

ÉTUDE COMPARATIVE DE LA MÉSOGLÉE DES CNIDAIRES

par

J. Bouillon et G. Coppis

Laboratoire de Zoologie, Université Libre de Bruxelles.

Résumé

Nous avons entrepris l'étude de la mésoglée des Cnidaires d'un point de vue comparatif à l'aide des techniques histochimiques et de la microscopie électronique.

Les techniques histochimiques utilisées mettent en évidence des fibres collagènes dans la mésoglée de *Vellela* (Siphoméduse) et de *Millepora* (Hydrozoaires coloniaux).

Chez d'autres formes telles que *Cladonema radiation* (Anthoméduse), *Gonionemus vertens* (Limnoméduse), *Rhizostoma pulmo* (Scyphoméduse) et *Cerianthus membranaceus* (Anthozoaire), ces méthodes montrent la présence de deux types de fibres dans la mésoglée.

Des coupes ultrafines de la mésoglée de *Cladonema radiatum* et de *Gonionemus vertens* observées au microscope électronique montrent que le collagène se présente sous la forme d'un feutrage plus ou moins serré de fibres de diamètre réduit.

Les autres fibres, plus épaisses, ramifiées et ondulées ont l'aspect ultrastructural de fibres élastiques. Elles sont identifiées comme étant des fibres oxytalanées.

La mésoglée est une lamelle de soutien qui sépare les épithéliums ectodermiques et endodermiques chez les Cnidaires. Cette lamelle mésogléenne est particulièrement bien développée chez les méduses, les Siphonophores et les Anthozoaires où elle constitue une partie importante du volume de l'animal. Par sa composition, elle présente de nombreuses analogies avec les tissus conjonctifs dont elle ne serait peut-être qu'une forme primitive.

La mésoglée des Cnidaires a été étudiée par de nombreux chercheurs mais les résultats obtenus sont imprécis, incomplets et, le plus souvent, contradictoires. Aussi nous sommes-nous attachés à mieux définir sa nature et sa structure en réalisant une étude comparative chez différents groupes de Cnidaires. L'approche du problème a été réalisée par les voies histochimiques et au moyen de techniques de la microscopie électronique.

I. - DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

En général, la mésoglée est anhiste; on note cependant deux exceptions : l'une chez la plupart des Scyphoméduses, dont la mésoglée renferme des cellules amiboïdes, l'autre chez quelques espèces d'Anthozoaires, où elle enclôt des cellules étoilées.

La fonction de ces cellules n'a pas encore été établie. Elles baignent dans une matrice extracellulaire qui constitue la quasi-totalité de la masse mésogléenne.

L'eau

La mésoglée des Cnidaires contient une forte teneur en eau : évaluée à 95 p. 100 chez les méduses, elle est plus faible chez les formes polypes.

Krukenberg (1880) trouve que les méduses *Rhizostoma*, *Aurelia*, *Chrysaora* (Scyphoméduses) renferment de 95 à 97 p. 100 d'eau. Ces chiffres se rapportent aux méduses entières.

La mésoglée de *Cassiopea*, étudiée par Hatai (1917) recèle 94,6 p. 100 d'eau alors que la fraction cellulaire de la même méduse en contient 93,8 p. 100.

Thill (1937) trouve un pourcentage plus élevé : 98 p. 100 (pour la mésoglée), alors que Lowndes (1942) arrive à 95,56 p. 100 pour la méduse *Aurelia*.

De nombreux auteurs donnent des chiffres très voisins pour la concentration aqueuse de la mésoglée de différentes méduses; elle est dans tous les cas supérieure à 94 p. 100. (Hyman, 1938, 1940; Dunham, 1942; Ookawa, 1952; Bouillon et Vandermeersche, 1956).

De toute façon, la partie non aqueuse de la mésoglée se présente toujours sous des concentrations très faibles : Chapman (1953 a) l'estime à 3,4 p. 100 chez la méduse *Chrysaora*; elle est formée principalement de sels auxquels s'ajoute une fraction organique ne dépassant pas 0,8 p. 100. Ces derniers résultats concordent avec ceux de Robertson (1939). Enfin, Hyman (1940) trouve chez *Aequorea* 96,45 p. 100 d'eau, 2,70 p. 100 de sels et 0,85 p. 100 de matières organiques.

La fraction organique de la mésoglée est représentée par des fibres et par une substance interfibrillaire.

Les fibres

Les fibres et la substance interfibrillaire se trouvent dans la mésoglée de tous les Cnidaires, polypes et méduses. La présence de ces fibres a été démontrée, chez les polypes, notamment par Hertwig (1879), Stephenson (1928), Holmes (1950) et, chez les méduses, par Mayer (1910), Alvarado (1923), Chapman (1953 a et b).

Chapman (1953, 1959, 1966) estime que toutes les fibres observées sont constituées par du collagène. Par contre, Bouillon et Vandermeersche (1956, 1959) estiment qu'il existe deux types distincts de fibres, composés l'un de collagène, l'autre d'une substance élastique (probablement de l'élastine) et précisent, en outre, que ces fibres sont associées à une substance fondamentale de nature encore indéterminée.

On peut considérer que la découverte de fibres collagènes chez les Cnidaires revient à Bell (1939) qui décela, par la méthode de la diffraction des rayons X, la présence, dans la mésoglée des méduses, d'une substance dont le diagramme de diffraction est semblable à celui des fibres du groupe collagène (gélatine, byssus, cornéine, spongine).

Des observations analogues sont faites par Astbury (1940), Champetier et Fauré-Fremiet (1948), Marks, Bear et Blake (1949) et corroborées par Chapman (1953 a et b) sur la base d'études portant sur les méduses *Aequorea*, *Aurelia*, *Chrysaora* et sur l'Anthozoaire *Calliactis parasitica*.

La présence de collagène est encore confirmée par les observations suivantes :

— Grimstone, Horne, Pantin et Robson (1958) : étude au microscope électronique de la périodicité (220-250 Å) des striations des fibres chez *Metridium senile*;

— Leghissa et Mazzi (1959), par des techniques histochimiques, l'observation en lumière polarisée et en contraste de phase, concluent que les fibres mésogléennes de *Calliactis parasitica* présentent toutes les caractéristiques du collagène.

téristiques morphologiques, physiques et chimiques du collagène des Métazoaires supérieurs;

- Batham (1960) : étude au microscope électronique de *Metridium canum* — période de 420-640 Å dans les striations ;
- Leghissa et Quaglia (1965) : la microscopie électronique décèle une striation périodique (± 120 Å) dans les fibres de l'anémone de mer *Actinia equina*;
- Mookerjee et Chakravarty (1966) observent des faisceaux de fibres collagènes chez *Hydra vulgaris orientalis* et les déterminent au moyen de l'histo chimie;
- Nordwig et Hayduk (1967) : identité du collagène provenant de la mésoglée d'*Actinia equina* et de celui extrait des tissus cutanés d'un veau : un examen au microscope électronique, après isolement et segmentation des fibres, montre que les striations de l'un et de l'autre se correspondent presque identiquement ;
- Davis et Haynes (1968), l'étude au microscope électronique de quatre espèces d'Hydres ayant révélé l'existence de deux types de fibres présentant des striations périodiques (± 80 Å et 300 Å), concluent à la présence de collagène.

Il est à remarquer que la plupart des chercheurs cités ci-dessus rejoignent l'opinion de Chapman selon laquelle les fibres mésogléennes seraient composées exclusivement de collagène, à l'exclusion de toute substance analogue à l'élastine.

Hausman et Burnett (1969) ont une opinion moins tranchée. Des tests enzymatiques leur révèlent la présence d'un type de fibres digéré indifféremment par la collagénase et par l'élastase. Ils décèlent, en outre, dans ce qu'ils appellent la « gelée » (« gel ») un composant collagénique, digéré uniquement par la collagénase.

D'autre part, l'existence de fibres élastiques distinctes des fibres collagènes, constatée par Bouillon et Vandermeersche (1956) et Bouillon (1959) est positivement confirmée par les observations suivantes.

Rudall (1956) (1), étudiant la diffraction des rayons X dans des spécimens de mésoglée envoyés par Mackie, établit une distinction très nette entre les régions non fibreuses des échantillons où le collagène est présent en abondance et les régions où la structure fibreuse est très dense : dans ces dernières, le collagène n'existe qu'à l'état de traces mais une autre substance que Rudall n'a pas pu définir est incontestablement présente.

En appliquant la méthode de diffraction des rayons X à des fibres isolées de la mésoglée des méduses *Limnocoñida*, *Pelagia* et *Aurelia*, Bouillon et Vandermeersche (1956) trouvent, non pas des interférences typiques du collagène, mais un roentgenogramme correspondant aux caractères d'une substance amorphe telle que l'élastine. Cette interprétation semble être confirmée par des essais de colorations histo chimiques (orceïne de Rubens Duval, Weigert pour l'élastine, fuchsine paraldéhyde).

D'autres constatations ont amené Bouillon et Vandermeersche à conclure qu'on est en présence d'élastine. Ces fibres :

- sont anastomosées et ramifiées, caractères propres aux fibres élastiques et que ne présentent jamais les fibres collagènes;
- ne se contractent pas sous l'influence de la chaleur comme le feraient des fibres collagènes;
- ne montrent pas la structure périodique visible en microscopie électronique sur les fibres collagènes.

Une série de travaux ultérieurs vont confirmer l'existence de ce type d'élément :

- Elder (1966 a) observe des fibres élastiques qui parcourent la mésoglée de la Stauroméduse *Haliclystus auriculá* (microscopie électronique);
- Smith et Elder (1967) trouvent dans la mésoglée de la Stauroméduse *Crater olophus convolvulus*, d'une part un réseau tridimensionnel de fibres collagènes, d'autre part des fibres élastiques d'aspect arborescent;
- Elden et Owen (1967) décèlent la présence d'élastine chez *Lucernaria* et *Pelagia* (Scyphoméduses) (digestion par l'élastase après oxydation permanganique);

(1) In Picken, L.E.R., 1960.

— Mackie et Mackie (1967), dans l'étude très complète d'un Siphonophore (*Hippopodius hippopodius*), menée successivement par les méthodes de l'histochemie, du microscope électronique et de la diffraction des rayons X, concluent formellement à deux types distincts de fibres, l'un composé de collagène (fines fibrilles dispersées), l'autre identifié comme de l'élastine (fibres en faisceaux épais).

En comparant les observations de Chapman et celles de Bouillon, Arai (1969) remarque qu'en effet le premier, ayant travaillé sans oxydation préalable, concluait à l'absence d'élastine, tandis que le second décelait une substance, différente du collagène, qui se colore comme de l'élastine après oxydation. De même, les observations de Leghissa et Mazzi, négatives pour l'élastine (voir ci-dessus) avaient été faites par la méthode de Gomori à l'aldéhyde fuchsine, alors que Bouillon avait utilisé la modification de cette méthode par Gabe (oxydation préalable, Gabe, 1953).

En utilisant, sur *Pachycerianthus torrei*, la méthode de Gabe et celle du Spirit Blue (selon Elder et Owen, 1967) — chaque fois avec oxydation préalable — Arai conclut formellement à la présence de fibres présentant les affinités tinctoriales de l'élastine et qu'elle appelle fibres « élastiques ».

Arai et Karakashian (1973) publient des photographies de ces fibres prises au microscope électronique. Elles se présentent sous la forme de faisceaux de fibrilles dont le diamètre est compris entre 150 et 230 Å. Elles sont parfois anastomosées et semblent s'épaissir irrégulièrement (beaded).

Chapman semble d'autre part avoir été influencé dans son raisonnement initial par le fait qu'on n'avait jamais trouvé d'élastine chez les Invertébrés. Mais depuis lors — outre les observations déjà citées — sa présence a été démontrée, notamment par Wetekamp (1915), Julien, Cardot et Ripplinger (1957-1958) chez les Mollusques, par Boissezon (1930), Krumbach (1935), Nutting (1951), Mabilot (1954, 1955), Lacombe (1970) chez les Arthropodes. Elder (1966b, 1973) et Elder *et al.* (1967) montrent l'existence de fibres du type élastine dans les phylums et subphylums suivants : Cnidaires, Cténophores, Némertes, Annélides, Siponculiens, Aschelminthes, Mollusques, Arthropodes, Onychophores, Echinodermes, Hémicordés.

Rappelons ici, pour fixer les idées, les principaux caractères qui permettent de distinguer ces deux types de fibres :

Collagène

- Diagramme des rayons X caractéristique.
- Biréfringence.
- Contraction à la chaleur.
- Formation de gélatine (t° 64 $^{\circ}$ C).
- Résistance mécanique forte.
- Faible élasticité.
- Soluble dans la soude.
- Périodicité visible au microscope électronique (640 Å normalement).
- Histochemie : spécificité des colorants peu satisfaisante.
- Digestion par les collagénases (attaque des régions apolaires).
- Digestion par la trypsine, la chymotrypsine et la pepsine (attaque des régions polaires).

