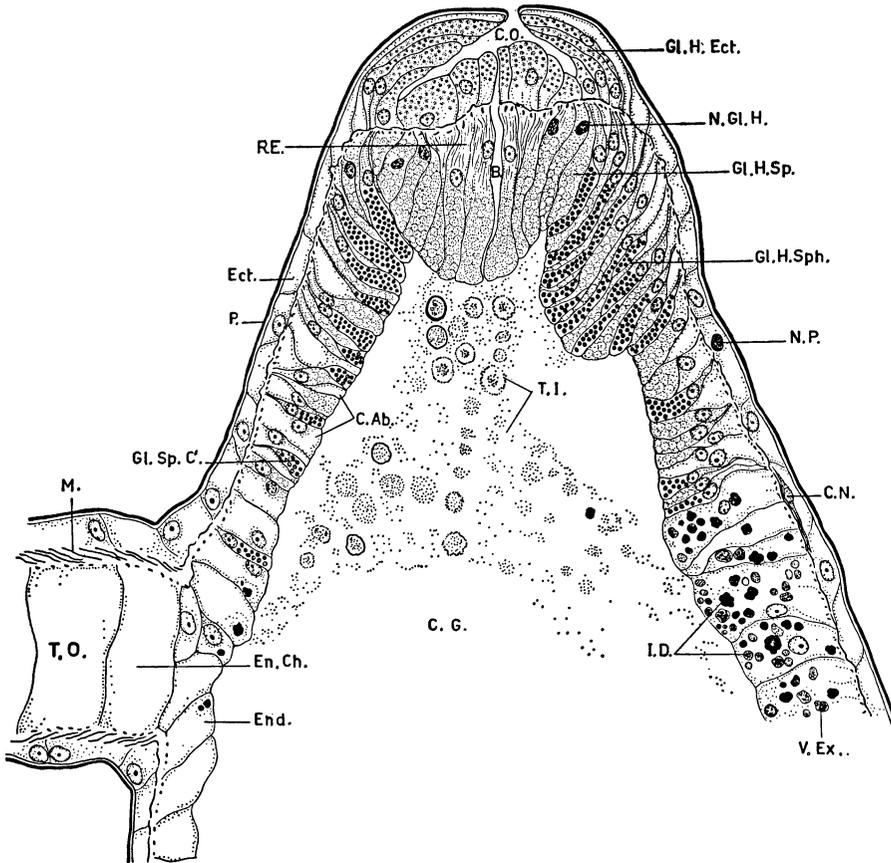


FIG. 3

Détails histologiques d'une coupe longitudinale de la région hypostomiale de *Cladonema radiatum*.

B. = bouche ; C.Ab. = cellule absorbante ; C.G. = cavité gastrique ; C.N. = cellule nerveuse ; C.O. = cavité orale hypostomiale ; Ect. = ectoderme ; En.Ch. = endoderme chordal tentaculaire ; End. = endoderme ; Gl.H.Ect. = cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale ectodermique ; Gl.H.Sp. = cellule glandulaire spumeuse hypostomiale endodermique ; Gl.H.Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale endodermique ; Gl.Sp.C. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ou colonnaire ; I.D. = inclusion digestive ; M. = muscle ; N.Gl.H. = noyau de cellule glandulaire spumeuse ; N.P. = noyau en pycnose ; P. = périderme oral ; R.E. = reticulum endoplasmique ; T.I. = tissu ingéré ; T.O. = tentacule oral ; V.Ex. = vacuole excrétrice.

abondantes, certaines espèces n'en possédant parfois que quelques dizaines.

Dans les genres *Craspedacusta* et *Limnocyda*, les cellules glandulaires sphéruleuses forment à elles seules le bouton glandulaire hypostomial dépourvu de cellules spumeuses, ces dernières étant essentiel-

lement localisées dans la colonne gastrique (Bouillon, 1956-1957) (Pl. III, 8).

Chez les Méduses, les cellules sphéruleuses orales sont propres à l'endoderme de la région apicale du manubrium où, ainsi que nous l'avons déjà signalé, elles alternent presque régulièrement avec les cellules spumeuses constituant une assise glandulaire superficielle qui recouvre les cellules épithélio-musculaires refoulées contre la mésoglée (Fig. 5 ; Pl. IV, 13).

2° Histochimie.

Les gouttelettes de sécrétion que contiennent les cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales sont de nature protéique (tableau 3, tests généraux 1, 2, 3, tests particuliers 4 à 24). Les radicaux et acides aminés suivants ont pu être mis en évidence à leur niveau par diverses méthodes histochimiques :

- 1) radicaux aminés (tableau 3, tests 13, 14, 15, 16, 17, 18). D'après Lison (1960), les réactions positives obtenues pour les radicaux aminés seraient toujours dues à la présence de protéines ; les réactions 14, 15, 16, 17 et 18 (tableau 3) peuvent également mettre en évidence la lysine et l'ornithine (70). Le test 13 (tableau 3) donne des réactions colorées avec le radical aminé, la lysine et, à un degré moindre, avec les thiols (70) ;
- 2) histidine (tableau 3, test 4) ;
- 3) arginine (tableau 3, test 5) ;
- 4) tryptophane (tableau 3, tests 6, 7, 8, 9) ;
- 5) tyrosine (tableau 3, tests 10, 11, 12) ;
- 6) radicaux sulfhydriles (-SH) et disulfures (-S-S-) (tableau 3, test 24) ;
- 7) radicaux sulfhydriles (-SH ; cystéine et méthionine) (tableau 3, tests 19, 20, 21, 22 ainsi que les colorations signalétiques 16 et 17, tableau 4).

Des Hydranthes de *Zanclaea costata*, incubés dans un milieu contenant de la méthionine marquée en S^{35} ($10 \mu\text{c}/\text{cm}^3$ d'eau d'élevage) et auxquels on applique les méthodes d'autoradiographie, montrent déjà, après une heure d'incubation, une accumulation nette de substances radioactives au niveau des produits de sécrétion des cellules sphéruleuses hypostomiales. L'incorporation de méthionine marquée augmente avec le temps ; elle confirme la présence de cet acide aminé au sein des sécrétats, ainsi que l'existence d'une synthèse protéique intense à leur niveau (31-71) (voir cycle sécrétoire) ;

- 8) radicaux disulfures (-S-S- ; cystine) (tableau 3, tests 22 et 23, 25).

La présence de ces groupements au sein des sécrétats est confirmée par les colorations signalétiques de l'aldéhyde fuchsine et du bleu Alcian après pré-traitement oxydant (tableau 3, tests 26 et 27). Les produits de sécrétion de ces cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales ne réagissent pas aux tests des lipides (tableau 4, tests 13 à 15). Ils se colorent intensément au P.A.S. (tableau 1, tests 1, 2, 3), mais ne présentent, par contre, aucune métachromasie au bleu de Toluidine (tableau 2, test 29) ni de coloration avec le bleu de méthylène et l'azur A, au-dessous d'un pH 4 (tableau 2, tests 23 et 24). L'ensemble de ces résultats, ajouté à la présence de substances protéiques, nous

permet de conclure à la nature mucoprotéique des sécrétats de ces cellules sphéruleuses (70, 105, 116).

Leur nature mucoprotéique est également confirmée par les réactions de capture de fer associé au P.A.S. (116) (tableau 2, test 28) ainsi que par le test 38 (tableau 2).

Ces mucoprotéines paraissent posséder des groupements mucopolysaccharides complexes. Ceux-ci sont représentés principalement par des composés neutres ainsi que le montrent les tests 1, 7, 8 (tableau 1), 29, 30 et 31 (tableau 2) et la faible réactivité observée à leur niveau après les colorations classiques des mucopolysaccharides acides (tableau 1, tests 11, 12, 13 ; tableau 2, tests 23, 24, 29, 39). Certaines réactions indiquent néanmoins la présence en faible concentration de ces derniers (tableau 1, tests 13, 14 et 15, 17, 18, 19 ; tableau 2, tests 26, 27, 28). Il s'agit de groupements acides non sulfatés, ainsi que le précisent les tests 13, 14, 15 et 20 (tableau 1), 29 et 39 (tableau 2).

Les réactions 16 (tableau 1) et 32 (tableau 2) montrent l'existence, au sein de ces sécrétions, de substances sensibles à l'hyaluronidase testiculaire. Or, comme la présence de composés sulfatés, donc d'acides chondroïtine-sulfuriques A et C, est exclue, il s'agit, selon toute vraisemblance, d'acide hyaluronique (voir également test 20, tableau 1) dont le caractère acide est lié exclusivement au radical carboxyle de l'acide glycuronique et qui pourrait dès lors correspondre, du moins partiellement, aux polysaccharides acides non sulfatés mis en évidence par les autres techniques histochimiques.

En résumé, les produits de sécrétion des cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales sont de nature mucoprotéique neutre associée à une faible quantité de mucopolysaccharides acides non sulfatés (acide hyaluronique ?) ou de mucoprotéines acides non sulfatées.

Ces sécrétions ne contiennent pas de sialomucines (tableau 1, tests 9, 10, 21) et sont dépourvues de glycogène (tests 4, 5, 6, tableau 1 ; 33, 34, 35, 36, tableau 2).

Elles renferment de nombreux enzymes, notamment des phosphatases alcalines (tableau 4, tests 1 et 2), des phosphatases acides (tableau 4, tests 3 et 4), des aminopeptidases (tableau 4, test 7), des protéinases alcalines (tableau 4, test 11). Parmi ces dernières, nous avons pu établir la présence d'enzymes proches de la trypsine (tableau 4, test 9), par contre, la réaction pour la cathepsine C (homospécifique avec la chymotrypsine) a donné des résultats négatifs.

Ces sécrétats sont démunis d'aliestérase (tableau 4, test 5), de lipases (tableau 4, test 6) de γ glutamyl-transpeptidase (tableau 4, test 8).

Les divers acides aminés que nous avons pu mettre en évidence au sein de ces produits sécrétoires par les méthodes histochimiques, interviennent tous dans la constitution de protéinases telles que le trypsinogène, la trypsine, le chymotrypsinogène ou la chymotrypsine (189, 195, 199) et s'accordent donc avec la présence de tels enzymes.

La réaction intense donnée par l'un de ces acides aminés, le tryptophane, est également caractéristique de ce groupe d'enzymes protéolytiques (105), de même que la présence d'histidine et la forte teneur en groupements disulfures (cystine), composés qui jouent tous

les deux un rôle important au niveau des centres actifs des molécules de ces enzymes (195, 199).

Les mailles des vacuoles entourant les gouttelettes de sécrétion sont riches en A.R.N. (tableau 2, tests 40 et 41), en aliestérase (tableau 4, test 5), et en lipases (tableau 4, test 6).

3° Ultrastructure.

L'ultrastructure de ce type de cellules sphéruleuses n'a été étudiée jusqu'à présent que chez les Méduses de *Limnocyda tanganyicae* (Bouillon, 1956-1957).

Les micrographies électroniques 14, 15, Pl. V ; 16, Pl. VI ; 18, Pl. VIII ; 19, Pl. IX ; 20, Pl. X et 22, Pl. XII montrent les détails ultrastructuraux des cellules sphéruleuses de la région hypostomiale de *Stauropurena reesi* et de *Halocordyle (Pennaria) disticha*. Ceux-ci sont toutefois mal discernables ; les cellules sphéruleuses sont, en effet, comprimées par les cellules adjacentes et, de plus, les organites cellulaires qu'elles contiennent sont tassés, pressés les uns contre les autres par les produits de sécrétion qui s'accumulent dans leur cytoplasme. On distingue toutefois dans la région apicale, les gouttelettes de sécrétion, bien définies, sphériques (Pl. V, 14 et 15 ; Pl. VI, 16) et dont la structure interne est hétérogène (Pl. VIII, 18 ; Pl. IX, 19 ; Pl. X, 20 ; Pl. XII, 22). Leur partie centrale apparaît en effet dense, irrégulièrement granuleuse, tandis que la zone périphérique est plus transparente aux électrons et d'aspect vésiculaire (Pl. VI, 16 ; Pl. VIII, 18 ; Pl. IX, 19 ; Pl. X, 20 ; Pl. XII, 22). Ces secrétats sont parfaitement distincts, chaque gouttelette étant entourée par une vacuole à membrane lisse. L'ensemble de ces vacuoles, pressées les unes contre les autres par le développement des produits de sécrétion, constitue une sorte de réseau complexe dont les mailles correspondent aux vacuoles polygonales décrites en microscopie optique.

Les granules de sécrétion de ces cellules sphéruleuses orales ou hypostomiales sont souvent entourés d'une mince région marginale claire, formant une sorte de halo les séparant de la membrane limitante (Pl. V, 14 et 15 ; Pl. VI, 16 ; Pl. IX, 19 ; Pl. X, 20 ; Pl. XII, 22).

Le pédoncule de ces cellules paraît sombre, il est particulièrement dense aux électrons et renferme le noyau entouré d'éléments cytoplasmiques fortement comprimés et peu discernables sur nos photographies (Pl. V, 14 et 15).

On y remarque néanmoins des formations ergastoplasmiques et de petites vésicules qui semblent prendre naissance au niveau de ces éléments et dont la signification sera précisée ultérieurement (Pl. IX, 19 ; Pl. X, 20 ; Pl. XII, 22).

Les cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales sont pourvues de flagelles apicaux ainsi que nous le montrent les figures 15, Pl. V ; 16, Pl. VI et 23, Pl. XII. Nous avons vu que, chez ces cellules, les produits de sécrétion se reconstituent au niveau de la zone supranucléaire au fur et à mesure de leur utilisation. Quant à l'origine de ces sécrétions, diverses images nous amènent à penser que les produits de sécrétion des cellules sphéruleuses orales ou hypostomiales ou, du moins de la partie protéique de ces secrétats, se synthétisent au niveau

des formations ergastoplasmiques des régions péri- et supranucléaire pour se condenser ensuite au sein d'un système de microvésicules naissant au niveau de ces organites et responsables de leur transfert à l'intérieur du cytoplasme (Pl. VIII, 18 ; Pl. IX, 19 ; Pl. X, 20 ; Pl. XII, 22). L'intervention de microvésicules dans les processus des phénomènes sécrétoires est largement admise à l'heure actuelle (voir 152, 158, 171, 175 et 182).

Ultérieurement, ces microvésicules s'accumulent en amas et s'entourent d'une membrane lisse pour former des structures semblables aux corps multivésiculaires (Pl. IX, 19 ; Pl. X, 20 ; Pl. XII, 22). Les vésicules ainsi encapsulées dans une large vacuole vont, par la suite, fusionner pour former progressivement la matrice du granule de sécrétion. Les figures 18, Pl. VIII ; 19, Pl. IX ; 20, Pl. X et 22, Pl. XII illustrent divers stades d'une telle coalescence qui aboutit à la formation d'une gouttelette de sécrétion typique, dense, granuleuse au centre, mais dont la zone périphérique montre indiscutablement l'origine vésiculaire. La formation de granules de sécrétion à partir de corps multivésiculaires a été observée par divers auteurs (voir les revues de Policard et al., 1963 et de Herlant, 1964).

L'histochimie nous a montré que les granules de sécrétion de ces cellules sphéruleuses étaient constitués par l'association de protéines et de mucopolysaccharides neutres et acides non sulfatés. Si la partie protéique de ces secrétats prend naissance au niveau des ribosomes et polysomes du système ergastoplasmique, l'origine des polysaccharides doit être toutefois autre. En effet, un faisceau d'observations a montré que la synthèse de ces substances était liée en ordre principal, soit aux membranes lisses de l'appareil de Golgi soit à celles du reticulum endoplasmique.

Il en est vraisemblablement de même en ce qui concerne les secrétats des cellules sphéruleuses hypostomiales et orales.

Nous avons vu que la matrice protéique des secrétats, formée par la condensation des microvésicules, était enveloppée d'une vacuole à parois lisses dont l'origine doit se trouver dans le système membranaire ou vésiculaire du reticulum endoplasmique. On pourrait concevoir, dès lors, que c'est au sein de cette vacuole que les composants mucopolysaccharidiques, formés à ce niveau ou provenant d'ailleurs, s'unissent aux éléments protéiniques pour constituer le granule de sécrétion spécifique de ce type de cellules.

III) CELLULES GLANDULAIRES DIGESTIVES SPHÉRULEUSES STOMACALES.

1° Description.

Les cellules sphéruleuses stomacales se distinguent aisément des autres cellules glandulaires par leurs dimensions plus grandes, le diamètre plus élevé de leurs secrétats et l'importance des éléments cytoplasmiques entourant ceux-ci.

Très polymorphes, les cellules sphéruleuses stomacales sont géné-

ralement en forme de massue, mais elles peuvent être également piri-formes ou même ovoïdes. Leur aspect varie avec la position qu'elles occupent au sein de l'Hydroïde ou de la Méduse considérés et du degré de compression qu'elles y subissent de la part des cellules avoisinantes (Fig. 4; 5; Pl. IV, 9, 10 et 12). Les cellules glandulaires sphéruleuses stomacales contiennent de larges vacuoles polyédriques cytoplasmiques dans chacune desquelles on distingue une grosse sécrétion sphérique (Fig. 4; Pl. IV, 12).

Ces inclusions sécrétées sont de taille assez hétérogène et, dans une cellule bien développée, leur nombre oscille autour de 70. Lors de la décharge, ces sécrétions se déversent une à une, bien individualisées dans la cavité gastrique où l'on peut voir leur volume augmenter avant qu'elles n'éclatent et disparaissent au niveau du matériel ingéré.

Les cellules sphéruleuses stomacales sont flagellées. Elles présentent une région basilaire ou pédoncule dont l'importance varie avec la forme de la cellule (Fig. 4; Pl. IV, 9, 10 et 12). Ce pédoncule, comme celui des autres types de cellules glandulaires, contient le noyau entouré ici d'abondantes formations filamenteuses, basophiles, riches en A.R.N. et correspondant à des éléments ergastoplasmiques (Fig. 4). Les mailles cytoplasmiques qui enveloppent les sécrétats sont également particulièrement développées, basophiles et réagissent violemment aux tests des A.R.N. Ces cellules glandulaires correspondent aux cellules albumineuses ou granuleuses des anciens auteurs ("gland cells" des auteurs anglo-saxons).

Au cours de la digestion, ces cellules stomacales se vident complètement de leurs sécrétions, à l'instar des cellules spumeuses (Fig. 4 et Pl. IV, 9). Peu avant qu'elles soient vidées, on voit dans la région périnucléaire augmenter la richesse en A.R.N. ainsi que la taille et le nombre des éléments ergastoplasmiques (Fig. 4; Pl. IV, 9 et 11). La portion apicale de la cellule glandulaire réduite aux mailles cytoplasmiques va se résorber, se condenser dans cette même région, pendant que le noyau se gonfle, s'éclaircit et que le nucléole augmente de volume. Ainsi, seule subsiste la région de la cellule correspondant au pédoncule, l'ensemble ne tardant d'ailleurs pas à prendre un aspect massif, généralement sphérique (Fig. 4; Pl. IV, 9, 10 et 11).

A ce stade, les cellules glandulaires, au début de leur phase de réélaboration, quittent la région gastrique, s'enfoncent dans l'endoderme et se rapprochent de la lamelle mésoglénne (Fig. 4; Pl. IV, 9, 10 et 11). De tels éléments cellulaires sont nettement distincts des jeunes cellules glandulaires que l'on peut trouver aux mêmes niveaux, tant par leur forme, leur taille plus élevée, la concentration des éléments ergastoplasmiques qu'elles renferment que par le volume des premières inclusions qui y apparaissent très rapidement.

Par leur mode sécrétoire, ces cellules glandulaires stomacales appartiennent donc au type mérocrine (eccrine), elles sont capables de se recharger et de se décharger plusieurs fois avant d'être expulsées dans la cavité gastrique où elles sont digérées. Elles se comportent, au cours de cette dernière phase, comme des éléments holocrines (9, 54 et 59).

Chez les Polypes, les cellules glandulaires sphéruleuses stomacales se rencontrent disséminées dans l'endoderme de la colonne gastrique ainsi que dans l'endoderme du système stolonial lorsque

celui-ci existe (Fig. 4 ; Pl. IV, 9). Seules, les cellules chargées de secrétats affleurent au niveau de la lumière de la cavité gastrique, les cellules plus jeunes ou, comme nous venons de le voir, celles qui se rechargent, sont enfoncées dans le feuillet endodermique.

Le nombre de ces cellules glandulaires stomacales est variable d'une espèce de Polype à l'autre, ainsi qu'au sein d'une même espèce, suivant l'état physiologique, nourri ou à jeûn, de l'animal considéré.

La variation spécifique explique les différences relatives existant

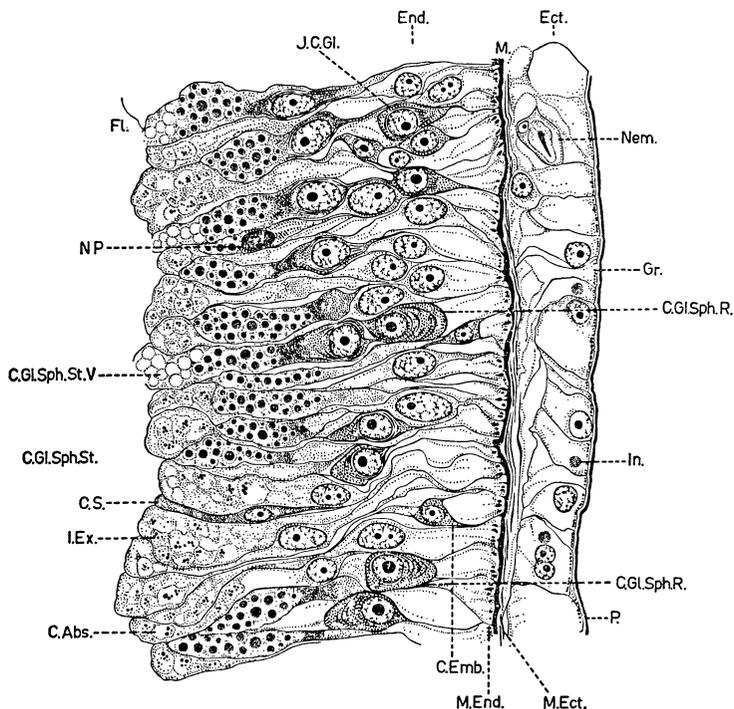


FIG. 4

Fragment d'une coupe longitudinale au niveau de la colonne gastrique d'un Hydranthe de *Halocordyle (Pennaria) disticha*.

C.Abs. = cellule absorbante ; C.Emb. = cellule à aspect embryonnaire ; C.Gl.Sph.R. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale en phase de réélaboration ; C.Gl.Sph.St. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ; C.Gl.Sph.V. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale se vidant ; C.S. = cellule nerveuse sensorielle endodermique ; Ect. = ectoderme ; End. = endoderme ; F. = Flagelle ; Gr. = granules apicaux ectodermiques ; J.C.Gl. = jeune cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ; In. = inclusion ectodermique ; I.Ex. = inclusion excrétrice ; M. = mésoglée ; M.Ect. = muscle ectodermique ; M. End. = muscle endodermique ; Nem. = nématoblaste ; N. P. = noyau pycnotique ; P. = périderme.

entre les phénomènes de digestions extracellulaire et intracellulaire observées au sein de diverses espèces.

Les cellules glandulaires sphéruleuses stomacales sont localisées dans l'endoderme des régions médiane et stomacale du manubrium des Méduses (9 et 10) (Fig. 5 ; Pl. IV, 12 et 13). Elles y présentent la même implantation que chez les Polypes, c'est-à-dire que, seules, les cellules arrivées au terme de leur processus d'élaboration sont en

contact avec la cavité gastrique, les phénomènes sécrétoires liés à la charge et à la recharge cellulaires se passent dans les profondeurs de l'endoderme.

2° Histochimie.

Avant d'aborder l'étude histochimique des produits de sécrétion élaborés par les cellules glandulaires sphéruleuses stomacales, signalons que ceux-ci se colorent d'une façon souvent hétérogène d'une cellule à l'autre et aussi à l'intérieur d'une même cellule. Cette variabilité tinctoriale est apparemment liée à l'état d'élaboration particulier des différents granules sécrétoires.

Les secrétats des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales sont de nature protéique (tableau 3, tests généraux 1, 2 et 3, tests particuliers 4 à 24). Tout comme les produits de sécrétion des cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales, ils sont riches en radicaux aminés (tableau 3, tests 13, 14, 15, 16, 17 et 18) (voir commentaire page 167), en arginine (tableau 3, test 5), en tryptophane (tableau 3, tests 6, 7, 8 et 9) et en tyrosine (tableau 3, tests 10, 11 et 12).

Par contre, les radicaux sulfhydryles (-SH-) (cystéine et méthionine) y sont moins abondants (tableau 3, tests 19, 20, 21 et 22) et l'histidine, ainsi que les groupements disulfures n'y sont représentés qu'en faible quantité (tableau 3, test 4 et tableau 3, tests 22, 23 et 25, colorations signalétiques 26 et 27).

Ces produits de sécrétion ne donnent aucune coloration avec les réactions histochimiques mettant en évidence les lipides (tableau 4, tests 13 à 15), ils sont faiblement positifs au P.A.S. (tableau 1, tests 1, 2 et 3). Ils ne présentent pas de coloration au bleu de méthylène ni à l'azur A au-dessous de pH 4 (tableau 2, tests 23 et 24) ni de métachromasie au bleu de toluidine à pH 4 (tableau 2, test 29). Ces derniers résultats, ajoutés à l'existence simultanée de protéines et de substances P.A.S. positives, nous indiquent la présence de complexes carbohydre-protéines (70, 105 et 116).

Etant donné la réaction relativement faible présentée par ces secrétats vis-à-vis du P.A.S., il s'agit vraisemblablement de glycoprotéines et non pas de mucoprotéines comme c'est le cas pour les produits de sécrétion des cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales. La nature mucoprotéique des secrétats des cellules stomacales peut être également écartée sur la base des résultats obtenus par la coloration de capture de fer couplée au P.A.S. (tableau 2, test 28) (116) ainsi que par celle du brun Bismarck (tableau 2, test 38) et du mucicarmin (tableau 2, test 37).

