

STRUCTURE ET NATURE DE LA MESOGLEE DES HYDRO- ET SCYPHOMEDUSES

par

J. BOUILLOU et G. VANDERMEERSSCHE

La majeure partie du volume des Hydro- et Scyphoméduses est constituée par une masse gélatineuse que l'on désigne sous le terme de « mésoglée ». Celle-ci est également présente chez les polypes d'Hydrozoaires et chez les Anthozoaires où elle prend l'aspect d'une lamelle plus ou moins développée interposée entre les deux feuillets constitutifs de ces animaux.

La mésoglée des méduses peut contenir deux types d'éléments indépendants : des structures fibrillaires et des cellules amiboides. Ces dernières se retrouvent principalement chez certaines Scyphoméduses, les Hydroméduses en étant généralement dépourvues. Le rôle et l'origine de ces cellules sont peu connus.

La présence de fibrilles mésogléennes a été observée par de nombreux auteurs tant dans les formes méduses que polypes. Citons notamment R. et O. HERTWIG, 1879 ; MAYER, 1910 ; ALVARADO, 1923 ; STEPHENSON, 1928 ; HOLMES, 1950 ; CHAPMAN, 1953.

La mésoglée est physiologiquement comparable à la lymphe, c'est à son niveau 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 nématocystes.

Quelle est la nature chimique des fibres et de la substance interfibrillaire composant la masse mésogléenne des méduses ? La littérature nous donne peu d'informations à ce sujet. Mentionnons les anciens travaux de KRU肯BERG (1880) selon lesquels la mésoglée ne contiendrait ni gélatine ni mucine, ainsi qu'une série d'auteurs qui ont étudié la concentration aqueuse de la mésoglée de différentes méduses (HATAI, 1917 ; THILL, 1937 ; HYMAN, 1938, 1940 ; LOWNDES, 1942 ; DUNHAM, 1942 ; OOKAWA, 1952).

Il faut attendre les travaux de BELL, 1939, pour obtenir un résultat précis sur la nature de la mésoglée. Il ressort en effet

de l'étude de cet auteur que la mésoglée des méduses donne un diagramme de diffraction aux rayons-X similaire à celui des substances du groupe collagène. On sait que les roentgenogrammes donnés par les différentes substances, fibreuses ou non, appartenant aux groupes des collagènes sont étroitement comparables, bien que des différences chimiques et physiques puissent exister entre elles (gélatine, tendons, ichtyocolle, byssus, cornéine, spongine ⁽¹⁾).

CHAPMAN (1953) analysant la composition en acides aminés de la mésoglée de quelques méduses et Anthozoaires conclut à la nature protéique proche du collagène des fibres mésogléennes précisant ainsi les résultats de BELL.

Ayant eu l'occasion d'examiner des coupes histologiques de la mésoglée de quelques méduses — *Olindias phosphorica*, *Limnoco-nida tanganyicae* (Hydroméduses); *Aurelia aurita*, *Pelagia noctiluca* (Scyphoméduses) ⁽²⁾ — nous avons été frappés par la structure ramifiée et anastomosée des fibres mésogléennes (fig. 1, 2). Or on sait que les fibres collagènes ne présentent pas de tels caractères qui sont par contre propres aux fibres élastiques.

Il nous paraît dès lors intéressant de vérifier la nature des fibres mésogléennes de ces méduses et d'en étudier la structure.

Quatre groupes de méthodes s'offraient principalement à nous :

- 1) des méthodes histologiques : Technique de Gabe ; bleu d'aniline et vert lumière après mordançage à l'acide phosphomolydique pour la détection du collagène. Réaction plasmale ; technique de Gabe ; orcéine de Rubens-Duval ; résorcine de Weigert et le violet de gentiane-résorcine-éosine de Gretin et Mahot pour la mise en évidence de l'élastine ;
- 2) des méthodes chimiques : hydrolyse, tests de solubilité et de digestion enzymatique (trypsine, pepsine, hyaluronidase) ;
- 3) l'examen de suspension de fibres et de coupes ultrafines au microscope électronique ;
- 4) l'étude de fragments de mésoglée aux rayons-X.

(1) ASTBURY, 1940, 1950, 1955; CHAMPETIER et FAURE-FREMIET, 1938, 1942; FAURE-FREMIET et GARRAULT, 1944; MARKS, BEAR et BLAKE, 1949; RUDDAL, 1955.

(2) Une partie du matériel étudié (*Pelagia* et *Olindias*) a été récolté au cours d'un séjour que l'un de nous a effectué à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer (France).

