

# DIGESTION DE LA CHITINE CHEZ LES ACTINIAIRES (COELENTERÉS ANTHOZOAIRES).

par

Charles Jeuniaux

Institut Léon Fredericq, Biochimie, Université de Liège et Station Biologique de Roscoff (Finistère).

## Résumé

Le gastroderme des Anthozoaires Actinaires est le siège d'une importante élaboration de chitinases et de chitobiases, mais ces enzymes manquent ou sont très peu concentrés dans les liquides coelentériques.

Chez deux espèces, la digestion de chitine dans le gastrocoèle a pu être mise en évidence. L'hydrolyse enzymatique de la chitine semble essentiellement réalisée au point de contact entre les filaments mésentériques et le matériel alimentaire.

## I. INTRODUCTION.

Parmi les Métazoaires, l'aptitude pour un tissu glandulaire à synthétiser des enzymes chitinolytiques semble beaucoup moins exceptionnelle qu'on ne le pensait naguère. Les chitinases intestinales des Mollusques Gastéropodes Pulmonés terrestres, dont l'origine a été attribuée à la flore bactérienne chitinolytique intestinale (Jeuniaux, 1954), sont en réalité sécrétées en partie par ces bactéries, et en partie par l'hépatopancréas (Jeuniaux, inédit). Les chitinases de l'intestin des Lombrics (Tracey, 1951) sont d'origine tissulaire et non d'origine bactérienne (Devigne et Jeuniaux, 1961). Des chitinases ont été trouvées dans des broyats totaux de Nématodes (Tracey, 1952), dans le tube digestif du Cloporte *Porcellio scaber* (Jeuniaux, 1956) et dans l'hépatopancréas de Crustacés Décapodes Brachyourses (Jeuniaux, 1960, a et b). Ces enzymes sont également sécrétés par l'épiderme des Insectes au moment de la mue (Passonneau et Williams, 1953, Jeuniaux et Amanieu, 1955) et par celui des Crustacés (Jeuniaux, 1959, 1960 b). Chez les Insectes, on trouve des chitinases non seulement au niveau de l'intestin moyen et de l'épiderme, mais encore au niveau de l'hémolymphé (Waterhouse, Hackman et Mc Kellar, 1961 ; Jeuniaux, 1961 c).

Nous avons montré récemment (Jeuniaux, 1961 a et b) que certains Vertébrés insectivores sont capables de digérer la chitine ; les chitinases de ces animaux sont sécrétées par la muqueuse gastrique ainsi que, chez certaines espèces, par le pancréas.

Dans le cadre d'une enquête systématique sur la distribution des enzymes chitinolytiques dans le règne animal, il est important de savoir si la synthèse de ces enzymes chitinolytiques est également une propriété des tissus glandulaires des Métazoaires Acoelomates. Nous avons donc recherché l'existence de chitinases et de chitobiases chez diverses espèces d'Actinaires (Coelenterés, Anthozoaires), et nous avons étudié expérimentalement la digestion de la chitine chez ces animaux.

## II. RECHERCHE DE CHITINASES ET DE CHITOBIASES DANS LES TISSUS ET DANS LES LIQUIDES COELENTRÉIQUES.

### a) Méthodes de dosage.

Pour le dosage des chitinases, nous avons utilisé comme substrat une suspension de chitine « native » purifiée à partir du sépion de Seiche (*Sepia officinalis*). Dans le cas de solutions enzymatiques plus riches en chitobiases qu'en chitinases (le cas le plus général chez les Invertébrés), la quantité d'acétylglucosamine libérée au cours de l'incubation, à partir de la suspension de chitine « native », est proportionnelle à la quantité de chitine hydrolysée. L'acétylglucosamine est mesurée par la méthode de Reissig, Strominger et Leloir (1955). Ces méthodes de dosage ont été détaillées dans des publications antérieures (Devigne et Jeuniaux, 1961). L'activité des chitinases est exprimée en  $\mu\text{g}$  de chitine hydrolysée par heure d'incubation (à 37° C et à pH 5.2) et par g de tissus frais.

Dans les cas où la teneur en chitobiases des solutions étudiées est faible ou nulle (liquides coelentériques), la recherche de chitinases a été réalisée après addition de chitobiases au milieu réactionnel (1 ml de solution de  $\beta$ -glucosidase NBCo, 0,25 g/100 ml ; cf. Jeuniaux, 1961, b).