Ces glycoprotéines semblent renfermer des groupements mucopolysaccharides faiblement acides (tableau 1, tests 11, 12, 13, 17, 18 et 19 ; tableau 2, tests 26, 27, 28 et 29) non sulfatés (tableau 1, tests 13, 14, 15 et 20 ; tableau 2, tests 29 et 39). Ceux-ci pourraient correspondre, du moins en partie, à l'acide hyaluronique mis en évidence au niveau des secrétats par l'action de l'hyaluronidase testiculaire (test 16, tableau 1, test 32, tableau 2) ainsi que par le test 20, tableau 1. Ici également, la présence de sulfate de chondroïtine A ou C est à rejeter étant donné l'absence de groupements sulfatés. Les produits de sécrétion des cellules sphéruleuses stomacales correspondent donc à

des glycoprotéines à groupements acides non sulfatés. Ces secrétats sont dépourvus d'acide sialique (tests 9, 10 et 21, tableau 1), ne contiennent pas de glycogène (tableau 1, tests 4, 5 et 6 et tableau 2, tests 33, 34, 35 et 36).

Par contre, ils renferment de nombreux enzymes, on y trouve en abondance des phosphatases alcalines (tableau 4, tests 1 et 2), des

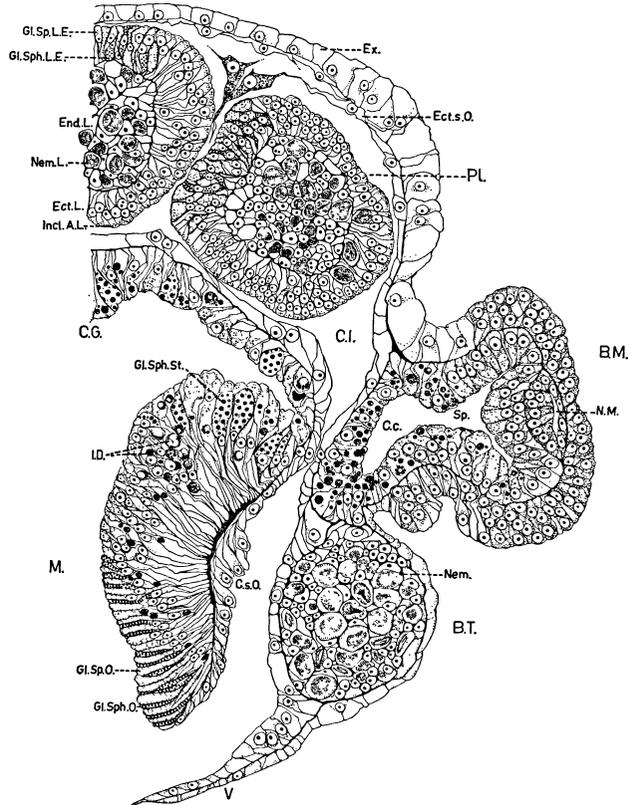


FIG. 5

Portion d'une coupe radiaire d'une Méduse d'*Eleutheria dichotoma* montrant la disposition du manubrium (M.), de la cavité gastrique (C.G.), de la cavité incubatrice (C.I.), d'un bulbe tentaculaire (B.T.), d'un bourgeon médusaire (B.M.), ainsi que la structure des larves planulas (Pl.).

C.c. = canal circulaire ; C.s.O. = cavité sous-ombrelle ; Ect.s.O. = ectoderme sous-ombrelle ; Ect.L. = ectoderme de la larve planula ; End.L. = endoderme de la larve planula ; Ex. = exombrelle ; Gl.Sp.L.E. = cellule glandulaire spumeuse larvaire ectodermique ; Gl.Sph.L.E. = cellule glandulaire sphéruleuse larvaire ectodermique ; Gl. Sp. O. = cellule glandulaire spumeuse orale ; Gl. Sph. O. = cellule glandulaire sphéruleuse orale ; Gl.Sph.St. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ; I.D. = inclusion digestive ; Incl.A.L. = inclusion apicale de l'ectoderme larvaire ; Nem. = nématoblaste ; Nem.L. = nématoblaste de la larve planula ; N.M. = nodule médusaire ; Sp. = spadice ; V. = velum.

aminopeptidases (tableau 4, test 7), en moindre quantité, des phosphatases acides (tableau 4, tests 3 et 4), des aliéstérasés (tableau 4, test 5), des lipases (tableau 4, test 6) et des protéinases alcalines (tableau 4, test 11), parmi lesquelles des enzymes du type trypsine (tableau 4, test 9) mais pas de cathepsine C (tableau 4, test 10). L'existence de γ glutamyl-transpeptidase est exclue (tableau 4, test 8).

Si la présence d'acides aminés tels que l'arginine, la tyrosine et surtout la richesse en tryptophane (105) s'accordent avec la présence de protéinases alcalines du groupe des trypsinogène-trypsine et chymotrypsinogène-chymotrypsine (189, 195, 199), la faible concentration en radicaux sulfhydryles et plus encore de l'histidine et de la cystine (groupements disulfures) indique que, si de tels enzymes existent au sein des secrétats des cellules glandulaires stomacales, c'est en faible quantité, beaucoup moins qu'au niveau des produits de sécrétion des cellules sphéruleuses hypostomiales ou orales. Les tests histochimiques nous ont d'ailleurs montré que les réactions des protéinases alcalines et des enzymes du groupe trypsine y sont plus faibles (voir tableau 4, tests 9 et 11).

Par contre, les secrétats des cellules glandulaires stomacales sont beaucoup plus riches en aminopeptidases (tableau 4, test 7) et contiennent, de plus, des aliestérases (tableau 4, test 5) et des lipases (tableau 4, test 6).

La composition enzymatique de ces deux types de cellules glandulaires sphéruleuses est donc assez différente. Ceci se comprend aisément : étant donné leur localisation, leur rôle dans les phénomènes digestifs doivent être fort dissemblables. Nous reviendrons ultérieurement, dans un autre paragraphe, sur la nature des enzymes digestifs mis en jeu dans les différentes régions d'un Hydroïde.

Les mailles entourant les secrétats des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales sont particulièrement riches en A.R.N. (tableau 2, tests 40 et 41), renferment du glycogène (tableau 1, tests 4, 5 et 6 et tableau 2, tests 33, 34, 35 et 36), des groupements sulfhydryles (tableau 3, test 21), des aliestérases (tableau 4, test 5), des lipases (tableau 4, test 6).

Chez l'Hydre, Lentz et Barnett ont montré que les membranes plasmiales et les vacuoles intracellulaires de ces cellules glandulaires stomacales contenaient, en plus de l'aliestérase, des phosphatases, des aminopeptidases, de la glucose-6-phosphatase, de l'adénosine-triphosphatase et de la 5-nucléosidase (37 et 38).

3° Ultrastructure.

L'ultrastructure des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales n'a pas encore été étudiée jusqu'à présent. Seul, à notre connaissance, Hess (1961) a publié des micrographies de cellules qui pourraient correspondre à ce type de cellules glandulaires.

Les détails ultrastructuraux des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales ont été observés chez les Polypes de *Coryne muscoides* (Pl. XII, 26 et Pl. XIII, 28), *Stauropurena reesi* (Pl. XII, 25 et Pl. XIII, 27) et *Halocordyle (Pennaria) disticha* (Pl. XII, 24 et Pl. XIV, 29). La figure 29, Pl. XIV, représente une cellule glandulaire stomacale arrivée au terme de ses processus sécrétoires. On y distingue de nombreux grains de sécrétion (S.) entourés par des éléments ergastoplasmiques (Er.) avec lesquels ils sont en contact intime.

L'ergastoplasme est remarquablement bien développé dans ce type de cellule. Il s'organise, non seulement dans les régions pédon-

culaire et périnucléaire mais occupe également les portions moyenne et apicale de la cellule où les membranes ergastoplasmiques apparaissent condensées, serrées les unes contre les autres par les produits de sécrétion qui se synthétisent au sein de leurs cavités (cisternes ergastoplasmiques) (Pl. XII, 24 et Pl. XIV, 29 ; voir également Pl. XIII, 27 et 28). On discerne également, disséminées dans la cellule, quelques mitochondries emprisonnées dans les mailles complexes du système ergastoplasmique (Pl. XII, 24 et Pl. XIV, 29, ainsi que Pl. XII, 25 et Pl. XIII, 27 et 28). Ces dernières correspondent aux vacuoles polyédriques que l'on observe au microscope optique (voir paragraphe III, 1 et 2).

Les éléments agranulaires du réticulum endoplasmique qui, nous l'avons vu, étaient remarquablement bien développés dans les deux précédents types de cellules glandulaires étudiés, semblent ici absents ou, à ce point peu développés, que nous n'avons pu les observer sur les diverses ultracoupes examinées.

Dans une telle cellule, les produits de sécrétion apparaissent sous l'aspect de gouttelettes plus ou moins sphériques, de texture complexe, constituées par un ensemble de granules, de filaments ou encore de tubules fortement enchevêtrés (Pl. XIV, 29, S.).

La configuration des secrétats varie néanmoins largement suivant l'état physiologique des cellules envisagées. C'est ainsi que lorsqu'il s'agit de jeunes cellules glandulaires, les éléments secrétés se développent sous forme de produits finement granuleux, disséminés au sein de quelques cavités (cisternes) très dilatées de l'ergastoplasme (Pl. XIII, 28, S.). La figure 26, Pl. XII, nous montre la disposition que présentent les éléments ergastoplasmiques (Er.) dans la région supranucléaire d'une telle cellule. Au fur et à mesure que les processus d'élaboration sécrétoire s'accroissent, les produits de sécrétion s'individualisent, prennent la conformation de gouttelettes, deviennent plus denses et augmentent en nombre, comprimant et déformant les éléments ergastoplasmiques à l'intérieur desquels ils se développent (Pl. XIV, 29) ; la figure 24, Pl. XII, nous indique les détails ultrastructuraux de ces derniers.

La micrographie 27, Pl. XIII, se rapporte à une cellule glandulaire stomacale au début d'une phase de réélaboration. Cette cellule a quitté la région gastrique (C.G.), elle s'enfonce dans l'épaisseur de l'endoderme et présente les phénomènes cytologiques que nous avons décrits précédemment (paragraphe III, 1). La cellule acquiert une forme sphérique, elle est réduite aux régions pédonculaire et périnucléaire. L'ergastoplasme s'y épure et s'y développe fortement (Er., Pl. XII, 25 et Pl. XIII, 27) tandis qu'apparaissent les premiers produits de sécrétion au sein d'une cavité ergastoplasmique particulièrement dilatée.

Ainsi que nous l'avons signalé, de telles cellules se différencient aisément des jeunes cellules glandulaires par leur taille, leur conformation, l'aspect et le développement de leur ergastoplasme, ainsi que par le volume des premiers produits de sécrétion qui y apparaissent (comparer, à ce point de vue, les figures 27 et 28, Pl. XIII et 29, Pl. XIV).

Il existe à l'heure actuelle un ensemble de faits et de données expérimentales qui montrent que, si la synthèse, l'élaboration des

produits de sécrétion protéiniques s'effectuent bien au niveau de l'ergastoplasme, ces produits sont ensuite acheminés vers les vésicules et saccules de l'appareil de Golgi où s'effectuent leur ségrégation et leur empaquetage (147, 148, 149, 152, 156, 158, 161, 164, 165, 166, 171, 172, 180 et 182).

L'élaboration des secrétats des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales ne suit toutefois pas un tel schéma et s'effectue, nous l'avons vu, exclusivement au sein des cisternes de l'ergastoplasme. Un tel mode sécrétoire n'est cependant pas unique : c'est ainsi que l'on a décrit des granules de sécrétion distincts dans les cavités ergastoplasmiques du pancréas de Cobaye (170), des spermatoocytes d'*Ascaris* (153), des cellules sécrétoires du tube digestif du Ver de terre *Enchytraeus fragmentosus* (177), des cellules des glandes salivaires de *Myzus persicae* (169), des cellules de l'endomètre du Vison (151), des oocytes de Crustacés (144) et des cellules de la glande mammaire cancéreuse humaine (156).

On peut citer également les cellules où les produits de sécrétion ne s'individualisent pas sous la forme de granules figurés et où on les distingue par leur densité et leur aspect généralement floconneux. A titre d'exemple, notons la sécrétion d'albumine par la glande de l'oviducte du Poulet (157 et 182) ; les sécrétions de certains lobes de la prostate de Rat (146), des chondrocytes (155) ; les anticorps formés dans les plasmocytes (145) ; les produits de sécrétion de la glande mammaire de la Souris (156), etc.

IV) CELLULES GLANDULAIRES SPHÉRULEUSES HYPOSTOMIALES ECTODERMIQUES.

1° Description.

Ce quatrième type de cellules glandulaires que nous avons décrit récemment (Bouillon, 1963) est localisé, non plus dans l'endoderme comme les cellules glandulaires envisagées précédemment, mais dans l'ectoderme de la région apicale hypostomiale.

Les cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ectodermiques sont propres à la phase Polype de certaines espèces appartenant aux superfamilles des *Corynoidea* et *Pteronematoidea*. Nous n'avons jamais observé de structure équivalente dans les tissus de la phase Méduse. Ces cellules glandulaires présentent une disposition assez variable suivant les genres de Polypes considérés. C'est ainsi que le genre *Staurocoryne* ne possède que quelques cellules glandulaires éparses dans la région apicale hypostomiale. Les cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques sont plus nombreuses et se présentent sous l'aspect d'une calotte apicale plus ou moins développée, entourant la cavité buccale dans les genres *Stauridiosarsia*, *Dipurena*, *Asyncoryne* et *Zanclaea* (Fig. 2).

Elles se développent et se condensent davantage, prenant la configuration d'un bouton apical dans le genre *Stauropurena* (Pl. I, 2 et 3 ; Pl. II, 5).

Enfin, dans les genres *Cladonema*, *Staurocladia* et *Eleutheria*, ce bouton apical de cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques hypostomiales se creuse d'une cavité, la cavité orale ectodermique (Fig. 5 ; Pl. I, 4 ; Pl. II, 6) à l'intérieur de laquelle s'ouvre la bouche. Les cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques hypostomiales tranchent fortement par leur densité cytoplasmique avec les cellules hypostomiales avoisinantes, ce qui rend leur distinction assez aisée (Pl. I, 3 et 4 ; Pl. II, 5 et 6). Ces cellules glandulaires sont de forme allongée, cylindrique et occupent toute la hauteur de l'ectoderme hypostomial. Leur noyau est généralement situé dans la région basilaire de la cellule, entouré de formations riches en A.R.N. ; la portion supra-nucléaire est occupée par les produits de sécrétion (Fig. 2, 3 ; Pl. I, 3 ; Pl. II, 5 et 6). Ceux-ci apparaissent sous l'aspect de gouttelettes bien définies au sein d'un cytoplasme moins opaque (Fig. 2 et 3 ; Pl. I, 3 ; Pl. II, 6). Les sécrétions de ces cellules glandulaires se déversent au niveau de la cavité buccale ; l'étroitesse de celle-ci et la petitesse des éléments glandulaires qui la délimitent rendent l'observation des phénomènes sécrétoires particulièrement difficile. C'est pourquoi il nous est impossible de préciser sous quelle forme les sécrétats sont éliminés. En ce qui concerne le cycle de ces cellules glandulaires, on se heurte à des difficultés identiques. Signalons toutefois que nous n'avons jamais observé ces cellules glandulaires vidées de leurs produits d'élaboration et qu'il semble qu'à l'instar des cellules sphéruleuses hypostomiales endodermiques, les cellules sphéruleuses hypostomiales ectodermiques se rechargent au fur et à mesure de l'utilisation de leurs produits de sécrétion. Ces cellules appartiennent donc, selon toute vraisemblance, également au type mérocrine (eccrine).

2° Histochimie.

Les cellules sphéruleuses hypostomiales ectodermiques présentent des caractéristiques histochimiques propres qui les différencient des autres types de cellules glandulaires. Leurs sécrétats sont de nature protéique (tableau 3, tests généraux, 1, 2 et 3 ; tests particuliers, 4 à 24). Diverses méthodes histochimiques nous ont permis d'y mettre en évidence les acides aminés et radicaux suivants :

1. radicaux aminés (tableau 3, tests 13, 14, 15, 16, 17 et 18) (voir commentaire page 167) ;
2. arginine (tableau 3, test 5) ;
3. tryptophane (tableau 3, tests 6, 7, 8 et 9) ;
4. tyrosine (tableau 3, tests 10, 11 et 12).

L'histidine (tableau 3, test 4), les radicaux sulfhydriles (tableau 3, tests 19, 20, 21, 22) et disulfures (tableau 3, tests 22, 23 et 25 et colorations signalétiques 26 et 27) sont également présents mais en faible quantité.

Les produits sécrétés par les cellules sphéruleuses hypostomiales ectodermiques ne contiennent pas de lipides (tableau 4, tests 13 à 15) mais réagissent intensément avec le réactif de Schiff après oxydation périodique (tableau 1, tests 1, 2 et 3). Ils ne présentent aucune métachromasie après le bleu de toluidine (tableau 2, test 29) ni de

coloration avec le bleu de méthylène et l'azur A au-dessous de pH 4 (tableau 2, tests 23 et 24).

Ces derniers résultats, la présence de protéines et la forte réactivité au P.A.S. nous indiquent la présence d'un complexe carbohydrates-protéines, probablement de nature mucoprotéique (70, 105 et 116) ainsi que nous le confirment les réactions 28 et 38, tableau 2.

Les groupements mucopolysaccharidiques intervenant dans la formation de ces mucoprotéines sont dépourvus de fonctions acides (tableau 1, test 11 à 17 ; tableau 2, tests 23 à 27 et 39) et semblent composés exclusivement de composés neutres (tableau 1, tests 1 à 3, 7 et 8 ; tableau 2, tests 29, 30 et 31). Nous nous trouvons donc en présence de mucoprotides neutres. Ces substances ont été souvent décrites sous le terme de « mucoïdes », les secrétats des cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ectodermiques en présentent toutes les qualités, y compris la non-réactivité au mucicarmin (tableau 2, test 37) (105).

Les produits de sécrétion de ces cellules glandulaires ectodermiques ne contiennent pas de glycogène (tableau 1, tests 4, 5 et 6 ; tableau 2, tests 33 et 34), ils ne renferment pas de sialomucines (tableau 1, tests 9, 10 et 21), ni de substances sensibles à l'hyaluronidase (tableau 1, test 16 ; tableau 2, test 32).

Les secrétats de ces cellules sont extrêmement pauvres en enzymes ; ils sont dépourvus d'enzymes protéolytiques (tableau 4, tests 7, 8, 9, 10 et 11), de lipases (tableau 4, test 6), d'estérases (tableau 4, test 5). Les résultats obtenus pour la mise en évidence des phosphatases alcalines et acides (tableau 4, tests 1 à 4) sont très irréguliers, tantôt positifs, tantôt négatifs et, tout comme pour les cellules spumeuses endodermiques, semblent dépendre étroitement de l'activité sécrétoire, de l'état physiologique des cellules considérées. Soulignons que la taille réduite des genres d'Hydroïdes possédant ces cellules glandulaires rend les techniques histoenzymologiques particulièrement ardues, principalement lorsqu'elles nécessitent des coupes à la congélation et au cryostat.

Les mailles cytoplasmiques entourant les gouttelettes de sécrétion sont riches en A.R.N. (tableau 2, tests 40 et 41) ainsi qu'en lipases (tableau 4, test 6).

3° Ultrastructure.

L'ultrastructure des cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ectodermiques a été étudiée chez les Polypes du genre *Stauro-purena* ; les micrographies 30 et 31, Pl. XV, en illustrent les détails.

La région supranucléaire de ces cellules glandulaires est pleine de gouttelettes de sécrétion (G.S. et G.D., Pl. XV, 31) à contenu finement granuleux et limité par une membrane nette. Ces gouttelettes présentent généralement une structure périphérique dense et une zone centrale plus claire (Pl. XV, 30 et Pl. XV, G.S.). Quelques-unes, toutefois, sont plus uniformément granuleuses, homogènes et denses (Pl. XV, 31, G.D.).

Les membranes enveloppant les secrétats de ces cellules granuleuses correspondent, selon toute vraisemblance, à des vésicules de

l'appareil de Golgi, au sein desquelles s'effectuent la ségrégation et l'emballage des produits élaborés par les parties actives de la cellule. Les granules de sécrétion sont, du reste, entourés par un système de vacuoles et de vésicules lisses golgiennes particulièrement développées et complexes (Pl. XV, 30, G. et Pl. XV, 31, G. et V.G.).

Les membranes et cavités ergastoplasmiques paraissent, par contre, inexistantes même dans la région périnucléaire où les tests histo-chimiques nous ont cependant montré la présence d'A.R.N. Celui-ci pourrait correspondre à des ribosomes libres, non accolés à un système membranaire ergastoplasmique (Pl. XV, 31, R. ?). Une telle disposition est d'ailleurs assez caractéristique de cellules à sécrétion mucoïde (mucus ou mucoprotides neutres) (158 et 165). La figure 30, Pl. XV, nous montre l'aspect et la disposition de quelques-unes de ces cellules sphéruleuses hypostomiales ectodermiques par rapport à l'ouverture buccale (Pl. XV, 30, O.B.), ainsi que la structure des cellules épithéliomusculaires banales qui les entourent (C.E.M., Pl. XV, 30 et 31). Limitant extérieurement ces dernières cellules, nous remarquerons le périoderme oral (P.O. Pl. XV, 30 et 31) qui enveloppe toute la région hypostomiale et dont l'épaisseur est percée par de nombreuses digitations ou villosités cytoplasmiques (V., Pl. XV, 30 et 31).

Notons également la présence d'assez abondantes vésicules pino-cytaires (P., Pl. XV, 31) qui se détachent des membranes séparant les cellules épithéliales.

V) ASPECT PHYSIOLOGIQUE.

Contrairement aux Anthozoaires chez lesquels de nombreux auteurs se sont attachés à étudier la physiologie des phénomènes digestifs (voir notamment 7, 8, 17, 33, 34, 46 et 65 et les ouvrages généraux 2, 3, 47, 48, 61, 62, 63 et 66), nous ne trouvons que peu de travaux concernant ces mêmes phénomènes chez les Hydroïdes.

Beutler (1924, 1926 et 1927) récolta le jus gastrique de Polypes du genre *Hydra* et montra qu'il était capable de digérer la fibrine et la gélatine à un pH de 8,2. Yonge (1930) et Hyman (1940) démontrèrent la présence d'enzymes protéolytiques dans le suc gastrique d'Hydro-méduses du genre *Aequorea*.

Robinson et Lenhoff (1960) isolèrent et purifièrent les enzymes extracellulaires d'un grand nombre d'individus d'Hydre. Ils trouvèrent une activité protéolytique appréciable, les enzymes isolés étant actifs de pH 2 à 8 avec des maximums d'activité à pH 2-3 et 7. Ces auteurs suggèrent la présence de deux protéases au moins. Ils signalent également qu'à pH 3 leur extrait d'enzymes possédait une activité correspondant à 5 p. 100 de celle de la pepsine cristallisée.

Etudiant l'influence des enzymes protéolytiques et phosphatasiques sur la régénération de *Hydra pirardi*, Urbani et Bellini (1961) ont montré l'existence des dipeptidases, des protéinases acides (pH 4,9) et alcalines (pH 8,2) et les ont dosées dans des extraits totaux de ces animaux. Urbani-Mistruzzi et Vitali (1962) envisagèrent les mêmes phénomènes chez *Tubularia larynx*, mettant en évidence et dosant des

dipeptidases et des protéinases acides dans les broyats d'Hydranthes ou de fractions d'Hydranthes de cette espèce.

En ce qui concerne les enzymes autres que les protéases, les renseignements que nous offre la littérature sont encore plus fragmentaires. Beutler (1924, 1926, 1927) n'a pu mettre en évidence ni d'amylase extracellulaire ni d'amylase intracellulaire chez l'Hydre. Yonge (1930) et Hyman (1940) n'ont également pas réussi à en détecter dans la cavité gastrique des formes étudiées.

Beutler (1924, 1926, 1927) ne découvrit ni lipases extracellulaires ni lipases intracellulaires chez l'Hydre. Yonge (1930) n'observa aucune

Accroiss^t acidité cc. Na OH 0,005 M.

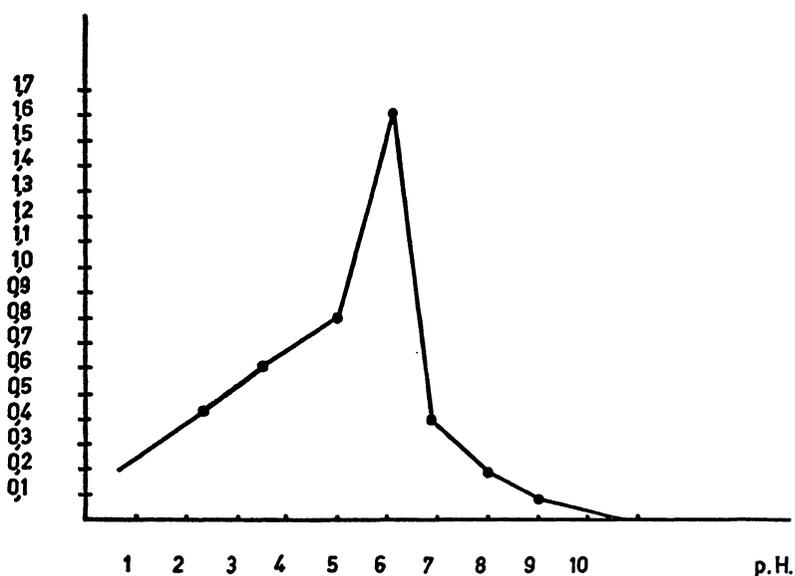


FIG. 6

Lipases

Digestion de la tributyrine à différents pH par un extrait d'Hydraires de *Halocordyle disticha* (200 Hydranthes par mesure).

activité lipolytique extra-cellulaire mais signale la présence de lipases intracellulaires. Hyman (1940), par contre, établit l'existence d'une lipase dans le jus extrait de la cavité gastrique de la Méduse d'*Aequorea*.