Elastine

- Diagramme d'une substance amorphe.
- Biréfringence après traction.
- Pas de contraction.
- Peu de résistance mécanique.
- Très élastique.
- Insoluble dans la soude 0,1 N bouillante.
- Pas de périodicité.
- Colorations spécifiques.
- Digestion par l'élastase, la papaïne, la ficine, la bromaline.
- Non digestion par la trypsine et la chymotrypsine.

Origine des fibres

D'après Bouillon (1956, 1957), les fibres mésogléennes chez *Limnocoñida* semblent s'édifier dans la mésoglée même, à partir de substances formées au niveau des cellules épithéliales ecto- et endodermiques.

Mookerjee et Chakravarty (1966) estiment de même que les fibres collagènes que l'on trouve chez *Hydra* sont formées à partir d'éléments sécrétés par les cellules des deux couches épithéliales. Cette question est évoquée très brièvement dans quelques autres publications qui situent l'origine des éléments des fibres tantôt dans l'une ou l'autre des couches épithéliales, tantôt dans les deux; mais la fibrillogenèse n'a pas donné lieu jusqu'ici, du moins à notre connaissance, à des études plus poussées.

Les substances interfibrillaires

La substance dans laquelle les fibres sont incluses et qui représente la plus grande partie du volume de la mésogée est, jusqu'à présent, très mal connue, mis à part le fait aisément décelable de sa très forte teneur en eau. Sa composition est très difficile à analyser avec précision, en raison surtout des quantités réduites sur lesquelles on est amené à travailler.

Bouillon (1956, 1957) constate que la substance interfibrillaire est très peu colorable; elle présente une légère réaction positive à la technique de Hotchkiss Mac Manus (mise en évidence des mucopolysaccharides). Dans le cas de *Limnocoïda*, la coloration est plus intense dans les zones proches des épithéliums endodermique et ectodermique limitant l'ombrelle.

Les techniques employées n'ont identifié ni éléments collagéniques, ni élastine, ni acide hyaluronique.

Leghizza et Mazzi (1959), travaillant sur la mésogée de trois espèces d'actinies, décelent dans la substance interfibrillaire la présence de mucopolysaccharides sulfatés; en outre, la présence de glycogène et d'acide hyaluronique n'est pas exclue. Davis et Haynes (1968) déduisent également de leurs études la présence probable d'acide hyaluronique. Par contre, chez Hausman et Burnett (1969-I), le test de l'hyaluronidase se révèle négatif.

Merker (1973) montre que le tissu conjonctif de l'anémone *Metridium dianthus* est caractérisé par un collagène riche en carbohydrates et par une déficience en mucopolysaccharides acides. Cette déficience est aussi démontrée chez la Scyphoméduse *Rhizostoma pulmo* L. par Bocquet *et al.* (1972).

A part ces données jusqu'ici très fragmentaires, la composition de la substance interfibrillaire reste donc à déterminer. Notons encore deux cas particuliers où l'on a identifié des composants qui semblent spécifiques :

- chez *Aequorea* (Lenhoff, 1964), un poison qui inhibe les mouvements natatoires d'une autre méduse, *Stomatoca atra*; cette substance est diffuse dans la mésogée et peut traverser les épithéliums;
- chez le Siphonophore *Hippopodius hippopodius* (Mackie et Mackie, 1967), un pigment réparti sous forme de granules dans la couche externe de la mésogée et qui opacifie momentanément celle-ci sous l'action des stimulus tactiles ou électriques.

Fonctions de la mésogée

Faisant la synthèse de nombreux articles publiés à ce sujet, Bouillon (1957) résume comme suit les connaissances acquises.

Fonctions physiologiques.

C'est au travers de la mésogée que se font les *échanges* nutritifs entre le feuillet endodermique nourricier et le feuillet ectodermique; sa consistance est telle qu'elle peut être aisément franchie par des cellules embryonnaires migratrices et par les cnidocystes.

Fonctions mécaniques.

Aussi bien chez les formes « polypes » que chez les « méduses », la mésoglée est fermement solidaire de l'endoderme et de l'ectoderme. C'est elle qui assume la *fonction de soutien dévolue* au squelette dans d'autres formes vivantes et qui maintient l'intégrité de la forme spécifique de l'animal. Chez les méduses, la mésoglée ombrellaire joue un rôle primordial dans les mouvements natatoires (décrits par Chapman, 1953, 1958, 1959 et par Gladfelter 1973) : la contraction des muscles circulaires sous-ombrellaires, en refermant l'ombrelle, assure la propulsion; mais c'est l'élasticité de la mésoglée (assistée, dans une assez faible mesure, de l'action des muscles radiaires exombrellaires) qui fait reprendre à la cloche ombrellaire sa forme primitive après chaque contraction, rendant possible la répétition du mouvement. L'élasticité de la mésoglée agit comme antagoniste de la musculature circulaire et de celle des canaux radiaires. C'est vraisemblablement aux propriétés d'extensibilité des fibres qu'est due l'élasticité de la masse mésogléenne (Bouillon, 1957).

La mésoglée, équivalent primitif des tissus conjonctifs ?

Mookerjee et Chakravarty (1966) se sont intéressés au problème posé par l'existence des fibres conjonctives et d'une substance fondamentale chez un animal (*Hydra* sp) qui ne présente pas à proprement parler de tissu conjonctif.

Il existe en effet des analogies entre la mésoglée et les tissus conjonctifs : l'une et les autres contiennent des fibres collagènes et, sans doute, de l'élastine; ce que l'on a pu établir jusqu'ici concernant la composition de la substance interfibrillaire de la mésoglée semble correspondre, dans une certaine mesure, à la composition de la substance fondamentale des tissus conjonctifs.

Dans les tissus conjonctifs, le collagène et l'élastine sont élaborés par les fibroblastes (ou fibrocytes), cellules qui sont localisées dans la masse même du tissu conjonctif.

Dans la mésoglée, on n'a pas identifié de fibroblastes ou de cellules jouant un rôle équivalent : il semble donc que la synthèse des éléments constitutifs des fibres s'opère dans des cellules de l'endoderme ou de l'ectoderme.

But du travail

Sur la base des données bibliographiques précédentes, ce travail a pour but de préciser la nature des fibres mésogléennes et la composition de la substance interfibrillaire par les voies de l'histochimie et de la microscopie électronique.

II. - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Espèces de Cnidaires étudiées

Gonionemus vertens Agassiz - Hydrozoaires, Hydroméduses, Limnoméduses, Olindiidae.

Lieu de récolte : Roscoff, août 1971.

Cladonema radiatum Dujardin - Hydrozoaires, Hydroméduses, Anthoméduses, Cladonematidae.

Lieu de récolte : Roscoff, août 1971.

Millepora dichotoma Forskall - Hydrozoaires, Hydroïdes, Athécates, Capités, Milleporidae.

Lieu de récolte : Seychelles, 1966.

Verella verella (Linné) - Hydrozoaires, Hydroïdes, Athécates, Capités, Velellidae.

Lieu de récolte : Tamaris-sur-Mer.

Rhizostoma pulmo (Macri) - Scyphoméduses, Rhizostomes, Rhizostomatidae.

Lieu de récolte : Luc-sur-Mer.

Cerianthus membranaceus (Spallanzani) - Anthozoaires, Hexacoralliaires, Cérianthaires, Cerianthidae.

Lieu de récolte : Tamaris-sur-Mer.

Microscopie électronique

Les données techniques ont été obtenues dans les publications suivantes : Frasca et Parks (1965), Glauert et Glauert (1958), Luft (1961), Marinozzi (1963), Millonig (1962), Reynolds (1963).

Seuls *Gonionemus vertens* et *Cladonema radiatum* ont fait l'objet d'une étude ultrastructurale.

Le matériel récolté a été préfixé dans du glutaraldéhyde 2,5 p. 100 en tampon phosphate (Millonig).

Fixation par le tétr oxyde d'Osmium dans le même tampon phosphate, enrobage à l'Epon.

Colorations : acétate d'uranyle (Reynolds, 1963).
acide phosphotungstique.

Ultramicrotome Reichert Om U 2.

Microscope Philips E M 300.

Histochimie

Fixations : formol 10 p. 100, Bouin acétique, Helly.

Enrobages réalisés à la paraffine, coupes effectuées sur un microtome à glissière Reichert.

La faible densité du matériel étudié nous a amené à utiliser des coupes épaisses (15 et 30 μ). Les coupes normales (7 μ) ont servi à l'étude histologique.

Les fragments de *Millepora* ont été préalablement décalcifiés par l'E.D.T.A. (technique de Gabe).

Colorations :

— a) *Histochimie des mucopolysaccharides*

Bleu alcian non oxydé pH allant de 0,5 à 4, avec contrôle de méthylation-saponification.

Acide periodique Schiff, avec les contrôles d'acétylation réversible et le blocage par le Dimedon.

Sialidase : technique de Gabe (p. 427), neuramidase Koch-Light Lab.

Solution en ampoules de 1 ml contenant 500 unités/ml neuramidase de *V. cholerae*.

Hyaluronidase : technique de Gabe (p. 427) et Mac Mannus et Mowrv (1963, p. 146-148). Produit utilisé : Hyaluronidase B grade (Bovine testes)

Calbiochem. Durée de l'incubation : 6 h et 12 h.

— b) *Techniques du collagène, de l'elastine et des fibres oxgtales*

Hémalun picro-indigocarmin (Gabe, pp. 211-212).

Picro-fuchsiine de Van Gieson (Gabe, p. 215).

Mallory (Gabe, p. 224).

Curtis (Gabe, p. 219).

Azan de Heidenhain (Gabe, p. 232).

Salthouse (Luxol fast blue G.) 1965.

Unna : orcéine-bleu de méthylène polychrome (Martoja, p. 117).
 Orcéine + PIC (Gabe, p. 819).
 Orcéine (Mac Mannus et Mowry, p. 239).
 Halmi (Fullmer, 1959).
 Verhoeff pour l'élastine (Mac Mannus et Mowry, pp. 240-241).
 Weigert résorcine-fuchsine (Gabe, p. 821).
 Fuchsine-paraldéhyde (Gabe, p. 822).
 Collagénase : solution de collagénase (Worthington, CLSPA-type II) i
 0,1 p. 100 dans un tampon phosphate à pH 7,4.
 Durée de l'incubation : 20 h à 37 °C.
 Elastase : élastase type I cristallisée 2 X (en solution), Sigma Chemical
 Company. 3,5 ml de cette solution ont été dilués dans 25 ml de tampon tris
 0,2 M, pH 8,8. L'incubation a été réalisée à 37 °C en chambre humide,
 pendant 6 h, avec un contrôle sous microscope, effectué toutes les
 30 minutes.

Contrôles

Oxydation permanganique

Coupes déparaffinées, collodionnées hydratées, oxydées pendant une minute
 dans la solution : permanganate de potassium 2,5 p. 100 l vol.; acide
 sulfurique 5 p. 100 l vol.; eau distillée 6-8 vol.; rincées dans l'eau
 distillée ; blanchies dans du métabisulfite de sodium 10 p. 100 (Na₂S₂O₅) ;
 rincées deux fois dans l'eau distillée.

Oxydation peracétique

Préparation de l'acide peracétique : Greenspan. (1946), méthode reprise
 dans Gabe, p. 471.

Préparation :

Ajouter 95,6 ml d'acide acétique glacial et 2,2 ml d'acide sulfurique
 concentrée à 259 ml d'eau oxygénée à 30 p. 100 ; laisser reposer 1^{er} à
 3 jours ; ajouter 40 mg de phosphate disodique pour stabiliser ; conserver
 au réfrigérateur : conservation très bonne pendant plus de 6 mois.
 N.-B. : 100 ml permettent de traiter environ 80 lamés.

Mode opératoire

Coupes déparaffinées, collodionnées, hydratées ; traitées pendant 30 minutes
 par l'acide periodique ; lavées pendant 10 minutes à l'eau courante ;
 lavées deux fois à l'eau distillée ; coloration poursuivie normalement.

III. - MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

A. Données bibliographiques

— Nordwig et Hayduk (1969) ont montré qu'il n'y avait pas de
 différences fondamentales entre le collagène des Invertébrés et celui des
 Vertébrés.

Il y a bien sûr des divergences sensibles dans la composition des
 fibres : le taux des acides aminés varie très fort d'une espèce à l'autre.
 Mais, observés au microscope électronique, les collagènes provenant
 d'*Actinia* (Cnidaire), de *Fasciola hepatica* (Plathelminthe), de la carpe
 (Pisces) et de la peau d'un veau (Mammifère) ont une ressemblance frap-
 pante : les striations se correspondent presque parfaitement.

Il faut remarquer cependant que, pour faire leurs observations,
 Nordwig et Hayduk se sont placés dans un cas optimal : les collagènes
 observés ont été purifiés et renaturés après solubilisation. Ce qu'ils
 comparent, ce sont donc des fragments bien structurés, composés de
 fibres bien parallèles, où les unités de tropocollagène se correspondent
 parfaitement (la période globale observée est de 2 800 Å).