Pour le dosage des chitobiases, nous avons employé comme substrat une solution de chitobiose (0,25 mg/ml de milieu réactionnel) obtenue en hydrolysant une suspension colloïdale de chitine pure au moyen de chitinases purifiées (Jeuniaux, 1957), exemptes d'activité lytique vis-à-vis du chitobiose. L'activité des chitobiases est exprimée en  $\mu\text{g}$  d'acétylglucosamine libérée par heure d'incubation à 37°C et à pH 5,2, par g de tissus ou par ml de liquides coelentériques.

### b) Matériel biologique.

Quatre espèces d'Actinaires ont été étudiées. A l'exception d'*Edwardsia callimorpha*, qui provenait de la baie de Morgat, elles

ont toutes été récoltées dans le chenal de l'Ile verte à Roscoff, en juin 1961.

*Adamsia palliata* Boh. : un individu, fixé sur la patte d'une Maïa, était nourri quotidiennement de déchets de poissons. Le dernier repas avait été distribué 24 heures avant la dissection et la préparation des tissus.

*Anemonia sulcata* Penn. : les individus étudiés ont été conservés en aquarium pendant quinze jours, et nourris de fragments de foie et de gonades de raies. Le dernier repas avait été distribué une heure avant la dissection et la préparation des tissus.

*Anthopleura balli* Cocks : deux individus ont été conservés en aquarium pendant quinze jours et nourris de déchets de poissons. Le dernier repas avait été distribué deux heures avant la dissection.

*Edwardsia callimorpha* Gosse : les extraits enzymatiques ont été préparés deux jours après la récolte des animaux. Ceux-ci avaient été conservés entre-temps dans un aquarium alimenté en eau de mer courante.

#### c) Préparation des extraits enzymatiques.

Les tissus constituant le gastroderme ont été grattés au moyen d'un scalpel, lavés rapidement dans de l'eau de mer, essorés sommairement sur papier filtre et pesés. Ils ont ensuite été broyés dans un mortier, en présence d'eau distillée et de sable lavé. Après 24 heures d'extraction en glacière, les broyats ont été amenés, par addition d'eau distillée, à un volume tel que la proportion de tissus frais soit de 100 mg environ par ml de suspension. Le liquide surnageant après centrifugation a constitué la solution enzymatique.

Pour la récolte des liquides coelentériques, l'animal a été essoré sur papier filtre afin de le débarrasser de l'eau de mer accumulée dans la masse tentaculaire, puis sectionné d'un coup de ciseaux au-dessus d'un entonnoir. On a recueilli 2,8 ml de liquides coelentériques à partir de deux *Anemonia sulcata* de taille moyenne, et 3 ml de liquides coelentériques à partir de 6 *Edwardsia callimorpha*.

L'épiderme a été préparé en grattant, au moyen d'un scalpel, la face externe de la colonne d'un individu préalablement congelé.

#### d) Résultats.

Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau I. On constate que, chez les quatre espèces étudiées, les extraits aqueux de tissus gastrodermiques sont riches en chitinases et en chitobiases. Les liquides coelentériques semblent dépourvus d'activité enzymatique, si ce n'est la présence d'une légère activité du type chitobiase chez *Anemonia sulcata*. L'addition de chitobiase au milieu réactionnel confirme le manque de chitinase.

L'extrait aqueux d'épiderme d'*Anemonia sulcata* contient des chitobiases, mais la teneur en chitinase est très faible, 100 fois plus faible que celle observée au niveau du gastroderme.

TABLEAU I : Chitinase et chitobiase dans le gastroderme, l'épiderme et les liquides coelentériques de quatre espèces d'Actiniaires.

ESPÈCES	TISSUS OU SOLUTIONS ENZYMATIQUES	CHITINASE (1)	CHITOBIASE (2)
<i>Adamsia palliata</i> Boh. ....	gastroderme	plus de 1 000.	—
<i>Anemonia sulcata</i> Penn. ....	liquides coelentériques	2*	96.
	idem, + chitobiase (3)	3*	—
	gastroderme	7 200.	19 500.
<i>Anthopleura balli</i> Cocks ....	épiderme	66.	3 600.
	gastroderme	1 500.	21 000.
	liquides coelentériques	4*	—
<i>Edwardsia callimorpha</i> Gosse. ....	idem, + chitobiase (3)	0.	0.
	gastroderme	2 100.	6 800.