1° Enzymes protéolytiques.

L'examen de la littérature revue ci-dessus nous montre, ainsi qu'il fallait s'y attendre, l'intervention d'enzymes protéolytiques dans les phénomènes digestifs des Hydroïdes. Dans les paragraphes précédents, nous avons, à l'aide de techniques histochimiques, montré la localisation au sein de certains types de cellules glandulaires, de quelques-uns de ces enzymes, notamment des aminopeptidases et des protéi-

nases. En ce qui concerne ces dernières, il nous a paru intéressant d'étudier leur comportement par rapport aux diverses valeurs du pH, les résultats obtenus par les auteurs étant peu concordants. De plus, nous avons essayé de préciser la nature de ces protéinases par l'emploi d'inhibiteurs spécifiques.

L'influence du pH a été déterminée, en premier lieu, en mesurant l'activité protéolytique d'un extrait de Polypes de *Halocordyle disticha* (200 Hydranthes - test) par titration au formol (192, 196 et 197) à diverses valeurs de concentration en ions H. (1), température d'incubation 25° C. La figure 7 nous montre l'allure de la courbe obtenue. L'activité enzymatique correspond à l'accroissement d'acidité exprimé en cm³ de NaOH 0,01 M., temps d'incubation 22 heures. Elle couvre une large étendue de valeur du pH allant de 3 à 11 avec un optimum à pH 7,8.

La région hypostomiale des Hydranthes est constituée, nous l'avons vu, presque exclusivement par des cellules glandulaires appartenant à deux types bien définis, les cellules hypostomiales spumeuses et les cellules hypostomiales sphéruleuses. Seules, les cellules sphéruleuses contiennent des secrétats riches en enzymes protéolytiques et l'on peut donc assurer sans trop de risques que l'activité protéolytique de la région hypostomiale est liée à ce type de cellules glandulaires. Pour cette raison, nous avons mesuré le comportement des enzymes protéolytiques d'un extrait d'hypostomes de *Halocordyle disticha* (150 hypostomes - test) en fonction de diverses valeurs du pH et en employant des méthodes de titration identiques à celles mentionnées plus haut.

La courbe, Fig. 8, illustre les résultats obtenus et nous indique que les protéinases présentes dans l'extrait de la région hypostomiale agissent à des pH très alcalins, dont la valeur optimale se situe aux environs des pH 8-8,5 et que leur activité enzymatique décroît rapidement vers des valeurs de pH inférieures.

La comparaison des courbes 7 et 8 nous montre qu'il semble exister, chez les Hydroïdes, deux types de protéinases, l'une agissant à un pH alcalin (optimum aux environs de pH 8), l'autre active à des pH plus bas et dont la valeur optimale se localiserait vers les pH 6.

Urbani et Bellini (1961) ont, chez l'Hydre, pour les besoins de leurs recherches sur la régénération, dosé également deux types de protéinases, l'une alcaline à pH 8,2, l'autre acide à pH 4,9. Ces auteurs ne spécifient pas toutefois quelle est la valeur optimale des enzymes envisagés. L'existence d'une protéinase acide ressort également des travaux de Urbani-Mistruzzi et Vitali (1961). Ces auteurs ont, tout comme nous, utilisé des broyats d'organismes et il est dès lors difficile de préciser si les enzymes en présence sont d'origine intracellulaire ou proviennent des éléments glandulaires responsables de la digestion extracellulaire.

Toutefois, les courbes 7 et 8 nous indiquent que si les protéinases alcalines sont localisées dans l'hypostome et dans la colonne gastrique,

(1) Les expériences qui suivent ont été effectuées avec des animaux à jeun depuis plus de trois jours. Les valeurs du pH indiquées correspondent à des solutions tamponnées.

vraisemblablement au sein des cellules glandulaires sphéruleuses (voir la remarque faite plus haut et les tests histochimiques), les protéinases acides sont, elles, particulières à la région gastrique. Or, comme celle-ci est constituée principalement par des cellules épithéliomusculaires absorbantes qui sont le siège de la digestion intracellulaire, il nous semble probable que les protéinases acides aient une localisation intracellulaire et puissent être considérées comme des cathepsines. Ces enzymes intracellulaires agissent d'ailleurs généralement dans une étendue de pH variant entre 4 à 6,5 (48 et 187) ce qui est en parfait accord avec nos résultats et ceux des auteurs italiens.

Accroiss^t acidité c c Na OH 0,01 M.



FIG. 7
Enzymes protéolytiques

Courbe de digestion de la caséine à différents pH, par un extrait de Polypes entiers de *Halocordyle disticha* (200 Hydranthes par mesure).

Rappelons toutefois que Robinson et Lenhoff ont réussi à isoler, à partir du jus gastrique d'Hydres, deux protéinases extracellulaires, l'une alcaline (optimum pH 7), l'autre acide (optimum pH 2-3). Cette dernière valeur nous semble malheureusement particulièrement faible pour des protéinases extracellulaires d'Invertébrés qui agissent, en règle générale, à des pH alcalins ou très faiblement acides (pH 6-10). Toute ressemblance avec la pepsine suggérée par ces auteurs doit être également écartée, cet enzyme n'étant connu que chez les Vertébrés (48, 61, 62 et 63). De plus, des essais de digestion de l'édestine à des pH acides situés entre 2 et 4,4 ne nous ont donné aucun résultat chez les Polypes de *Halocordyle disticha*. Il nous faut signaler néanmoins que les cathepsines peuvent aussi se rencontrer dans le suc gastrique, chez certains Invertébrés, et que l'on observe alors chez

ceux-ci une courbe d'activité protéolytique à deux maximums, l'un faiblement acide correspondant à la cathepsine, l'autre plus alcalin, aux protéinases (48).

Dans le but de préciser ces résultats, nous avons entrepris une autre série d'expériences en utilisant la méthode de Gates (1927) qui emploie la gélatine noircie des plaques photographiques comme substrat. Ces expériences ont été effectuées sur des extraits d'hypostomes et de colonnes isolés d'Hydranthes de *Clava squamata*. La figure 32, Pl. XVI, nous montre les résultats après une incubation de 8 heures à 21° C, la figure 33, Pl. XVII, après 26 heures dans les

Accroiss: acidité cc NaOH 0,01M.



FIG. 8

Enzymes protéolytiques

Courbe de digestion de la caséine à différents pH, par un extrait d'hypostomes de *Halocordyle disticha* (150 hypostomes par mesure).

mêmes conditions. La précision de cette méthode est évidemment inférieure à celle de la technique de titration au formol ; les résultats obtenus se superposent néanmoins aux précédents. Ces expériences nous démontrent très clairement l'existence de protéinases alcalines, tant au niveau de l'hypostome que de la colonne gastrique, ainsi que le pouvoir protéolytique beaucoup plus élevé de l'extrait d'hypostomes par rapport à celui des colonnes. Les techniques histochimiques nous avaient déjà démontré que les cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales étaient plus riches en protéinases que les cellules sphéruleuses stomacales, ce qui expliquerait, au moins partiellement, cette différence considérable d'activité. D'autre part, il se pourrait également que l'hypostome contienne un activateur, absent au niveau de la colonne gastrique. Cette dernière hypothèse semble trouver une

justification dans le fait que l'adjonction d'une faible quantité d'extrait d'hypostomes à celui de colonnes en augmente fortement et d'une manière non proportionnelle l'activité (voir le paragraphe consacré aux inhibiteurs).

Par la méthode titrimétrique au formol et en employant la leucine-glycine (0,18 M, pH 7,4) comme substrat, nous avons pu mettre en évidence des dipeptidases chez les Polypes de *Halocordyle disticha*, tant au niveau des hypostomes qu'à celui des colonnes gastriques.

L'activité enzymatique est ici également exprimée par l'accroissement d'acidité mesurée en cm³ NaOH 0,01 M. après 21 heures d'incubation à 25° C.

| Polypes (200 par test) | | Hypostomes (200 par test) | |
|------------------------|-------|---------------------------|-------|
| extrait | 19,72 | extrait | 12,90 |
| blanc | 9,58 | blanc | 8,50 |
| ----- | | ----- | |
| 10,14 | | 4,40 | |

Colonne = Polype — hypostome = 5,74.

Ces résultats confirment donc ceux obtenus chez l'Hydre par Urbani et Bellini (1961) et chez la Tubulaire par Urbani-Mistruzzi et Vitali (1962).

Afin de préciser la nature des protéinases alcalines mises ainsi en évidence par les techniques histochimiques et biochimiques nous avons combiné la méthode de Gates (1927) avec une série d'inhibiteurs spécifiques des enzymes protéolytiques (1).

L'activité protéolytique d'un extrait d'*Hydra pirardi* et de *Clava squamata* est complètement supprimée par l'action du diisopropyl fluorophosphate (DFP), composé organique phosphoré qui présente une action inhibitrice puissante, tant vis-à-vis de la trypsine que de la chymotrypsine (sérine protéinase) et de plusieurs estérases (183, 184, 187, 189, 190 et 195) (Pl. XVIII, 34, N° 8). Une action similaire a été obtenue chez l'Hydre par le sulfonyl fluoride (Pl. XVIII, 34, N° 9 H. et HSF) dont la spécificité inhibitrice est identique à celle du D.F.P. mais dont l'emploi nécessite moins de précaution (186). Ces deux résultats confirment ceux obtenus par les méthodes histochimiques, en précisant l'existence simultanée ou isolée des protéinases alcalines du type trypsine ou chymotrypsine.

Poursuivant nos essais d'identification, nous avons ensuite expérimenté sur des extraits de divers Hydriaires, une série d'inhibiteurs considérés comme spécifiques de la trypsine. Des contrôles ont été effectués sur des solutions de trypsine et de chymotrypsine. C'est ainsi que nous avons essayé successivement :

a) « l'ovomucoïde » : l'ovomucoïde est une mucoprotéine anti-trypsine isolée du blanc d'œuf qui inhibe également, mais très partiellement, la chymotrypsine (192 et 194). La figure 34, Pl. XVIII, nous montre que cette substance inhibe totalement la trypsine, les divers extraits d'Hydriaires que nous avons utilisés mais que, par contre,

(1) Ces essais ont été effectués à pH 7,8 et à une température de 21 °C. Toutes les solutions d'inhibiteurs ont été pré-incubées pendant 5 minutes à la même température, avant le début de chaque expérience.

la chymotrypsine ne subit aucune influence et reste parfaitement active (Pl. XVIII, 34, N° 6, CO) ;

b) le « soybean trypsin inhibitor » : cet inhibiteur, particulièrement actif sur la trypsine (Pl. XVIII, 34, N° 1, TS) inhibe également partiellement la chymotrypsine (Pl. XVIII, 34, N° 6, CS) (192 et 200). Les broyats d'Hydraires ne présentent plus aucune activité protéolytique après l'emploi de cet inhibiteur (Pl. XVIII, 34, N° 2, 3, 4, 7 et 9) ;

c) le « lima bean trypsin inhibitor » (191) : cette substance inhibitrice ne montre aucune activité vis-à-vis de la chymotrypsine (Pl. XVIII, 34, N° 6, CL) mais, par contre, inhibe parfaitement la trypsine (Pl. XVIII, 34, N° 1, TL) et les extraits d'Hydres (Pl. XVIII, 34, N° 4 et 9, HL) ;

d) le « pancreatic trypsin inhibitor » : l'inhibiteur trypsique pancréatique (193) ne présente que peu d'intérêt car il inhibe également la chymotrypsine. Les figures Pl. XVIII, 34, N° 1, TP ; N° 6, CP ; N° 4 HP ; N° 9, HP illustrent son activité, respectivement sur la trypsine, la chymotrypsine et des extraits d'Hydre.

L'ensemble de ces réactions nous montre un blocage net de l'activité protéolytique des divers extraits de Polypes étudiés par les inhibiteurs classiques de la trypsine et est donc en faveur de la nature trypsique des protéinases d'Hydraires.

Afin d'étayer cette hypothèse, nous avons employé également deux substances plus particulièrement inhibitrices de la chymotrypsine : la diphenyl-carbamyl-chloride (185) et le p-toluène-sulfonyl-phénylalanine-chlorométhyl-cétone (TPCK) (195).

Le diphenyl-carbamyl-chloride est relativement spécifique pour la chymotrypsine et présente, ainsi que nous le montre la fig. 34, Pl. XVIII, N° 9, HDC, une action inhibitrice quasi-nulle vis-à-vis d'extraits d'Hydre.

Le TPCK est un inhibiteur des plus spécifiques pour la chymotrypsine, son action est illustrée Pl. XVIII, 34, N° 5 et 10 ; il ne présente aucune action inhibitrice, ni sur la trypsine (TTCK), ni sur des extraits d'Hydranthes de *Cordylophora caspia* (COTCK) et d'*Hydra pirardi* (HTCK) ; par contre, la chymotrypsine est complètement inhibée (CYTCK). Les résultats de ces deux dernières expériences confirment donc pleinement la nature trypsique des protéinases alcalines présentes dans les extraits d'Hydranthes. Rappelons que les tests histochimiques avaient, par ailleurs, mis en évidence des enzymes à caractère de trypsine au niveau des cellules sphéruleuses stomacales et hypostomiales, tandis qu'ils ont montré l'absence de cathepsine C (homospécifique de chymotrypsine) (voir tableau 4).

Nous avons vu précédemment que l'activité protéolytique d'extrait de l'hypostome était beaucoup plus élevée que celle de la colonne gastrique et nous avons émis l'hypothèse que ce surcroît d'activité pouvait être lié, du moins partiellement, à la présence d'une substance activatrice. Etant donné la nature trypsique des protéinases en présence, on pourrait concevoir que les cellules sphéruleuses hypostomiales contiennent de l'enzyme sous forme activée, tandis que les cellules sphéruleuses stomacales ne le contiendraient que sous sa forme inerte. L'enzyme présent dans la région gastrique serait activé lors de la digestion par les sécrétions provenant de la région hypo-

stomiale. Il faut souligner également que, bien que les deux types de cellules glandulaires sphéruleuses secrètent des protéinases alcalines, ils diffèrent néanmoins par bien d'autres caractères, notamment par leur ultrastructure.

Les produits de sécrétion des cellules sphéruleuses hypostomiales s'organisent et sont empaquetés dans des vacuoles du reticulum endoplasmique qui les isolent du cytoplasme avoisinant. Cette disposition est parfaitement compatible avec la présence d'enzymes actifs ou d'enzymes accompagnés de leurs activateurs. Les sécrétats des cellules sphéruleuses stomacales ne sont, par contre, entourés d'aucune membrane et se différencient immédiatement au sein de l'ergastoplasme, ce qui exclut évidemment la présence de protéinase sous la forme active dans les gouttelettes de sécrétion. En ce qui concerne la nature de cet activateur, on sait que ce rôle est joué chez les Vertébrés par une substance de nature mucoïde, l'entérokinase. Or, nous savons que les cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales sont riches en mucopolysaccharides ou mucoprotéines neutres (mucoïdes) qui pourraient peut-être correspondre à une substance analogue.

2° Enzymes autres que protéolytiques.

Nous avons vu que si Beutler (1924, 1926, 1927) n'avait pu observer de lipases chez l'Hydre, par contre Yonge (1930) et Hyman (1940) observèrent cet enzyme, respectivement au sein des cellules et dans le suc gastrique des formes qu'ils étudièrent. Au cours de nos recherches histochimiques nous avons montré que cet enzyme se trouvait en faible concentration au niveau de gouttelettes de sécrétion des cellules glandulaires stomacales.

Nous avons également mesuré l'action lipolytique d'extrait de Polypes de *Halocordyle disticha* en employant la méthode titrimétrique et la tributyrine comme substrat. La figure 6 nous montre l'allure de la courbe obtenue en fonction du pH et confirme donc la présence de lipases au sein des tissus d'Hydrides.

Suivant la digestion de l'amidon en présence d'une solution d'iode dans de l'iodure de potassium, nous avons pu démontrer la présence d'amylase dans des extraits d'hypostomes et de colonnes de *Clava squamata*. Les tests histochimiques nous avaient indiqué la présence de cet enzyme chez l'Hydre, sans toutefois nous permettre de préciser sa localisation. Cet enzyme n'avait pas encore été mis en évidence avec certitude chez les Hydroïdes (4, 5, 6, 26 et 65).

Toujours chez *Clava squamata*, nous avons observé la présence d'invertase dans la colonne gastrique, tandis que la région hypostomiale en semblait dépourvue (digestion du sucrose en présence des liqueurs de Fehling).

Le présent travail a pu être fait grâce à une subvention de l'« Office of Naval Research » (NONR, 2100(00)), distribuée par la Fondation Anton et Reinhard Dohrn. Nous remercions vivement le Docteur Pietro Dohrn pour l'aide matérielle qu'il nous a si généreusement octroyée, ainsi que pour les larges facilités qui nous ont été accordées à la Station Zoologique de Naples qu'il dirige.

Nous tenons à exprimer notre profonde reconnaissance à Monsieur le Professeur G. Teissier pour l'intérêt et les encouragements qu'il n'a cessé de nous

prodiguer au cours de divers séjours effectués à la Station Biologique de Roscoff dont il est le directeur.

Que les diverses personnes qui nous ont si aimablement fait parvenir des échantillons de matériel biologique souvent fort rare, trouvent ici l'expression de notre gratitude.

Madame Doizé a exécuté les dessins illustrant ce travail ; Madame Ortjens nous a aidé dans sa préparation technique ; MM. Harray et Ortjens ont été chargés respectivement de la partie photographique et de la préparation des ultracoupes. Nous leur sommes très obligés et les remercions pour leur zèle et leur dévouement.

Summary

Digestive gland cells of hydroids and hydromedusae have been studied from the viewpoints of their histology, ultrastructure, and physiology. Various techniques have been employed to demonstrate the existence of three types of endodermal gland cells characteristic of all hydroid and hydromedusae groups.

Two of the types are localized principally in the hypostomal region of polyps and in the oral portion of the manubrium of the medusae. These types are known as hypostomal or oral spumous gland cells and hypostomal or oral spherulous gland cells. The third category of gland cells is found in the gastric column and stolon of polyps and also in the median and stomach regions of the manubrium of the medusae. To distinguish these cells they have been designated spherulous stomach gland cells.

Besides these three types, certain polyps belonging to the super-families Pteronematoidea and Corynoidea possess a fourth category of gland cell, localized in the apical ectoderma of the hypostome. The name ectodermal spherulous stomach gland cells has been applied to this type of cell.

The four types of gland cells differ not only in their morphology and ultrastructure, but also in the nature of their secretory products.

Riassunto

Le cellule ghiandolari digestive degli Idroidi e delle Idromeduse sono state studiate dal punto di vista istologico, istochimico, ultrastrutturistico e fisiologico.

Questi differenti metodi hanno permesso di dimostrare l'esistenza di tre tipi di cellule ghiandolari digestive endodermiche, caratteristiche del gruppo degli Idroidi nel suo complesso. Due di questi tipi sono localizzati principalmente nella regione ipostomiale dei polipi o nella regione orale delle meduse. Si tratta delle cellule ghiandolari spumose ipostomiali od orali e delle cellule ghiandolari "Sferulose" ipostomiali od orali. La terza categoria di cellule ghiandolari si riscontra nei polipi al livello della colonna gastrica e nello stolone mentre nelle meduse essa viene a trovarsi al livello delle regioni mediana e stomacale del manubrio. Tali cellule hanno ricevuto il nome di cellule ghiandolari "Sferulose" stomacali.

Oltre a questi tre tipi, taluni polipi appartenenti alle super-famiglie degli Pteronematoidea e Corynoidea posseggono una quarta specie di cellule ghiandolari "Sferulose" ipostomiali ectodermiche.

Questi quattro tipi di cellule ghiandolari differiscono fra loro non solo nella struttura e ultrastruttura ma anche nella natura dei loro prodotti di secrezione.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. — Généralités.

1. ANDREW, W., 1959. — *Textbook of Comparative Histology*. Oxford (Univ. Press).
2. ARVY, L., 1953. — Histoenzymologie de la digestion chez les Poikilothermes. *Ann. Nutrit. Alim.*, 17, pp. 331-373.
3. BARRINGTON, E., 1962. — Digestive Enzymes. *Adv. Phys. and Bioch.*, I, pp. 1-61.
4. BEUTLER, R., 1924. — Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei *Hydra*. *Z. vergl. Phys.*, I, pp. 1-56.
5. BEUTLER, R., 1926. — Beobachtungen an gefütterten Hydroidpolypen. *Z. vergl. Phys.*, 3, pp. 736-775.

6. BEUTLER, R., 1927. — Die Wasserstoffionenkonzentration im Magen der Hydra. *Z. vergl. Phys.*, 6, pp. 473-488.
7. BODANSKY, M., 1924. — Comparative studies of digestion. III. Further observations on digestion in Coelenterates. *Amer. J. Physiol.*, 67, pp. 547-550.
8. BODANSKY, M. and ROSE, W., 1922. — Comparative studies of digestion. I. The digestive enzymes of Coelenterates. *Amer. J. Physiol.*, 62, pp. 473-481.
9. BOUILLON, J., 1956-1957. — Etude monographique du genre *Limnocoïda* (Limnoméduse). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 87, pp. 253-500.
10. BOUILLON, J., 1961-1962. — Sur le bourgeonnement médusaire manubrial de *Rathkea octopunctata*. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 92, pp. 7-25.
11. BOUILLON, J., 1963. — Les cellules glandulaires des Hydroïdes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 256, pp. 1617-1620.
12. BRIEN, P., 1942. — Etudes sur deux Hydroïdes Gymnoblastiques, *Cladonema radiatum* (Duj.) et *Clava squamata* (O.F. Müller). *Mém. Acad. Roy. Belgique Cl. Sc.*, 20, pp. 1-116.
13. BRIEN, P., 1943. — Etudes de la régénération et de la rénovation de l'appareil sexuel chez les Hydroïdes. (*Clava squamata* O.F. Müller). *Arch. Biol.*, 54, pp. 409-475.
14. BRIEN, P. et RENIERS-DECOEN, M., 1955. — La signification des cellules interstitielles des Hydres d'eau douce et le problème de la réserve embryonnaire. *Bull. Biol. France-Belgique*, 89, pp. 258-325.
15. BURNETT, A., 1959. — Histophysiology of growth in *Hydra*. *J. Exp. Zool.*, 140, pp. 281-341.
16. BURNETT, A., 1959. — *Hydra*: An Immortal's Nature. *Nat. Hist. Mag.*, pp. 498-507.
17. CHAPEAUX, M., 1893. — Digestion des Coelentérés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3, pp. 139-160.
18. CHUN, C., 1914. — *Coelenterata*, in Bronn's Tierreichs, Zw. Ab.
19. CITRON, E., 1902. — Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues *Syncoryne Sarsii* Lov. *Inaugural-Dissertation Univ. Rostock*, Berlin.
20. COWDEN, R. and GLOCKER, J., 1960. — A topological histochemical study of *Pelmatohydra oligactis*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 79, pp. 180-190.
21. DEJDAR, E., 1934. — Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbii* (L.) in monographischer Darstellung. *Z. Morph. ökol. Tiere*, 23, pp. 595-691.
22. GAUTHIER, G., 1963. — Cytological Studies on the Gastroderm of *Hydra*. *J. Exp. Zool.*, 152, pp. 13-40.
23. GELEI VON, J., 1924. — Beiträge zur Cytologie der *Hydra grisea* nebst einigen biologischen Bemerkungen. *Z. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1, pp. 471-498.
24. GELEI VON, J., 1925. — Über die Sprossbildung bei *Hydra grisea*. Angaben über Selbstgestaltungsfähigkeit des Organismus als eines Ganzen. *Arch. f. Entwick. Mech.*, 105, pp. 633-654.
25. GREENWOOD, M., 1888. — On digestion in *Hydra*, with some observations on the structure of the endoderm. *J. Phys. Cambridge*, 9, p. 317.
26. HYMAN, L., 1940. — Observations and Experiments on the Physiology of Medusae. *Biol. Bull.*, 79, pp. 282-296.
27. HYMAN, L., 1940. — *The Invertebrates, Protozoa through Ctenophora*. I, Mc Graw-Hill Co Inc. N.Y.
28. HYMAN, L., 1959. — *The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups*. V. Mc Graw-Hill Co Inc. N.Y.
29. KANAJEW, J., 1926. — Über den histologischen Bau des Entoderm im Mundkegel von *Pelmatohydra oligactis* Pallas. *Zool. Anz.*, 67, pp. 305-308.
30. KANAJEW, J., 1926. — Einige histologische Beobachtungen über das Entoderma der *Pelmatohydra oligactis* bei der Regeneration. *Zool. Anz.*, 67, pp. 228-234.
31. KARPISHKA, I. and CARNEIRO, J., 1960. — Incorporation of Three Methionine Labels, Radioautographic Comparison of the Sites of C14, S35, and H3. *Anat. Rec.*, 137, pp. 73-85.
32. KRASINSKA, S., 1914. — Beiträge zur Histologie der Medusen. *Z. Wiss. Zool.*, 109, pp. 256-348.
33. KRIJGSMAN, B. and TALBOT, F., 1951. — Nahrungsverdauung bei *Pseudactinia flagellifera*. *Naturwiss.*, 38, p. 460.
34. KRIJGSMAN, B. and TALBOT, F., 1953. — Experiments on digestion in sea-anemones. *Arch. Intern. Phys.*, 61, pp. 277-291.
35. LENHOFF, H., 1958. — The biological and chemical mechanisms of protein utilization by *Hydra*. *Biol. Bull.*, 115, p. 356.
36. LENHOFF, H., 1961. — Digestion of protein in *Hydra* as studied using radioautography and fractionation by differential solubilities. *Exp. Cell Res.*, 23, pp. 335-353.