L'observation des fibres collagènes *in situ* et particulièrement chez
 les Cnidaires, donne des résultats beaucoup moins probants. Les pério-

dicités observées (voir tableau ci-dessous) sont très variables et souvent éloignées de la période « normale » du collagène des Vertébrés (640 Å).

	Espèce	Période	Diamètre des fibres
Grimstone <i>et al.</i> (1958)	<i>Metridium senile</i>	220-250 Å	100 Å
Chapman (1959)	<i>Pelagia noctiluca</i>	660 Å	
(Observation au microscope électronique après extraction des fibres)			
Batham (1960)	<i>Metridium canum</i>	420-460 Å	
Leghissa et Quaglia (1965) —	<i>Actinia equina</i>	120 Å	150 Å
Davis et Haynes (1968)	<i>Hydra</i> sp.	300 Å	360-450 Å

Relevons encore quelques données intéressantes dans la bibliographie.

Mackie et Mackie (1967) ont identifié par diverses techniques (histochimie, diffraction des rayons X, microscopie électronique) des fibres élastiques et des fibres collagènes dans la mésoglee du Siphonophore *Hippopodius*. Les fibres collagènes sont très fines (50 à 80 Å de diamètre) et disposées en réseau. Elles ne présentent pas de striation périodique visible au microscope électronique. Dans la mésoglee d'*Euphysa flamma* (Anthoméduse), ces mêmes auteurs observent également un réseau de fines fibres collagènes non striées. Cependant, à certains endroits, les fibres du réseau se regroupent en fibres plus grosses dont le diamètre peut atteindre 1 µ : la striation périodique est alors visible. Les deux auteurs insistent sur le fait que les grosses fibres collagènes striées observées chez *Euphysa* ont un aspect tout à fait différent de celui des fibres élastiques qu'ils ont observées chez *Hippopodius*. De plus, les unes et les autres se caractérisent différemment par les autres techniques utilisées.

Elder (1966a) observe, dans la mésoglee de la Stauroméduse *Haliclystus auricula*, des fibres élastiques d'un diamètre de 150 Å. Elles sont composées de sous-unités d'environ 30 Å de diamètre, disposées d'une manière particulière : une fibrille centrale est entourée par un anneau formé d'environ six fibrilles accolées. Celles-ci sont rendues solidaires par la présence de ponts interfibrillaires qui donnent à certains endroits de la fibre un aspect de « striation » très incomplète et peu distincte (environ 350 Å).

Rappelons que Bouillon et Vandermeersche (1956) observent au microscope électronique des fibres ramifiées et anastomosées dont la structure semble homogène. Les fibres ont été extraites de la mésoglee en vue de leur examen au microscope électronique. Leur diamètre est compris entre 300 Å et 1 µ chez *Limnocoñida* et il est de 2 à 3 µ chez *Pelagia* et *Aurelia*. Ces fibres sont donc beaucoup plus grosses que toutes les fibres citées plus haut.

B. Résultats

Chez les deux méduses étudiées, *Gonionemus* et *Cladonema*, seule la masse mésogleeenne de l'ombrelle a été examinée au microscope électronique. Chez chacune de ces méduses, l'échantillon envisagé a été prélevé au niveau de l'exombrelle ; il comporte un fragment de mésoglee et une portion de l'épithélium ectodermique.

Les structures mésogléennes se présentent de façon identique chez *Gonionemus* et chez *Cladonema* ; aussi les décrivons-nous ensemble, en indiquant cependant certaines différences de détail que nous avons pu relever.

Accolée aux cellules épithéliales exombrellaires (épithélium monostratifié), on distingue une première zone mésogléenne (planche I. 1), de fibres très fines (diamètre inférieur à 65 Å), parallèlement à la surface de l'épithélium dont elles constituent la basale.

Chez *Gonionemus*, cette basale est épaisse à 7.200 Å ; chez *Cladonema*, elle est légèrement moins développée.

Une seconde zone mésogléenne se présente sous l'aspect d'un feutrage moins dense de fibres parallèles également très fines, disposées suivant de larges courbes d'allure sinusoïdale, mais décalées les unes des autres, ce qui donne par endroit l'impression d'un réseau quadrillé. Ce feutrage se retrouve assez uniformément dans **toute** la masse mésogléenne de l'ombrelle. Vers le milieu de la masse mésogléenne apparaissent des fibres beaucoup plus volumineuses (planche I.2), disposées en fibrilles parallèles qui semblent être unies par un ciment. Le diamètre de ces « fibres ondulées » est compris entre 1.000 Å et 3.500 Å chez *Gonionemus*.

Chez *Cladonema*, la structure de la « fibre ondulée » semble beaucoup plus serrée ; son diamètre est également moindre (500 à 550 Å).

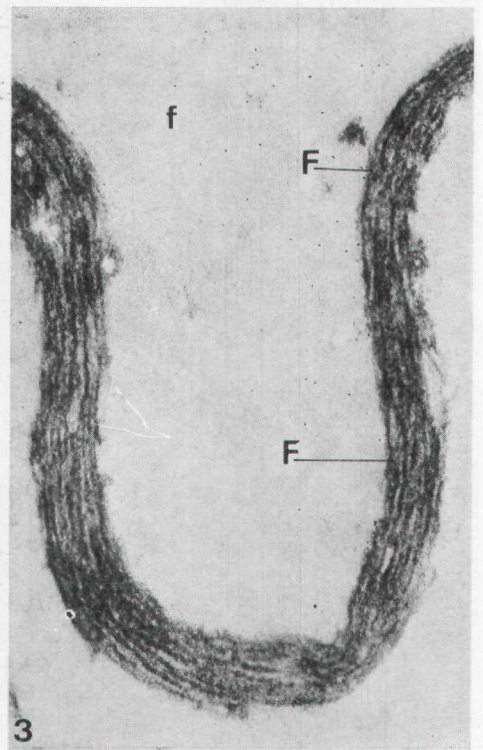
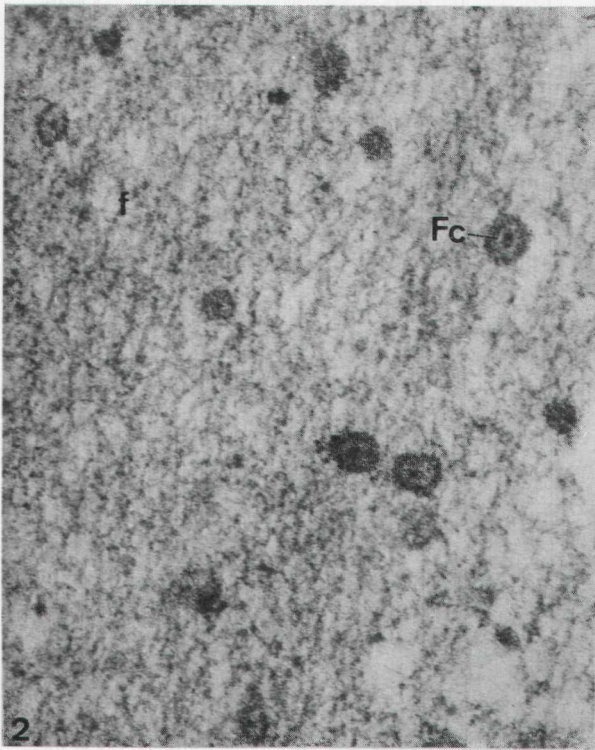
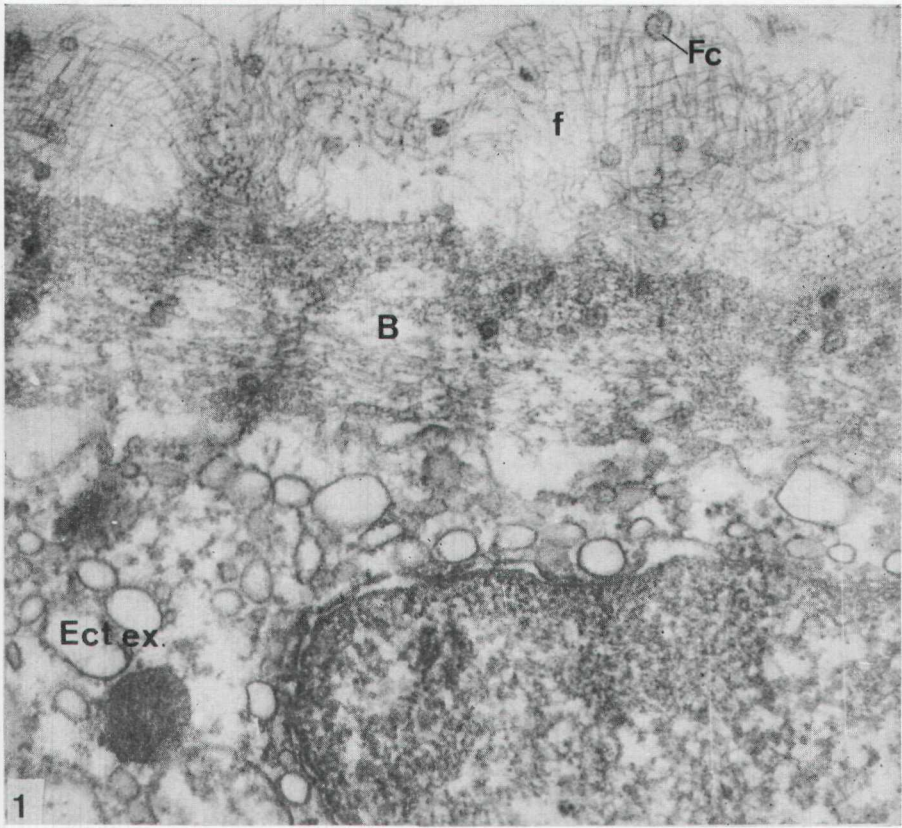
Ces « fibres ondulées », même observées à un fort grossissement (190.000 X) ne présentent aucune espèce de striation. On peut faire la même constatation en ce qui concerne les fibres fines édifiant le feutrage et les basales ; en augmentant le grossissement (jusqu'à 311.000 X) on peut vérifier qu'elles ne présentent aucune striation. On remarquera aussi (planche I. 3) l'aspect très particulier des fibres constituant les « fibres ondulées ». En coupe transversale, leur structure est caractéristique : une fibrille centrale (diamètre 45 Å) est entourée par un anneau constitué de fines unités fibrillaires accolées (diamètre 160 à 265 Å). De plus, ces fibres se ramifient au voisinage de l'épithélium. Leurs éléments constitutifs s'isolent les uns des autres et vont s'accrocher au niveau de la basale épithéliale.