PLANCHE I

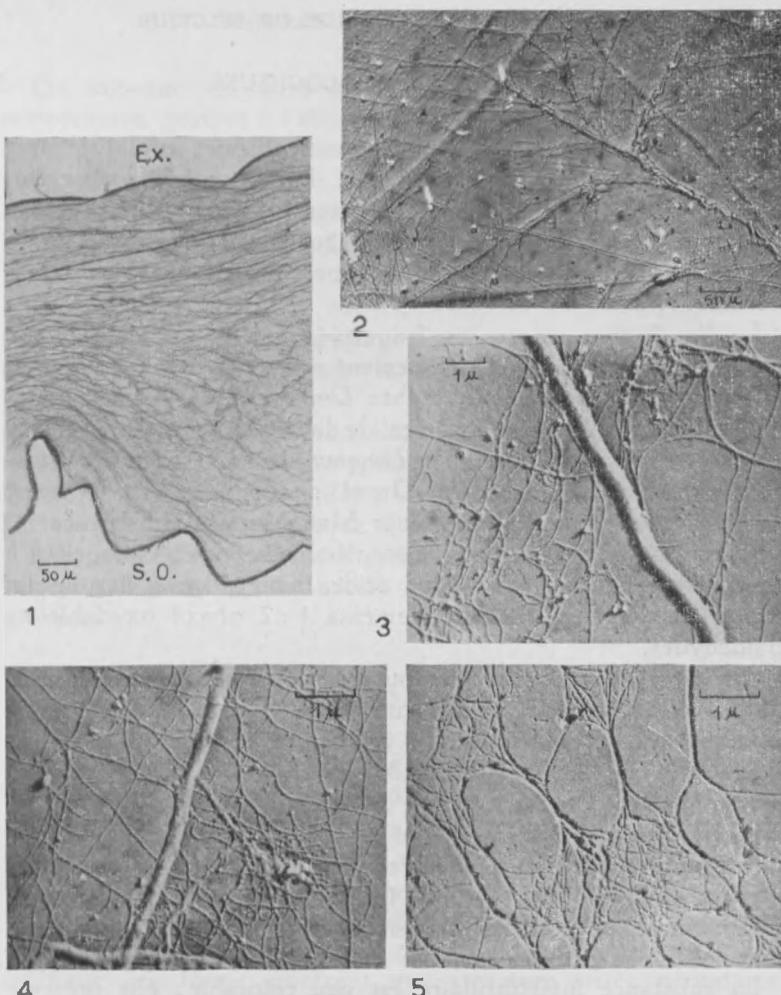


Fig. 1

Microphotographie d'une portion de l'ombrelle de *Limnecnida tanganyicae* montrant la disposition radiaire des fibres mésogléennes ainsi que leur structure ramifiée et anastomosée. — Ex. : exumbrelle ; S.O. : sous umbrelle. — Coloration à l'hématoxyline ferrique. Fixateur Flemming.

Fig. 2

Microphotographie d'un fragment de mésoglée de *Pelagia* ombré au Palladium. Les fibres sont également ramifiées et anastomosées. De taille très variable elles sont peu orientées et parcourent la masse mésogléenne en tous sens.

Fig. 3

Photographie électronique de fibres mésogléennes de *Limnecnida*. Ombrées au Palladium (5.000 X).

Fig. 4-5

Photographies électroniques de fibres mésogléennes de *Limnecnida*. Ombrées au Palladium (7.500 X). — Noter les ramifications, les anastomoses et la grande variabilité du diamètre des fibres.

I. METHODES HISTOLOGIQUES

Les tests histologiques ont été principalement appliqués à la mésoglée de *Limnocnida tanganyicae*. La mésoglée de cette méduse contient des structures fibrillaires fortement différencierées. Ces fibres mésoglénées sont principalement orientées dans le sens radiaire et particulièrement développées dans la région exombrillaire (*fig. 1*).

La *fig. 2* nous montre un fragment de mésoglée de *Pelagia*, les fibres y sont moins régulièrement orientées et proportionnellement moins abondantes que chez *Limnocnida*. Des conclusions analogues découlent de l'examen de la mésoglée d'*Aurelia*.

Les fibres mésoglénées de *Limnocnida* se colorent positivement par l'orcéine de Rubens-Duval, par le réactif de Weigert et par la technique de Hotchkiss Mac Manus. Ce dernier résultat indique que les fibres mésoglénées sont soit associées à des polysaccharides soit à des acides aminés ou à des lipides insaturés contenant des groupements 1 : 2 glycol oxydable en dialdéhydes.

Ces fibres se teintent en pourpre violet par la méthode de Gabe (collagène bleu) et en bleu noir par la technique de Cretin et Mahot au violet de gentiane (collagène rose rouge).

Les fibres de la mésoglée de *Limnocnida* présentent donc toutes les caractéristiques tinctorielles de l'élastine.

La réaction plasmale ne donne par contre aucun résultat positif au niveau des fibres mésoglénées mais divers auteurs (FEULGEN et VOIT, 1924 ; VERNE, 1928, 1929 ; LISON, 1936 ; LANGERON, 1949) ont signalé qu'elle est tantôt positive tantôt négative suivant les tissus examinés.

La substance interfibrillaire est peu colorable ; elle présente une légère réaction positive à la technique de Hotchkiss Mac Manus. Cette réaction est toutefois beaucoup plus intense au niveau des épithélium endodermique et ectodermique limitant l'ombrelle (*fig. 9*). Après mordançage à l'acide phosphomolybdique la substance interfibrillaire est très faiblement colorée par le bleu d'aniline et le vert lumière, ce qui semble exclure la présence de collagène sinon à très faible concentration.

II. METHODES CHIMIQUES

Une série de tests d'hydrolyse, de solubilité et de digestion ont ensuite été employés afin de préciser la nature de ces fibres.

On sait que les fibres de collagène sont très sensibles à la température, portées à l'ébullition à des températures supérieures à 100° C, elles se transforment en gélatine. Les fibres d'élastine sont par contre résistantes à un tel traitement.