37. LENTZ, T. and BARNETT, R., 1961. — Enzyme Histochemistry of the Gastrodermis of *Hydra*. *J. Cytoch. Histochem.*, 9, pp. 633-634.
38. LENTZ, T. and BARNETT, R., 1961. — Enzyme Histochemistry of *Hydra*. *J. Exp. Zool.*, 147, pp. 125-149.
39. MAC CONNEL, C., 1928. — Apparent relation between peristomeal gland cells and endodermal secretory of *Pelmatohydra*. *Anat. Rec.*, 41, p. 34.
40. MAC CONNEL, C., 1929. — Experimental Observations upon the Endodermal Glands of *Pelmatohydra oligactis* (Pallas). *Biol. Bull.*, 56, pp. 341-346.
41. MAC CONNEL, C., 1931. — A detailed study of the endoderm of *Hydra*. *J. Morph.*, 52, pp. 249-275.
42. MAC CONNEL, C., 1933. — Mitosis in *Hydra*. Mitosis of the Secretory Cells of the Endoderm of *Hydra*. *Biol. Bull.*, 64, pp. 96-102.
43. MORRIL, J. and MORRIS, E., 1963. — Multiple forms of hydrolytic enzymes in *Tubularia crocea*. *Amer. Zool.*, 3, pp. 551-552.
44. MÜLLER, W., 1964. — Experimentelle Untersuchungen über Stockentwicklung, Polypendifferenzierung und Sexualchimären bei *Hydractinia echinata*. *Roux' Arch. für Entwickl.*, 155, pp. 181-268.
45. NAIR, K. and SANE, R., 1958. — Histochemical demonstration of alkaline phosphatase activity in the body wall of *Hydra* sp. *J. Biol. Sc.*, 1, pp. 99-100.
46. NICOL, J., 1959. — Digestion in Sea Anemones. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 38, pp. 469-476.
47. NICOL, J., 1960. — *The Biology of Marine Animals*. Interscience Publ., N.Y.
48. PROSSER, C. and BROWN, F., 1961. — *Comparative animal physiology*. Philadelphia, Saunders and C^o.
49. REISINGER, E., 1961. — Allgemeine Morphologie der Metazoen. Morphologie der Coelenteraten, acoelomaten und pseudocoelomaten Würmer. *Forsch. der Zool.*, 13, pp. 1-82.
50. ROBINSON, R. and LENHOFF, H., 1960. — Extracellular proteases of *Hydra littoralis*. *Anat. Rec.*, 137, pp. 388-389.
51. RUNNSTROM, J., 1929. — Zur Kenntnis der Histophysiologie von *Clava squamata* O.F. Müller. *Acta Zool.*, 10, pp. 1-58.
52. SANYAL, S. and MOOKERJEE, S., 1960. — Cytochemistry of the cell-types in *Hydra* and their functional significance. *Proc. Nat. Inst. India.*, 26, pp. 119-125.
53. SCHNEIDER, K., 1902. — *Lehrbuch der vergleichende Histologie der Tiere*. Jena, Fischer.
54. SEMAL-VAN GANSEN, P., 1954. — Etude d'une espèce *Hydra attenuata* Pallas. L'histophysiologie de l'endoderme de l'hydre d'eau douce. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 85, pp. 187-278.
55. TESSENOW, W., 1960. — Untersuchungen an den interstitiellen Zellen von *Pelmatohydra oligactis* Pallas und *Cordylophora caspia* Pallas unter besonderer Berücksichtigung spezifischer. Färbemethoden. *Protoplasma*, 51, pp. 563-594.
56. URBANI, E., 1962. — Gli enzimi proteolitici nelle rigenerazioni. *Rend. Istit. Sc. Univ. Camerino*, 3, pp. 96-109.
57. URBANI, E. e BELLINI, L., 1961. — Enzimi proteolitici e fosfatasi nella rigenerazione di "*Hydra pirardi*" Brien. *Rend. Istit. Sc. Univ. Camerino*, 2, pp. 297-305.
58. URBANI-MISTRUZZI, L. e VITALI, A., 1962. — Proteinasi e dipeptidasi nella rigenerazione di *Tubularia larynx* Ellis e Solander. *Rend. Istit. Sc. Univ. Camerino*, 3, pp. 219-230.
59. VAN DE VYVER, G., 1961. — Etude de la nutrition chez l'hydre d'eau douce [*Hydra Pirardi*-(Brien)]. *Bull. Acad. Roy. Belgique, Cl. Sc.*, 47, pp. 612-636.
60. VAN DE VYVER, G., 1964. — Etude histologique du développement d'*Hydractinia echinata* (Flem.). *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 295-310.
61. VONK, H., 1937. — The specificity and collaboration of digestive enzymes in Metazoa. *Biol. Rev.*, pp. 245-280.
62. VONK, H., 1955. — Comparative physiology : nutrition, feeding, and digestion. *Annual Rev. Physiol.*, 17, pp. 483-495.
63. VONK, H., 1964. — Comparative Biochemistry of Digestive mechanisms, in Comparative Biochemistry. *A Comprehensive Treatise*, Florkin & Mason, édit. VI, pp. 347-392, N.Y.
64. YODER, M., 1926. — The occurrence, storage and distribution of glycogen in *Hydra viridis* and *Hydra fusca*. *J. exp. Zool.*, 44, pp. 475-483.
65. YONGE, C., 1930. — Studies on the physiology of corals II. Digestive Enzymes. With notes on the speed of digestion by A.G. Nicholls. *Sc. Rep. Gr. Barrier Reef Exped.*, 1, pp. 59-90.
66. YONGE, C., 1937. — Evolution and adaptation in the digestive system of the Metazoa. *Biol. Rev.*, 12, pp. 87-115.

II. — Techniques.

67. ABUL-HAJ, S. and RINEHART, J., 1952. — Fuchsin-aldehyde staining of sulfated mucopolysaccharides and related substances. *J. Nat. Cancer Inst.*, 13, pp. 232-233.
68. ADAMS, C. and TUQAN, N., 1961. — The histochemical demonstration of protease by a gelatin-silver film substrate. *J. Hist. Cytoch.*, 9, pp. 469-472.
69. ALBERT, S., ORLOWSKA, J., ORLOWSKI, M. and SZEW CZUK, A., 1964. — Histochemical and biochemical investigations of Gamma-glutamyl transpeptidase in the Tissues of Man and Laboratory Rodents. *Acta histochem.*, 18, pp. 78-89.
70. BARKA, T. and ANDERSON, P., 1963. — *Histochemistry. Theory, Practice and Bibliography*. Harper and Row Publ. Hoeber Medical Division N.Y.
71. BELANGER, L., 1963. — Comparisons between different histochemical and histophysical techniques as applied to mucus-secreting cells. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 106, pp. 364-378.
72. BERGMAYER, H., 1963. — *Methods of Enzymatic Analysis*. Academic Press N.Y.
73. BESCOL LIVERSAC, J., 1958. — « Les mucopolysaccharides étudiés par la fixation de radio-sulfate ». *Ann. Histochem.*, 3, pp. 309-365.
74. BRUEMMER, N., CARVER, M. and THOMAS, L., 1957. — A tryptophan histochemical method. *J. Hist. Cytoch.*, 5, pp. 140-144.
75. BRUEMMER, N. and THOMAS, L., 1958. — Tryptophan histochemical method. *J. Hist. Cytoch.*, 6, p. 75.
76. BURSTONE, M., 1962. — *Enzyme Histochemistry and its Application in the Study of Neoplasms*. Academic Press.
77. BURSTONE, M. and FOLK, J., 1956. — Histochemical demonstration of aminopeptidase. *J. Hist. Cytoch.*, 4, pp. 217-226.
78. BURSTONE, M. and WEISBURGER, E., 1961. — Development of new histochemical substrates and diazonium salts for the demonstration of aminopeptidase. *J. Hist. Cytoch.*, 9, pp. 349-355.
79. CHAUNCEY, H., SMARSH, A. and KRONMAN, J., 1964. — False cellular localization of aminopeptidase caused by resinous mounting media. *Stain. Tech.*, 39, pp. 131-134.
80. DE CESARIS COROMALDI, L. e URBANI-MISTRUZZI, L., 1959. — Micrometodi per la determinazione di Alcuni Enzimi (Proteasi, Amilasi, Phosphatasi Lipasi) e dei relativi substrati. *Inst. Lombardo Acc. Sc. Lett. Cl. Sc.*, 93, pp. 163-213.
81. DEGUCHI, Y., 1964. — A histochemical method for demonstrating protein-bound sulfhydryl and disulfide groups with nitro blue tetrazolium. *J. Hist. Cytoch.*, 12, pp. 261-265.
82. DZIEWIATKOWSKI, D., 1956. — Turnover of S 35- sulfate in the mucosa of the gastrointestinal tract of rats as seen in autoradiograms. *J. Bioph. Bioch. Cytol.*, 2, pp. 29-32.
83. GABE, M., 1964. — Histochimie des produits de sécrétion. *Biol. Méd.*, 53, pp. 641-674.
84. GLENNER, G., 1957. — The histochemical demonstration of indole derivatives by the rosindole reaction of E. Fischer. *J. Hist. Cytoch.*, 5, pp. 297-304.
85. GLENNER, G., 1959. — A nitrosophenol reaction for tyrosine and related compounds in tissue sections. *J. Hist. Cytoch.*, 7, pp. 423-424.
86. GLENNER, G., 1962. — The preservation of peptidase activity localization using B-naphthylamide substrates. *J. Hist. Cytoch.*, 10, pp. 257-258.
87. GLENNER, G., 1963. — A re-evaluation of the ninhydrin-schiff reaction. *J. Hist. Cytoch.*, 11, p. 285.
88. GLENNER, G., FOLK, J. and MCMILLAN, P., 1962. — Histochemical demonstration of Gamma-glutamyl-transpeptidase. *J. Hist. Cytoch.*, 10, pp. 480-489.
89. GLENNER, G. and HOP SU, V., 1962. — Histochemical demonstration of a trypsin-like esterase activity in mast cells. *J. Hist. Cytoch.*, 10, pp. 109-110.
90. GLENNER, G., HOP SU, V. and COHEN, L., 1964. — New substrates of trypsin and some trypsin-like enzymes. *J. Hist. Cytoch.*, 12, pp. 545-551.
91. GLENNER, G. and LILLIE, R., 1957. — The histochemical demonstration of indole derivatives by the post-coupled p-dimethylaminobenzylidene reaction. *J. Hist. Cytoch.*, 5, pp. 279-296.
92. GLENNER, G. and LILLIE, R., 1959. — Observations on the diazotization-coupling reaction for the histochemical demonstration of tyrosine: metal chelation and formazan variants. *J. Hist. Cytoch.*, 7, pp. 416-422.
93. GLICK, D., 1955. — *Methods of Biochemical Analysis*. Interscience Pub., Davis & Smith N.Y.

94. GRAUMANN, W. and NEUMANN, K., 1962. — *Handbuch der Histochemie*. G. Fischer Verlag Stuttgart.
95. HASEGAWA, J. and SIEGEL, A., 1962. — Hydrolysis of L-leucyl- β -naphthylamide by chymotrypsin. *J. Hist. Cytoch.*, 10, pp. 766-767.
96. HILL, M. and TRAVILL, A., 1963. — Rapid fixation and paraffin embedding for localizing alkaline phosphatase. *Stain Techn.*, 38, pp. 263-264.
97. HOLT, S., 1959. — Factors governing the validity of staining methods for enzymes and their bearing upon the Gomori acid phosphatase technique. *Exp. Cell Res.*, Supp. 7, pp. 1-27.
98. HOPSU, V. and GLENNER, G., 1963. — Further observations on histochemical esterase and amidase activities with similarities to trypsin. *J. Hist. Cytoch.*, II, pp. 520-528.
99. HOPSU, V. and GLENNER, G., 1964. — Enzymes Hydrolyzing Acetyl Naphthylamides. *J. Hist. Cytoch.*, 12, pp. 36-37.
100. KASTEN, F., 1962. — Some comments on a recent criticism of the ninhydrin-Schiff reaction. *J. Hist. Cytoch.*, 10, pp. 769-770.
101. KOENIG, H., 1962. — Histological distribution of brain gangliosides lysosomes as glycolipoprotein granules. *Nature*, 195, p. 782.
102. KOPRIWA, B. and LEBLOND, C., 1962. — Improvements in the coating technique of radioautography. *J. Hist. Cytoch.*, 10, pp. 269-284.
103. LEV, R. and SPICER, S., 1964. — Specific staining of sulphate groups with alcian blue at low Ph. *J. Hist. Cytoch.*, 12, p. 309.
104. LILLIE, R., 1957. — Adaptation of the Morel-Sisley protein diazotization procedure to the histochemical demonstration of protein bound tyrosine. *J. Hist. Cytoch.*, 5, pp. 528-532.
105. LISON, D., 1960. — *Histochimie et cytochimie animales*. I et II., Gauthier-Villars édit. Paris.
106. MCMANUS, J. and MOWRY, R., 1963. — *Staining Methods. Histologic and Histochemical*. Harper and Row Pub. Hoeber Medical Division N.Y.
107. MAXWELL, A., 1963. — The Alcian Dyes Applied to Gastric Mucosa. *Stain Techn.*, 38, pp. 286-287.
108. MOORE, R. and SCHOENBERG, M., 1957. — Low temperature sulfation of tissues and the demonstration of metachromasy. *Stain Techn.*, 32, pp. 245-247.
109. MOWRY, R., 1958. — Observations on the use of sulfuric acid in ether for the sulfation of hydroxyl groups in tissue sections. *J. Hist. Cytoch.* 6, pp. 82-83.
110. MOWRY, R., 1963. — The special value of methods that color both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins. With revised directions for the colloidal iron stain, the use of alcian blue G 8X and their combinations with the periodic acid-Schiff reaction. *Ann. N.Y. Acad. Sc.* 106, pp. 402-423.
111. MÜNCH, O. und ERNST, B., 1964. — Vergleichende Untersuchungen über den histochemischen Mukopolysaccharidnachweis mit Alzianblau, P.A.S. und der Perjodsäure-diamin-reaktion. *Acta Histochem.*, 18, pp. 51-57.
112. NACHLAS, M., CRAWFORD, D. and SELIGMAN, A., 1957. — The histochemical demonstration of leucine aminoptidase. *J. Hist. Cytoch.*, 5, pp. 264-278.
113. NACHLAS, M., MONIS, B., ROSENBLATT, D. and SELIGMAN, A., 1960. — Improvement in the histochemical localization of leucine aminopeptidase with a new substrate L-leucyl-4-methoxy-2-naphthylamide. *J. Biophys. Biochem. Cyt.*, 7, pp. 261-264.
114. NACHLAS, M., FRIEDMAN, M. and SELIGMAN, A., 1962. — New observations on discrepancies in the histochemical localization of leucine aminopeptidase. *J. Hist. Cytoch.* 10, pp. 315-323.
115. PATTERSON, E., HSIAO, S. and KEPPEL, A., 1963. — Studies on dipeptidases and aminopeptidases. I. Distinction between leucine aminopeptidase and enzymes that hydrolyse L. leucyl- β -naphthylamide. *J. Biol. Chem.*, 238, pp. 3611-3620.
116. PEARSE, A., 1960. — *Histochemistry. Theoretical and Applied*. Little, Brown & C° Boston.
117. PEARSON, B., WOLF, P. and ANDREWS, M., 1963. — The histochemical demonstration of Leucine Aminopeptidase by means of a new Indolyl compound. *Laborat. Investig.* 12, pp. 712-720.
118. QUINTARELLI, G., SCOTT, J. and DELLOVO, M., 1964. — The chemical and histochemical properties of Alcian blue. II. Dye binding of tissue polyanions. *Histochemie*, 4, pp. 86-98.
119. QUINTARELLI, G., SCOTT, J. and DELLOVO, M., 1964. — The chemical and histochemical properties of Alcian blue. III. Chemical blocking and unblocking. *Histochemie*, 4, pp. 99-112.
120. RAPPAY, G., 1963. — Blocking the Ninhydrin-Schiff reaction with copper Ions. *Nature*, 200, p. 274.

121. RAVETTO, C., 1964. — Alcian blue, Alcian yellow a new method for identification of different acidic groups. *J. Hist. Cytoch.*, 12, p. 44.
122. RAVETTO, C., 1964. — Histochemical identification of sialic (Neuraminic) acids. *J. Hist. Cytoch.*, 12, p. 306.
123. ROMPEL, K. und SCOMAZZONI, G., 1963. — Zur Brauchbarkeit eines Histochemischen Trypsinnachweises. *Ann. Histochem.*, 8, pp. 391-394.
124. SCOTT, J., QUINTARELLI, G. and DELLOVO, M., 1964. — The chemical and histochemical properties of Alcian blue. I. The mechanism of Alcian blue staining. *Histochemie*, 4, pp. 73-85.
125. SHACKLEFORD, J., 1963. — Histochemical comparison of mucous secretions in Rodent, Carnivore, Ungulate, and Primate major salivary glands. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 106, pp. 572-582.
126. SHEAR, M. and PEARSE, A., 1963. — A starch substrate film method for histochemical localization of amylase. *Exp. Cell Res.*, 32, pp. 174-176.
127. SPICER, S., 1960. — A correlative study of the histochemical properties of rodent acid mucopolysaccharides. *J. Hist. Cytoch.*, 8, pp. 18-36.
128. SPICER, S., 1960. — Histochemical differentiation of sulfated rodent mucins. *Histochem. Ann.*, 7, pp. 23-28.
129. SPICER, S., 1961. — The use of various cationic reagents in histochemical differentiation of mucopolysaccharides. *Am. J. Clin. Pathol.*, 36, pp. 393-407.
130. SPICER, S., 1963. — Histochemical differentiation of mammalian mucopolysaccharides. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 106, pp. 379-388.
131. SPICER, S. and JARRELS, M., 1961. — Histochemical reaction of an aromatic diamine with acid groups and periodate engendered aldehydes in mucopolysaccharides. *J. Hist. Cytoch.*, 9, pp. 368-379.
132. SPICER, S. and LILLIE, R., 1959. — Saponification as a means of selectively reversing the methylation blockade of tissue basophilia. *J. Hist. Cytoch.*, 7, pp. 123-125.
133. SPICER, S. and MEYER, D., 1960. — Histochemical differentiation of acid mucopolysaccharides by means of combined aldehyde fuchsin Alcian blue staining. *Ann. J. Clin. Path.*, 33, pp. 453-460.
134. SPICER, S. and WARREN, L., 1960. — The histochemistry of sialic containing mucoproteins. *J. Hist. Cytoch.*, 8, pp. 135-137.
135. SWEAT, F. and PUCHTLER, H., 1964. — On a side effect of the acetic acid solvent in the phenylhydrazine procedure for the blocking of carbonyl groups. *J. Hist. Cytoch.*, 12, p. 392.
136. SYLVEN, B. and BOIS, I., 1962. — Studies on the histochemical «Leucine Aminopeptidase» reaction. I. Identity of the enzymes possibly involved. *Histochemie*, 3, pp. 65-78.
137. TAKEUCHI, J., 1962. — Staining Sulfated Mucopolysaccharides in Sections by Means of Acriflavine. *Stain Techn.*, 37, pp. 105-107.
138. THURSTON, J. and JOFTES, D., 1963. — Stains compatible with dipping radioautography. *Stain Techn.*, 38, pp. 231-235.
139. TRANZER, J. and PEARSE, A., 1964. — Titanous chloride as a reducing agent in the dinitrofluorobenzene reaction for protein. *J. Hist. Cytoch.*, 12, pp. 325-326.
140. TSOU, K. and SU, C., 1963. — On the use of potassium ferricyanide-ferrocyanide with 5-bromoindoxyl acetate in the histochemical demonstration of esterase. *J. Hist. Cytoch.*, 11, p. 561.
141. VERNE, J., 1929. — Etude histochimique des substances aldéhydiques formées au cours du métabolisme des corps gras. *Ann. Phys. Physico-chim. Biol.* 5, pp. 245-267.
142. WARREN, L. and SPICER, S., 1961. — Biochemical and histochemical identification of sialic acid containing mucins of rodent vagina and salivary gland. *J. Hist. Cytoch.*, 9, pp. 400-408.
143. YAMADA, K., 1964. — The reactions of sulfated polysaccharides to several histochemical tests. *J. Hist. Cytoch.*, 12, pp. 327-332.

III. — Microscopie électronique.

144. BEAMS, H. and KESSEL, R., 1963. — Electron microscope studies on developing crayfish oocytes with special reference to the origin of yolk. *J. Cell Biol.*, 18, pp. 621-649.
145. BESSIS, M., 1961. — Ultrastructure of lymphoid and plasma cells in relation to globulin and antibody formation. *Lab. Invest.*, 10, pp. 1040-1067.
146. BRANDES, D. and GROTH, D., 1961. — The fine structure of the rat prostatic complex. *Exp. Cell Res.*, 23, pp. 159-175.

147. CARO, L., 1961. — Electron microscopic radioautography of thin sections : The Golgi zone as a site of protein concentration in pancreatic acinar cells. *J. Biophys. Biochem. Cyt.* 10, pp. 37-44.
148. CARO, L. et PALADE, G., 1961. — Le rôle de l'appareil de Golgi dans le processus sécrétoire. Etude autoradiographique. *C.R. Soc. Biol., CLV*, pp. 1750-1762.
149. CARO, L. and PALADE, G., 1964. — Protein synthesis, storage, and discharge in the pancreatic exocrine cell. An autoradiographic Study. *J. Cell Biol.*, 20, pp. 473-495.
150. DROZ, B., 1964. — Cinétique de la sécrétion étudiée à l'aide de la radioautographie. *Biol. Méd.*, 53, pp. 692-699.
151. ENDERS, R. and SCHLAFKE, S., 1963. — An electron microscope study of the gland cells of the mink endometrium. *J. Cell Biol.*, 18, pp. 405-418.
152. ESSNER, E. and NOVIKOFF, A., 1962. — Cytological studies on two functional hepatomas. Interrelations of endoplasmic reticulum, Golgi apparatus, and lysosomes. *J. Cell Biol.*, 15, pp. 289-312.
153. FAVARD, P., 1958. — L'origine ergastoplasmique des granules protéiques dans les spermatozoïdes d'*Ascaris*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 247, pp. 531-533.
154. GABE, M. and ARVY, L., 1961. — Gland Cells, in *The Cell*. Brachet J. & Mirsky, A. Edit., Academic Press N.Y.
155. GODMAN, G. and PORTER, K., 1960. — Chondriogenesis, studies with the electron microscope. *J. Biophys. Biochem. Cyt.*, 3, pp. 719-760.
156. HAGUENAU, F., 1964. — Rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion. *Biol. Méd.*, 53, pp. 569-592.
157. HENDLER, R., DALTON, A. and GLENNER, G., 1957. — A cytological study of albumin-secreting cells of the hen oviduct. *J. Biophys. Biochem. Cyt.*, 3, pp. 325-330.
158. HERLANT, M., 1964. — Le rôle de l'appareil de Golgi dans la sécrétion glandulaire. *Biol. Méd.*, 53, pp. 593-619.
159. HESS, A., 1961. — The fine structure of Cells in *Hydra*, in *The Biology of Hydra and some other Coelenterates*. Lenhoff, H. & Loomis, W. Edit., University of Miami Press, pp. 1-49.
160. HESS, A., COHEN, A. and ROBSON, E., 1957. — Observations on the structure of *Hydra* as seen with the electron and light microscopes. *Quart. J. Micr. Sc.*, 98, pp. 315-326.
161. HIRSCH, G., 1961. — The External Secretion of the Pancreas as a Whole and the Communication between the Endoplasmic Reticulum and the Golgi Bodies. In *Biological Structure and Function*. Coodwin, T. & Lindberg, O. Edit. Academic Press N.Y., pp. 195-207.
162. HOLLMANN, K., 1963. — The fine structure of the goblet cells in the rat intestine. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 106, pp. 545-554.
163. HOLLMANN, K. et HAGUENAU, F., 1961. — Sur l'ultrastructure de la cellule à mucus de l'épithélium rectal du rat. *C.R. Soc. Biol., CLV*, pp. 1780-1789.
164. KOMNICK, H. et WOHLFARTH-BOTTERMANN, K., 1964. — Morphologie des Cytoplasmas. *Fortschritte der Zoologie*, 17, pp. 1-154.
165. KUROSUMI, K., 1961. — Electron Microscopic Analysis of the Secretion Mechanism. *Intern. Rev. Cytology*, II, pp. 1-124.
166. KUROSUMI, K. and KOBAYASHI, Y., 1963. — Golgi Apparatus and Its Role in Secretory Activity of Gland Cells. *Symposia Cell Chem.*, 13, pp. 309-328.
167. LANE, N., CARO, L., OTERO-VILARDEBO, L. and GODMAN, G., 1964. — On the site of sulfation in colonic goblet cells. *J. Cell Biol.*, 21, pp. 339-351.
168. LUNGER, P., 1963. — Fine structural aspects of digestion in a colonial Hydroïd. *J. Ultrastruc. Res.*, 9, pp. 362-380.
169. MOERICKE, V. und WOHLFARTH-BOTTERMANN, K., 1960. — Zur funktionellen Morphologie der Speicheldrüsen von Homopteren. I. Die Hauptzellen der Hauptdrüse von *Myzus persicae* (Sulz.) *Aphididae*. *Z. Zellforsch.*, 51, pp. 157-184.
170. PALADE, P., 1956. — Intracisternal granules in the exocrine cells of the pancreas. *J. Biophys. Biochem. Cyt.*, 2, pp. 417-421.
171. PALADE, P., 1961. — The secretory process of the pancreatic exocrine cell. In *Electron Microscopy in Anatomy*, London, E. Arnold Ltd., Boyd, J., Johnson, F. & Lever, J. Edit., pp. 176-206.
172. PALAY, S., 1958. — The morphology of secretion, in *Frontiers in Cytology*. Yale Univ. Press, pp. 305-342.
173. PETERSON, M. and LEBLOND, C., 1964. — Synthesis of complex carbohydrates in the Golgi region, as shown by radioautography after injection of labeled glucose. *J. Cell Biol.*, 21, pp. 143-148.
174. POLICARD, A., COLLET, A., MARTIN, J., PREGERMAIN, S. et REUET, C., 1963. — Une infrastructure encore peu connue du cytoplasma, les corps multivésiculaires. *Nouv. Rev. Fr. d'Hémat.*, 3, pp. 421-434.