PLANCHE I

Cladonema radiatum

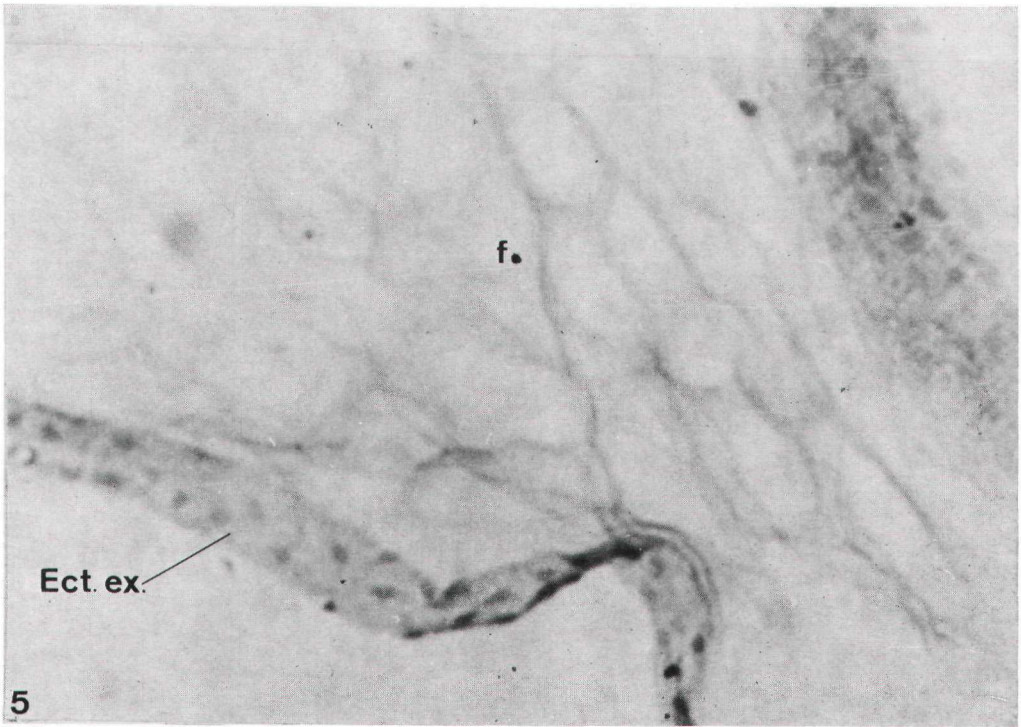
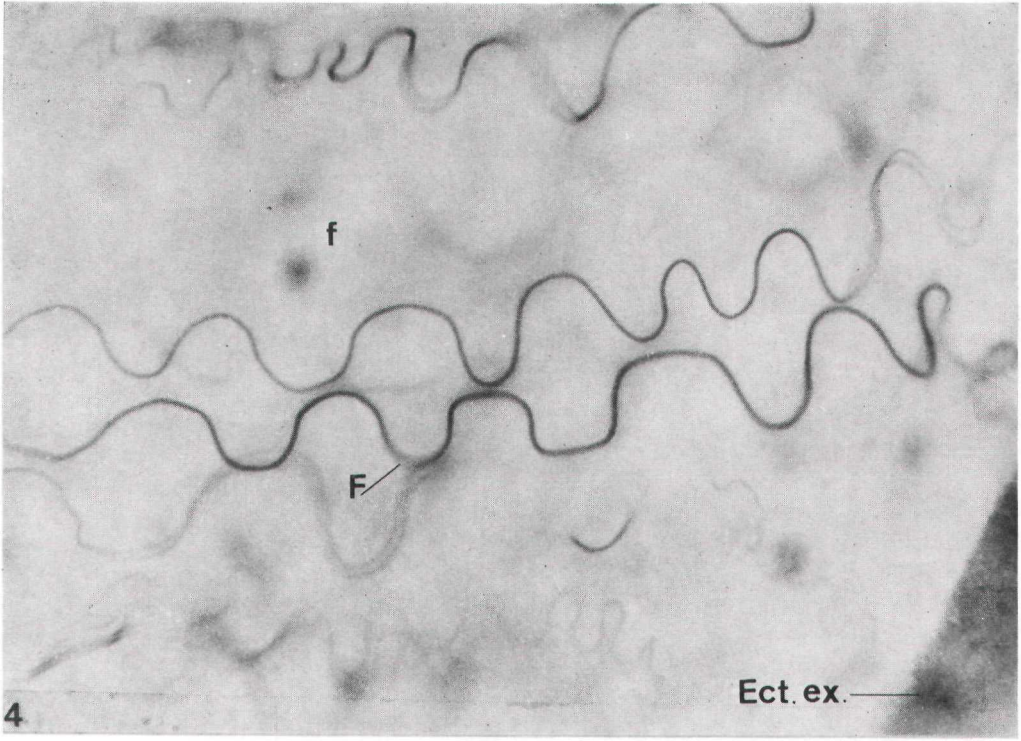
- 1 : région ombrellaire, épithélium exombrellaire basai, masse mésogléenne (38 000 X).
 - 2 : détail de la masse mésogléenne près de la basale exombrellaire. Coupe transversale dans une fibrille de fibre oxytalane ; la gaine a un diamètre de 160 à 260 Å ; le diamètre de la fibrille centrale est de 45 Å (190 000 X).
 - 3 : coupe longitudinale dans une fibre oxytalane (ou ondulée) de la masse mésogléenne ; diamètre 500 Å (121 000 X).
- B : basale ; Ect. ex. : ectoderme exombrellaire ; f : feutrage de fibres collagènes ; F : fibres élastiques ou ondulées ; Fc : coupe transversale dans une ramification d'une fibre élastique.

Microscopie électronique.



J. BOUILLON et G. COPPOIS

PLANCHE I



J. BOUILLON et G. COPPOIS

PLANCHE II

C. Conclusions

L'examen au microscope électronique de la mésogée des méduses *Gonionemus* et *Cladonema* nous permet d'identifier deux types de fibres :

1° des fibres fines (diamètre 65 Å), disposées en réseau dense au niveau des basales et en réseau beaucoup plus lâche vers le centre de la masse mésogéenne). Elles sont bien colorées au moyen de l'acide phosphotungstique, mais ne sont pas striées. Il est probable que le diamètre des fibres est trop faible pour que l'on puisse observer une striation périodique et, par analogie avec les observations de Mackie et Mackie, nous supposons que le feutrage observé est composé de fines fibres collagènes ;

2° des « fibres ondulées » d'un diamètre de 1.000 Å à 3.500 Å chez *Gonionemus*, et de 500 Å seulement chez *Cladonema*. Elles sont composées d'unités fibrillaires maintenues entre elles par un ciment : cet aspect est très voisin de celui des fibres élastiques. Les fibres ondulées sont ramifiées ; leurs ramifications (diamètre de 160 à 260 Å) s'étalent dans la basale ectodermique.

Observées en coupe transversale, les ramifications ont un aspect très caractéristique : une fibrille occupe une position centrale (diamètre 45 Å) ; elle est entourée d'une « gaine » composée de fibrilles accolées. Dans l'espace, l'ensemble ressemble à un cylindre creux (diamètre 160 à 260 Å) dont l'axe est représenté par une fibrille. Ce type de fibre se rapproche des fibres élastiques observées par Bouillon et Vandermeersche, par Elder et par Mackie et Mackie.

IV. - HISTOCHIMIE

Les résultats obtenus par les différentes techniques histo-chimiques utilisées sont présentés sous forme de tableaux (1 à 13).

Nous nous limiterons, dans ce chapitre, à l'analyse des résultats concernant les fibres mésogéennes. Des résultats concernant la

PLANCHE II

Gonionemus vertens
Masse mésogéenne ombrellaire.

- 4 : test histo-chimique n° 44 ; les fibres oxytalanes sont encore présentes après digestion par l'élastase (pas d'oxydation préalable, coloration Halmi).
5 : test histo-chimique n° 45 ; une oxydation préalable a été réalisée, les fibres oxytalanes sont digérées par l'élastase après six heures d'incubation. Seul le feutrage formé par de fines fibres collagènes est encore visible dans la masse mésogéenne.
Ect. ext. : ectoderme exombrellaire ; f : feutrage de fibres collagènes ; F : fibres élastiques ou ondulées.

Microphotographie photonique.

TABLEAU 1 : GONIONEMUS.

	Fibres	Lames mésogléennes	Feutrage	Substance interfibr.	Basale ss-ombrelle	Basale exombrelle	Granulés cell. ect.
1. BANO 0,5	+ bleu	+ bleu clair	+ bleu cl.	+ bleu clair	+ bleu discont.	+ bleu continu	
2. BANO 1	+ bleu	+ bleu clair	+ bleu cl.	+ bleu clair	+ bleu discont.	+ bleu continu	-
3. BANO 1,5	+ bleu	+ bleu clair	+ bleu cl.	+ bleu clair	+ bleu discont.	+ bleu continu	-
4. BANO 2	+ bleu	+ bleu clair	+ bleu cl.	+ bleu clair	+ bleu discont.	+ bleu continu	-
5. BANO 2,5	+ bleu	+ bleu clair	+ bleu cl.	+ bleu clair	+ bleu discont.	+ bleu continu	-
6. BANO 3	+ bleu	+ + bleu clair	+ + bleu	+ bleu clair	+ bleu discont.	+ bleu continu	+/-
7. BANO 4	+ bleu	+ + bleu clair	+ + bleu	+ bleu clair	+ bleu discont.	+ bleu continu	-
8. Méthylation + BANO 2,5	+ très attén.	-	-	-	+ bleu	+ bleu continu	+
9. Méthylation + Saponification + BANO 2,5	+ atté- nué	+ atté- nué	+ bleu cl.	+ bleu clair	+ bleu attenué	+ bleu attenué	-
10. Bleu alcian/jaune alcian	-/ + vert	+ bleu clair	+ vert	-	bleu à bleu vert	vert	-
11. PAS + BANO	+ bleu	+ bleu	+ bleu cl.	+ bleu	+ bleu cl. irrégul.	+ violet continu	+ pourpre foncé
12. PAS	-	+ pour- pre	rosé faible	-	-	+ pourpre continu	+ pourpre
13. Acétylation + PAS	-	-	-	-	-	-	-
14. Acétylation + saponification + PAS	-	+ pour- pre attén.	-	-	-	+ pourpre continu	+ pourpre
15. DIMEDON + PAS.	-	(qq gra- nules +)	-	-	-	-	-
16. Sialidase	-	-	-	-	-	-	-
17. Hyaluronidase ..	-	-	-	-	-	-	-

TABLEAU 2 : CLADONEMA.

	Fibres	Lames mésogléennes	Feutrage et substance interfibrillaire	Basale sous-ombrelle	Basale exombrelle
1. BANO 0,5	+ bleu clair faible	+ bleu clair	+ bleu clair faible	+ bleu clair	+ bleu clair
2. BANO 1	+ »	+ »	+ »	+ »	+ »
3. BANO 1,5	+ »	+ »	+ »	+ »	+ »
4. BANO 2	+ »	+ »	+ »	+ »	+ »
5. BANO 2,5	+ »	+ »	+ »	+ »	+ »
6. BANO 3	+ »	+ »	+ »	+ »	+ »
7. BANO 4	+ »	+ »	+ »	+ »	+ »
8. Méthylation + BANO 2,5	+ atténué	+ atténué	?	+ bleu clair	+ bleu clair
9. Méthylation + saponification + BANO 2,5	+ atténué	+ atténué	?	+ bleu clair	+ bleu clair
10. Bleu alcian/ jaune alcian	vert	vert foncé	vert	vert à jaune	vert à jaune
11. PAS + BANO	bleu clair	bleu foncé	bleu clair	bleu clair	bleu clair
12. PAS	-	+ pourpre	-	-	+ pourpre
13. Acétylation + PAS	-	-	-	-	-
14. Acétylation + saponification + PAS	-	+	-	-	+
15. DIMEDON + PAS.	-	(qq granules +)	-	-	-
16. Sialidase	-	-	-	-	-
17. Hyaluronidase	-	-	-	-	-

composition de la substance interfibrillaire sont exposés très succinctement dans les conclusions. On pourra ainsi se référer aux tableaux 1 à 6 pour les techniques d'analyse des mucopolysaccharides : l'ensemble des résultats de ces tests reste toutefois peu convaincant et rend les interprétations peu sûres.

TABLEAU 3 : MILLEPORA.

Lames mésoglénnes	
1. BAÑO 0,5	- bleu très pâle
2. BANO 1	+ »
8. BANO 1,5	+ »
4. BAÑO 2	+ bleu clair
5. BANO 2,5	+ »
6. BANO 3	+ »
7. BANO 4	++ »
8. Méthylation + BANO 2,5	-
9. Méthylation + saponification + BANO 2,5	?
10. Bleu alcian/jaune alcian	vert jaune
11. PAS + BANO	pourpre bleu
12. PAS	+ pourpre
13. Acétylation + PAS	-
14. Acétylation + saponification + PAS	+ pourpre
15. DIHEDON -f PAS	(qq granules +)
16. Sialidase	-
17. Hyaluronidase	-

TABLEAU 4 : VELELLA.

	Processus fibreux	Lames mésoglénnes	Feutrage et substance Interfibrillaire	Basale ectodermique	Chitine
1. BANO 0,5	+/-bleu gris	+ bleu cl. tr. piile	+/-bleu tr. pâle	± bleu très clair	+ bleu clair
2. BANO 1	+/- »	± »	+/- »	+ bleu cl.	+ »
3. BANO 1,5	+/- »	± bleu cl. pâle	+ bleu clair	+ »	+ »
4. BANO 2	+ bleu	+ bleu cl.	+ »	+ »	+++ bleu clair
5. BANO 2,5	+ »	+ »	+ »	+ »	+++ »
6. BANO 3	+ »	+ »	+ »	++ bleu	+++ »
7. BANO 4	+ »	+ + »	I ^	++ bleu	+++ »
8. Méthylation + BANO 2,5					bleu très faible
9. Méthylation + saponification + BANO 2,5		+ bleu cl. attén.	?	?	++ bleu clair
10. Bleu alcian/jaune alcian		vert	vert	vert	vert clair
11. PAS + BANO	- gris	pourpre, bleu p. end.	bleuté	bleu	bleu
12. PAS	-	pourpre	-	pourpre	
13. Acétylation + PAS	-	-	-		
14. Acétylation + saponification + PAS		+ fort atténué			
15. DIHEDON + PAS		(qq granules +)	-	-	-
16. Sialidase	-	-	-	-	-
17. Hyaluronidase	-	-	-	-	-

TABLEAU 5 : RHIZOSTOMA.

	Fibres	Feutrage et substance interfibrillaire	Basale ectodermique
1. BANO 0,5	—	+/- très faible	+ bleu (faible p. endroits)
2. BANO 1	—	+/- »	+ » »
3. BANO 1,5	—	+/- »	+ » »
4. BANO 2	+ bleu clair	+ bleu clair	+ » »
5. BANO 2,5	+ »	+ »	+ » »
6. BANO 3	+ »	+ »	+ » »
7. BANO 4	+ »	+ »	+ » »
8. Méthylation + BANO 2,5	—	—	—
9. Méthylation + saponification + BANO 2,5	+ bleu très atténué	+ bleu très atténué	?
10. Bleu alcian/ jaune alcian	—	+ vert très faible	+ vert par endroits
11. PAS + BANO	+ bleu	+ bleu	bleu
12. PAS	—	—	—
13. Acétylation + PAS ..	—	—	—
14. Acétylation + saponification + PAS	—	—	—
15. DIMEDON + PAS.....	—	—	—
16. Sialidase	—	—	—
17. Hyaluronidase	—	—	—

TABLEAU 6 : CERIANTHUS.