Des fragments de mésoglée de *Limnecnida*, *Pelagia* et *Aurelia* soumis à l'ébullition dans l'eau à des températures au dessus de 100° C ne présentent pas de modification structurale visible.

De plus ces fibres ne subissent aucune altération après un séjour de 48 h dans une solution d'acide acétique 1 % or on sait qu'à l'encontre de l'élastine, le collagène est soluble dans les solutions acides diluées.

Enfin les fibres de *Limnecnida*, *Pelagia* et *Aurelia* sont partiellement digérées par la trypsine et la pepsine. Rappelons que les fibres collagéniques sont dans la majorité des cas résistantes à l'action du ferment trypsique.

L'ensemble de ces données confirment donc les résultats histologiques, c'est-à-dire la nature « élastique » des fibres mésoglénées

III. EXAMEN ELECTRONIQUE

Des fragments de mésoglée de *Limnecnida*, *Pelagia* et *Aurelia* ont été fractionnés soit au mixer soit aux ultra-sons.

Les suspensions ainsi obtenues ont été diluées et déposées sur des grilles porte-objet ; celles-ci séchées et ombrées au Paladium ont ensuite été examinées au microscope électronique (3).

Les fibres de collagène sont aisément identifiables à l'aide de cet appareil. Après coloration à l'acide phosphotungstique ou ombrage ces fibres montrent une structure striée périodique.

Les stries régulièrement disposées sont séparées par une distance moyenne de 640 Å. Chacune de ces périodes principales apparaît elle-même composée de bandes en nombre variable suivant le matériel étudié, sa coloration, et le pouvoir de résolution du microscope (4).

(3) Microscope Philips E.M. 75 (CEMELIA).

(4) La majorité des fibres collagéniques étudiées à ce jour appartiennent au groupe des Vertébrés, signalons toutefois que SCHMITT, HALL et JAKUS (1942) ont observé des fibres conjonctives de Mollusques. Ces fibres présentent une structure similaire à celle des autres collagéniques fibreux. On trouvera une bibliographie extensive concernant la structure des fibres collagéniques dans SCHMITT, HALL et JAKUS, 1942 ; GROSS, 1950 ; NEURATH et BAILEY, 1954 ; GUSTAVSON, 1956.

Les fibres élastiques ne possèdent pas contre aucune structure périodique et paraissent parfaitement homogènes au microscope électronique (5).

L'examen électronique des fibres mésoglénées de *Limnocnida*, *Pelagia* et *Aurelia*, ombrées au Palladium met en évidence leur structure homogène et la présence de ramifications et d'anastomoses caractéristiques des fibres élastiques (fig. 3 à 6).

Ces résultats sont confirmés par l'étude électronique de coupes ultrafines (250 Å) de fragments de mésoglées d'*Aurelia*. La fig. 7 nous montre une image électronique ainsi obtenue ; on distingue des fibres mésoglénées coupées longitudinalement, la structure fibrillaire de la substance fondamentale et la présence d'éléments cellulaires.

POLICARD, COLLET et GILTAIRE-RALLYTE (1954 et 1955) ont démontré par la même méthode la structure homogène des fibres élastiques présentes dans les tissus pulmonaires et les artéries des mammifères.

L'examen de coupes ultrafines de *Limnocnida* passant au niveau de la couche mésoglénée séparant l'endoderme de la lame cathamnale de l'ectoderme sous ombrelleaire montre que cette basale possède également une structure fibrillaire (fig. 8).

Les fibres mésoglénées ombrellaire sont d'un diamètre très variable, celles de *Limnocnida* mesurent de 30 mμ jusqu'à 1 μ, celles de *Pelagia* et *Aurelia* atteignent un diamètre de 2 à 3 μ.

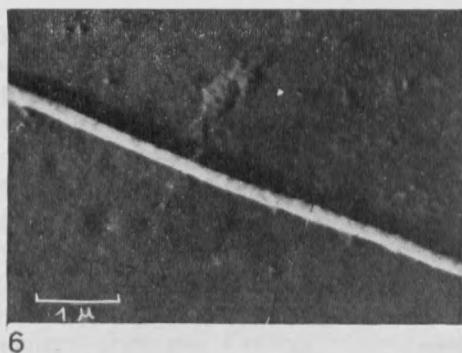
IV. EXAMEN AUX RAYONS-X

Cette méthode est particulièrement intéressante pour définir la nature chimique des protéines fibreuses étudiées. En effet la majorité de celles-ci peuvent être classées en deux grands groupes caractérisés, notamment par leur diagramme de diffraction aux rayons-X. Il s'agit d'une part d'un groupe de protéines désignées sous le terme de K.M.E.F. (keratine, myosine, épiderme, fibrinogène) et d'autre part les substances du type collagène, élastine comprise (ASTBURY, 1940, 1955).

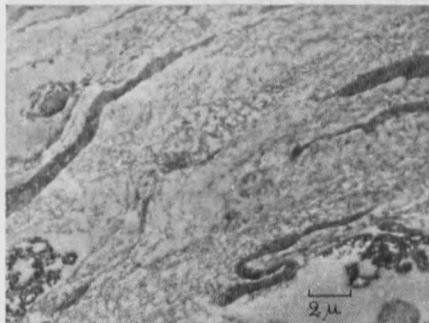
Les substances du groupe collagène proprement dit sont caractérisées par leur diagramme de diffraction aux rayons-X. La diffraction au grand angle des collagènes orientés montre en

(5) GROSS, 1949, 1950, 1951; FRANCHI et DE ROBERTIS, 1951; LANSING, ROSENTHAL, ALEX et DEMPSEY, 1952; HALL, REED et TURNBRIDGE, 1952.