175. REVEL, J. and HAY, E., 1963. — An autoradiographic and electron microscopic study of collagen synthesis in differentiating cartilage. *Z. f. Zellf. Mikr. Anat.*, 61, pp. 110-144.
176. SLAUTTERBACK, D., 1957. — An electron microscopic study of the gastroderm cells of *Hydra*. *Anat. Rec.*, 127, p. 368.
177. SLAUTTERBACK, D., 1960. — Cytodifferentiation in secretory cells of *Hydra*: an electron microscopic study. *Anat. Rec.*, 136, pp. 278-279.
178. SLAUTTERBACK, D., 1961. — Nematocyst Development in *The Biology of Hydra and of some other Coelenterates*. Lenhoff, H. & Loomis, W. Edit., University of Miami Press, pp. 77-129.
179. SLAUTTERBACK, D. and FAWCETT, D., 1959. — The development of the Cnido-blasts of *Hydra*. An Electron Microscope study of Cell Differentiation. *J. Biophys. Biochem. Cyt.*, 5, pp. 441-452.
180. WARSHAWSKY, H., LEBLOND, C. and DROZ, B., 1963. — Synthesis and migration of proteins in the cells of the exocrine pancreas as revealed by specific activity determination from radioautographs. *J. Cell Biol.*, 16, pp. 1-22.
181. WOOD, R., 1959. — Intercellular attachment in the Epithelium of *Hydra*. As revealed by Electron Microscopy. *J. Biophys. Biochem. Cyt.*, 6, pp. 343-352.
182. ZEIGEL, R. and DALTON, A., 1962. — Speculations based on the morphology of the Golgi systems in several types of protein-secreting cells. *J. Cell Biol.*, 15, pp. 45-54.

IV. — Biochimie.

183. BOYER, P., LARDY, H. and MYRBACK, K., 1960. — *The enzymes*, 4, Academic Press N.Y.
184. DIXON, M. and WEBB, E., 1959. — *Enzymes*. Longmans Green & Co London.
185. ERLANGER, B. and COHEN, W., 1963. — Specific inactivation of chymotrypsin by diphenylcarbamyl chloride. *J. Amer. Chem. Soc.*, 85, pp. 348-349.
186. FAHRNEY, D. and GOLD, A., 1963. — Sulfonyl fluorides as inhibitors of esterases. I. Rates of reaction with acetyl-cholinesterase, alpha-chymotrypsin and trypsin. *J. Amer. Chem. Soc.*, 85, pp. 997-1000.
187. FRUTON, J. and SIMMONDS, S., 1959. — *General Biochemistry*. John Wiley & Sons Inc. N.Y.
188. GATES, F., 1927. — A method for proteolytic enzyme titration. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 24, p. 936.
189. GREEN, M. and NEURATH, H., 1954. — Proteolytic enzymes, in *The proteins*. Neurath & Bailey édit., Academic Press.
190. JANSEN, E., NUTTING, M., JANG, R. and BALLS, A., 1949. — Inhibition of the proteinase and esterase activities of trypsin and chymotrypsin by diisopropyl fluorophosphate: crystallization of inhibited chymotrypsin. *J. Biol. Chem.*, 179, pp. 189-204.
191. JONES, G., MOORE, S. and STEIN, W., 1963. — Properties of chromatographically purified trypsin inhibitors from Lima Beans. *Biochem.*, 2, pp. 66-71.
192. KUNITZ, M., 1947. — Crystalline Soybean trypsin inhibitor. II. General Properties. *J. Gen. Physiol.*, 30, pp. 291-310.
193. KUNITZ, M. and NORTHROP, J., 1936. — Isolation from Beef pancreas of crystalline trypsinogen, trypsin, a trypsin inhibitor and an inhibitor-trypsin compound. *J. Gen. Physiol.*, 19, pp. 991-1007.
194. LINEWEAVER, H. and MURRAY, C., 1947. — Identification of the trypsin inhibitor of egg white with ovomucoid. *J. Biol. Chem.* 171, pp. 565-581.
195. NEURATH, H., 1964. — Protein digesting enzymes. *Scient. Amer.*, 211, pp. 68-79.
196. NORTHROP, J., 1933. — Pepsin activity units and methods for determining peptic activity. *J. Gen. Physiol.*, 16, pp. 41-58.
197. NORTHROP, J. and KUNITZ, M., 1933. — Crystalline trypsin. III. Experimental procedure and methods of measuring activity. *J. Gen. Physiol.*, 16, pp. 313-321.
198. RYAN, C. and BALLS, A., 1962. — An inhibitor of chymotrypsin from *Solanum tuberosum* and its behavior towards trypsin. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 48, pp. 1839-1844.
199. WALSH, K., KAUFFMAN, D., SAMPATH KUMAR, K. and NEURATH, H., 1964. — On the structure and function of bovine trypsinogen and trypsin. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 51, pp. 301-308.
200. WU, Y. and SCHERAGA, H., 1962. — Studies on Soybean trypsin inhibitor. I. Physicochemical properties. *Biochem.* 1, pp. 698-705.

LISTE DES GENRES DES ESPÈCES ÉTUDIÉES.

ATHECATA

A. — Capitata.

Corynidae : *Coryne*, *Sarsia*, *Staurocoryne*, *Stauridiosarsia*, *Dipurena*, *Stauropurena*.
Halocorynidae : *Halocoryne*.
Hydrocorynidae : *Hydrocoryne*.
Sphaerocorynidae : *Sphaerocoryne*.
Cladonematidae : *Cladonema*, *Staurocladia*, *Eleutheria*.
Solenderiidae : *Solenderia*, *Dendrocoryne*.
Pteronematidae : *Asyncoryne*.
Cladocorynidae : *Cladocoryne*.
Zanclidae : *Zanclaea*, *Rosalinda*.
Paracorynidae : *Paracoryne*.
Velleidae : *Veleva* (P.).
Halocordylidae : *Halocordyle*.
Corymorphidae : *Euphysa*, *Boreohydra*, *Corymorphia*.
Tubulariidae : *Ectopleura*, *Parypha*, *Hybocodon*, *Tubularia*.
Margelopsidae : *Margelopsis*.
Tricyclusidae : *Tricyclusa*.
Acaulidae : *Acaulis*, *Acauloidea*.
Myriothelidae : *Arum*.

B. — Filifera.

Clavidae : *Clava*, *Merona*, *Cordylophora*, *Turritopsis* (P.).
Hydractiniidae : *Podocoryne*, *Hydractinia*, *Stylactis*, *Ptilocodium*.
Rathkeidae : *Rathkea*.
Bougainvilliidae : *Bougainvillia*, *Bimeria*, *Dicoryne*.
Pandeidae : *Leuckartaria* (P.), *Amphinema*.
Eudendriidae : *Eudendrium*.

THECATA

Campanulinidae : *Lafoeina* (P.).
Lovenellidae : *Eugymnanthea* (P.).
Campanulariidae : *Phialidium* (M.), *Obelia*, *Laomedea*, *Gonothyraea*, *Hartlaubella*.
Lafoeidae : *Lafoea*.
Sertulariidae : *Diphasia*, *Dynamena*, *Sertularella*, *Sertularia*.
Plumulariidae : *Kirchenpaueria*.
Aglaopheniidae : *Aglaophenia*.

LIMNOMÉDUSES

Moersiidae : *Moerisia* (P.), *Ostroumovia* (P.).
Olindiadidae : *Olindias* (M.), *Gonionemus*, *Craspedacusta*, *Limnocnida*, *Gossea* (M.),
Scolionema (P.).
Proboscidactylidae : *Proboscidactyla* (P.).
Monobrachiidae : *Monobrachium* (P.).

ACTINULIDA

Halammohydridae : *Halammohydra*, *Otonydra*.

TRACHYMEDUSAE

Geryoniidae : *Geryonia*, *Liriopse*.

NARCOMEDUSAE

Solmarisidae : *Pegantha*.

INCERTAE SEDIS

Hydridae : *Hydra*.
Protohydridae : *Protohydra*.

Les genres métagénétiques dont une seule des formes a été étudiée sont indiqués, soit par (P.) lorsqu'il s'agit du Polype, soit par (M.) en ce qui concerne la Méduse.

LÉGENDES DES PLANCHES.

PLANCHE I

1. Microphotographie d'une coupe longitudinale de l'hypostome de *Coryne muscoides*.
Ect. = ectoderme, C. Gl. Sp. = cellule glandulaire spumeuse, C. Gl. Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse, M. = mésoglée.
2. Photographie d'un montage *in toto* d'un Hydranthe de *Stauropurena reesi* montrant le bouton de cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques hypostomiales.
3. Image d'une coupe longitudinale de l'extrémité apicale d'un Polype de *Stauropurena reesi*.
Gl. H. Ect. = cellule glandulaire sphéruleuse ectodermique hypostomiale, Gl. Sp. = cellule glandulaire spumeuse hypostomiale endodermique, Gl. Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale endodermique, M. = muscle, Me. = mésoglée, P.O. = périderme oral.
4. Photographie de la région hypostomiale apicale d'un montage *in toto* de *Cladonema radiatum* indiquant la disposition de la cavité orale hypostomiale (C.O.) formée par les cellules sphéruleuses ectodermiques (Gl. H. Ect.).
C. G. = cavité gastrique, Ect. = ectoderme banal, Gl. Sp. = cellule glandulaire spumeuse endodermique, Gl. Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse endodermique.

PLANCHE II

5. Coupe longitudinale de l'hypostome de *Stauropurena reesi*. Remarquer la disposition des cellules glandulaires spumeuses (Gl. Sp.), au niveau correspondant à la cavité buccale et le bouton de cellules sphéruleuses ectodermiques (Gl. H. Ect.).
C. Ab. = cellule absorbante, C.G. = cavité gastrique, Ect. = ectoderme, End. = endoderme, Gl. Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse endodermique hypostomiale, M. = mésoglée, T. O. = tentacule oral.
6. Image d'une coupe de la région apicale hypostomiale de *Staurocladia portmanni*.
C. G. = cavité gastrique, C. O. = cavité orale hypostomiale, Ect. = ectoderme, Sp. = cellule glandulaire spumeuse endodermique, Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse endodermique, Sph. Ect. = cellule glandulaire sphéruleuse ectodermique.

PLANCHE III

7. Autoradiogramme produit par une coupe longitudinale de la région hypostomiale d'un Polype de *Zanlea costata* élevé dans un milieu contenant du S 35 sulfate ($8 \mu\text{c}/\text{cm}^3$, temps d'incubation 1 heure).
C. G. = cavité gastrique, Ect. = ectoderme, Gl. Sp. = cellule glandulaire spumeuse, Gl. Sph. Ect. = cellule glandulaire sphéruleuse ectodermique, H. = hypostome, Mu. = sécrétion muqueuse des cellules spumeuses, Nem. = nématocyste eurytèle macrobasique.
8. Coupe longitudinale de la région apicale de l'hypostome d'un Polype de *Limnocnida tanganyicae*.
B. U. = bouton urticant, C. G. = cavité gastrique, C. Gl. Sp. H. = cellule glandulaire sphéruleuse endodermique hypostomiale, Ect. = ectoderme, End. = endoderme, P. = périderme, P. A. = périderme apical.

PLANCHE IV

9. Microphotographie d'une partie de coupe longitudinale d'un stolon de *Coryne muscoides*.

- C. A. = cellule absorbante, Ect. = ectoderme, End. = endoderme, Gl. Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale, Cl. Sph. R. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale en phase de réélaboration, I. D. = inclusion digestive, M. = mésoglée, Nem. = nématoblaste, Pe = pèrisarc.
- 10 et 11. Coupes montrant les détails d'une portion de l'endoderme d'un stolon de *Halocordyle disticha*.
G. St. = cavité gastrique stoloniale, Gl. Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale, Gl. Sph. R. = cellule glandulaire sphéruleuse en phase de réélaboration, I. D. = inclusion digestive, J. Gl. Sph. = jeune cellule glandulaire sphéruleuse stomacale.
12. Microphotographie d'une coupe passant au niveau de l'endoderme de la zone sexuée du manubrium de la Méduse de *Limnocyda tanganyicae*.
C. A. = cellule absorbante, C. M. = cavité manubriale, Gl. Sph. St. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale, I. D. = inclusion digestive.
13. Photographie d'une coupe longitudinale d'un bourgeon médusaire prêt à se détacher d'un Polype de *Sarsia eximia*.
B. T. = bouton tentaculaire, C. c. = canal circulaire, C. g. = cellule génitale, C. G. = cavité gastrique, C. s. O. = cavité sous-ombrelleuse, E. s. O. = ectoderme sous-ombrelleuse, Ex. = exombrelle, Gl. Sp. O. = cellule glandulaire spumeuse orale, Gl. Sph. O. = cellule glandulaire sphéruleuse orale, Gl. Sph. St. = cellule glandulaire sphéruleuse stomacale, L. C. = lame cathamnale, M. = manubrium, P. = périoderme, T. = tentacule, V. = velum, Y. = yeux.

PLANCHE V

- 14 et 15. Coupes ultrafines de la région hypostomiale de *Stauropurena reesi*, montrant la disposition des cellules glandulaires spumeuses et sphéruleuses hypostomiales endodermiques (Sp. et Sph.).
Fl. = flagelle, N. = noyau, R. E. = reticulum endoplasmique.
Fixation : Palade ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Porter Blum ; microscope : Philips E.M. 100 B.

PLANCHE VI

16. Ultracoupe de l'hypostome d'un Hydranthe de *Halocordyle disticha*. La flèche indique une cellule spumeuse dont les sécrétions s'écoulent dans la cavité gastrique (C. G.).
Fl. = flagelle, Sp. = cellule glandulaire spumeuse, Sph. = cellule glandulaire sphéruleuse endodermique.
Fixation : Palade ; enrobage : araldite ; microtome : Reichert OMU 2 ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE VII

17. Coupe ultrafine de l'hypostome de *Cordylophora caspia* montrant les détails ultrastructuraux d'une cellule spumeuse de la base de cette région.
Er. = ergastoplasme, I. D. = inclusion digestive, L. G. = lamelles golgiennes, N. = noyau, Sp. = sécrétion, V. G. = vacuole golgienne.
Fixation : Millonig ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Reichert OMU 2 ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE VIII

18. Portion plus agrandie de l'hypostome de *Halocordyle disticha* mettant en évidence l'ultrastructure des produits de sécrétion des cellules glandulaires spumeuses (Sp) et des sphéruleuses endodermiques (Sph). Les flèches indiquent quelques-unes des sécrétions des cellules sphéruleuses dont la nature vésiculaire apparaît particulièrement claire.

C. = résidu cytoplasmique, Er. = ergastoplasme, M. = mitochondrie, V. = vésicule d'origine ergastoplasmique.

Fixation : Palade ; enrobage : araldite ; microtome : Reichert OMU 2 ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE IX

19. Ultracoupe transversale de la région hypostomiale de *Halocordyle disticha*, montrant la structure fine des produits de sécrétion des cellules glandulaires spumeuses (Sp) et sphéruleuses (Sph) endodermiques. Les flèches au sein de ces dernières cellules désignent divers stades intermédiaires entre les corps multivésiculaires (C.M.) et les secrétats prêts à être évacués.

Er. = ergastoplasme, N. = noyau, V. = vésicules d'origine ergastoplasmique.

Fixation : Palade ; enrobage : araldite ; microtome : Reichert OMU 2 ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE X

20. Micrographie d'une coupe d'hypostome de *Halocordyle disticha*, légèrement plus tangentielle que la précédente et passant à un niveau plus basilaire.

Bl. = blépharoplaste, Va. = vacuoles des cellules absorbantes, pour les autres indications voir Planche IX.

PLANCHE XI

21. Ultracoupe dans l'ectoblaste d'une larve planula de *Clava squamata*, montrant l'ultrastructure d'une cellule glandulaire spumeuse ectodermique (Sp).

C. M. = corps multivésiculaire, Er. = ergastoplasme, E. V. = enclave vitelline résiduelle, G. = appareil de Golgi, I. = inclusion d'origine mitochondriale ?, L.G. = lamelles golgiennes, M. = mitochondrie, M. I. = mitochondrie dont la cavité se remplit d'une substance dense aux électrons, V. = inclusion vitelline, V. G. = vacuole golgienne, Ve. G. = vésicule golgienne, V. D. = vitellus en voie de digestion au sein de la cellule spumeuse.

Fixation : Millonig ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Reichert OMU 2 ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE XII

22. Coupe ultrafine indiquant les détails ultrastructuraux d'un groupe de cellules sphéruleuses hypostomiales endodermiques (Sph.) de *Halocordyle disticha*. Les flèches marquent ici également des stades intermédiaires entre les corps multivésiculaires (C.M.) et des gouttelettes de sécrétion arrivées au terme de leur processus sécrétoire.

Er. = ergastoplasme, N. = noyau, Sp. = cellule glandulaire spumeuse, V. = vésicule d'origine ergastoplasmique.

Fixation : Palade ; enrobage : araldite ; microtome : Reichert OMU 2 ; microscope : Tesla 242A.

23. Portion agrandie d'une ultracoupe passant au niveau de la cavité buccale (C.B.) de *Halocordyle disticha* et montrant les flagelles (Fl.) des cellules sphéruleuses hypostomiales (Sph.).

Sp. = cellule glandulaire spumeuse.

Fixation : Palade ; enrobage : araldite ; microtome : Reichert OMU 2 ; microscope : Tesla 242A.

24. Détails d'une ultracoupe passant au niveau de la région périnucléaire d'une cellule glandulaire sphéruleuse stomacale d'*Halocordyle disticha* identique à celle représentée Planche XIV.

Er. = ergastoplasmique, M. = mitochondrie, S. = sécrétion, V. = vacuole.

Fixation : Palade ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Porter-Blum ; microscope : Tesla 242A.

25. Portion d'une coupe ultrafine montrant l'ultrastructure de l'ergastoplasme (Er) d'une cellule glandulaire sphéruleuse stomacale de *Coryne muscoides* en voie de réélaboration (voir Planche XIII, 27).
M. = mitochondrie.
Fixation : Palade ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Porter-Blum ; microscope : Tesla 242A.
26. Micrographie de l'ergastoplasme (Er) d'une jeune cellule glandulaire sphéruleuse stomacale de *Stauropurena reesi* semblable à celle de la Planche XIII, 28.
Fixation : Palade ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Porter-Blum ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE XIII

27. Figure illustrant l'ultrastructure d'une cellule glandulaire sphéruleuse stomacale de *Coryne muscoides* en voie de réélaboration.
C. G. = cavité gastrique, Er. = ergastoplasme, I. L. = inclusion lipidique, M. = mitochondrie, N. = noyau, Sp. = cellule glandulaire spumeuse, Sph. R. = cellule sphéruleuse stomacale en voie de réélaboration, V. = cisternes ergastoplasmiques distendues.
Fixation : Palade ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Porter-Blum ; microscope : Tesla 242A.
28. Micrographie montrant la structure fine d'une jeune cellule sphéruleuse stomacale de *Stauropurena reesi* (J. Sph.).
C. G. = cavité gastrique, Er. = ergastoplasme, I. L. = inclusion lipidique, I. P. = inclusion protéique, M. = mitochondrie, N. = Noyau, R. E. = reticulum endoplasmique, S. = produit de sécrétion, V. = vacuole des cellules absorbantes, V. E. = vacuole excrétrice, T. = pédoncule de la cellule sphéruleuse.
Fixation : Palade ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Porter-Blum ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE XIV

29. Ultrastructure d'une cellule sphéruleuse stomacale de *Halocordyle disticha*.
Er. = ergastoplasme, G. = appareil de Golgi, I. = inclusion, M. = mitochondrie, N. = noyau, P. C. = ponts intercellulaires, S. = sécrétat, V. = vacuole des cellules digestives.
Fixation : Palade ; enrobage : méthacrylate ; microtome : Porter-Blum ; microscope : Tesla 242A.

PLANCHE XV

- 30 et 31. Coupes ultrafines de la région apicale de l'hypostome de *Stauropurena reesi* montrant la structure fine du bouton de cellules sphéruleuses ectodermiques (Sph. Ect.).
C. E. M. = cellule épithélio-musculaire ectodermique, G. = appareil de Golgi, G. D. = granule de sécrétion dense, G. S. = granule de sécrétion clair, M. = mitochondrie, N. = noyau, O. B. = ouverture buccale, P. = vésicule pinocytaire, P. O. = périoderme oral, R. = région périnucléaire riche en ribosomes, V. = villosité, V. G. = vacuoles golgiennes.

PLANCHE XVI

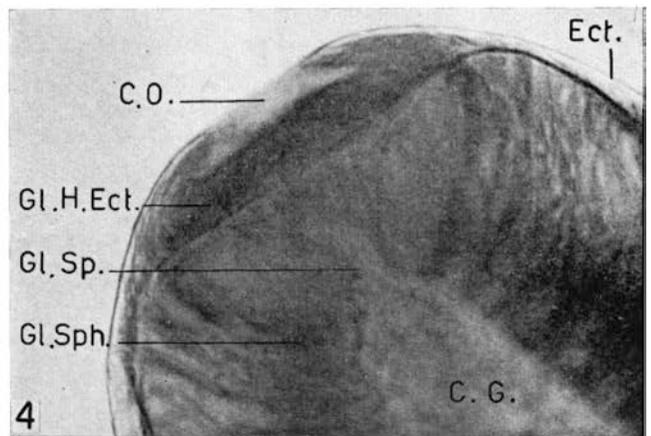
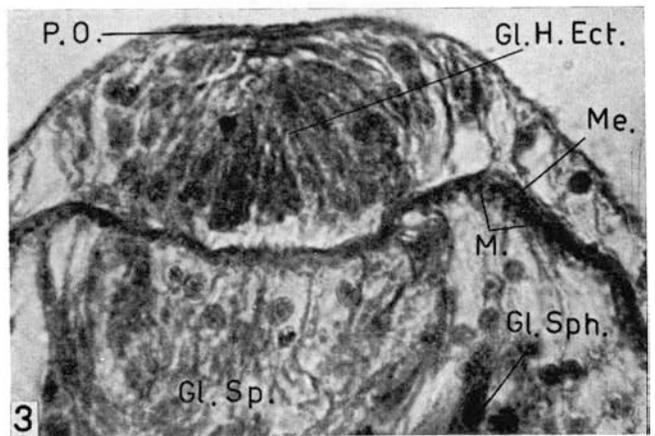
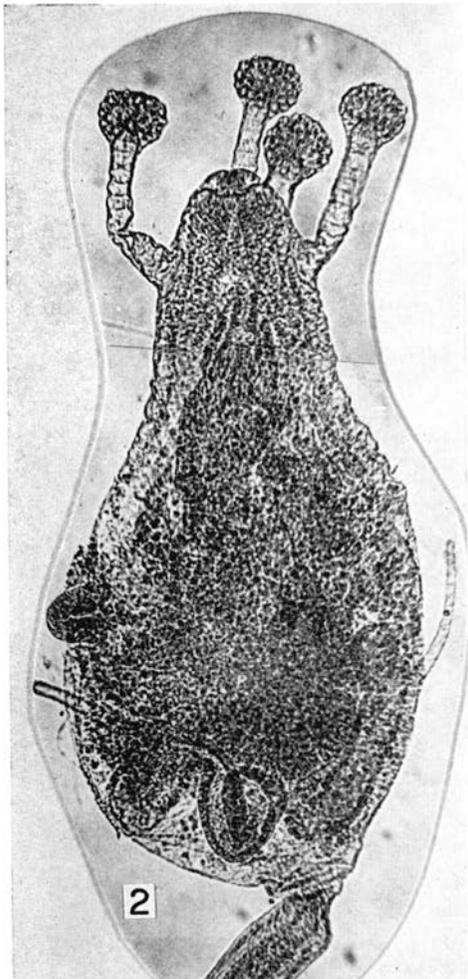
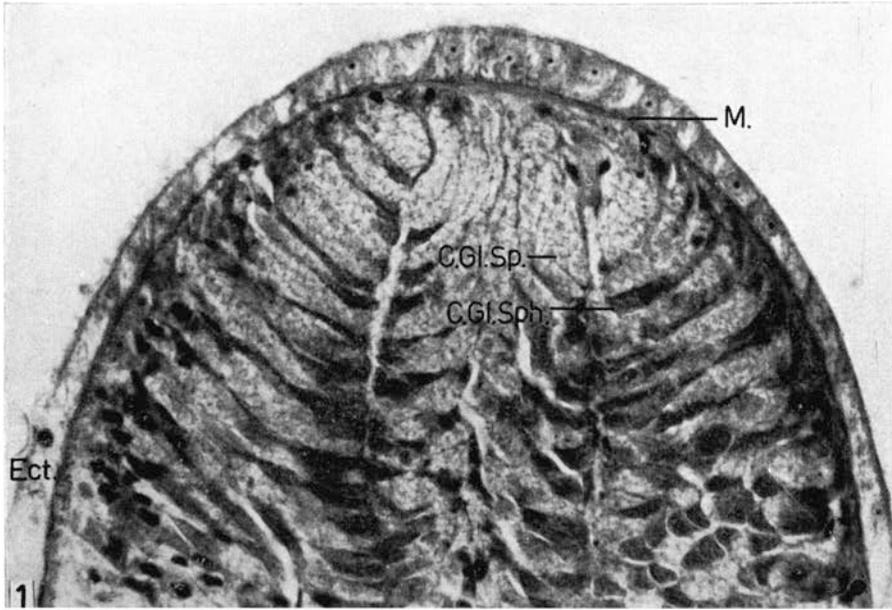
32. Digestion de la gélatine de plaques photographiques noircies par des gouttes d'extrait d'hypostomes (H.) et de colonnes gastriques (C.) de *Clava squamata* à divers pH, après 8 heures d'incubation.