(1) Activité, en  $\mu\text{g}$  de chitine native hydrolysée/h/g de tissus ou ml de liquides coelentériques.

(2) Activité, en  $\mu\text{g}$  d'acetylglucosamine libérée/h/g de tissus ou ml de liquides coelentériques.

(3) Addition d'un ml de  $\beta$ -glucosidase NBCo 0.25% (soit une activité du type chitobiase de 200  $\mu\text{g}/\text{h}/\text{ml}$ ) à un ml de liquide coelentérique.

\* Valeurs non significatives, comprises dans les limites d'erreur de la méthode.

### III. MISE EN ÉVIDENCE D'UNE DIGESTION DE CHITINE.

#### a) Essai préliminaire.

Le principe de ces expériences consiste à établir un bilan nutritif, en mesurant la différence entre la quantité de chitine ingérée et celle rejetée par un même animal, au cours d'un seul repas. Le procédé le plus simple et le plus direct consistait à faire absorber un fragment de chitine purifiée de poids connu à une Anémone de mer, puis à peser, après lavages, les résidus rejetés après digestion. Des essais préliminaires ont montré que des fragments de chitine purifiée sont instantanément capturés et ingérés, mais sont rejettés quelques dizaines de minutes plus tard.

Après macération pendant une heure dans un broyat de muscles de crustacés (crabes ou crevettes), les fragments de chitine sont non seulement ingérés, mais conservés dans le gastrocoele pendant plus d'une journée. Il semble donc que les matières organiques solubles, dont est imprégné le fragment de chitine, agissent comme stimulus chimique de l'acte de digestion, alors que la capture et l'ingestion du fragment de chitine sont déclenchées par simple contact mécanique.

#### b) Méthode expérimentale.

Le matériel chitineux qui nous a paru le plus adéquat consistait en pièces endosquelettiques (« tendons ») des muscles des péréiopodes

d'une *Maia squinado* de grande taille. Ces tendons ont été lavés à l'eau bouillante, puis décalcifiés dans une solution d'acide chlorhydrique 0.5 N, renouvelée jusqu'à cessation complète du dégagement de CO<sub>2</sub>. Après lavage à l'eau, les protéines ont été hydrolysées et solubilisées par traitement au moyen d'une solution de NaOH 0.5 N, à 100°C pendant 6 heures. Après de fréquents lavages dans l'eau distillée, et contrôle de l'élimination complète de la solution alcaline, les tendons, constitués pratiquement de chitine pure, ont été desséchés à 100°C jusqu'à poids constant. Le poids sec de chaque fragment a été déterminé au moyen d'une balance de précision ( $\pm 0.2$  mg).

Après réhydratation (30 minutes en eau distillée), les tendons chitineux ont macéré pendant une heure dans un broyat de muscles abdominaux de Crevettes (*Leander serratus* L.). Nous avons contrôlé que ce broyat de muscles ne possédait aucune trace d'activité chitino-lytique. Chaque tendon, replié plusieurs fois sur lui-même, a été ficelé au moyen d'un fin fil de nylon, à l'extrémité libre duquel on a fixé une étiquette portant un numéro d'ordre. Dénommons « ration de chitine » ce tendon chitineux purifié, de poids connu, ficelé de nylon et imbibé d'extrait musculaire.

Les animaux étudiés ont été conservés dans un aquarium alimenté par de l'eau de mer courante. Après deux jours de jeûne, chaque individu a reçu une ration de chitine, aussitôt portée à la bouche et ingérée ; l'extrémité libre du fil de nylon a été fixée au bord de l'aquarium au moyen d'une pince.

Sauf dans un cas, où la ration de chitine a été rejetée spontanément après 8 heures, nous avons interrompu la digestion et retiré la ration de chitine 24 ou 36 heures après l'ingestion.

Aussitôt après avoir extirpé la ration de chitine, nous avons disséqué chaque individu et recherché la présence éventuelle de fragments de chitine qui auraient pu être détachés de la ration. Dans un seul cas, un petit fragment de tendon chitineux a été trouvé, après dissection, adhérant aux filaments mésentériques.