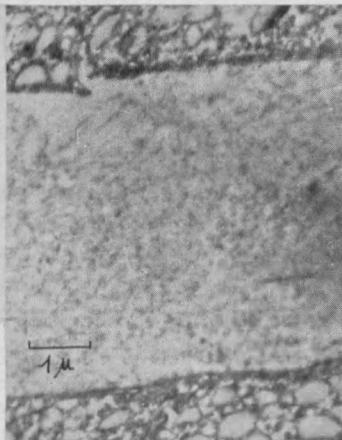
PLANCHE II



6



7



8

Fig. 6

Photographie électronique d'une fibre mésogléenne de *Pelagia noctiluca*.
Ombrée au Paladium (10.000 X).

Fig. 7

Photographie électronique d'une coupe ultrafine (250 Å) au travers d'un fragment de mésoglée d'*Aurelia*. On observe les fibres mésogléennes coupées longitudinalement, la structure fibrillaire de la substance fondamentale et la présence d'éléments cellulaires. Fixateur Bouin acétique (2.500 X).

Fig. 8

Photographie électronique d'une coupe ultrafine (250 Å) de *Limnocnida* passant au niveau de la basale séparant l'endoderme de la lame cathamnale de l'ectoderme sous ombrellaire. On remarque la structure fibrillaire de la mésoglée et la présence de nombreuses vacuoles dans l'endoderme et l'ectoderme. Fixateur Altmann (7.500 X).

- effet une série d'interférences (") parmi lesquelles on distingue :
- A) deux groupes d'arcs méridiens correspondant à des distances de 2,86 Å (2,79 à 2,99 Å) ou arc M et de 4,2 Å (4,0 à 4,6 Å) ou arc D;
 - B) quatre taches symétriques correspondant à des distances de 9,7 Å (9,7 à 10 Å) ou arc P;
 - C) deux arcs équatoriaux courts et épais correspondant à des distances réticulaires de 11 Å (10 à 13 Å) ou arc E.

Lorsque les fibres sont peu ou pas orientées les équidistances sont semblables mais les taches de même identité confluent en cercles plus flous.

Les fibres élastiques donnent par contre des roentgenogrammes de substances amorphes (ASTBURY, 1940).

Nous avons étudié par cette méthode la mésoglée de *Limnocnida*, *Pelagia* et *Aurelia*. Des fragments de mésoglée de ces méduses ont été soigneusement et longuement lavés à l'eau distillée (48 h) afin d'éliminer toute trace d'éléments minéraux.

Tous les diagrammes ont été obtenus au moyen d'un rayonneur K α (1,5405 Å) d'un tube au cuivre, convenablement filtré au travers d'une lame de Nickel.

Les roentgenogrammes obtenus sont identiques à ceux d'une substance amorphe ; nous n'avons pu retrouver les interférences caractéristiques des collagènes.

Ces résultats indiquent que les fibres qui composent la majeure partie de la masse mésogléenne ne sont pas de nature collagène et que si cette scléroprotéine est présente au sein de la mésoglée elle l'est en trop faible concentration pour donner un diagramme de diffraction aux rayons-X.

V. DISCUSSION

Les résultats que nous avons obtenus tant par les méthodes histologiques et chimiques que par l'examen électronique et les rayons-X ne concordent pas avec ceux de BELL (1939) et de CHAPMAN (1953). Il faut noter à ce sujet que BELL ne spécifie pas la position systématique de la méduse qu'elle a étudiée aux rayons-X la nommant « Jelly-fish with a red brown star » et que cet auteur n'a pas pris de précautions suffisantes pour éliminer les substances minérales présentes dans la mésoglée. Or on sait, et RUDALL (1955) a attiré récemment l'attention sur ce

(6) Calculées d'après la loi de Bragg ($n\lambda = 2d \sin. \theta$).

point, que le chlorure de sodium donne un anneau analogue à l'arc M ($d = 2,86 \text{ \AA}$) du collagène. Signalons également que cet auteur étudiant la mésoglée des hydres par diffraction aux rayons-X n'y trouva aucune trace de collagène.

En ce qui concerne les travaux de CHAPMAN, notons en premier lieu que l'auteur faisant une analyse globale de la mésoglée, il est impossible de distinguer entre les acides aminés provenant des structures fibrillaires et ceux originaires de la substance fondamentale.

D'autre part, son étude n'est pas quantitative et la liste des acides aminés cités par l'auteur correspond aussi bien à celle des acides aminés présents dans l'élastine qu'à celle caractéristique du collagène. On sait que ces deux protéines se distinguent de toutes les autres par la présence à des concentrations différentes d'ailleurs d'hydroxyproline.

Les fibres mésoglénées de *Limnocnida*, *Pelagia* et *Aurelia* ne sont donc pas de nature collagène mais présentent des caractères tels qu'on peut les rapprocher du tissu élastique des Vertébrés.