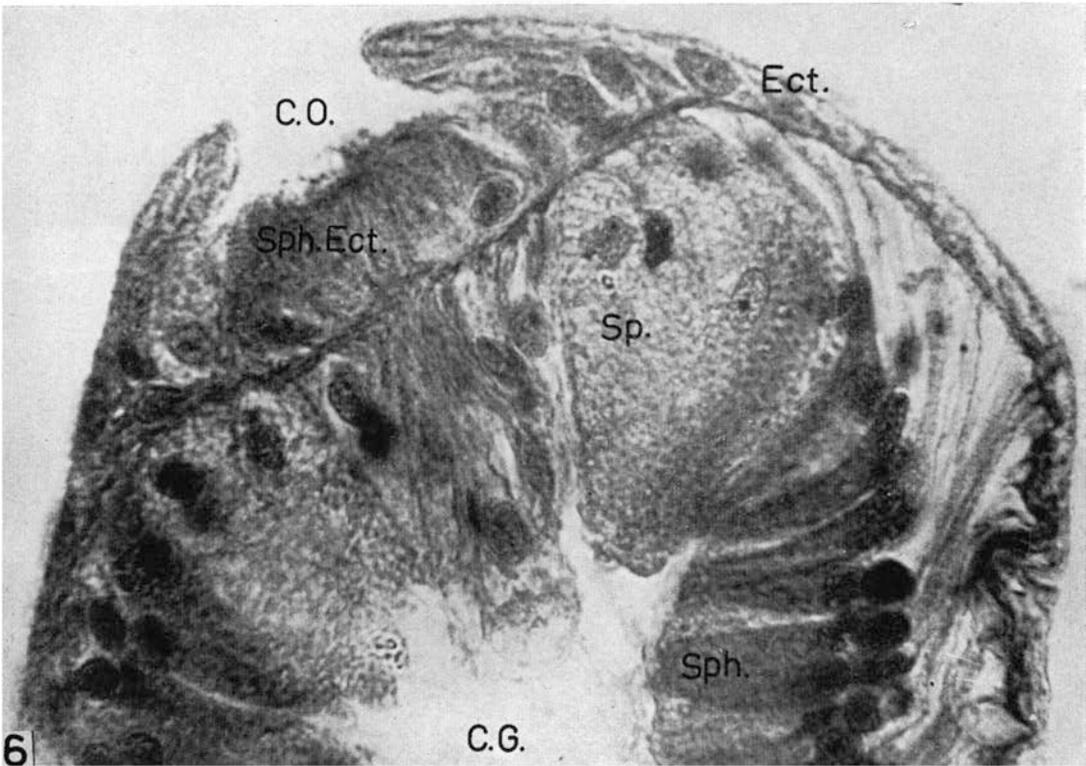
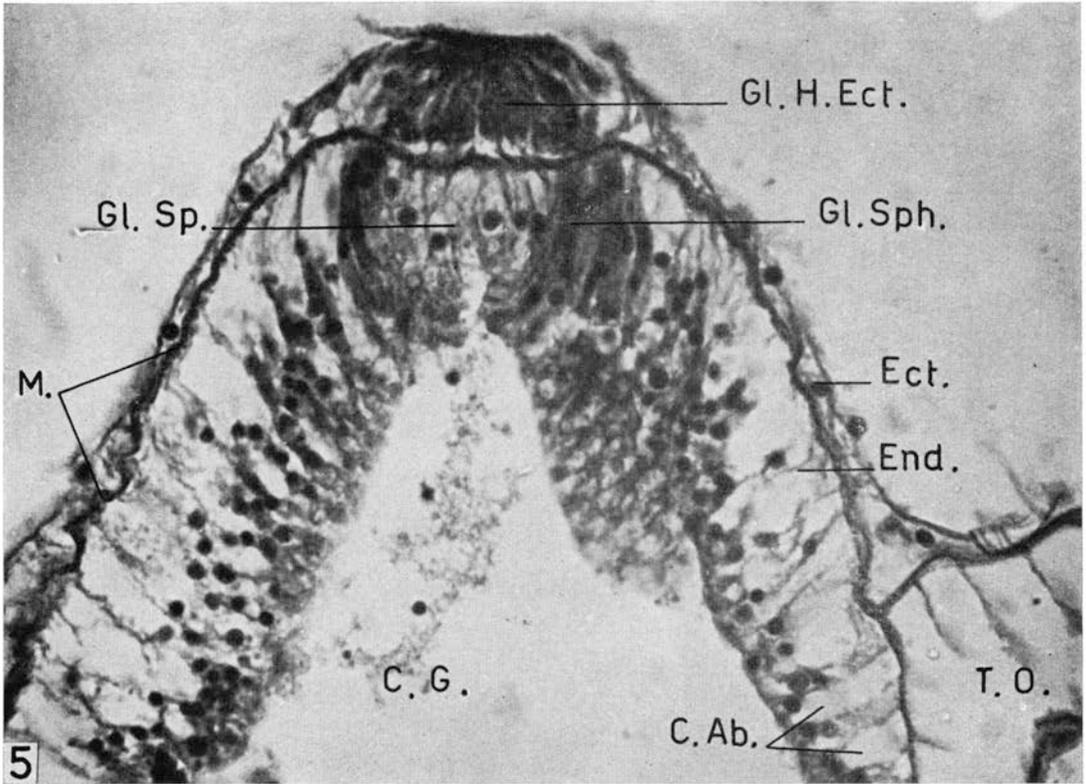
PLANCHE XVII

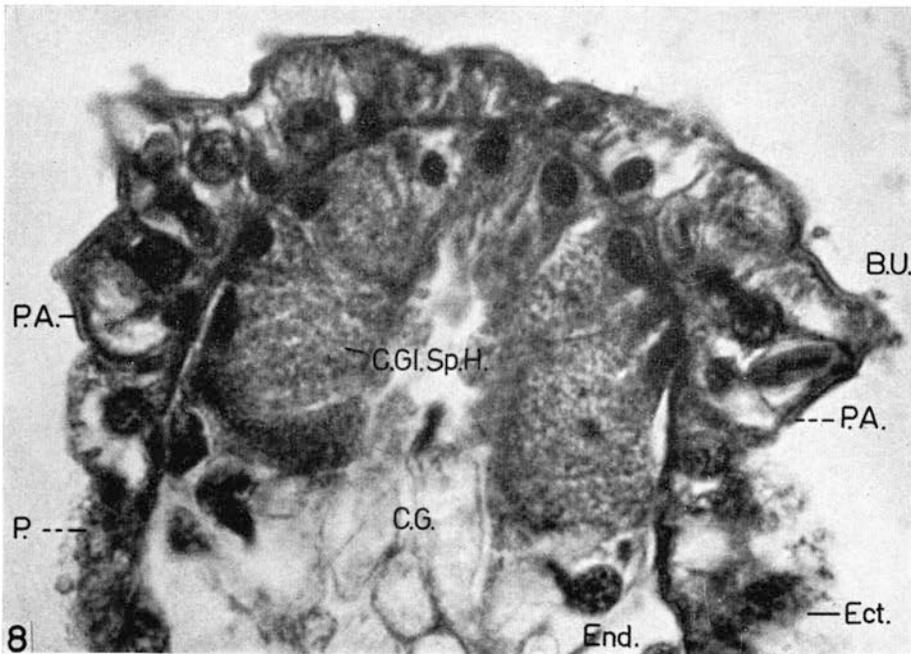
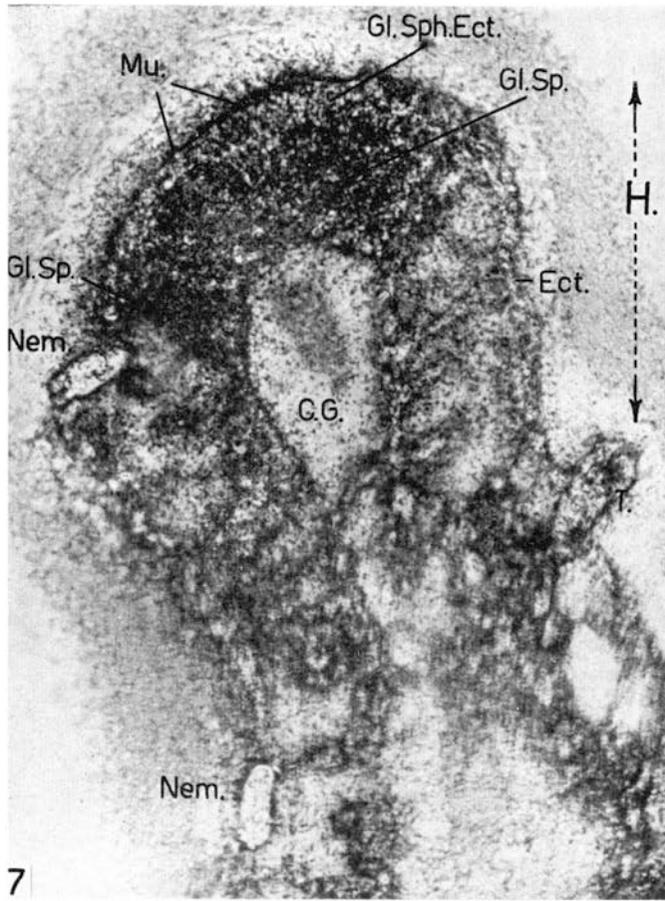
33. *Idem* après 26 heures.

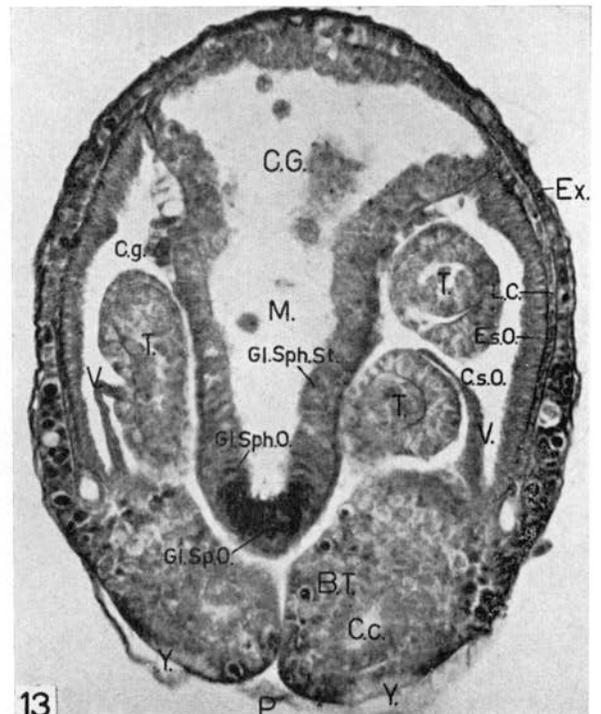
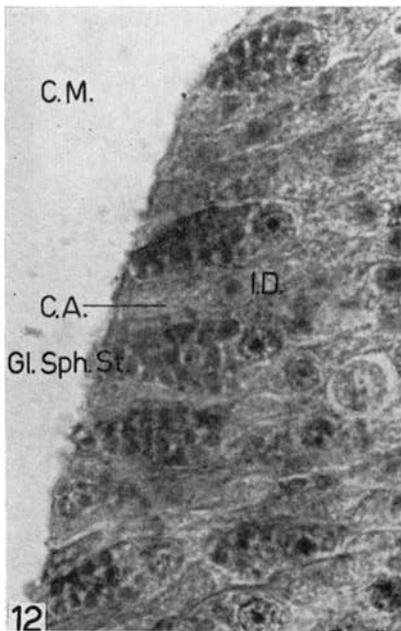
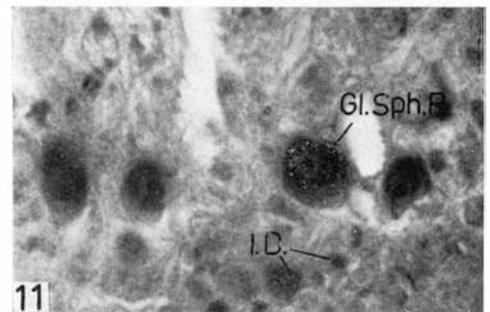
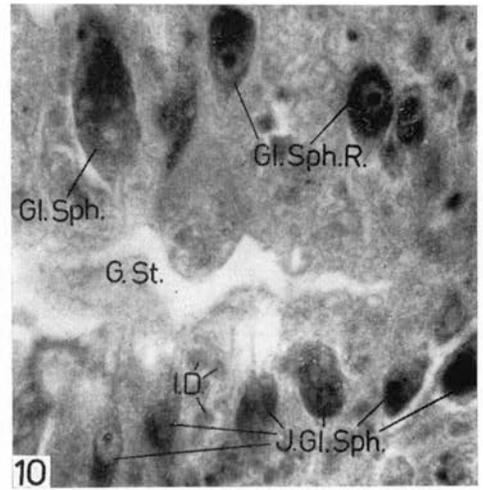
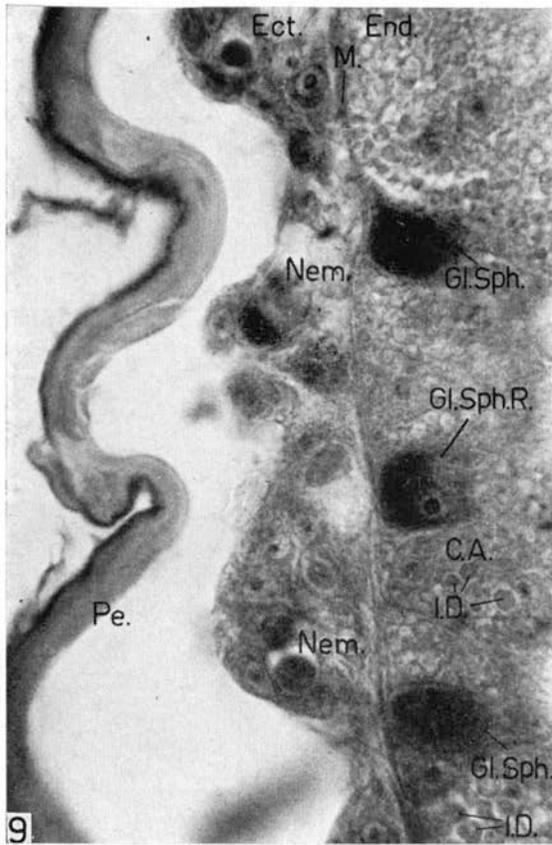
PLANCHE XVIII

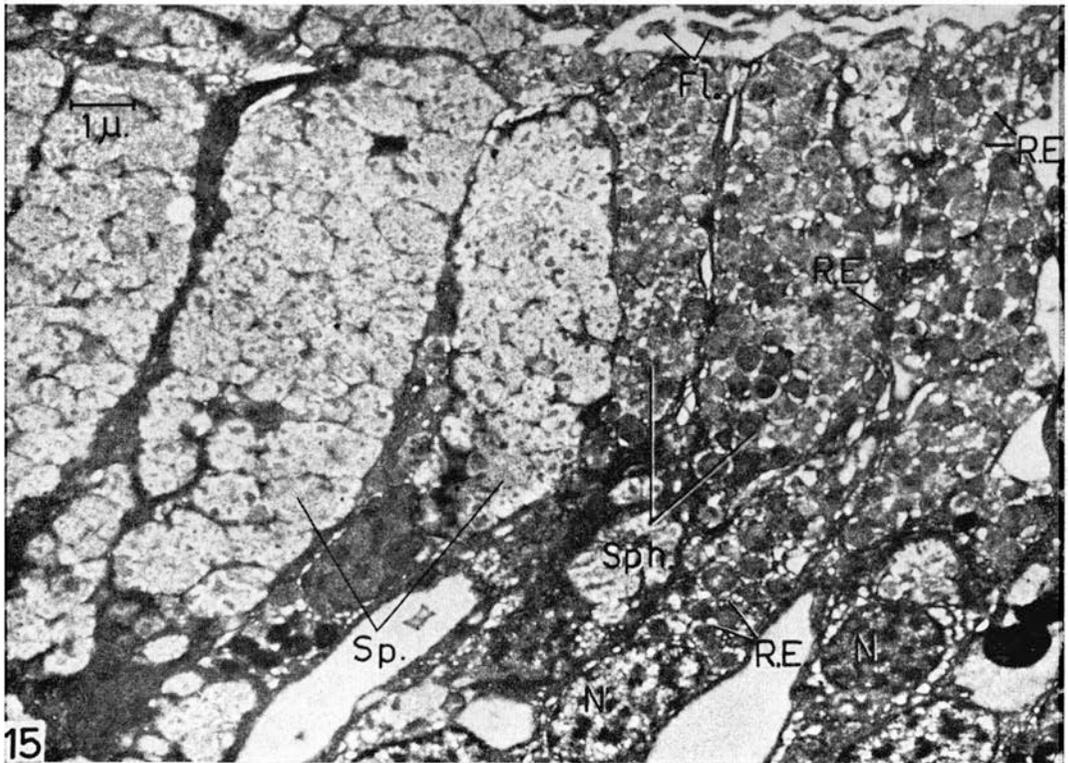
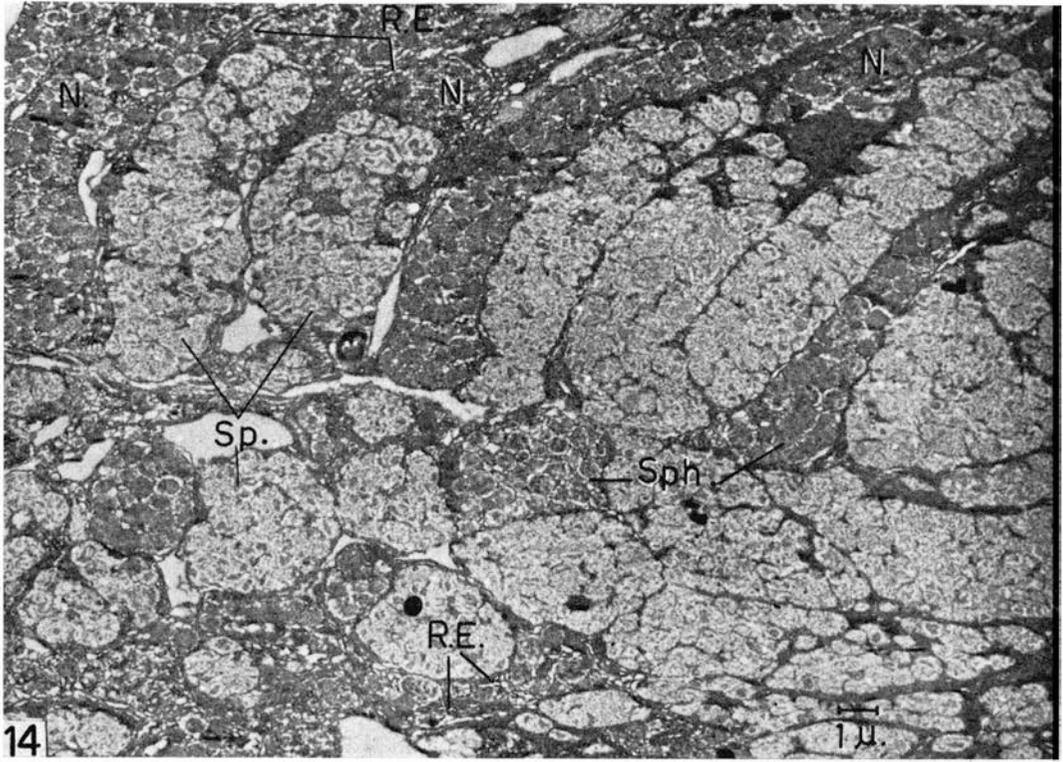
34. Digestion de la gélatine de plaques photographiques noircies par des gouttes de broyats de divers Hydraires, de trypsine, de chymotrypsine et de protéinase, additionnées ou non d'inhibiteurs, pH 7,8.
- 34-1. T = trypsine, TO = idem + ovomucoïde, TS = idem + « soybean trypsin inhibitor », TP = idem + inhibiteur pancréatique, TL = idem + « lima bean trypsin inhibitor ».
- 34-2. T,TO,TS idem 34-1, P. = protéinase, PO = idem + ovomucoïde, PS = idem + « soybean inhibitor », CL = extrait d'Hydranthes entiers de *Clava squamata*, CLO = idem + ovomucoïde, CLS = idem + « soybean inhibitor ».
- 34-3. T,TO,TS idem 34-1, CLH = extrait d'hypostomes de *Clava squamata*, CLHO = idem + ovomucoïde, CLHS = idem + « soybean inhibitor ».
- 34-4. H = extrait d'Hydranthes entiers de *Hydra pirardi*, HO = idem + ovomucoïde, HS = idem + « soybean inhibitor », HP = idem + inhibiteur pancréatique, HL = idem + « lima bean inhibitor ».
- 34-5. CYTCK = chymotrypsine + TPCK, CY = chymotrypsine, TTCK = trypsine + TPCK, T = Trypsine.
- 34-6. C = chymotrypsine, CO = idem + ovomucoïde, CS = idem + « soybean inhibitor », CP = idem + inhibiteur pancréatique, CL = idem + « lima bean inhibitor ».
- 34-7. T,TO,TS, idem 34-1, CLC = extrait de colonnes gastriques de *Clava squamata*, CLCO = idem + ovomucoïde, CLCS = idem + « soybean inhibitor ».
- 34-8. T = trypsine, TI = idem + DFP, C = chymotrypsine, CI = idem + DFP, H = extrait d'Hydranthes entiers de *Hydra pirardi*, HI = idem + DFP, CL = extrait d'Hydranthes entiers de *Clava squamata*, CLI = idem + DFP.
- 34-9. H = extrait d'Hydranthes entiers de *Hydra pirardi*, HSF = idem + sulfonyl-fluoride, HDC = idem + diphenyl-carbamyl-chloride, HS, HO, HP, HL, idem 34-4.
- 34-10. CO = extrait d'Hydranthes entiers de *Cordylophora caspia*, COTCK = idem + TPCK, H = extrait d'Hydranthes entiers de *Hydra pirardi*, HTCK = idem + TPCK.