	Fibres	Anneau principal partie interne	Anneau principal partie externe et lamelles radiaires	Lames des filaments gastriques	Fibres nerveuses
1. BANO 0,5	—	+ bleu	—	+ bleu pâle	— gris
2. BANO 1	—	+ bleu cl.	+/-	+ bleu pâle	— »
3. BANO 1,5	—	++ »	+ bleu cl.	+ »	— gris rose/ bleuté
4. BANO 2	—	++ »	+ »	+ »	— »
5. BANO 2,5	—	++ »	+ »	+ »	— »
6. BANO 3	—	++ »	+ »	+ »	— »
7. BANO 4	—	++ »	+ »	+ »	— »
8. Méthylation + BANO 2,5	—	—	—	—	—
9. Méthylation + saponification + BANO 2,5	—	+ atténué	+ atténué	+ atténué	—
10. Bleu alcian/ jaune alcian	—	++ bleu cl.	+ bleu cl.	++ bleu cl.	—
11. PAS + BANO	—	++ bleu	++ bleu violet	+ bleu/ bleu viol.	gris
12. PAS	—	+ pourpre	+ pourpre	+ pourpre	+ rosé à pourpre
13. Acétylation + PAS ..	—	—	—	—	—
14. Acétylation + saponification + PAS	—	+ pourpre	+ pourpre	+ pourpre	—
15. DIMEDON + PAS.....	—	—	—	—	—
16. Sialidase	—	—	—	—	—
17. Hyaluronidase	—	—	—	—	—

1. Techniques du collagène

Fibres.

Les fibres mésogléennes des diverses espèces étudiées réagissent irrégulièrement aux techniques indicatives du collagène que nous leur avons appliquées.

Certains tests sont positifs, d'autres peu nets ou empâtés, d'autres encore, négatifs. C'est ainsi que la réaction de Salthouse (24-25) ne colore pas les fibres mésogléennes de *Gonionemus*, *Cladonema*, *Velella* et *Rhizostoma*. Aucune des techniques ne donne des résultats positifs chez *Cerianthus*; chez *Rhizostoma*, les colorations obtenues au niveau des fibres sont très faibles à négatives.

Les fibres mésogléennes ne sont pas digérées par la collagénase (test 42) même après oxydation permanganique (test 43) destinée à éliminer préalablement une éventuelle gaine de mucopolysaccharides. Le contrôle de la digestion par la collagénase, effectué simultanément sur des coupes de rat, est positif.

Lames mésogléennes.

Chez les méduses et chez *Velella*, les lames mésogléennes sont bien colorées par tous les colorants du collagène; toutefois, elles ne sont pas digérées par la collagénase.

Chez *Cerianthus*, les résultats histologiques sont également positifs dans l'ensemble; certains tests (22-32) produisent néanmoins des colorations atypiques, phénomène déjà observé chez cet animal par Torelli (1952). De plus, nous devons distinguer entre anneau mésogléen principal, lamelles radiaires et lames des filaments gastriques.

La partie externe de la lame de mésoglee de l'anneau a une coloration plus atténuée que la partie interne dans les tests, 25, 27 et 32. Dans le test à la collagénase, la même partie externe est digérée entièrement tandis que l'anneau interne subsiste. Les lames radiaires se colorent comme la partie externe de l'anneau principal mais ne sont plus digérées par la collagénase.

Toujours chez *Cerianthus*, les lames des filaments gastriques présentent des résultats entièrement positifs aux tests de détection du collagène mais la digestion par la collagénase est négative.

Feutrage.

Le feutrage de la masse mésogléenne donne des réactions tinctorielles positives pour tous les tests du collagène, à l'exception de la réaction de Curtis parfois irrégulière et du test de Salthouse négatif.

On n'observe aucune trace de digestion du feutrage par la collagénase.

Substance interfibrillaire.

Très souvent, **la** substance interfibrillaire **se confond avec le** feutrage dont on ne peut **la** distinguer aisément.

Dans les meilleures conditions d'observation, il **semble qu'elle se** colore par **le** micro-indigo-carmin (tests **18, 26, 27, 30**) et **le** vert lumière (**32**). **Les** autres colorations sont négatives.

Pour autant que l'on puisse la mettre en évidence, on **ne** détecte aucune digestion par la collagénase.

Basales.

Chez les méduses, la basale sous-ombrelle présente des réactions histologiques comparables **à** celles du feutrage.

La basale exombrelle **se** colore par toutes **les** méthodes du collagène et plus nettement que la précédente.

La basale ectodermique de *Velella* et de *Rhizostoma* réagit également **à** tous les tests du collagène mais peu ou **pas** du tout au test de Salthouse (**24** et **25**).

Aucune de ces formations n'est digérée par **la** collagénase.

2. Techniques des fibres élastiques (tableaux 7 à 12)

Chez toutes les espèces étudiées, **les** techniques appliquées pour la mise en évidence de l'élastine donnent des résultats négatifs (tests **26, 28, 30, 31, 33, 36, 39** et **44**). **La** seule exception est **le** test **par** la technique de Halmi (test **32**) qui colore **les** fibres en brun d'une façon très nette chez *Gonionemus*, *Cladonema*, *Rhizostoma* et *Cerianthus*. Pour les trois premiers, l'existence et la disposition des fibres sont déjà bien connues. Pour *Cerianthus*, aucune formation fibreuse n'avait été détectée lors des tests précédents ; **les** fibres mises en évidence par le test de Halmi sont comparables aux « fibres élastiques » décrites par Arai (**1969**) chez *Pachycerianthus*. **Elles** parcourent les lamelles radiaires, aboutissant dans l'anneau principal de la mésogée où elles **se** ramifient avant de rejoindre une couche fibreuse mince et irrégulière, située vers **la** face interne de l'anneau principal.

Le test de Halmi **se** distingue de toutes **les** autres techniques utilisées par **le** fait qu'il comporte une oxydation préalable, ce qui confirme les observations de Arai (voir ci-dessus, page 342). Cependant, le test de Halmi utilise l'oxydation peracétique tandis que **les** expériences de Arai faisaient intervenir l'oxydation permanganique, utilisée également avec succès par Bouillon et par Elder.

Une étude plus approfondie des caractéristiques du test de Halmi nous montre (Fullmer, 1959) qu'il convient pour **la** mise en évidence des fibres élastiques et oxytalanes : cela nous a conduit à rechercher des informations plus approfondies sur les fibres oxytalanes qui n'avaient jusqu'à présent pas été mentionnées dans la bibliographie consultée.

3. Fibres oxytalanes

Décrites en 1958 par Fullmer, ces fibres se distinguent des fibres élastiques par le fait qu'elles ne se colorent pas avec l'orcéine, la fuchsine-paraldéhyde, la résorcine-fuchsine ou la technique de Verhoeff qu'après oxydation par l'acide peracétique. Un oxydant plus efficace encore serait l'oxone (Dupont) et l'acide permanganique peut convenir également (Fullmer 1965). On peut encore différencier les deux types de fibres par des techniques enzymatiques : l'élastase digère les fibres élastiques sans oxydation préalable et les fibres oxytalanes uniquement après oxydation ; après oxydation peracétique suivie d'incubation dans une solution d'hyaluronidase, les fibres élastiques se colorent normalement à la fuchsine-paraldéhyde, tandis que les fibres oxytalanes ne se colorent pas.

L'hyaluronidase peut être remplacée, avec les mêmes résultats, par la β -glucuronidase ou par le lysosyme.

Fullmer estime que les fibres oxytalanes ont une composition très voisine de celle des fibres élastiques dont elles pourraient être une forme immature.

Au niveau ultrastructural, il y a une similarité morphologique entre les filaments composant les fibres élastiques et oxytalanes (Carmichael et Fullmer, 1966).

Techniques.

a) *Histochimie des fibres oxytalanes*

En présence de ces indications, nous avons décidé de refaire parallèlement la série de tests de mise en évidence de l'élastine, d'une part sans oxydation préalable, d'autre part après oxydation permanganique et peracétique, afin d'assurer un contrôle précis.

Trois lames, l'une n'ayant pas subi d'oxydation, les deux autres oxydées respectivement à l'acide permanganique et à l'acide peracétique, étant soumises simultanément à l'action de chaque colorant, on a l'assurance que la qualité de celui-ci ne varie pas d'un échantillon à l'autre.

Par ailleurs, l'efficacité des colorants a pu être vérifiée dans certains cas par le fait que l'on obtient une coloration très nette des cnidocystes.

Gonionemus et *Cladonema* (tableaux 7 et 8).

Le test de Halmi (32) confirme les résultats déjà observés : coloration brune intense des fibres ondulées qui traversent la masse mésogléenne. Rappelons que dans cette méthode, l'orcéine, colorant de l'élastine est employée après oxydation peracétique.

Par contre, l'orcéine employée sans oxydation ne colore pas les fibres (tests 28, 30 et 31).

Technique de Verhoeff : pratiquée sans oxydation (33), elle colore uniformément toute la coupe en gris. Après oxydation (34-35), les fibres ondulées se détachent en noir sur le fond gris.

TABLEAU 7 : GONIONEMUS.

	Fibres	Lames méso-gléennes	Feutrage	Substance inter-fibrillaire	Basale sous-ombrelle	Basale exombrelle	Granulés cellulaires ectodermique
18. Hémalun-P.I.C. .	+ vert bleu	+ bleu cl.	+ bleu vert	+ bleu léger	+ bleu par endr.	+ bleu continu	—
19. Van Gieson	+ rouge	+ rose rouge	+ rge à rose	— rosé	+ rose par endr.	+ rge	—
20. Mallory	+ bleu	+ bleu int.	+ bleu	—	+ bleu int.	++ bleu	—
21. Curtis	+ bleu violet	+ bleu int.	+ bleu	— bleu	+ / — parf. bleuté	+ bleu	—
22. Azan Heidenhain	—	++ bleu	++ bleu	?	+ bleu	+ bleu	—
23. Oxydation Fuchsine Paraldéhyde + Azan	+ violet	++ bleu	++ bleu	?	+ bleu	+ bleu	(+) viol
24. Salthouse (Luxol F.B.I.G.) ..	—	+ bleu cl.	—	—	—	—	—
25. Oxydation permanganique + Salthouse	—	+ bleu cl.	—	—	—	—	—
26. Fuchsine paraldéhyde + P.I.C.	bleu vert	bleu cl.	+ bleu vert	+ bleu léger	+ bleu	bleu	—
27. Oxydation peracétique + Fuchsine paraldéhyde + P.I.C.	+ violet	bleu cl.	± bleu vert faible	+ bleu léger	+ bleu	bleu	+ violet
28. Orcéine - Bleu Poly/Unna	—	bleu cl.	— incolore	—	—	—	—
29. Oxydation peracétique + Unna	+ / — gris faible	bleu cl.	— violet clair	—	—	—	+ bleu
30. Orcéine-P.I.C. ...	bleu gris	bleu cl.	gris bleuté	bleu clair	fine ligne bleu cl.	épaisse ligne bleu cl.	—
31. Orcéine	—	—	—	—	—	—	—
32. Halmi	++ brun intense	+ vert cl.	vert foncé	vert foncé	vert foncé	vert foncé	noir
33. Verhoeff	(+)	—	(+) à — gris	—	—	—	—
34. Oxydation permanganique + Verhoeff	++ noir	—	(+) à — gris	—	—	—	—
35. Oxydation peracétique + Verhoeff	++ noir	—	(+) à — gris	—	—	—	—
36. Weigert - Résorcine Fuchsine	—	—	—	—	—	—	—
37. Oxydation permanganique + Weigert	+	—	—	—	—	—	—
38. Oxydation peracétique + Weigert	+	—	—	—	—	—	—
39. Fuchsine paraldéhyde ...	—	—	—	—	—	—	—
40. Oxydation permanganique + Fuchsine paraldéhyde ...	+ violet	—	—	—	—	—	+
41. Oxydation peracétique + Fuchsine paraldéhyde ...	+ violet	—	—	—	—	—	+
42. Collagénase	—	—	—	—	—	—	—
43. Oxydation permanganique + Collagénase	—	—	—	—	—	—	—

TABLEAU 8 : CLADONEMA.