La distinction entre élastine et collagène n'est toutefois pas toujours nette. Pour certains auteurs notamment (CLARK, 1955) l'élastine du *ligamentum muchae* (qui est avec le tissu aortique et pulmonaire le mieux étudié à ce point de vue) ne serait que du collagène sous forme supercontracté. Rappelons à ce sujet que les fibres de collagène contractées (par l'action de la température par exemple) donnent un diagramme de diffraction aux rayons-X d'une substance amorphe.

Dans certains cas pathologiques, notamment dans le syndrome d'EHLER-DANLOS ou maladie de l'homme caoutchouc, le collagène peut être remplacé dans les tissus par l'élastine.

Enfin tout récemment KEECH et REED (1956, sous presse) ont obtenu artificiellement la transformation de fibres collagènes en fibres élastiques. Ces auteurs ont pu observer au microscope électronique des stades intermédiaires (moth eaten fibers) entre ces deux types de fibres conjonctives.

VI. SUBSTANCE INTERFIBRILLAIRE

La substance interfibrillaire est, nous l'avons vu, peu colorable. Outre les légères réactions tinctorielles obtenues après mordançage, par le bleu d'aniline et le vert lumière, elle donne des résultats faiblement positifs avec la technique de Hotchkiss Mac

Manus. Comme nous l'avons déjà signalé cette réaction est beaucoup plus accentuée au niveau de la base des épithéliums endodermique et ectodermique limitant l'ombrelle (*fig. 9*) ainsi qu'au niveau des basales.

La mésoglée qui compose ces dernières est beaucoup moins dilatée, et probablement beaucoup moins riche en eau que celle de l'ombrelle. La concentration aqueuse de la substance interfibrillaire est, nous le savons, très élevée puisque l'animal entier contient plus de 94 % d'eau (HYMAN, 1938, 1940 ; DUNHAM, 1942 ; BOUILLOU, 1956).

Rappelons également que les techniques de mise en évidence histologique de l'élastine donnent des résultats négatifs au niveau de la substance interfibrillaire.

Des fragments de mésoglée de *Limnocnida* et d'*Olindias* ne subissent aucune altération, aucune diminution de viscosité après une incubation de 24 heures dans une solution d'hyaluronidase⁽⁷⁾ à 320 γ % dans de l'eau distillée (T. 37° C).

De même la répartition des substances Mac Manus positives n'est pas modifiée par un séjour de 4 heures dans une solution identique.

La substance interfibrillaire des méduses n'est donc pas identique à la substance fondamentale des tissus conjonctifs des Vertebrés (acide hyaluronique). On sait d'ailleurs que cette dernière ne réagit que faiblement au Hotchkiss Mac Manus (PEARSE, 1954).

Il nous est donc impossible à l'heure actuelle de préciser la nature chimique de la substance interfibrillaire mésogléenne.

VII. ORIGINE ET ROLE DES FIBRES MESOGLEENNES

L'origine des structures fibrillaires dans les tissus conjonctifs a donné lieu à de longues discussions, mais il est généralement admis à l'heure actuelle que ces fibres apparaissent au sein de la substance interfibrillaire indépendamment de tout élément cellulaire⁽⁸⁾ (BAITSEL, 1925 ; HARRISON, 1925 ; WOLBACH, 1933 ; MEYER, PALMER et SMYTH, 1937 ; GERSH et CATCHPOLE, 1949 ; PORTER et VANAMEE, 1949).

(7) On sait que cet enzyme dépolymérise un grand nombre de mucopolysaccharides acides.

(8) D'après DE BEER et HUXLEY (1924) et CHAPMAN (1953) les éléments cellulaires seraient présents dans la mésoglée des méduses chez lesquelles on constate une diminution du volume mésogléen en période de jeûn.

PLANCHE III

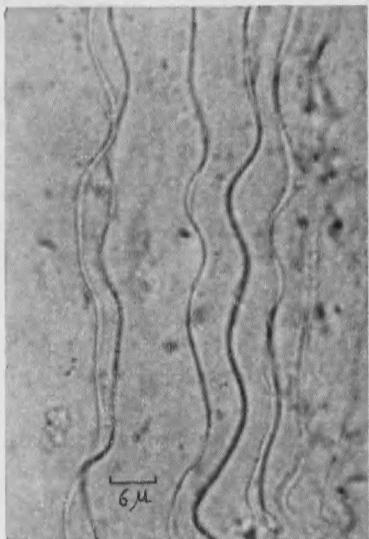
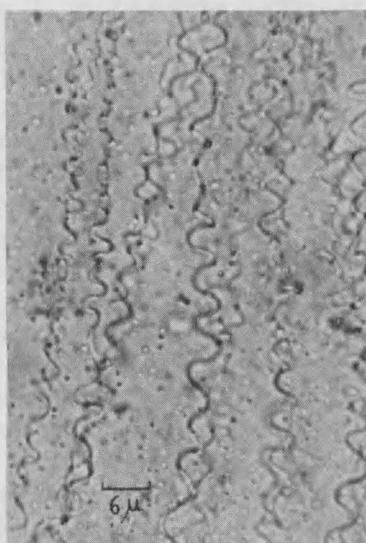


Fig. 10



9



11

Fig. 9

Microphotographie d'une portion du plafond de la cavité stomacale de *Limnocoïda* colorée par la méthode de Hotchkiss Mac Manus. On distingue l'accumulation de substance Mac Manus positives au niveau de la base de l'épithélium endodermique et la formation de fibres mésoglénées à leur dépens (Immersion).