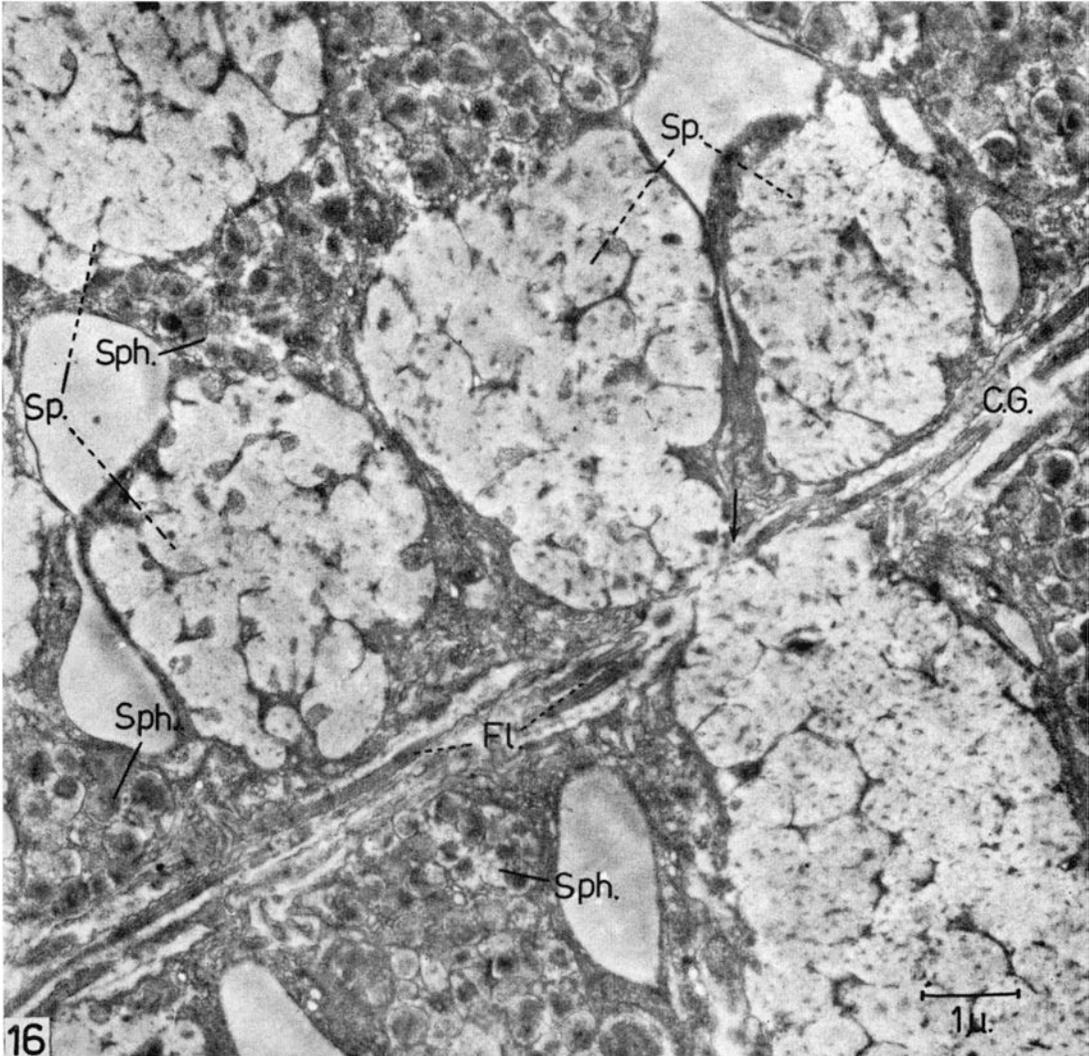




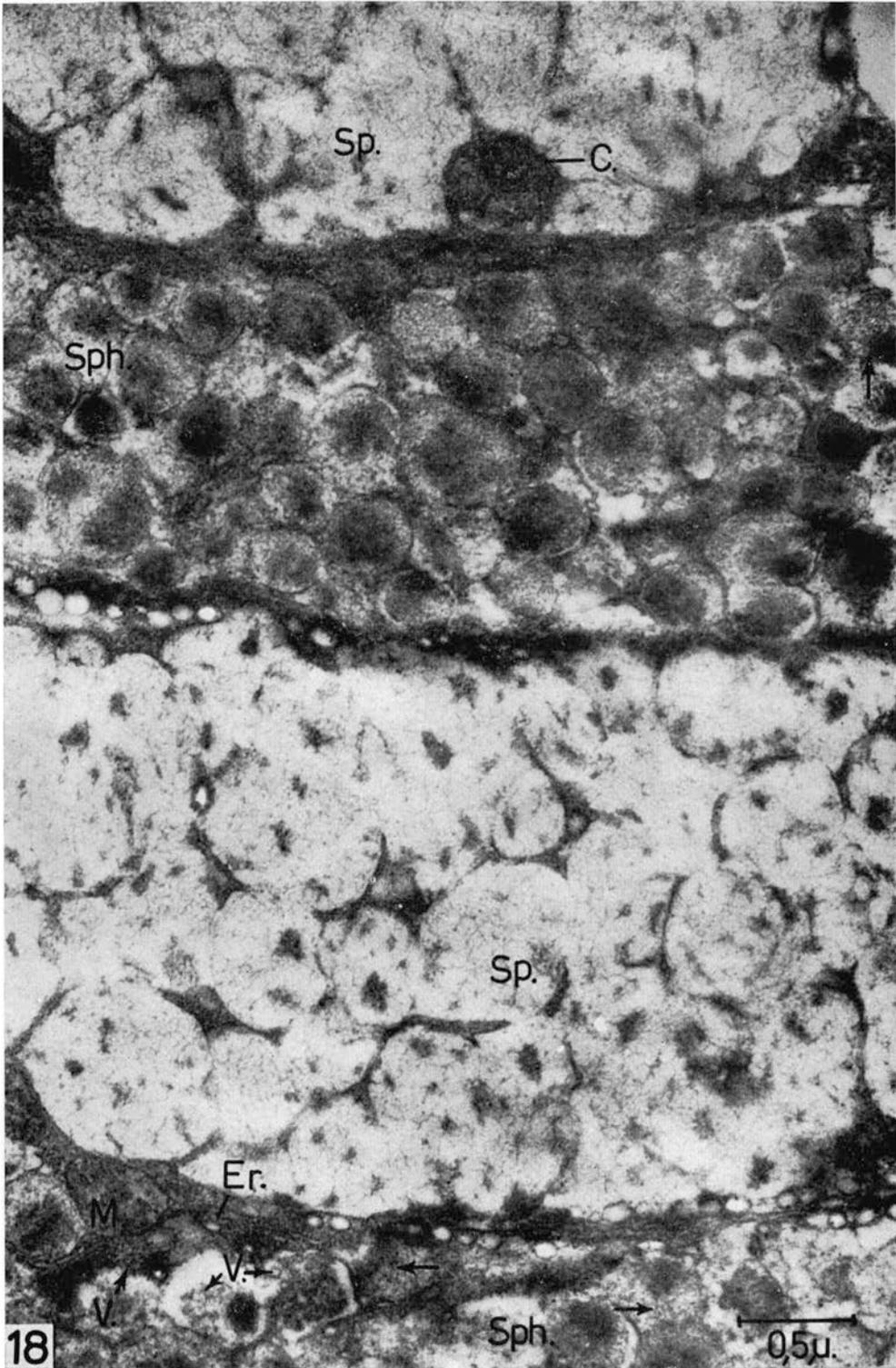


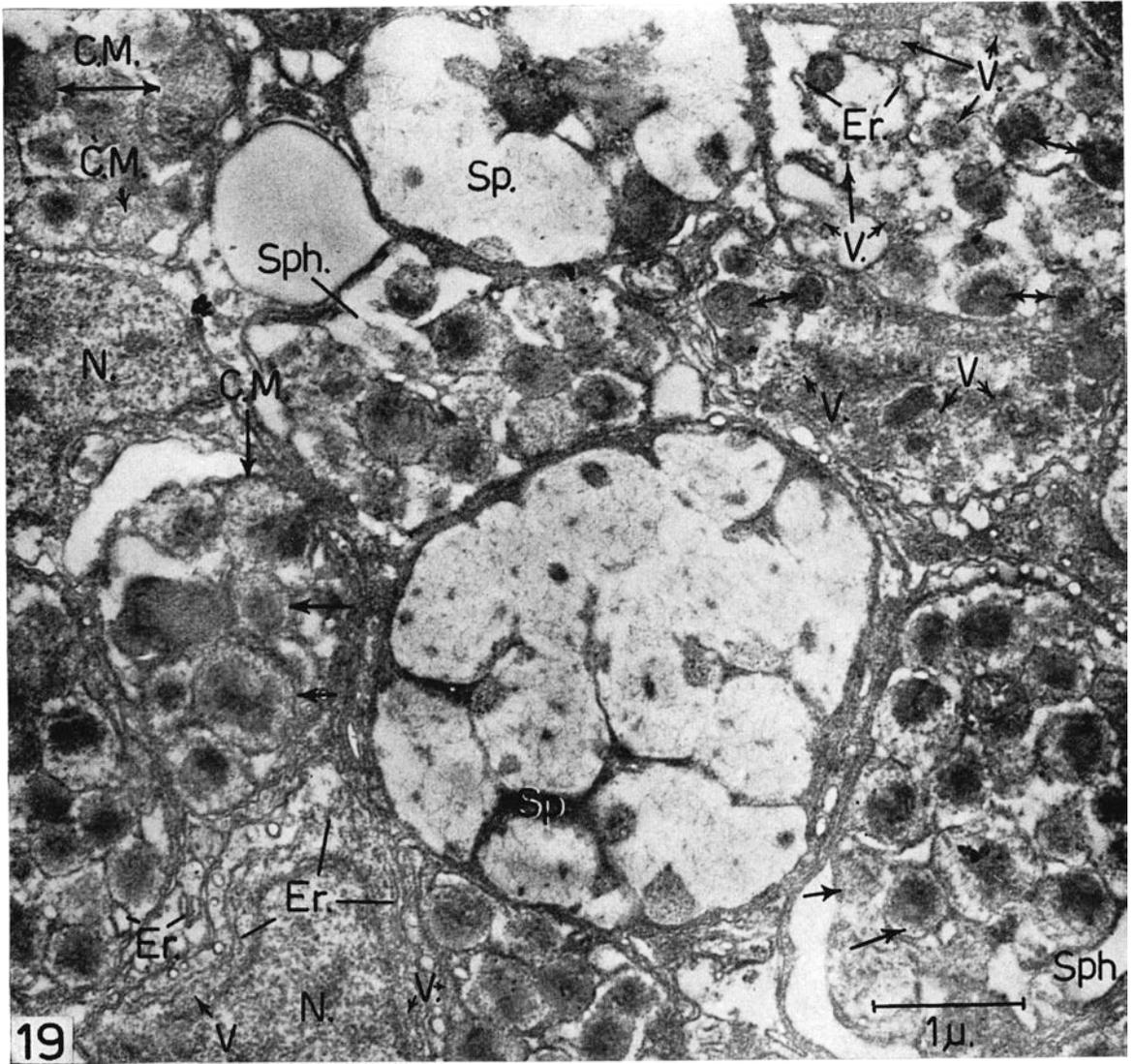


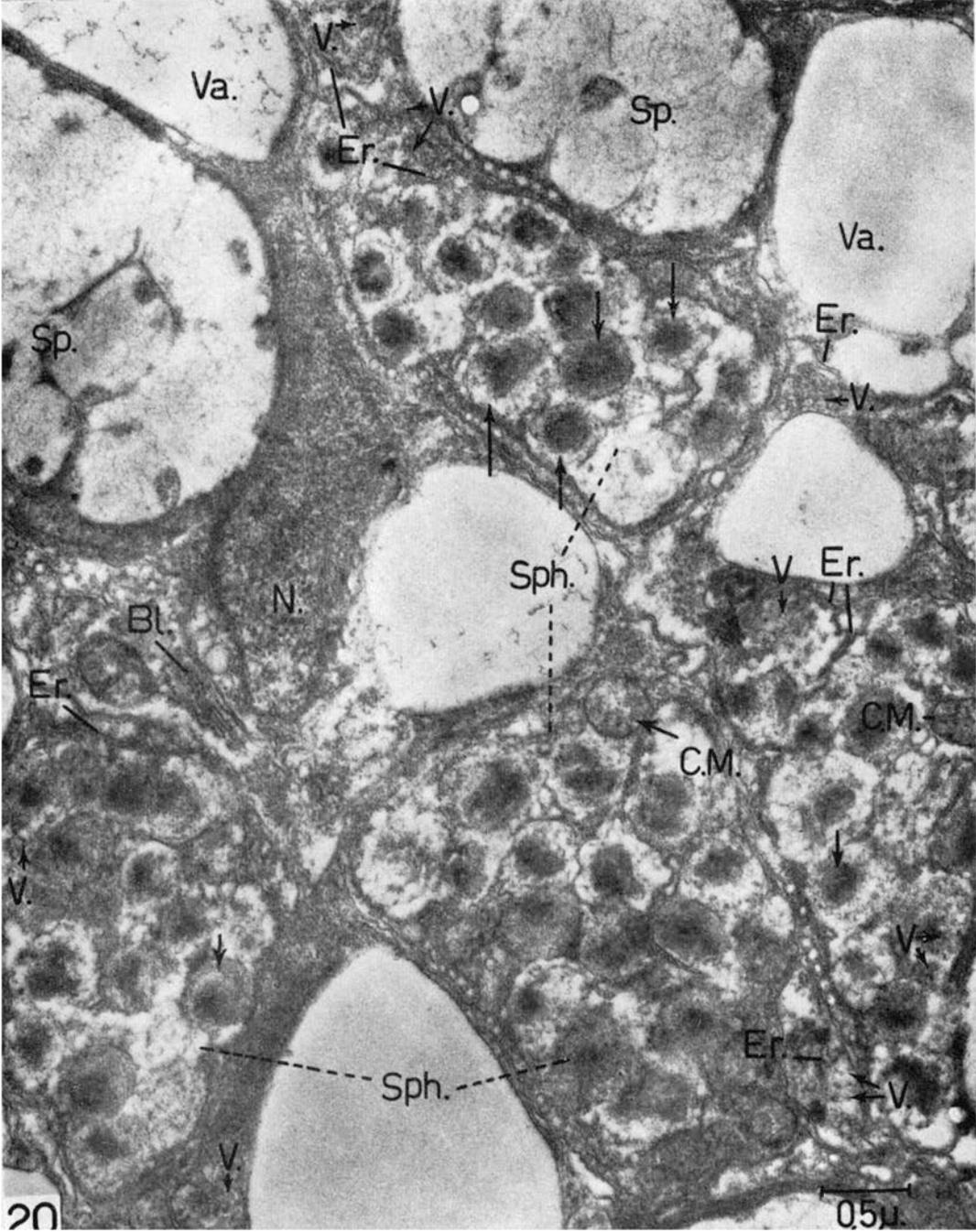


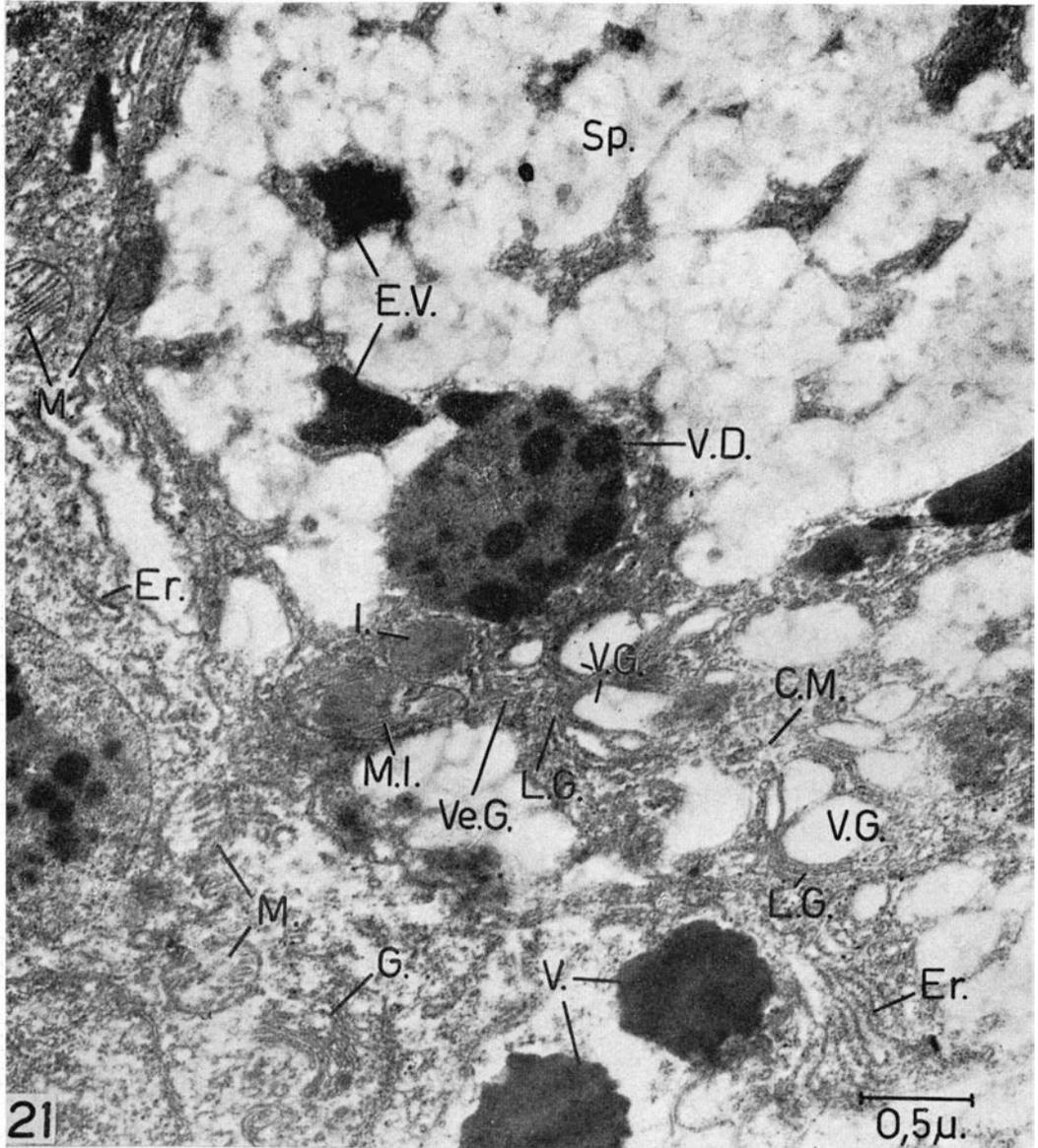


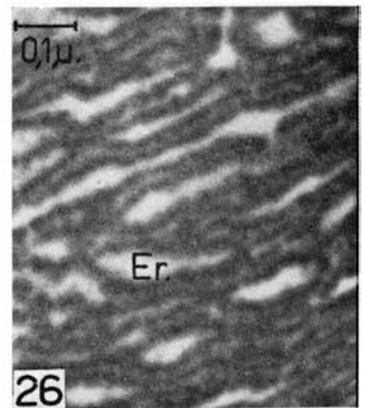
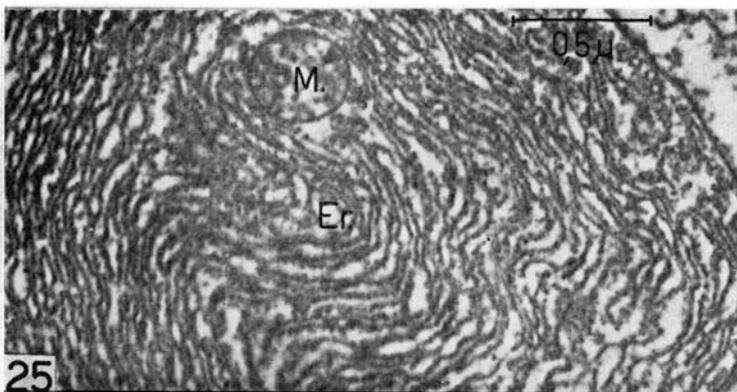
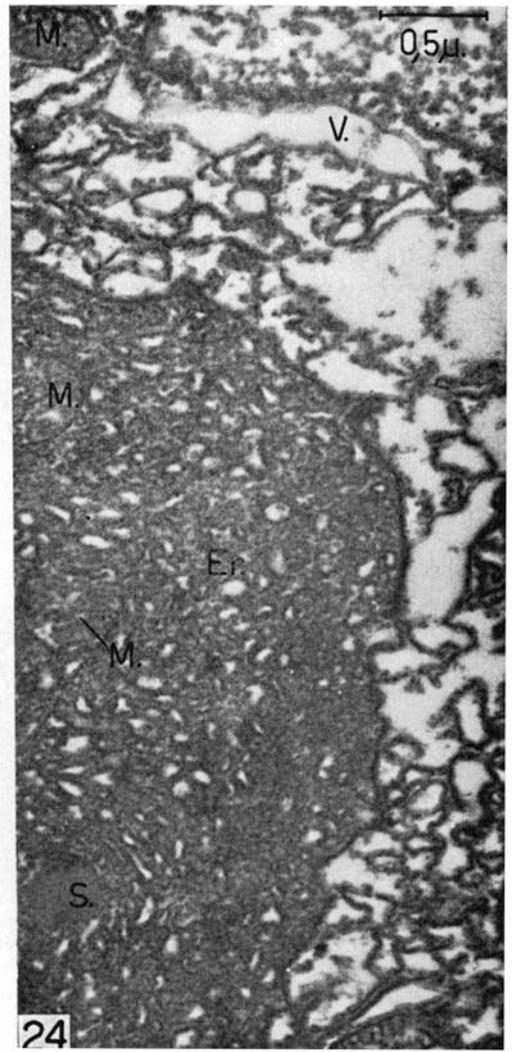
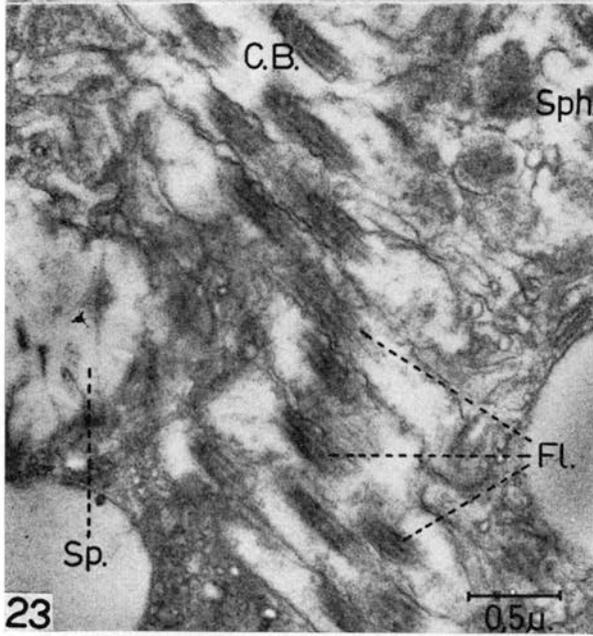
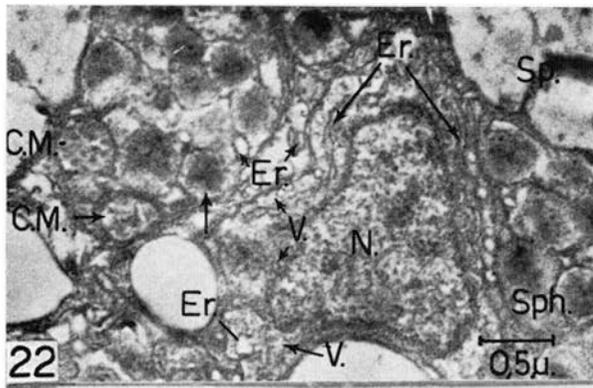


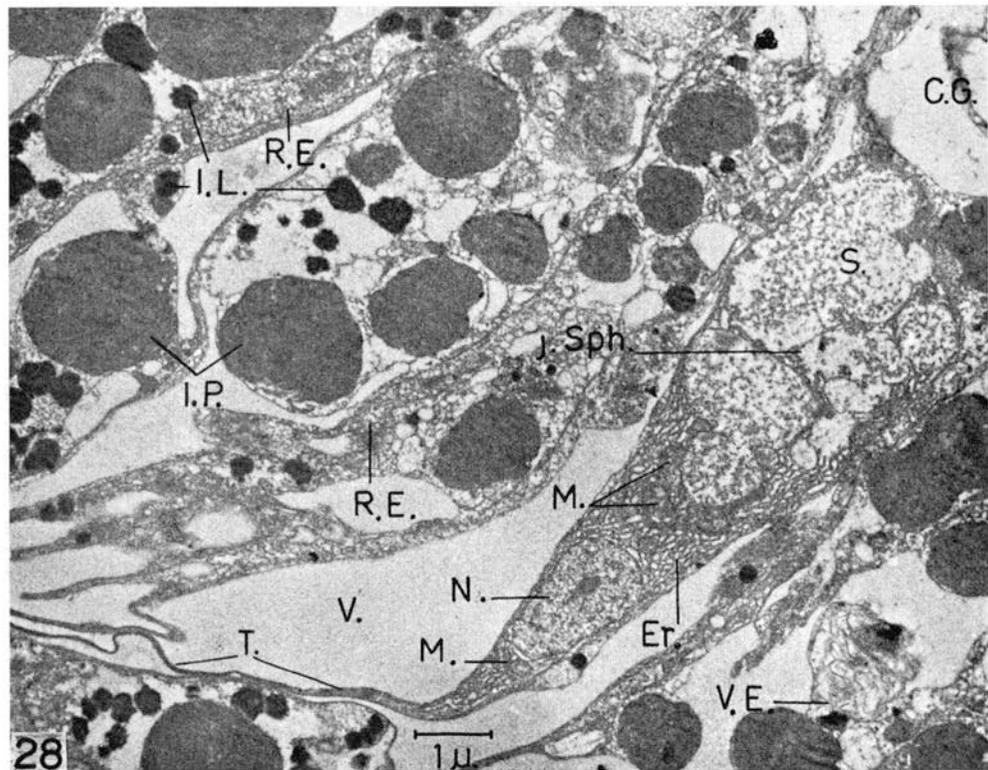
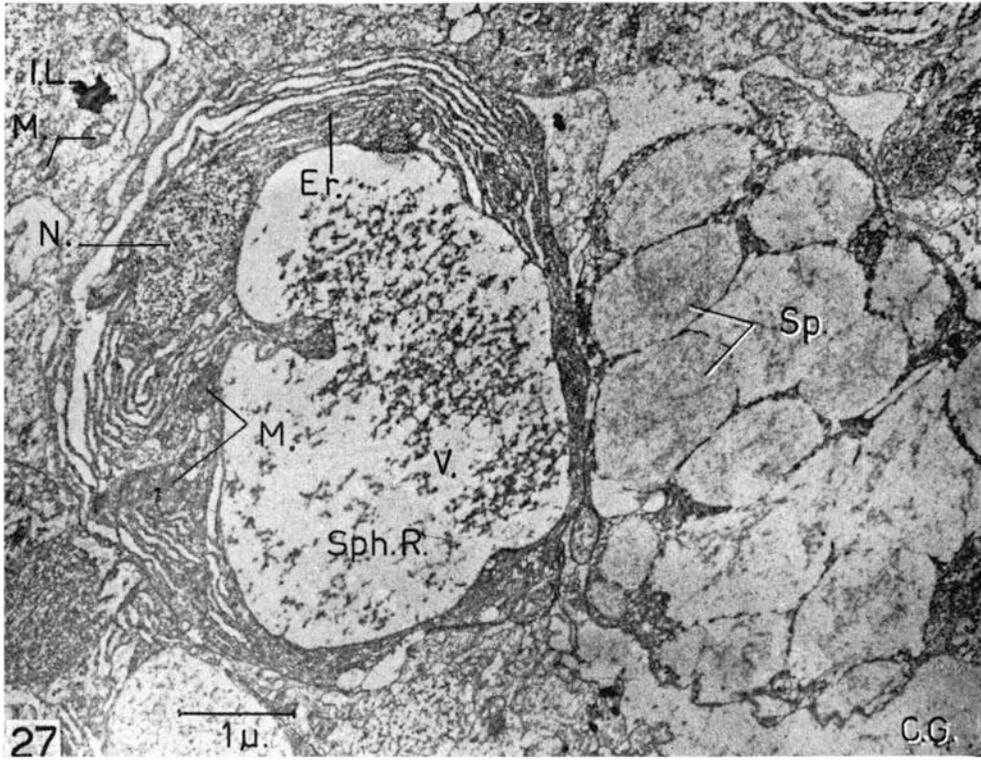