Chaque ration de chitine a été débarrassée du fil de nylon, lavée dans de l'eau distillée, examinée à la loupe binoculaire et débarrassée soigneusement des filaments mésentériques qui y adhéraient. Après des lavages répétés dans de l'eau distillée, les tendons ont été desséchés à 100°C jusqu'à poids constant.

### c) Résultats.

Cette expérience a porté sur quatre individus appartenant à l'espèce *Anemonia sulcata* Penn. et sur deux individus de l'espèce *Anthopleura balli* Cocks.

Les tendons chitineux extirpés du gastrocole présentaient, dans chaque cas, des bords festonnés, entaillés, suggérant une altération inégale, assez profonde en certains endroits, et moins poussée en d'autres. Dans le cas des essais n° 1, 2 et 3, les tendons chitineux extirpés portaient, en de nombreux points, les extrémités recourbées et sectionnées de filaments mésentériques, adhérant assez fortement à la surface du tendon chitineux.

Le tableau II résume les résultats du bilan de la digestion des tendons de chitine.

TABLEAU II : Bilan de la digestion de fragments de chitine « native » préparés à partir de tendons de péréipodes de *Maia squinado*, chez deux espèces d'Anthozoaires.

ESPÈCE	N°	Poids sec du fragment de chitine ingéré	Durée de conservation dans le gastrocoele	Poids sec du fragment rejeté	Quantité de chitine digérée en mg
<i>Anemonia sulcata</i>	1	26 mg	22 h.	18.5 mg	7.5 mg
	2	56 mg	36 h.	34 mg	22 mg
	3	13 mg	24 h.	4.5 mg	8.5 mg
	4	17 mg	38 h.	15 mg	2 mg
<i>Anthopleura balli</i>	5	18.5 mg	8 h.	12 mg	6.5 mg
	6	12 mg	24 h.	8 mg	4 mg

#### IV. DISCUSSION.

1. — Les résultats résumés dans le tableau I montrent que les extraits aqueux du gastroderme des 4 espèces d'Anthozoaires étudiées sont riches en enzymes chitinolytiques. Leur teneur en chitobiases est élevée (6 800 à 21 000 µg/h/g de tissus frais), ce qui rappelle ce qu'on observe chez d'autres Invertébrés (hépatopancréas des Mollusques Gastéropodes et des Crustacés Décapodes, intestin des Lombrics), mais ce qui contraste avec les très faibles activités du type chitobiase des tissus endodermiques des Vertébrés (Jeuniaux, 1961, a et b).

En ce qui concerne les chitinases, par contre, les extraits aqueux du gastroderme des espèces étudiées sont doués d'une activité chitino-lytique remarquablement élevée. La teneur en chitinases, exprimée en µg de chitine hydrolysée/h/g de tissus frais, est nettement plus élevée que dans le gastroderme des Anthozoaires (1 500 à 7 200 µg/h/g) que dans l'hépatopancréas d'*Helix pomatia* (390 à 580 µg/h/g : Tercafs et Jeuniaux, 1961), dans l'hépatopancréas d'*Eriocheir sinensis* et de *Maia squinado* (respectivement 320 et 300 à 700 µg/h/g : Jeuniaux, 1960, a et b) et dans l'intestin moyen du Lombric (150 à 300 µg/h/g : Devigne et Jeuniaux, 1961). Des activités chitino-lytiques aussi élevées ont été trouvées pour l'hépatopancréas d'un Mollusque Gastéropode troglophile, *Oxychilus cellarius* (Tercafs et Jeuniaux, 1961) et semblent assez fréquentes au niveau des muqueuses gastriques, de certains Vertébrés à régime plus ou moins insectivore (Jeuniaux, 1961, a et b).

Le tissu gastrodermique des Actiniaires est donc remarquablement équipé en enzymes chitino-lytiques, tant en chitinases, capables d'hydrolyser la chitine, qu'en chitobiases, capables de libérer l'acétyl-glucosamine à partir du chitobiose.

2. — Les extraits aqueux d'épiderme d'*Anemonia sulcata* sont relativement riches en chitobiases, mais leur teneur en chitinases est au moins 100 fois plus faible que celle des extraits de gastroderme. Dans ces conditions, on ne peut éliminer la possibilité d'une contamination des extraits d'épiderme étudiés ici par des fragments de tissus gastrodermiques. Il serait donc prématuré de spéculer sur la signification de ce résultat isolé.