Fig. 10

Microphotographie d'un fragment de mésoglée de *Limnocoïda* montrant l'aspect des fibres mésoglénées étendues (Immersion). Fixateur Flemming.

Fig. 11

Microphotographie d'un fragment de mésoglée de *Limnocoïda*. Les fibres ne sont plus étendues mais courent suivant un trajet onduleux voire même hélicoïdal (Immersion). Fixateur Flemming.

La fig. 9 nous montre une portion du plafond de la cavité stomacale de *Limnocnida tanganyicae* colorée par la méthode de Hotchkiss Mac Manus. On y observe la concentration de substances Mac Manus positives au niveau de l'épithélium endodermique ainsi que les filaments issus de cette zone colorée et présentant le même aspect et les mêmes affinités tinctorielles que les fibres mésogléennes proprement dites. De telle figures s'observent également au niveau de l'épithélium exombrellaire et de la lame cathamnale où la condensation des substances Mac Manus positive est cependant moins marquée.

Au niveau des basales, la couche mésogléenne accolée au tissu endodermique est généralement plus colorée que celle proche de l'ectoderme ; on y observe un véritable gradient endo-ectodermique de substance Mac Manus positive.

Là où les substances mises en évidence par la technique de Hotchkiss Mac Manus, tant au niveau des épithéliums endodermique et ectodermique qu'au niveau des fibres proprement dites, ne sont pas sensibles à l'action de l'hyaluronidase (320 γ % à 37° C pendant 4 h).

Les fibres mésogléennes ombrellaires de *Limnocnida* semblent donc prendre naissance à partir de substances formées au niveau des tissus épithéliaux ectodermique et endodermique.

La mésoglée des basales semblent principalement prendre origine au niveau des tissus endodermiques.

Quelle est la fonction des fibres mésogléennes ?

La mésoglée ombrellaire joue, on le sait, un rôle primordial dans les mouvements natatoires de la méduse. En effet si la contraction des muscles circulaires est responsable du déplacement de la méduse l'ombrelle vers l'avant c'est grâce à l'élasticité de la mésoglée que la cloche ombrellaire reprend sa forme primitive.

La mésoglée, tant en ce qui concerne la masse ombrellaire que les lamelles basales plus ou moins développées, assure par ailleurs des fonctions de soutien, maintenant l'intégrité de la forme spécifique de l'animal. C'est vraisemblablement aux propriétés d'extensibilité des fibres qu'est due l'élasticité de la masse mésogléenne. Rappelons que l'élastine peut s'allonger de 150 % alors que le collagène est presque inextensible.

Les propriétés d'extensibilité de l'élastine seraient liées à sa grande richesse en chaînes non polaires, l'élastine ne contient en effet que 7 % de chaînes non polaires ce qui la différencie non seulement du collagène (39 %) mais encore de toutes les autres protéines.

Les *fig. 10 et 11* nous montrent des fibres mésogléennes de *Limnocnida* étendues et contractées. Les fibres contractées courent suivant un trajet onduleux ou même hélicoïdal (*fig. 11*).

Rappelons enfin que si la mésoglée ombrellaire des Scyphoméduses est beaucoup plus massive que celle des Hydroméduses, les fibres mésogléennes bien que plus épaisses y sont proportionnellement moins abondantes et sont moins bien orientées.

L'étude de la mésoglée des Coelenterés nous semble particulièrement intéressante au point de vue de la connaissance des tissus conjonctifs. En effet, outre le fait que ces animaux occupent une position primitive à la base des métazoaires, certains d'entre eux offrent la possibilité d'obtenir des tissus et des fibres conjonctifs en abondance et sans traitement préalable qui risquerait de les altérer.

*Université Libre de Bruxelles,
Laboratoire de Zoologie et de Biologie
Animale.*

*Institut pour la Recherche Scientifique
en Afrique centrale.*

*Centre de Microscopie Electronique
Médical, Industriel et Agricole.*

VIII. BIBLIOGRAPHIE

- AIVARADO, S.: Sobre la estructura de la substancia fundamental de la mesoglea de las hidromedusas. *Bol. Soc. Exp. Hist. Nat. Madrid*, 23, 1923.
- AIVARADO, S.: Contribution al conocimiento histológico de las medusas. I) Los epitelios y la musculatura. *Tra. Mus. Cien. Nat. Madrid. Ser. Zool.*, 47, 1923.
- ASTBURY, W.T.: The Molecular Structure of the Fibres of the Collagen Group. *J. Inter. Soc. of Leather Trades' Chemists*, Vol. XXIV, 1940.
- ASTBURY, W.T.: Molecular Structure of the Collagen Fibres. *Nature*, 145, 1940.
- ASTBURY, W.T.: Adventures in Molecular Biology. *Harvey Lecture*, 46, 1950-1951.
- ASTBURY, W.T.: In Symposium of the society for experimental biology. Fibrous Proteins and their Biological Significance, Introduction, Cambridge, 1955.
- ASTBURY, W.T. et BELL, F.O.: X Ray Data on the Structure of Natural Fibres and other Bodies of Hight Molecular Weight. *Tabul. Biol. Hague*, 17, 90, 1939.