	Fibres	Lames mésogiennes	Feutrage	Basale sous- ombrelle	Basale exom- brelle
18. Hémalun-P.I.C.	+ bleu faible	+ bleu/ bleu vert	+ bleu léger	bleu/bleu vert	bleu rouge
19. Van Gieson	+ rouge intense	rose-rouge	+ rouge à rose	rouge	rouge
20. Mallory	+ bleu	+ bleu foncé	+ bleuté	++ bleu	+++bleu
21. Curtis	+ bleu foncé	+ bleu foncé	+ bleu léger	bleu foncé	bleu foncé
22. Azan Heidenhain...	—	++ bleu	bleu	bleu	bleu
23. Oxydation Fuchsine Paraldéhyde + Azan	+ violet	++ bleu	bleu	bleu	bleu
24. Salthouse (Luxol F.B.I.G.).....	—	+ bleu	—	—	bleu
25. Oxydation permanganique + Salthouse	—	+ bleu	—	—	bleu
26. Fuchsine paraldéhyde + P.I.C.	bleu faible	bleu	bleuté faible	bleu	bleu
27. Oxydation peracétique + Fuchsine P.I.C.	++ violet	bleu	bleuté	bleu	bleu
28. Orcéine - Bleu Poly/Unna	— gris tr. pâle	—	—	—	—
29. Oxydation peracétique + Unna	— »	—	—	—	—
30. Orcéine-P.I.C.	bleu clair	bleu	—	bleu	bleu clair
31. Orcéine	—	—	—	—	—
32. Halmi	+ brun noir	vert	+ vert	vert	vert
33. Verhoeff	—	—	—	—	—
34. Oxydation permanganique + Verhoeff	+ gris violacé	—	—	—	—
35. Oxydation peracétique + Verhoeff	+ gris violacé	—	—	—	—
36. Weigert - Résorcine Fuchsine	—	—	—	—	—
37. Oxydation permanganique + Weigert	+ faible	—	—	—	—
38. Oxydation peracétique + Weigert	+ faible	—	—	—	—
39. Fuchsine paraldéhyde	—	—	—	—	—
40. Oxydation permanganique + Fuchsine paraldéhyde	+ violet	—	—	—	—
41. Oxydation peracétique + Fuchsine paraldéhyde	++ violet	—	—	—	—
42. Collagénase	—	—	—	—	—
43. Oxydation permanganique + Collagénase	—	—	—	—	—

TABLEAU 9 : MILLEPORA.

	Lames mésogléennes
18. Hémalun-P.I.C.	+ bleu clair
19. Van Gieson	+ rouge
20. Mallory	++ bleu foncé
21. Curtis	+ bleu
22. Azan Heidenhain	++ bleu
23. Oxydation Fuchsi-Paraldéhyde + Azan	+ bleu
24. Salthouse (Luxol F. Bl. G)	+ bleu clair
25. Oxydation permanganique + Salthouse	—
26. Fuchsi-Paraldéhyde + P.I.C.	bleu clair
27. Oxydation peracétique + Fuchsi-Paraldéhyde + P.I.C.	bleu clair
28. Orcéine - Bleu Poly/Unna	— violet pâle
29. Oxydation peracétique + Unna	— violet pâle
30. Orcéine - P.I.C.	bleuté
31. Orcéine	—
32. Halmi	vert
33. Verhoeff	— bleu gris
34. Oxydation permanganique + Verhoeff	— bleu gris
35. Oxydation peracétique + Verhoeff	— bleu gris atténué
36. Weigert-résorcine + Verhoeff	—
37. Oxydation permanganique + Weigert	—
38. Oxydation peracétique + Weigert	—
39. Fuchsi-Paraldéhyde	—
40. Oxydation permanganique + Fuchsi-Paraldéhyde	—
41. Oxydation peracétique + Fuchsi-Paraldéhyde	—
42. Collagénase	—
43. Oxydation permanganique + Collagénase	—

TABLEAU 10 : VELELLA.

	Processus fibreux	Lames mésogléennes	Feutrage et subs. interfibr.	Basale ectodermique	Chitine
18. Hémalun-P.I.C.	+ bleu clair	+ bleu vert	bleu clair	+ bleu clair	bleu clair
19. Van Gieson	+ rouge	+ rouge	rosé faible	+ rouge	rouge brun
20. Mallory	+ bleu	+ bleu foncé	bleu clair	+ bleu foncé	bleu foncé
21. Curtis	++ bleu violet	++ bleu	—	++ bleu	++ bleu/violet
22. Azan Heidenhain	+ bleu	++ bleu	+ bleu	++ bleu	++ bleu foncé
23. Oxydation Fuchsi-Paraldéhyde + Azan	+ bleu	++ bleu	+ bleu	++ bleu	++ bleu foncé
24. Salthouse (Luxol F. Bl. G)	—	++ bleu vert	—	+ vert tr. pâle	vert très pâle
25. Oxydation permanganique + Salthouse	—	+ bleu vert	—	—	—
26. Fuchsi-Paraldéhyde + P.I.C.	bleu clair	bleu vert	bleu clair	bleu clair	bleu clair
27. Oxydation peracétique + Fuchsi-Paraldéhyde + P.I.C.	bleu clair	bleu clair	bleu clair	bleu clair	+ violet
28. Orcéine - Bleu Poly/Unna	gris violet	gris violet	—	—	gris
29. Oxydation peracétique + Unna	—	gris violet	—	—	—
30. Orcéine-P.I.C.	bleu clair	bleu pâle	bleu pâle	bleu pâle	bleu pâle
31. Orcéine	—	—	—	—	—
Tests 32 à 34 non effectués					
42. Collagénase	—	—	—	—	—
43. Oxydation permanganique + Collagénase	+	—	—	—	—

TABLEAU 11 : RHIZOSTOMA.

	Fibres	Feutrage	Substance interfibr.	Basale ectodermique
18. Hémalun-P.I.C.	bleu clair très pâle	bleu clair	bleu très clair	—
19. Van Gieson	+ rouge	+ rouge/rose	—	—
20. Mallory	+ bleu	+ bleu	bleu	bleu (discont.)
21. Curtis	+ bleu	+ bleu	bleu	+ bleu (discontinu)
22. Azan Heidenhain...	+ bleu	+ bleu	bleu	bleu
23. Oxydation Fuchsine Paraldéhyde + Azan	+ violet bleuté	+ bleu	bleu	bleu
24. Salthouse (Luxol F.Bl.G).....	—	—	—	—
25. Oxydation permanganique + Salthouse	—	—	—	—
26. Fuchsine paraldéhyde + P.I.C.	bleu clair pâle	bleu clair	bleu clair	—
27. Oxydation peracétique + Fuchsine paraldéhyde + P.I.C.	violet pâle	bleu clair	bleu très pâle	bleu pâle
28. Orcéine - Bleu Poly/Unna	—	—	+/- violet faible	—
29. Oxydation peracétique + Unna	—	—	—	—
30. Orcéine-P.I.C.	gris à bleu clair pâle	—/bleu clair	bleu (faible)	—/bleu (faible)
31. Orcéine	—	—	—	—
32. Halmi	+/- gris brun faible	vert	—	vert
33. Verhoeff	—	—	—	—
34. Oxydation permanganique + Verhoeff	—	—	—	—
35. Oxydation peracétique + Verhoeff	+ gris faible	—	—	—
36. Weigert - Résorcine Fuchsine	—	—	—	—
37. Oxydation permanganique + Weigert	+ net	—	—	—
38. Oxydation peracétique + Weigert	—	—	—	—
39. Fuchsine paraldéhyde	—	—	—	—
40. Oxydation permanganique + paraldéhyde	+ violet faible	—	—	—
41. Oxydation peracétique + Fuchsine paraldéhyde	+ violet tr. net	—	—	+ par endroits
42. Collagénase	—	—	—	—
43. Oxydation permanganique + Collagénase	—	—	—	—

TABLEAU 12 : CERIANTHUS.

	Fibres	Anneau principal partie interne	Anneau principal partie externe lamelles rad.	Lames des filaments gastriques	Fibres nerveuses
18. Hémalun-P.I.C.	—	vert clair/bleu clair	vert	bleu clair	bleu clair
19. Van Gieson	—	+ rouge	+ rouge	rouge	rosé
20. Mallory	—	++ bleu foncé	++ bleu foncé	bleu foncé	rosé
21. Curtis	—	+ bleu	+ bleu	++ bleu	gris bleuté
22. Azan Heidenhain...	—	rouge	rouge/bleu	++ bleu	—
23. Oxydation Fuchsine Paraldéhyde + Azan	+ violet	rouge	rouge/bleu	++ bleu	—
24. Salthouse (Luxol F.B.I.G.)....	—	++ bleu clair	++ bleu clair	+ bleu clair	—
25. Oxydation permanganique + Salthouse	—	++ bleu clair	+ bleu clair	+ bleu clair	—
26. Fuchsine paraldéhyde + P.I.C.	—	gris bleu	gris bleu	gris bleu	— gris
27. Oxydation peracétique + Fuchsine paraldéhyde + P.I.C.	+ violet	gris bleu	gris bleu	gris bleu	—
28. Orcéine - Bleu Poly/Unna	—	— brun rosé	— brun rosé	— brun rosé	— gris
29. Oxydation peracétique + Unna	ligne + dense base anneau	—	— brun rosé	— brun rosé	—
30. Orcéine-P.I.C.	—	vert	vert	vert	vert pâle
31. Orcéine	—	—	—	—	—
32. Halmi	+ / — masqué	ocre	ocre-vert	vert	vert pâle
33. Verhoeff	—	gris bleu	gris bleu	gris bleu	—
34. Oxydation permanganique + Verhoeff	+ bleu noir	+ ligne bleue	—	—	—
35. Oxydation peracétique + Verhoeff	+ bleu noir	+ ligne bleue	—	—	—
36. Weigert - Résorcine Fuchsine	—	—	—	—	—
37. Oxydation permanganique + Weigert	+ discontin.	(+)	—	—	—
38. Oxydation peracétique + Weigert	+ faible	(+) très faible	—	—	—
39. Fuchsine paraldéhyde	—	—	—	—	—
40. Oxydation permanganique + Fuchsine paraldéhyde	+ violet	+ ligne viol.	—	—	—
41. Oxydation peracétique + paraldéhyde	+ violet	+ ligne viol.	—	—	—
42. Collagénase	—	—	—	—	—
43. Oxydation permanganique + Collagénase	—	+ (en part.)	+	—	—

Technique de Weigert (36) : coloration de fond violet clair ne faisant apparaître aucun détail. Après oxydation (37-38), les fibres sont colorées en violet plus foncé.

Test à la fuchsine-paraldéhyde (39) : coupe tout à fait incolore. Après oxydation (40-41), les fibres ondulées sont colorées en violet et l'on retrouve en outre également colorées, les granulations ectodermiques décelées précédemment par les tests BANO (6 et 8) et PAS (11 à 15).

Deux tests supplémentaires, pratiqués dans le but de révéler de façon spécifique le collagène et les fibres oxytalanes dans une même coupe, donnent les résultats suivants :

- a) combinaison de la coloration à la fuchsine-paraldéhyde (avec oxydation peracétique préalable) et de la coloration Azan de Heidenhain (test 23) : les fibres ondulées apparaissent en violet ; les lames, le feutrage et les basales en bleu intense ;
- b) combinaison de la fuchsine-paraldéhyde (après oxydation peracétique) et du p.i.c. (test 27) : les fibres ondulées se colorent en violet alors que les lames, le feutrage et les basales prennent des colorations caractéristiques dues au p.i.c.

Rhizostoma (tableau 11).

Orcéine sans oxydation (28, 30 et 31) : tests négatifs.

Halmi (orcéine après oxydation n° 32) : résultats irréguliers négatifs à certains endroits et coloration des fibres en gris brun à d'autres endroits.

Verhoeff : négatif sans oxydation (33) et après oxydation permanganique (34) mais positif après oxydation peracétique.

Weigert : négatif sans oxydation (36). Coloration nette après oxydation permanganique (37) et négatif après oxydation peracétique (38). Fuchsine-paraldéhyde : négatif sans oxydation (39). Coloration violette faible après oxydation peracétique (41).

Tests combinés : (23 et 27) : mêmes résultats que chez *Gonionemus* et *Cladonema*.

Cerianthus (tableau 12).

Orcéine sans oxydation (28, 30 et 31) : négatifs.

Halmi (32) : résultat non concluant, l'anneau principal de mésoglee prend une coloration ocre à travers laquelle il est impossible de discerner avec certitude une éventuelle coloration brune des fibres.

Verhoeff sans oxydation (33) : négatif ; après oxydation (34 et 35), les fibres apparaissent en bleu-noir.

Weigert sans oxydation (36) : négatif ; après oxydation permanganique (37), une coloration des fibres apparaît par endroits mais d'une manière discontinue. L'oxydation peracétique donne aux fibres une coloration faible mais régulière.

Fuchsine-paraldéhyde : sans oxydation (39), résultat négatif ; après oxydation (40, 41) coloration des fibres en violet.

Les fibres qui réagissent aux colorations ne peuvent en aucun cas être confondues avec des fibres nerveuses ; en effet, la trame des fibres nerveuses située sous l'ectoderme ne se colore par aucune des méthodes appliquées.

b) *Tests enzymatiques* (tableau 13)

Les deux tests enzymatiques de mise en évidence des fibres oxytalanes ont également été pratiqués sur les quatre spécimens afin de vérifier certains résultats produits par les colorations :

L'élastase donne des résultats négatifs sans oxydation (44). Après oxydation peracétique (45), elle digère les fibres ondulées de *Gonionemus*, de *Cladonema* et de *Rhizostoma* et les fibres anastomosées décelées précédemment chez *Cerianthus*.