3. — Les liquides coelentériques sont pratiquement dépourvus d'activité enzymatique, tant du type chitobiase que du type chitinase. Le manque de chitinase a été confirmé par des tests enzymatiques réalisés après addition de chitobiase au milieu réactionnel.

Il convient de remarquer :

- a) que les *Edwardsia* paraissaient en pleine période d'alimentation (pied enfoncé dans le sable de l'aquarium, tentacules étalés, animés de mouvements répétés vers la bouche).
- b) que les *Anemonia* avaient été alimentées (fragments de pied de Patelle) une heure avant le prélèvement des liquides coelentériques.
- c) que les tissus gastrodermiques des mêmes individus étaient riches en chitinases et en chitobiases.

On peut donc difficilement interpréter le manque d'enzymes chitinolytiques dans les liquides coelentériques comme le résultat d'un manque d'excitation de l'activité sécrétrice des cellules glandulaires. Il semble au contraire qu'il faille admettre que les chitinases et les chitobiases ne sont pas déversées dans la lumière du gastrocoele, du moins en quantité appréciable, par les cellules glandulaires qui les élaborent.

4. — Le bilan de la digestion de la chitine, chez *Anemonia sulcata* et *Anthopleura balli*, montre que cette substance est effectivement digérée pendant son séjour dans le gastrocoele. La quantité de chitine que peut digérer une Anémone de mer pendant 24 ou 36 heures est loin d'être négligeable. Or, la chitine a été offerte aux animaux en expérience sous la forme d'une masse homogène, de dimension relativement grande, constituée en l'occurrence par la trame chitineuse de tendons de péréipodes de *Maia squinado*, formant des bandes souples de 30 à 50 mm de long, sur 5 à 7 mm de large, enroulées et ficelées au moyen d'un fin fil de nylon. Dans ces conditions, il est évidemment impossible de retenir l'hypothèse d'une digestion intracellulaire, précédée de phagocytose.

Les bandes de chitine purifiée, après séjour dans le gastrocoele, montraient la modification d'aspect suivante : leurs bords étaient festonnés, comme si l'attaque de la chitine avait porté sur certains points plutôt que sur d'autres, et cela sur toute la longueur des deux côtés. Sur certaines bandes, même après lavage à l'eau de mer, des extrémités de filaments mésentériques adhéraient fortement en de nombreux endroits. L'ensemble de ces observations fait penser à une « digestion de contact », intermédiaire entre la digestion extracellulaire et la digestion intracellulaire, qui se réaliserait au point de contact entre le filament mésentérique et le substrat alimentaire (Friedemann, cité par Rogers, 1938).

L'existence d'une « digestion de contact » chez les Coelenterés Anthozoaires a été suggérée pour concilier les observations suivantes apparemment contradictoires : alors que la digestion extracellulaire des protéines peut être indubitablement mise en évidence (Jordan, 1907 ; Krieger et Talbot, 1953), les liquides coelentériques ne manifestent au contraire qu'une activité protéolytique très faible ou nulle (Mesnil, 1901 ; Bodansky, 1924). Pour Ishida (1936) cependant, dans le cas d'*Actinia mesembryanthemum*, l'activité protéolytique des liquides coelentériques augmenterait dans une forte proportion trois heures après l'ingestion de blanc d'œuf coagulé.

L'étude de la digestion de protéines par les Anémones de mer a été reprise récemment par Nicol (1959) ; cet auteur a pu confirmer, chez *Calliactis parasitica* et *Tealia felina*, le manque d'activité protéolytique des liquides coelentériques, contrastant avec la très forte activité observée dans des broyats de filaments mésentériques et la rapide digestion extracellulaire des aliments protéiques. Après d'autres observations d'ordre anatomique, l'auteur conclut : « The food bolus is enveloped in a sac-like mass of mesenteric filaments which adhere closely to the surface of the food... The enzymes act on the food practically at the surface of the filaments, and suffer little dilution; as the food is dissolved and absorbed the filaments continue to press against the shrinking mass. This situation is in contrast to that found in many higher Metazoa... which discharge extracellular enzymes into large sacs or tubes, in the open lumina of which digestion takes place ».

Nos observations concernant la digestion de la chitine et la sécrétion d'enzymes chitinolytiques chez les Anthozoaires nous paraissent en parfait accord avec celles de Nicol sur la digestion des protéines, et donner lieu à une interprétation analogue.