- BAHR, G.F.: Ueber die Feinstruktur Elastischer Fasern. *Zeit. f. Anat.*, 166, 134-138, 1951.
- BAITSELL, G.A.: On the origin of the Connective Ground-substance in the Chick Embryo. *Quart. J. Microsc. Sc.*, 69, 571, 1925.
- BATEMAN, J.B.: The Osmotic Properties of Medusae. *J. Exp. Biol.*, 9, 124, 1932.
- BELL, F.O.: X ray and related studies of the structure of the proteins and nucleic acids. *Thesis, 80-81*. Leeds University, 1939.
- BOUILLON, J.: Etude monographique du genre *Limnocnida* (Sous Presse).
- BRADLEY, D.E.: An evaporated Carbon replica technique for use with the electron microscope and its application to the study of photographic grains. *Brit. J. App. Phys.*, 5, 96, 1954.
- BRETSCHNEIDER, L.H.: Die elektronenoptische Feinstruktur von organischen Kolloiden und dem Grundcytoplasma. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetens. Amsterdam*, 54, 1951.
- CHAMPETIER, G. et FAURE-FREMIET, E.: Etude roentgenographique de quelques cornéines d'Anthozoaires. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 215, 94, 1948.
- CHAMPETIER, G. et FAURE-FREMIET, E.: Etude roentgenographique de quelques collagènes. *J. de chimie physique*, 35, 1938.
- CHAPMAN, G.: Studies of the Mesoglea of Coelenterates. — I) Histology and Chemical Properties. *Quart. J. of Microsc. Sc.*, 94, 155-176, 1953. — II) Physical Properties. *J. Exp. Biol.*, 440-451, 1953.
- CLARCK: Applied X Ray's. *Mc. Graw, Hill*. N. Y., 1955.
- COVAN, P., STEWART, M. and NORTH, C.T.: The polypeptide chain configuration of collagen. *Nature*, 176, 4492, 1955.
- DE BEER, G.R. and HUXLEY, J.S.: Studies in Dedifferentiation. 5) Dedifferentiation and Reduction in *Aurelia*. *Quart. J. of Microsc. Sc.*, 68, 471, 1924.
- DEMPSEY, D.W., VIAL, J.D., LUCAS, R.V. and LANSING, A.: Characterization of the reaction between orcein and the elastic fibres of the *ligamentum nuchae* of the horse. *Anat. Rec.*, 1952.
- DUNHAM, D.W.: Studies on the ecology and physiology of the fresh water jelly fish *Craspedacusta sowerbii*. *Abst. Doct. Diss. Ohio State Univ.*, 36, 57-62, 1942.
- DUNHAM, D.W.: The water content of the fresh water jelly fish *Craspedacusta*. *Amer. Midl. Nat. Notre Dame*, Vol. XXVIII, 52, 1942.
- FAURE-FREMIET, E. et GARRAULT, H.: Propriétés physiques de l'Ascaro-collagène. *Bull. Biol. France et Belgique*, T. 78, 1944.
- FEULGEN, R. und VOIT, K.: Ueber einen weit verbreiteten festen Aldehyd. *Pflüger's Archiv. f. Physiol.*, CCVI, 1924.

- FRANCESCHINI, M.: Sur l'architecture des éléments collagènes et élastiques dans le fibro-cartilage intra-articulaire chez l'homme à différents âges. *Biol. Lat. Ital.*, 2, 877-904, 1950.
- FRANCHI, C.M. et DE ROBERTIS, E.: Electron microscope observations on Elastic Fibres. *Proc. Soc. Exp. Med.*, 76, 515, 1951.
- FREY-WISSLING, A. et FREY, A.: La tunicine au microscope électronique. *Protop. Oestr.*, 39, 1950.
- GERSH, U. and CATCHPOLE, H.: The organization of ground substance and basement membrane and its significance in tissue injury, disease and growth. *Amer. J. Anat.*, 85, 457, 1949.
- GROSS, J.: The structure of elastic tissue as studied with the electron microscope. *J. Exper. Med.*, 89, 1949.
- GROSS, J.: Connective tissue fine structure and some methods for its analysis. *J. Gerontol. U.S.A.*, 5, 343-360, 1950.
- GROSS, J.: Fiber formation in trypsin solutions. An electron optical study. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 78, 1951.
- GUSTAVSON: The chemistry and reactivity of collagen. *Acad. Press. N.Y.*, 1956.
- HALL, D.A., REED, R. and TURNBRIDGE, R.E.: Structure of elastic tissue. *Nature*, 170, 1952.
- HARRISON, R.G.: The development of the balancer in *Amblystoma* studied by the method of transplantation and in relation to the connective tissue problem. *J. Exp. Zool.*, 41, 1925.
- HATAI, S.: On the composition of *Cassiopeia xamachama* and the changes in it after starvation. *Carnegie Publ.*, 251, 217, 1917.
- HERTWIG, O. und R.: Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystem untersucht. *Zeit. f. Naturw. Jena*, 13, 1879.
- HERTWIG, O. und R.: Studien zur Blättertheorie die Actinien. *Jena*, 1879.
- HOLMES, W.: The Mesoglea and Muscle-fibers of *Chlorohydra viridissima*. *Quart. J. Microsc. Sc.*, 91, 419-428, 1950.
- HUGHES, J.E.: Fine structure of frog, rabbit arterial walls with particular reference to collagen and elastin. *First European Regional Conference on Electron Microscopy*. Stockholm, 1956.
- HYMAN, L.: The water content of medusa. *Science*, 87, 166-167, 1938.
- HYMAN, L.: The Invertebrates. Vol. I, 1940.
- HYMAN, L.: Observations and experiments on the physiology of medusae. *Biol. Bull.*, 79, 282-296, 1940.
- KEECH, K. and REED, R.: Further observations on the transformation of collagen fibriles into «elastin». An electron microscopic study. (Sous presse). *First European Regional Conference of Electron Microscopy*, 1956.