Pour les tests à l'hyaluronidase, il a été procédé comme suit :

- 1 — incubation dans la solution d'hyaluronidase suivie d'une coloration par le BANO (46) : résultat négatif, les fibres sont toujours colorées en bleu ;
- 2 — Oxydation peracétique suivie par l'incubation dans l'hyaluronidase puis coloration par le BANO (47) : même résultat que le précédent ;
- 3 — oxydation peracétique, incubation dans l'hyaluronidase puis coloration par la fuchsine-paraldéhyde (48) : résultat positif ; après digestion, on n'observe plus de coloration des fibres ;
- 4 — incubation dans l'hyaluronidase suivie de l'oxydation peracétique puis coloration par la fuchsine-paraldéhyde (49) : résultat négatif, les fibres sont colorées en violet comme dans le test 41.

TABLEAU 13.

	Gonionemus	Cladodema	<i>Rhizostoma</i>	<i>Cerianthus</i>
	Fibres	Fibres	Fibres	Fibres
44. Elastase				
45. Oxydation peracétique + élastase —	+	+	+	+
46. Hyaluronidase + BANO				
47. Oxydation peracétique + hyaluronidase + BANO				
48. Oxydation peracétique + hyaluronidase + fuchsine paraldéhyde	+	+	+	+
49. Hyaluronidase + oxydation peracétique + fuchsine paraldéhyde				

N.B. : Les cnidocystes sont colorés dans tous les cas
+ : digestion.

Les tests 17, 46 et 47 ne permettent pas de mettre en évidence de l'acide hyaluronique dans la mésoglée des espèces étudiées. Cependant, nous observons au test 48 que la digestion par l'hyaluronidase est positive. Ce test prouve la présence soit d'acide hyaluronique soit de chondroïtine sulfate a ou b au niveau des fibres oxytalanes. (Les tests de mise en évidence des mucopolysaccharides effectués ne permettent pas de distinguer l'une ou l'autre de ces substances).

Remarquons que, lors du test 48, les fibres oxytalanes ne sont plus colorées par la fuchsine-paraldéhyde (colorant de l'élastine) quand elles ont subi une oxydation peracétique, suivie d'une digestion par l'hyaluronidase. Cela implique un processus particulier de coloration des fibres oxytalanes : le colorant ne se fixe pas directement sur la protéine constitutive de la fibre oxytalane mais bien au niveau d'une gaine de nature mucopolysaccharidique qui entoure cette protéine. Cette gaine est peu importante puisqu'on ne la détecte pas au moyen des tests du Bleu Alcian non oxydé ou de l'acide periodique Schiff.

V. - CONCLUSIONS

A. Composition de la substance interfibrillaire

Rappelons d'abord que cette substance comporte au moins 95 p. 100 d'eau, additionnée de divers sels en quantités comparables à celles que l'on trouve dans l'eau de mer. Bien que les résultats obtenus restent fragmentaires, nous avons pu confirmer que le reste de la substance interfibrillaire se compose pour une large part de mucopolysaccharides. Leur répartition en mucopolysaccharides neutres, acides ou sulfatés varie d'une espèce à l'autre :

Les mucopolysaccharides neutres sont absents chez toutes les espèces étudiées ou présents en quantités non décelables par les techniques histochimiques utilisées ;

Les mucopolysaccharides acides n'ont été décelés généralement qu'en faible quantité dans la substance interfibrillaire des diverses espèces envisagées.

Nous n'avons pu déceler la présence d'acide sialique et le test à l'hyaluronidase est négatif sur toutes les coupes examinées.

B. Nature des fibres mésogléennes

L'existence de fibres collagènes étant établie de longue date, nous nous bornerons à constater qu'elle est effectivement confirmée chez tous les sujets étudiés et par presque tous les procédés ; ces fibres apparaissent toujours sous l'aspect d'un feutrage plus ou moins complexe. Notons cependant que le test de Salthouse ne décèle pas le collagène dans plusieurs cas où il est incontestablement présent.

Ces fibres de collagène sont toujours associées à des mucopolysaccharides dont la nature varie selon leur localisation (lames mésogléennes, feutrage, basales).

Le test de la digestion par la collagénase se révèle également négatif chez la plupart des espèces, alors que la présence de collagène y est évidente. Il n'est positif que partiellement chez *Cerianthus* et chez *Velella* (au niveau des processus fibreux). On pourrait imaginer que les fibres sont, chez ces espèces, moins bien protégées par les mucopolysaccharides contre l'action des enzymes.

Chez tous les spécimens étudiés, les fibres collagènes sont très fines (diamètre de l'ordre de 65 Å chez les deux espèces observées au microscope électronique). Elles sont disposées :

en réseau diffus dans toute la masse mésogléenne des méduses et de *Velella* ;

en feutrage plus dense au niveau des basales sous-épithéliales, chez les quatre formes « méduses » étudiées ;

en un feutrage particulièrement serré dans les lames mésogléennes, aussi bien chez les formes polypes (*Millepora*, *Cerianthus* et *Veleva*) que chez les méduses.

Outre les fibres collagènes, un deuxième type de fibres a été identifié chez *Gonionemus*, *Cladonema*, *Rhizostoma* et *Cerianthus* par les méthodes histochimiques et cette constatation a été confirmée par l'observation au microscope électronique chez *Gonionemus* et *Cladonema*. Ces fibres sont, chez les quatre espèces, nettement plus épaisses que les fibres collagènes : 1 000 à 3 500 Å chez *Gonionemus* ; environ 500 Å chez *Cladonema*.

Rhizostoma et *Cerianthus* n'ayant pas été étudiés au microscope électronique, on n'a pas pu évaluer le diamètre avec précision. Il est certainement inférieur à celui observé chez *Gonionemus*, mais supérieur à celui de *Cladonema*.

D'après les observations faites au microscope électronique, les fibres sont constituées par un faisceau d'unités fibrillaires assemblées par un ciment de nature encore indéterminée.

Chez *Cladonema*, elles sont droites et leur orientation principale est radiaire ; elles traversent la mésogléée de la sous-ombrelle à l'exombrelle et se ramifient à leurs deux extrémités.

Chez *Gonionemus*, elles ont une disposition identique à celle décrite chez *Cladonema*, mais elles sont fortement ondulées, sauf dans la partie centrale de l'ombrelle où, ondulées près de l'exombrelle, elles deviennent droites dans la zone proche du manubrium. Notons cependant que, lors de l'observation au microscope électronique, les fragments de fibres observés chez les deux espèces sont tous fortement ondulés ; on peut en déduire qu'à l'état libre ces fibres sont ondulées et que l'aspect rectiligne qu'elles prennent dans certaines régions des organismes observés est dû au fait qu'elles y sont soumises à une tension.

Chez *Rhizostoma*, elles sont ondulées et distribuées principalement, dans la portion dorsale de l'ombrelle, en un réseau irrégulier dont la densité est plus forte vers le centre. Elles n'ont pas d'orientation privilégiée, sauf au voisinage de l'exombrelle où elles se disposent parallèlement à la surface.

Chez *Cerianthus*, l'observation d'une coupe transversale de l'animal révèle l'existence de fibres circulaires qui longent le bord interne de l'anneau mésogléen principal. D'autres fibres parcourent les lamelles radiaires en direction de l'anneau principal ; en pénétrant dans celui-ci, elles se ramifient et rejoignent ensuite les fibres circulaires. Ces fibres sont souvent accompagnées de faibles quantités de mucopolysaccharides acides sulfatés et carboxylés.

Le fait qu'elles soient d'une autre nature que les fibres collagènes avait déjà été constaté ; notamment par Bouillon et Vandermeersch (1956), Bouillon (1959), Elder (1966a), Mackie et Mackie (1967) et Arai (1969) ; ces auteurs les identifiaient à des fibres élastiques.

Il convient cependant de remarquer que, dans tous les spécimens où nous les avons observées, ces fibres ne sont pas mises en évidence par les colorations spécifiques de l'élastine et ne sont pas

digérées par l'élastase, sauf dans les cas où nous avons procédé à l'oxydation peracétique préalable. Cette particularité permet de conclure que l'on est en présence de fibres oxytalanes. Celles-ci ont une composition très voisine de celle des fibres élastiques et, au microscope électronique, leur morphologie est similaire.

Rappelons que Fullmer (1958, 1965) voit dans les fibres oxytalanes une forme immature de l'élastine.

Il n'a pas été possible, dans le cadre du présent travail, de tenter l'extraction de ces fibres en vue de leur analyse biochimique. Cette opération devrait constituer logiquement la prochaine étape des recherches ; elle permettrait notamment de déterminer la composition des fibres oxytalanes et d'étudier les différences existant, au niveau macromoléculaire, entre celles-ci et les fibres élastiques.

Summary

Our comparative study of the mesoglea of some Cnidarians was made by histochemistry techniques and by electron microscopy. Histochemistry enabled us to ascertain the presence of collagen fibers in the mesoglea of *Velella* (Siphomedusa) and of *Millepora* (colonia Hydrozoa).

In other forms, such as *Cladonema radiatum* (Anthomedusa), *Gonionemus vertens* (Limnomedusa), *Rhizostoma pulmo* (Scyphomedusa) and *Cerianthus membranaceus* (Anthozoa), the same methods show the existence of two different types of fibers in the mesoglea.

Thin sections of the mesoglea of *Cladonema radiatum* and *Gonionemus vertens*, examined in the electron microscope, show that collagen is present in a felt-like formation of varying density, made up of fibers of very small diameter.

The other fibers are thicker, ramified and undulating; they have the ultrastructural appearance of elastic fibers and have been identified as oxytalan fibers.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALEXANDER, R. Mc. N., 1964. — Visco-elastic properties of the mesoglea of jellyfish. *J. Exp. Biol.*, 41, pp. 363-369.
- ALVARADO, s., 1923. — Sobre la estructura de la substancia fundamental de la mesoglea de las hidromedusas. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid*, 23, pp. 167-173.
- ARAI, MN., 1965. — Contractile properties of a preparation of the column of *Pachycerianthus torreyi* (Anthozoa). *Comp. Biochem. Physiol.*, 14, pp. 323-327.
- ARAI, MN., 1969. — «Elastic» fibers in the mesoglea of *Pachycerianthus torreyi* (Anthozoa). *Canad. J. Zool.*, 47, pp. 148-150.
- ARAI, M., KARAKASHIAN, s., 1973. — The fine structure of the mesoglea of the column of *Pachycerianthus fimbrinatus* (Anthozoa). *Public. Seto Mar. Biol. Lab.*, 20, pp. 719-729.
- ASTIBURY, W.T., 1940. — The molecular structure of the fibres of the collagen group. *J. Intern. Soc. Leather Trades'Chemists*, 24, p. 69.
- AYER, J.P., 1964. — Elastic tissue. In Hall, pp. 33-100.
- BALAZS, E.A., 1970. — Chemistry and molecular biology of the intercellular matrix. Collagen, Basal laminae, *Elastin*. *Acad. Press*.
- BATHAM, B.J., 1960. — The fine structure of epithelium and mesoglea in a sea anemone. *Quart. J. micr. Sc.*, 101 (4), pp. 481-485.
- BELL, F.o., 1939. — X ray and related studies of the structure of the proteins and nucleic acids. Thesis 80-81. Leeds University.
- BOCQUET, J., PUJOL, J.P., ROLLAND, M., BOUILLON, J. et COPPOIS, G., 1972. — Absence de mucopolysaccharides dans la mésoglee de *Rhizostoma pulmo* L. (Scyphoméduse). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 274, pp. 101-104.