## V. CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ.

Chez quatre espèces d'Anthozoaires appartenant à l'ordre des Actinaires (*Adamsia palliata*, *Anemonia sulcata*, *Anthopleura balli* et *Edwardsia callimorpha*), la sécrétion d'enzymes chitinolytiques a pu être mise en évidence, ainsi que, chez *Anemonia* et *Anthopleura*, une digestion extracellulaire de chitine.

Les extraits de tissus gastrodermiques sont remarquablement riches en chitinases et en chitobiases. Leur teneur en chitinases est, rapportée au poids frais de tissus, aussi importante que celle observée au niveau de la muqueuse gastrique de certains Vertébrés insectivores. Par contre, l'activité de ces mêmes enzymes dans les liquides coelentériques est nulle ou extrêmement faible.

La mise en évidence d'une digestion extracellulaire de chitine à partir de fragments de taille relativement grande, jointe à l'observation d'une altération inégale des fragments de chitine et à la présence de nombreux filaments mésentériques à la surface de ces fragments, conduit à penser que la digestion de la chitine se déroule selon

un procédé « de contact », redécrit récemment par Nicol (1959) en ce qui concerne la digestion extracellulaire des protéines.

La digestion extracellulaire de la chitine par les Anthozoaires pourrait être considérée, au même titre que la digestion extracellulaire des protéines, comme une adaptation biochimique à un régime macrophage constitué essentiellement de proies animales, fréquemment protégées par un exosquelette chitineux.

### Summary

Four species of Sea-anemones (*Adamsia palliata* Boh., *Anemonia sulcata* Penn., *Anthopleura balli* Cocks et *Edwardsia callimorpha* Gosse) have been studied. High amounts of chitinases and chitobiases have been found in the gastroderm. The chitinolytic activities of the gastroderm are as high as those of the gastric mucosa of some insectivorous Vertebrates, in terms of wet weight of tissues.

In the coelenteric fluid, little or no activity has been observed. Fragments of pure "native" chitin, prepared from leg tendons of *Maia squinado*, too big to be absorbed by phagocytosis, have been partially digested in the gastrocoel of *Anemonia* and *Anthopleura*. The digestion of the chitin proceeded irregularly along the free edges of the fragments, and many mesenteric filaments could be observed adhering closely to the chitin fragments. These observations suggest a process of "contact digestion", as described by early investigators, and recently confirmed by Nicol (1959) in the case of extracellular digestion of proteins.

Extracellular digestion of chitin by Sea-anemones may be considered, in addition to extracellular digestion of proteins, as a biochemical adaptation in relation to predatory habits involving the capture of large sized preys, often covered with chitinous exoskeleton.

### Riassunto

Nel gastroderma di quattro specie di anemoni di mare studiate (*Adamsia palliata* Beh., *Anemonia sulcata* Penn., *Anthopleura balli* Cocks ed *Edwardsia callimorpha* Gosse) è stata rivelata grande quantità di chitinasi e di chitobiassi. L'attività chitinolitica del gastroderma di questi Attiniari è altrettanto elevata quanto quella della mucosa gastrica di taluni Vertebrati insettivori, in termini di peso umido di tessuto.

Nel liquido celenterale, per contro, non si è osservata che scarsa, o punta, attività chitinolitica. Frammenti di chitina pura, allo stato "nativo", preparata da tendini della zampa di *Maia squinado*, troppo grossi per potersi assorbire per fagocitosi, sono stati parzialmente digeriti nel gastrocole di *Anemonia* e di *Anthopleura*. La digestione della chitina procedeva irregolarmente lungo il lato libero dei frammenti, e si sono osservati numerosi filamenti mesenterici strettamente aderenti ai frammenti di chitina. Queste osservazioni suggeriscono un processo di "digestione per contatto", come è stata descritto da ricercatori precedenti, e di recente confermato dal Nicol (1959) nel caso di digestione extracellulare di proteine.

La digestione extracellulare di chitina da parte delle anemoni marine può considerarsi, in aggiunta alla digestione extracellulare di proteine, come un adattamento biochimico in relazione con abitudini predatorie comportanti la cattura di prede di grande mole, spesso rivestite da esoscheletro chitosano.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BODANSKY, M., 1924. — Comparative studies of digestion. 3 : Further observations on digestion in Coelenterates. *Amer. J. Physiol.*, 67, pp. 547-550.  
 DEVIGNE, J. et JEUNIAUX, CH., 1961. — Origine tissulaire des enzymes chitinolytiques intestinaux des Lombrics. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 69, pp. 223-234.