- KRUKENBERG, C.: Ueber den Wassergehalt der Medusen. *Zool. Anz.*, 3, 306, 1880.
- LANGERON, M.: Précis de microscopie. *Masson et Cie.*, éditeur, 1949.
- LANSING, A., ROSENTHAL, T.B., ALEX, M. and DEMPSEY, E.W.: The structure and chemical characterization of Elastic Fibers as revealed by Elastase and by the Electron microscope. *Anat. Rec.*, 114, 555-570, 1952.
- LISON, L.: Histo chimie animale. *Coll. Actual. Biol.*, 1936.
- LOWNDES, A.G.: Percentage of Water in Jelly-fish. *Nature*, 150, 1942.
- LOWRY, C.H., GILLIGAN, D.R. and KATERSKY, E.M.: Determination of collagen elastin in tissues, with results obtained in various normal tissues for different species. *J. Biol. Chem.*, 139, 795-804, 1941.
- MARKS, M., BEAR, R. and BLAKE, C.: X ray diffraction evidence of collagen type protein fibers in the *Echinodermata*. *Coelenterata* and *Porifera*. *J. of Exp. Zool.*, 111, 1949.
- MAYER, A.G.: Medusae of the World. *Carnegie Inst. of Washington Publ.*, 1910.
- MEYER, K.H. und FERRI, C.: Die elastischen Eigenschaften der elastischen und kollagen Fasern und ihre molekulare Deutung. *Pflüger's Arch. f. Physiol.*, 238, 78-90, 1936.
- MEYER, K., PALMER, J.W. and SMYTH, E.: Protein Complex of Chondroitin Sulfuric Acid. *J. Biol. Chem.*, 119, 501-506, 1937.
- NEUMAN, R.E.: Amino Acid Composition of Gelatins, Collagens and Elastins from different sources. *Arch. Bioch.*, 24, 289-290, 1949.
- NEUMAN, R.E. and LOGAN, M.A.: Determination of collagen and elastin in tissues. *J. Biol. Chem.*, 186, 549-556, 1950.
- NEURATH, H. and BAILEY, K.: The Proteins. 4 volumes. *Acad. Press. N.Y.*, 1953-1954.
- OOKAWA, M.: Water Content of Fresh Water Medusa *Craspedacusta sowerbii*. *Zool. Mag. Tokio*, 61, 1952.
- PEARSE, E.: Histochemistry, Theoretical and Applied. London, 1954.
- PICKEN, L.E., PRYOR, M. and SWANN, M.: Orientation of fibrils in natural membranes. *Nature*, 159, 1947.
- POLICARD, A., COLLET, A. et GILTAIRE-RALYTE, L.: Recherches au microscope électronique sur les fibres élastiques du poumon. *Bull. Microsc. Appl.*, 4, 139-143, 1954.
- POLICARD, A., COLLET, A. et GILTAIRE-RALYTE, L.: Observations sur la structure inframicroscopique des artéries des mammifères. *Bull. Microsc. Appl.*, 5, 4-5, 1955.
- PORTER, K.R. and VANAMMEE, P.: Observations on the formation of Connective tissue Fibers. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 71, 513-516, 1949.

- REED, R. and RUDALL, K.: Electron microscope studies on the structure of earthworm cuticles. *Bioch. and Bioph. acta*, 2, 1948.
- RUDALL, K.M.: The Distribution of Collagen and Chitin. *Cambridge Univ. Press*, 1955. Symposia of the society for experimental biology number IX. Fibrous proteins and their biological significance.
- SCHMITT, F.O., HALL, C.E. and JAKUS, A.: Electron microscope investigations of the structure of collagen. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 20, 11-33, 1942.
- STAUB, W.: Sur la structure fonctionnelle des cartilages élastiques. *Acta Anat.*, 9, 309-329, 1950.
- STEPHENSON, T.A.: The British sea anemones. Vol. I, London (Ray Society), 1928.
- THILL, H.: Beiträge zur Kenntnis der *Aurelia aurita* L. *Zeit. Wiss. Zool.*, 150, 51-94, 1937.
- VERNE, J.: Recherches sur la réaction de Schiff en histochimie. *C.R. Assoc. des Anat.*, 23, 465-470, 1928.
- VERNE, J.: Etude histochimique des substances aldéhydriques formées au cours du métabolisme des corps gras. *Ann. Physiol. et Physico-chimie Biol.*, V, 1929.
- WOLBACH, J.B.: Controlled formation of collagen and reticulum. A study of the source of intracellular substance in recovery from experimental scorbutus. *Amer. J. Path.*, 9, 689-698, 1933.
- WOLPERS, C.: Elektronenmikroskopische Darstellung Elastischer Gewebselemente. *Klin. Wochsch.*, 23, 1944.