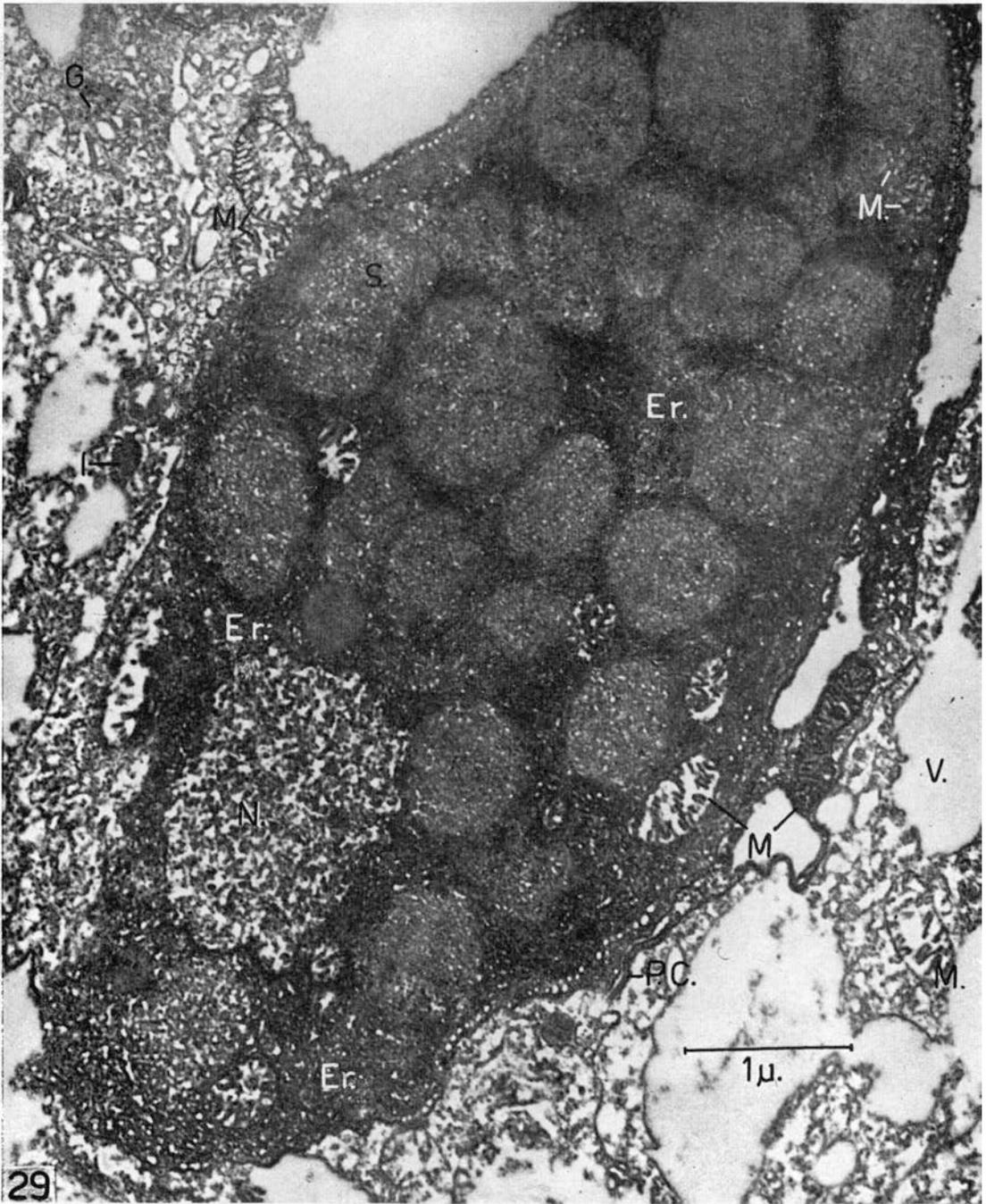


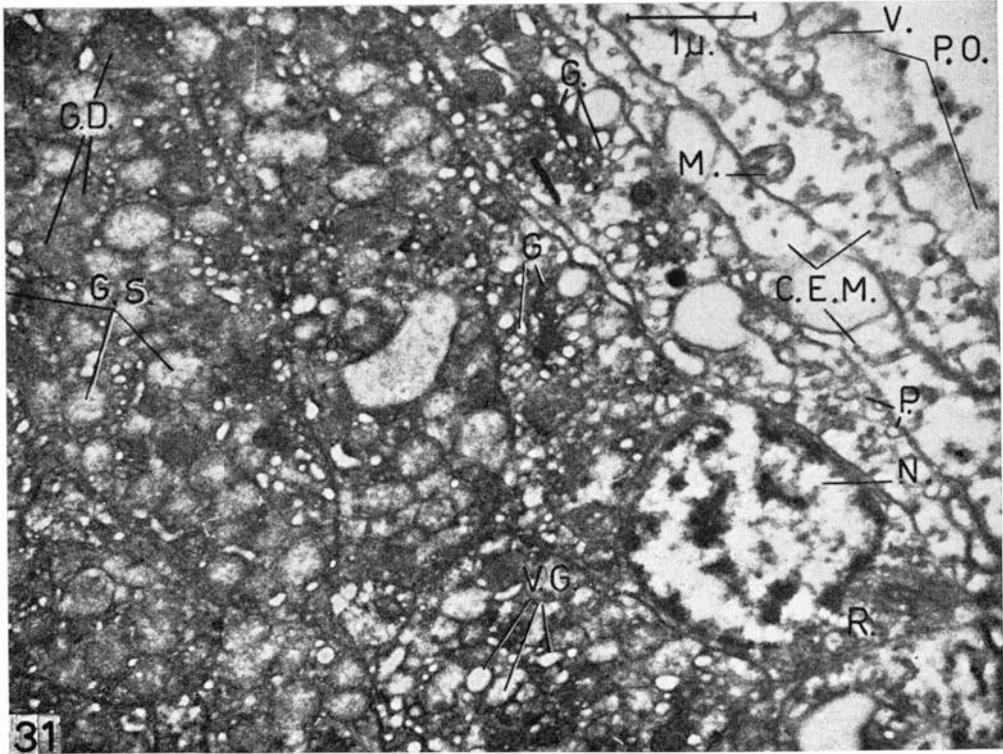
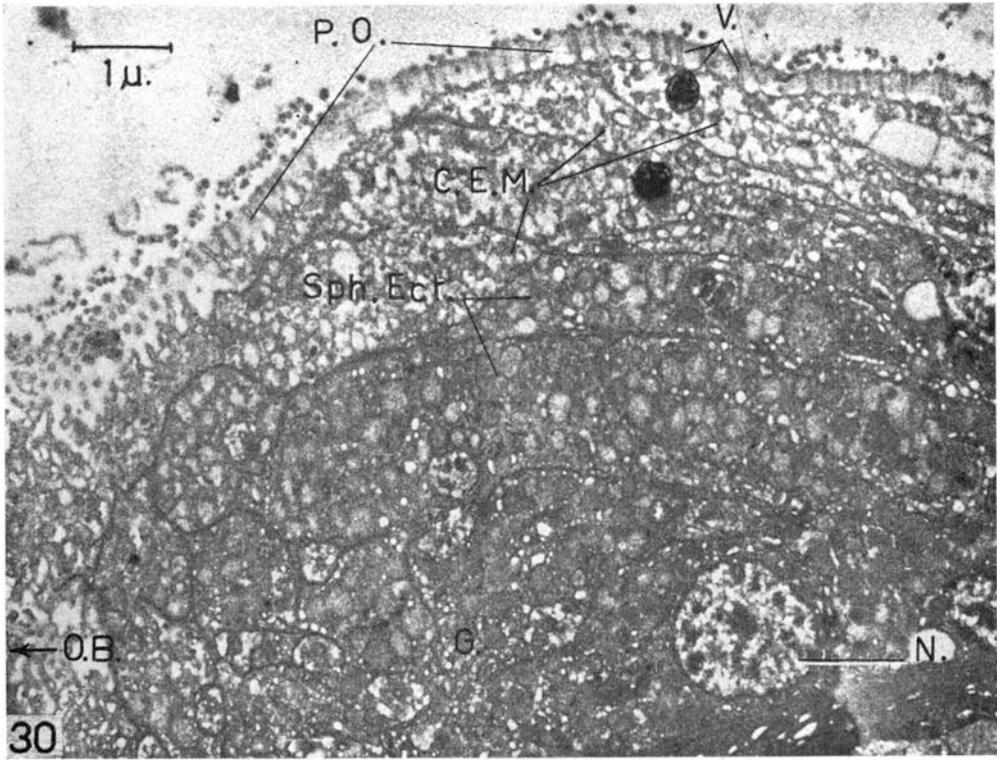




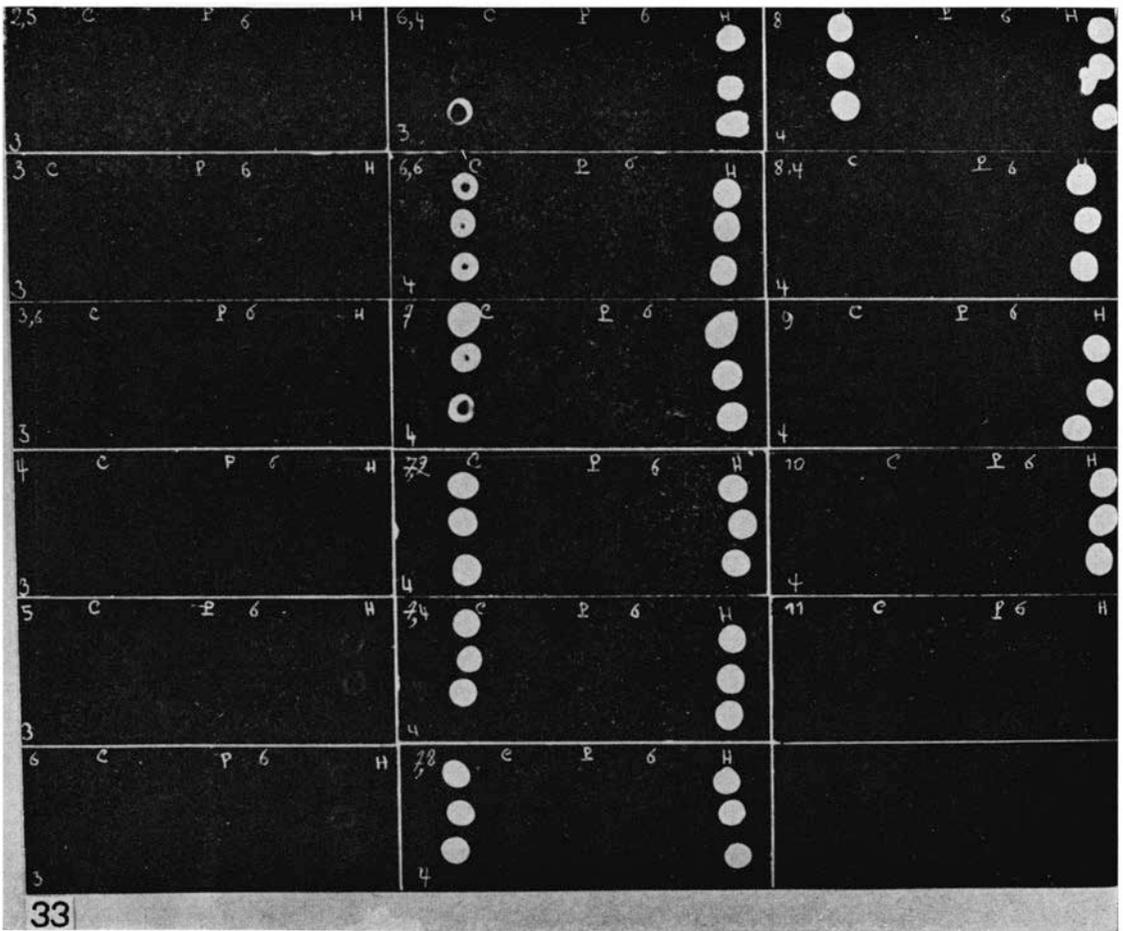








| | | |
|----------------------|----------------------|----------------------|
| 3,5 C P II H | 6,4 e P II H | 8 c P II H |
| 1 3 C P II H | 2 6,6 c P II H | 1 8,4 c P II H |
| 1 3,6 c P II H | 2 7 c P II H | 1 9 c P II H |
| 1 4 c P II H | 2 7,2 c P II H | 1 10 c P II H |
| 1 5 c P II H | 2 7,4 c P II H | 2 11 c P II H |
| 1 6 c P II H | 1 7,8 c P II H | |
| 2 | 1 | |
| 32 | | |



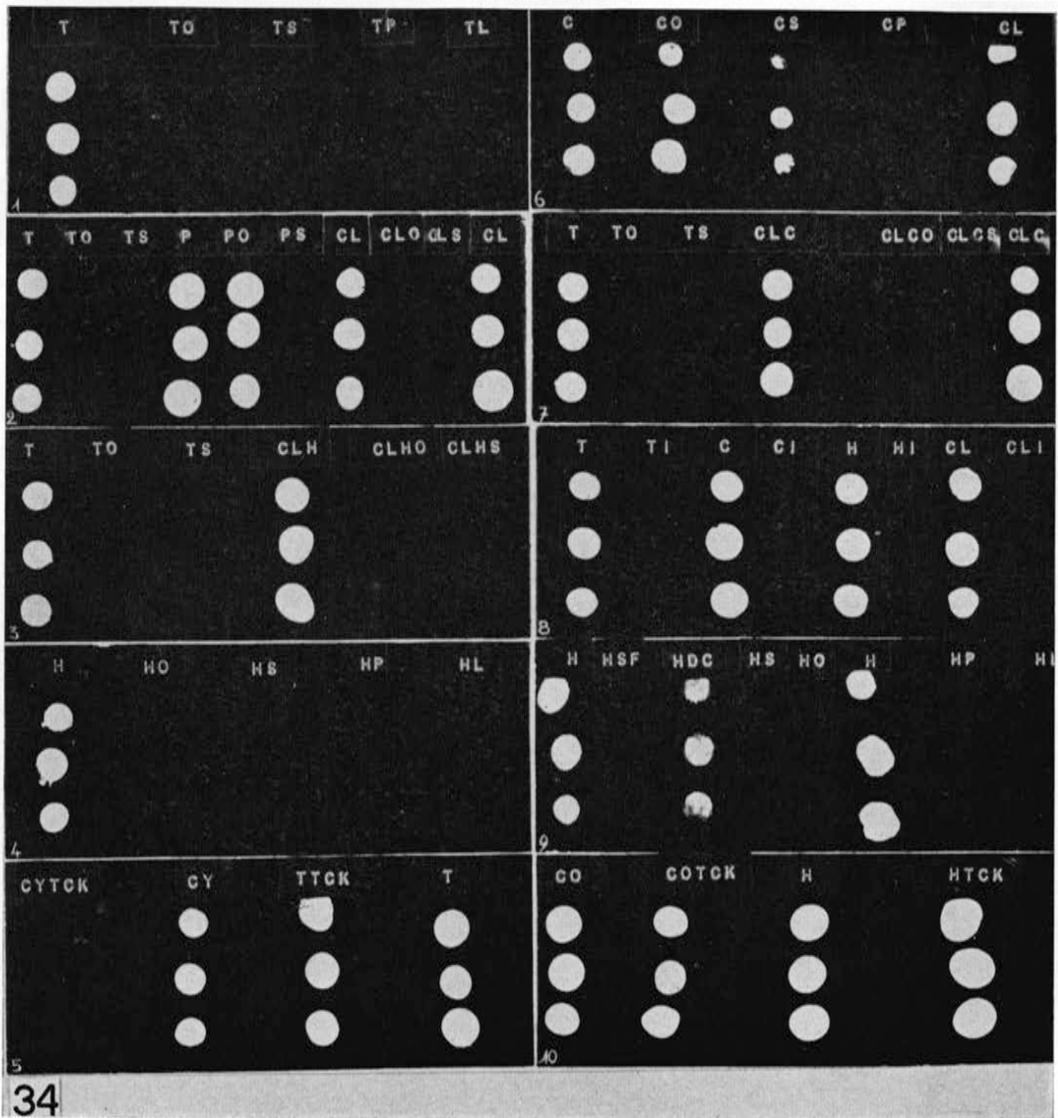


TABLEAU 1

| COLORATIONS | Cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques hypostomiales | Cellules glandulaires spumeuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques stomacales | Références |
|--|--|---|--|---|-----------------|
| 1. P.A.S. | ++ | +— (mailles+) | ++ | + à +— (mailles+) | 105 |
| 2. P.A.S. + acétylation | — | — | — | — | 105 |
| 3. P.A.S. + acétylation + saponification | ++ | +— (mailles—) | ++ | + à +— (mailles—) | 105 |
| 4. P.A.S. + dimédon | — | +— (mailles+) | — | +— (mailles+) | 105 |
| 5. P.A.S. + amylase | ++ | +— (mailles—) | ++ | +— (mailles—) | 70-105-106 |
| 6. P.A.S. + salive | ++ | +— (mailles—) | ++ | +— (mailles—) | 105 |
| 7. Acide périodique diamine (24 h) | brun foncé à pourpre brun | pourpre-noir | brun foncé | pourpre | 111-129-131 |
| 8. Phénylhydrazine + P.A.S. = P.A.P.S. | — | +— | — | +— | 129-135 141 |
| 9. P.A.S. + neuraminidase | ++ | +— | ++ | +— | 134-142 |
| 10. Réaction au Bial pour l'acide sialique | — | — | — | — | 122 |
| 11. Bleu Alcian pH 0,5 non oxydé + phloxine | rouge-franc | bleu-clair | rouge-franc | rouge-franc | 103-127 |
| 12. Bleu Alcian pH 1,5 non oxydé + phloxine | rouge-franc | bleu-turquoise ++ | rouge-franc | rouge-franc | 127 |
| 13. Bleu Alcian pH 2,6 non oxydé + phloxine | rouge-franc | bleu-turquoise +++ | mauve | bleu-mauve ou rouge-mauve | 110-118-119-124 |
| 14. Bleu Alcian pH 3 non oxydé + phloxine + méthylation | rouge-franc | rouge-franc | rouge-franc | rouge-franc | 105 |
| 15. Bleu Alcian pH 3 non oxydé + phloxine + méthylation + saponification | rouge-franc | légèrement bleu + | mauve | bleu-mauve ou rouge-mauve | 105-132 |
| 16. Bleu Alcian pH 2,6 non oxydé + phloxine + hyaluronidase | rouge-franc | bleu-turquoise | rouge-franc | rouge-franc | 70-106 |
| 17. Bleu Alcian pH 3 non oxydé + chlorantine f.R. | rouge-franc | bleu-turquoise | rouge-mauve | rouge-mauve ou bleu-mauve | 105 |
| 18. Bleu Alcian pH 2,6 non oxydé + P.A.S. | mauve-rouge | bleu-turquoise | bleu-mauve | rouge ou bleu | 110 |
| 19. Bleu Alcian pH 3 non oxydé + safranine O pH 2 | rouge-franc | bleu-turquoise | rouge-mauve | bleuâtre (mailles rouges) | 127 |
| 20. Bleu Alcian pH 3 non oxydé + jaune Alcian | jaune | bleu-vert | jaune-verdâtre | jaunâtre | 121 |

TABLEAU 2

| COLORATIONS | Cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques hypostomiales | Cellules glandulaires spumeuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques stomacales | Références |
|--|--|---|--|---|--------------------|
| 21. Bleu Alcian pH 3 non oxydé + phloxine + neuramidase | rouge-franc | bleu-turquoise | rouge-mauve | bleu-mauve ou rouge-mauve | 134-142 |
| 22. Jaune Alcian + Méthasol Fast Blue + pyronine | bleu (mailles rouges) | jaune | bleu-vert | bleu et rouge (mailles rouges) | 107 |
| 23. Extinction azur A | + à pH 5, — à pH 3 et aux pH inf. à 3 | + à pH 5 légèrement + à pH 3, — aux pH infér. à 3 | métachro- matique à pH 7, légér. + aux pH 5, — aux pH infér. à 5 | métachro- matique à pH 7, — aux pH infér. à 7 | 127 128 131 |
| 24. Extinction bleu de méthylène | — à pH 4 et aux pH inf. à 4 | + à pH 4, + à pH 3, très légèr. + à pH 2, — aux pH. infér. à 2 | — à pH 4 et aux pH infér. à 4 | — à pH 4 et aux pH infér. à 4 | 70-116 |
| 25. Aldéhyde fuchsine non oxydé | +— | + (mailles +) | ++ | — | 67 |
| 26. Aldéhyde fuchsine non oxydé + bleu Alcian non oxydé pH 3 | mauve clair | bleu-pourpre | bleu-mauve | bleu | 133 |
| 27. Capture du fer + hemalun + acide picrique | jaunâtre | bleu-prusse | bleu-vert | légèrement bleu | 110 |
| 28. Capture du fer + P.A.S. | rouge légèrement pourpre | bleu-prusse | pourpre bleuâtre | bleu légèrement mauve | 110-116 |
| 29. Bleu de toluidine pH 4 | bleu | pourpre-rouge | bleu (parfois légèrement pourpre) | bleu (parfois légèrement pourpre) | 70 105 |
| 30. Bleu de toluidine après acide sulfurique | légèrement pourpre | pourpre-rouge | légèrement pourpre | bleu | 70-105- 108-109 |
| 31. Bleu de toluidine après acide chromique | légèrement pourpre | pourpre-rouge | légèrement pourpre | bleu | 105 |
| 32. Bleu de toluidine + hyaluronidase | bleu | pourpre-rouge | bleu-mauve | bleu-mauve | 70-106 |
| 33. Bauer | +— | +— (mailles +) | +— | +— (mailles +) | 105 |
| 34. Bauer + amylase | — | +— (mailles—) | +— | +— (mailles—) | 105 |
| 35. Carmin de Best | +— | — (mailles +) | + | + (mailles +) | 106 |
| 36. Carmin de Best + amylase | +— | — (mailles—) | + | +— (mailles—) | 106 |
| 37. Mucicarmin | — | ++ | + (sauf chez Hydra) | — | 106 |
| 38. Brun Bismarck | + | — | ++ | +— à — | 106 |
| 39. Acriflavine | — | + | — | — | 137 |
| 40. Pyronine | ++ (mailles +) | — (mailles +—) | ++ (mailles +) | +— (mailles ++) | 105 |
| 41. Pyronine après ribonucléase | ++ (mailles—) | — (mailles—) | ++ (mailles—) | +— (mailles—) | 105 |

TABLEAU 3

| COLORATIONS | Cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques hypostomiales | Cellules glandulaires spumeuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques stomacales | Références |
|---|--|---|--|---|-----------------|
| 1. Bleu de bromophénol | + | — | + | + | 70 |
| 2. Benzidine tétrazotée | ++ | — | ++ | ++ | 70-116 |
| 3. Procédé de Deitch | + | — | ++ | + | 105 |
| 4. Benzoylation + bezidine tétrazotée | +— à — | — | + | +— | 116 |
| 5. Sakaguchi | ++ | — | ++ | ++ | 70-105 |
| 6. Xanthidrol | +— | — | + | + à +— | 70-116 |
| 7. Diméthylamino-benzaldéhyde | + | — | ++ | ++ | 70-84 91-105 |
| 8. Persulfate de potassium + diméthylaminobenzaldéhyde | — | — | — | — | 116 |
| 9. N-(1-naphtyl)éthylènediamine | + | — | ++ | ++ | 74-75-116 |
| 10. Millon | + | — | + | + | 70-105 |
| 11. Nitrosophénol | + | — | + | + | 85 |
| 12. Morel Sisley S. acide | + | — | + | + | 92-104-116 |
| 13. Dinitrofluorobenzène | + | — | + | + | 70-105-139 |
| 14. Ninhydrine-Schiff | + | — | ++ | ++ | 87-100-105-120 |
| 15. Alloxane-Schiff | + | — | ++ | ++ | 105 |
| 16. Chloramine T-Schiff | + | — | ++ | ++ | 105 |
| 17. Chloramine T-Schiff + acétylation | — | — | — | — à +— | 105 |
| 18. Chloramine T-Schiff + acétylation + saponification | +— | — | + | + | 105 |
| 19. Dihydroxy-dinaphtyl-disulfure | +— | — | ++ | + | 70-105-116 |
| 20. R.S.R. | +— à — | — | ++ | + | 70-105-116 |
| 21. Chèvremont et Frédéric | +— à — | — | ++ | (mailles ++) + ou — | 105-116 |
| 22. Chèvremont + blocage des groupes SH | — | — | — | — | 105-116 |
| 23. Chèvremont + blocage des groupes SH et réduction des SS en SH | +— à — | +— | ++ | +— | 105-116 |
| 24. Tétrazolium alcalin | + | — | ++ | + | 81-116 |
| 25. Acide performique bleu Alcian | +— à — | +— à — | ++ | +— à — | 116 |
| 26. Aldéhyde-fuchsine après oxydation | +— à — | — | ++ | +— à — | 105 |
| 27. Bleu Alcian après oxydation | — | — | ++ | +— à — | 105 |

TABLEAU 4

| COLORATIONS | Cellules glandulaires sphéruleuses ectodermiques hypostomiales | Cellules glandulaires spumeuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques hypostomiales ou orales | Cellules glandulaires sphéruleuses endodermiques stomacales | Références |
|--|---|---|--|---|-------------------------------------|
| 1. Phosphatase alcaline (Gomori) | + ou — | + ou — | ++ | ++ | 70-96-105-116 |
| 2. Phosphatase alcaline (méthode aux azoïques) | + ou — | + ou — | + | ++ | 70-76-96-116 |
| 3. Phosphatase acide (Gomori) | — | + ou — | + | +— | 70-97-116 |
| 4. Phosphatase acide (méthode aux azoïques) | + | + ou — | + | + | 70-76-116 |
| 5. Aliestérasés ou estérasés non spécifiques | — | — (mailles +) | — (mailles +) | + (mailles +) | 70-76-116-140 |
| 6. Lipases | — (mailles +) | — | — (mailles +) | +— (mailles +) | 105-116 |
| 7. Aminopeptidases | +— à — | — | + à +— | ++ | 76-77-78-79-112-113-114-115-117-136 |
| 8. γ Glutamyl transpeptidase | — | — | — | — | 69-86-88 |
| 9. Trypsine | — | — | + | +— | 86-89-90-95-98-99 |
| 10. Cathepsine C | — | — | — | — | 116 |
| 11. Protéases | — | — | pH 5 +—, pH 7,8 ++, pH 9 +— | pH 5 +—, pH 7,8 +, pH 9 +— | 68-123 |
| 12. Amylases | Réaction positive sur toute la surface des coupes, localisation impossible. | | | | 126 |
| 13. Soudan noir acétylé | — | — | — | — | 105 |
| 14. Soudan noir acétylé + pyridine | — | — | — | — | 105 |
| 15. Luxol Fast Blue | bleu-mauve | rouge | rouge | rouge-mauve | 106 |
| 16. Schmorl | — | — | ++ | ++ | 116 |
| 17. Chrome-alun hématoxyline | — | — | ++ | ++ | 116 |