- ISHIDA, J., 1936. — Digestive enzymes of *Actinia mesembryanthemum*. *Annot. Zool. Jap.*, 15, pp. 285-305.
- JEUNIAUX, CH., 1954. — Sur la chitinase et la flore bactérienne intestinale des Mollusques gastéropodes. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique*, tome 7, pp. 1-44.
- JEUNIAUX, CH., 1956. — Chitinase et bactéries chitinolytiques dans le tube digestif d'un Cloporte (*Porcellio scaber* Latr.) (Isopode, Oniscide). *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 64, pp. 583-586.
- JEUNIAUX, CH., 1957. — Purification of a *Streptomyces* chitinase. *Biochem. J.*, 66, p. 29 P.
- JEUNIAUX, CH., 1959. — Sur la gélification de la couche membraneuse de la carapace chez les crabes en mue. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 67, pp. 516-517.
- JEUNIAUX, CH., 1960-a. — Chitinases et chitobiases dans les tissus épidermiques, l'hépatopancréas et le tube digestif du crabe *Eriocheir sinensis* Milne Edwards. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 68, pp. 684-685.
- JEUNIAUX, CH., 1960-b. — Activité des chitinases et des chitobiases de l'hépatopancréas et de l'épiderme de *Maia squinado* Herbst (Crustacé Décapode) au cours de la mue. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 68, pp. 837-838.
- JEUNIAUX, CH., 1961-a. — Sécrétion d'enzymes chitinolytiques par la muqueuse gastrique et par le pancréas du reptile *Lacerta viridis* Laurenti. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 69, pp. 384-385.
- JEUNIAUX, CH., 1961-b. — Chitinase : an addition to the list of hydrolases in the digestive tract of Vertebrates. *Nature*, 192, pp. 135-136.
- JEUNIAUX, CH., 1961-c. — Activité chitinolytique de l'hémolymphe de *Bombyx mori* L. au cours des métamorphoses. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 69, p. 750.
- JEUNIAUX, CH. et AMANIEU, M., 1955. — Mise en évidence d'une chitinase dans le liquide exuvial de *Bombyx mori* L. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 63, pp. 94-103.
- JORDAN, H., 1907. — Die verdauung bei den aktiniern. *Pflügers Arch. Ges. Physiol.*, 116, pp. 617-624.
- KRIJGSMAN, B.J. et TALBOT, F.H., 1953. — Experiments on digestion in sea anemones. *Arch. Internat. Physiol.*, 61, pp. 277-291.
- MESNIL, F., 1901. — Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. *Ann. Inst. Pasteur*, 15, pp. 352-397.
- NICOL, J.A.C., 1959. — Digestion in sea anemones. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 38, pp. 469-476.
- PASSONNEAU, J.V. et WILLIAMS, C.M., 1953. — The moulting fluid of the *Cecropia* silkworm. *J. Exper. Biol.*, 30, pp. 545-560.
- REISSIG, J.L., STROMINGER, J.L. et LELOIR, L.F., 1955. — A modified colorimetric method for the estimation of N-acetylamino sugars. *J. Biol. Chem.*, 217, p. 959.
- ROGERS, C.G., 1938. — *Textbook of comparative Physiology*. Mc Graw-Hill publications in Zoological Science. New-York.
- TERCAFS, R.R. et JEUNIAUX, CH., 1961. — Comparaison entre les individus épigés et cavernicoles de l'espèce *Oxychilus cellararius* Müll (Mollusque Gastéropode Troglobile) au point de vue de la teneur en chitinase du tube digestif et de l'hépatopancréas. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 69, pp. 364-373.
- TRACEY, M.V., 1951. — Cellulase and chitinase of earthworms. *Nature*, 167, p. 776.
- TRACEY, M.V., 1952. — 2d Int. Cong. Biochem. Paris. Résumé des communications, p. 242.
- WATERHOUSE, D.F., HACKMAN, R.H. et MC KELLAR, J.W., 1961. — An investigation of chitinase activity in cockroach and termite extracts. *J. Ins. Physiol.*, 6, p. 96.