- BOISSEZON, P. de, 1930. — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipens* L., *Arch. Zool. exp. gén.*, 70, pp. 281-431.
- BONNEFOY, A.M. et KOLENKINE, X., 1975. — Ultrastructure et signification des « corps tubulaires » et « particules » de la mésogée chez les Hydres. *C.R. Acad. Sc. Paris, D*, 280, pp. 2673-2676.
- BOUILLON, J., 1957. — Etude monographique du genre *Limnocida* (Limnoméduse). *Ann. Soc. roy. zool. Belgique*, 87 (2), pp. 253-500.
- BOUILLON, J., 1959. — Nature et structure de la mésogée des Hydropolypes. *Bull. Biol. France-Belgique*, 1959 (1), pp. 64-71.
- BOUILLON, J. et VANDEMEERSCHÉ, G., 1956. — Structure et nature de la mésogée des Hydro- et Scyphoméduses. *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, 87, pp. 9-25.
- BURNETT, AX. et HAUSSMAN, R.E., 1969. — The mesoglea of *Hydra*. 2. Possible role in morphogenesis. *J. Exp. Zool.*, 171 (1), pp. 15-24.
- BYNUM, MA. et BLACK, R.E., 1974. — Ultrastructure of the mesoglea in strobilae of *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa). *J. Exp. Zool.*, 187, 3.
- CARMICHAEL, GG. et FULMER, H.M., 1966. — The fine structure of the oxytalan fiber. *J. Cell. Biol.*, 28 (1), pp. 33-36.
- CHAMPELIER, G. et FAUHE-FREMIET, E., 1942. — Etude roentgenographique de quelques cornéines d'Anthozoaires. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 215, pp. 84-96.
- CHAPMAN, G., 1953 a. — Studies of the mesoglea of Coelenterates. I. Histology and Chemical properties. *Quart. J. micr. Sc.*, 94, (2), pp. 155-176.
- CHAPMAN, G., 1953 b. — Studies on the mesoglea of Coelenterates. II. Physical properties. *J. exp. Biol.*, 30 (3), pp. 440-451.
- CHAPMAN, G., 1958. — The hydrostatic skeleton in the invertebrates. *Biol. Rev.*, 33, pp. 338-371.
- CHAPMAN, O., 1959. — The mesoglea of *Pelagia noctiluca*. *Quart. J. microsc. Sc.*, 100 (4), pp. 599-610.
- CHAPMAN, G., 1966. — The structure and functions of the mesoglea. In *The Cnidaria and their evolution*, pp. 147-168, W.J. Rees ed., Zool. Soc. London, Acad. Press.
- DAVIS, L.E. et HAYNES, J.F., 1968. — An ultrastructural examination of the mesoglea of *Hydra*. *Z. Zellforsch.*, 92, pp. 149-158.
- DUNHAM, D.W., EPGL. — The water content of the fresh water jellyfish *Craspedacusta*. *Amer. Midl. nat. Notre Dame*, 28, p. 52.
- ELDER, H.Y., 1966 a. — The fine structure of some invertebrate fibrillar and lamellar elastica. *Proceed. roy. microsc. Soc.*, I, p. 99.
- ELDER, H.Y., 1966 b. — Organisation and properties of some invertebrate collagens and elastic fibers. *Proceed. roy. microsc. Soc.*, I (3).
- ELDER, H.Y., 1973. — Distribution and functions of elastic fibers in the invertebrates. *Biol. Bull.*, 144, pp. 43-63.
- ELDER, H.Y. et OWEN, G., 1967. — Occurrence of «elastic» fibers in the invertebrates. *J. Zool. London*, 152, pp. 1-8.
- ELDER, H.Y. et SMITH, E.H., 1967. — Structure and function of the mesoglea in a Stauromedusan. *Biol. Bull.*, 133 (2), pp. 485-486.
- FRANC, s., 1972. — Etude histochimique et cytochimique de la mésogée de *Veretillum cynomorium*. Colloque Tissu Conjonctif des Invertébrés, Université de Caen.
- FRANC, s., GARRONE, R. et HUC, A., 1971. — Observations ultra-structurales sur la mésogée de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaires, Anthozoaire). *J. Microsc.*, II, p. 57.
- FRASCA, J. et PARKS, v., 1965. — A routine technique for staining ultra thin section using uranyl and lead salts. *J. Cell Biol.*, 85, pp. 157-161.
- FULLMER, H.M., 1959. — The peracetic-orcein-Halmi stain : a stain for connective tissues. *Stain Techn.*, 34 (2), pp. 81-84.
- FULLMER, H.M., 1960. — A comparative histochemical study of elastic, pre-elastic and oxytalan connective tissue fibers. *J. Histochem. Cytochem.*, 8, pp. 290-295.
- FULLMER, H.M., 1963. — The oxytalan connective tissue fiber in health and disease. *Ann. Histochem.*, 8, pp. 51-54.
- FULLMER, H.M., 1965. — The histochemistry of the connective tissue, in Hall, 3, pp. 26-36.
- FULLMER, H.M. et LILLIE, R.D., 1958. — The oxytalan fiber : a previously undescribed connective tissue fiber. *J. Histochem. Cytochem.*, 6 (6).
- GABE, M., 1953. — Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. *Bull. Microsc. Appl.*, 3, pp. 152-162.
- GABE, M., 1968. — Techniques histologiques. Masson éd. Paris.

- GLADFELTER, W.G., 1973. — A comparative analysis of the locomotory systems of medusoid Cnidaria. *Helgoländer wiss. Meeres.*, 25, pp. 228-272.
- GLAUERT, A.M. et GLAUERT, R.H., 1958. — Araldite as embedding medium for electron microscopy. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 4, pp. 191-194.
- GOSLINE, J.M. et LENHOFF, H.M., 1968. — Kinetics of incorporation of C¹⁴. Proline into mesogleal protocollagen and collagen of the sea anemone *Aiptasia*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 26, pp. 1031-1039.
- GREENSPAN, 1946. — The convenient preparation of peracids. *J. Am. Chem. Soc.*, 68, pp. 907.
- GRIMSTONE, A.V., HORNE, R.W., PANTIN, C.F.A. et ROBSON, E.A., 1958. — The fine structure of the mesenteries of the sea anemone *Metridium senile*. *Quart. J. Microsc. Sc.*, 99 (4), pp. 523-540.
- HALL, D.A., 1964. — International review of connective tissue research. 2. Acad. Press.
- HATAI, S., 1917. — On the composition of *Cassiopeia xamachana* and the changes in it after starvation. *Washington Carnegie Inst. Publ.* 251.
- HAUSMAN, R.E. et BURNETT, A.L., 1969-I. — The mesoglea of *Hydra*. I. Physical and histochemical properties. *J. Exp. Zool.*, 171 (1), pp. 7-14.
- HAUSMAN, R.E. et BURNETT, A.L., 1970-III. — The mesoglea of *Hydra*. III. Fiber system changes in morphogenesis. *J. Exp. Zool.*, 173 (2), pp. 175-186.
- HAYNES, J.F., BURNETT, A.L. et DAVIS, L.E., 1968. — Histological and ultrastructural study of the muscular and nervous system in *Hydra*. I. The muscular system and the mesoglea. *J. Exp. Zool.*, 167 (3), pp. 283-294.
- HERTWIG, O. et R., 1879. — Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystem untersucht. *Zeit. Naturw. Jena.*, 13.
- HOLMES, W., 1950. — The mesoglea and muscle fibers of *Chlorohydra viridissima*. *Quart. J. Microsc. Sc.*, 91, pp. 419-428.
- HYMAN, L.H., 1938. — The water content of medusa. *Science*, 87, pp. 166-167.
- HYMAN, L.H., 1940. — Observations and experiments on the physiology of medusae. *Biol. Bull.*, 79, pp. 282-296.
- JULLIEN, A., CARDOT, J. et RIPPLINGER, J., 1957. — De l'existence de fibres élastiques dans l'appareil circulatoire des mollusques. *Ann. Sc. Univ. Besançon*, (2) 9, pp. 25-33.
- JULLIEN, A., CARDOT, J. et RIPPLINGER, J., 1958. — Contribution à l'étude histologique des vaisseaux chez les mollusques. Sur l'existence de fibres élastiques chez les pulmonés. *Ann. Sc. Univ. Besançon*, (2), 10, pp. 73-79.
- KRUKENBERG, C.F.W., 1880. — Über den Wassergehalt der medusen. *Zool. Anz.*, 3, p. 306.
- KRUMBACH, T., 1935. — Merostomata : Xiphosura, pp. 47-96 in W. Kükenthal, ed., *Handbuch der Zoologie*, vol. 3 W. de Gruyter, Berlin.
- LACOMBE, D., 1970. — A comparative study of the cement glands in some balanid barnacles (Cirripedia, Balanidae). *Biol. Bull.*, 139, pp. 164-179.
- LEGHISSA, S. et MAZZI, S., 1959. — Contributo ad una migliore conoscenza sulla struttura e composizione della mesodermide negli Antozoi. *Bio. Biol.*, 51 (3).
- LEGHISSA, S. et QUAGLIA, A., 1965. — Recherche submicroscopiche sugli Antozoi. I°. Struttura submicroscopica della mesodermide nei tentacoli do *Actinia equina*. *Boll. Zool.*, 32 (2).
- LENHOFF, H.M., 1964. — Reversible inhibition of swimming in *Stomatoca atra* by mesogleal extracts of some other medusae. *Biol. Bull.*, 126 (1), pp. 115-120.
- LOWNDES, A.G., 1942. — Percentage of water in jellyfish. *Nature*, 150, pp. 234-235.
- LUFT, J.H., 1961. — Improvements in epony embedding method. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 9, pp. 409-414.
- MABILLOT, S., 1954. — Particularités histologiques de la membrane basale du mésentéron chez *Gammarus pulex* (L.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 238, pp. 1738-1739.
- MABILLOT, S., 1955. — Contribution à l'étude histo-physiologique de l'appareil digestif de *Gammarus pulex* (L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 92, pp. 20-38.
- MACKIE, G.O. et MACHIE, G.V., 1967. — Mesogleal ultrastructure and reversible opacity in a transparent Siphonophore. *Vie Milieu (A)* 18 (1), pp. 47-51.
- MAC MANUS, J.P.A. et MOWRY, R.W., 1963. — Staining methods. Histological and histochemical, ed. Hoeber.
- MANLEY, J.H., 1969. — Electron chemistry and collagen structure. *J. Ultrastr. Res.*, 29 (5-6), pp. 383-397.
- MARINOZZI, V., 1963. — The role of fixation in electron staining. *J. rou. Micr. Sc.*, 81, pp. 141-154.

- MARKS, M.H., BEAR, N.S. et BLAKE, C.H., 1949. — X ray diffraction evidence of collagen type protein fibers in the Echinodermata, Coelenterate, and Porifera. *J. exp. Zool.*, 3, pp. 55-78.
- MARJORA, R. et MARTOJA, M., 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, éd.
- MAYER, A.G., 1910. — Medusae of the world. Carnegie Inst. of Washington Publ.
- MERKER, H.J., SEINSCH, W. et GÜNTHER, TH., 1973. — Das elektronenmikroskopische Bild des Kollagens in korrelation zur chemischen Zusammensetzung am Beispiel der Seeanemone (*Metridium dianthus*). *Anat. Histol. Embryol.*, 2, pp. 147-155.
- MILLONIG, G., 1962. — Proc. 5th International Conf. électron. Microscopy. Philadelphia, 2, 8.
- MOOKERJEE, S. et CHAKRAVAHITY, A., 1966. — Nature of fibers in *Hydra*. *Acta Histochem.*, 23, pp. 249-258.
- MUSCATINE, L. et LENHOFF, H.M., 1974. — Coelenterate Biology. Reviews and new perspectives. Acad. Press, p. 501.
- NODA, K., 1968. — On some ultrastructures in the mesoglea of *Hydra magnipapillota*. *Zool. Mag. Tokyo*, 77 (10), pp. 322-325.
- NORDWIG, A. et HAYDUK, U., 1969. — Invertebrate collagens : isolation, characterization and philogenetic aspects. *J. mol. Biol.*, 44, pp. 161-172.
- NUTTING, W.L., 1951. — A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroïd insects. *J. Morphol.*, 89, pp. 501-597.
- OOKAWA, M., 1952. — Water content of fresh water medusa *Craspedacusta sowerbii*. *Zool. Mag. Tokyo*, 61.
- PARTRIDGE, S.M., 1962. — Elastin. *Advances Protein Chemistry*, 17, pp. 227-302.
- PICKEN, L.E.R., 1960. — The organization of cells and other organisms. Oxford (Clarendon Press).
- PIEZ, K.A. et GROSS, J., 1959. — The amino acid composition and morphology of some invertebrate and vertebrate collagens. *Biochem. Biophysic. Acta*, 34, pp. 24-39.
- REYNOLDS, E., 1963. — The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 17, pp. 203-213.
- ROBERTSON, J.D., 1939. — The inorganic composition of the body fluids of three marine invertebrates. *J. Exp. Biol.*, 16, p. 387.
- Ross, n. et BORNSTEIN, P., 1970. — Studies on the components of the elastic fiber. In «Chemistry and molecular biology of the intercellular matrix», Balazs ed., 1, pp. 641-655. Acad. Press.
- RUDALL, K.M., 1955. — The distribution of collagen and chitin. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 9, pp. 49-71.
- SALTHOUSE, T.N., 1965. — Selective staining of collagen and elastin by Luxol fast Blue G in methanol : a histochemical study. *J. Histochem. Cytochem.*, 13 (2), pp. 133-140.
- SMITH, E.H. et ELDER, H.Y., 1967. — Structure and function of the mesoglea in a stauromedusan. *Biol. Bull.*, 133 (2), pp. 485-486.
- STEPHENSON, T.A., 1928. — The British sea anemones, 1. London (Roy. Society).
- THILL, H., 1937. — Beiträge zur Kenntnis der *Aurelia aurita* L. *Zeit. Wiss. Zool.*, 150, pp. 51-94.
- TORELLI, B., 1952. — Su alcuni particolari aspetti della istologia di *Cerianthus*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 23, pp. 141-162.
- TORELLI, B., 1953. — Osservazione sulla mesoglea di *Calliactis parasitica* Couch. *Arch. Zool. Ital.*, 38, pp. 333-339.
- WEIEKAMP, F., 1915. — Bindegewebe und Histologie der Gefäßbahnene von *Anodonta cellensis*. *Z. Wiss. Zool.*, 112, pp. 718-721.