

ETUDE MONOGRAPHIQUE DU GENRE LIMNOCNIDA
(LIMNOMEDUSE)

par

J. BOUILLON

Assistant au Service de Zoologie

Faculté des Sciences — Université Libre de Bruxelles

Chargé de Mission de l'I.R.S.A.C.

PLAN DU TRAVAIL

	Pages
INTRODUCTION	254
Première partie : LA MEDUSE	
I. Répartition — Aspect général	255
II. Ecologie — Ethologie — Physiologie	260
III. Cycle biologique des méduses	266
IV. Structure histophysiologique de la méduse	272
V. Bourgeonnement manubrial de la méduse	360
VI. Organes sexuels et développement embryonnaire	383
VII. Epizoaires et parasites	393
Deuxième partie : LE POLYPE	
I. Introduction	395
II. Etude histophysiologique	397
III. Bourgeonnement	427
Troisième partie :	
Cycle biologique des <i>Limnocnida</i>	454
Phylogénèse — Systématique et dispersion géographique	457
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	471

INTRODUCTION

Chargé de mission par l'I.R.S.A.C. (¹) au centre d'Uvira pendant les années 1952-1954, nous avons eu la possibilité au cours d'investigations consacrées aux Invertébrés du lac Tanganika et du lac Mohasi, de découvrir le cycle biologique des méduses vivant en ces lacs et appartenant au genre *Limnocnida*. Nous avons également pu retrouver les éléments de ce cycle dans les eaux du bassin du Congo, au Stanley Pool, au cours d'une mission subsidée par « CEMUBAC » (²) en septembre 1957.

C'est dans le lac Tanganika que *Limnocnida* fut signalée pour la première fois, il y a près de trois-quarts de siècle par R. BOHM (1883).

Sa découverte fit sensation à l'époque ; MOORE (1903) voulut y voir le témoignage de l'origine marine du lac Tanganika, conception aujourd'hui abandonnée tant pour des raisons zoologiques que géologiques (PELSENEER, 1896, 1906 ; POLL, 1950).

Le cycle biologique de *Limnocnida* était resté inconnu jusqu'à ce jour malgré de nombreuses et persévérandes recherches. En effet bien que l'on ait constaté que les méduses du Tanganika se multiplient par bourgeonnement médusaire, leur origine restait une énigme. La méduse prenait-elle naissance immédiatement d'une larve planula sans passer par un stade fixé (cycle des Trachyméduses) ou bien présentait-elle une phase asexuée poly-podiale (cycle des Antho-, Lepto- et Limnoméduses).

Nous avons eu le bonheur de découvrir la larve aux dépens de laquelle se forme le polype et le polype lui-même engendrant la méduse.

Au cours de ce travail, nous envisagerons en premier lieu l'écologie, le cycle biologique et la structure histophysiologique de la méduse.

L'étude de la littérature nous a en effet montré à quel point les données concernant ces animaux étaient incohérentes et fragmentaires.

Notre second but sera l'étude du polype et ses différentes formes de bourgeonnement. Enfin, au terme de ces recherches nous tenterons d'intégrer ces diverses observations dans l'ensemble de nos connaissances sur les Coelentérés, étant ainsi

(1) Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale.

(2) Centre Scientifique et Médical de l'Université Libre de Bruxelles en Afrique Centrale.

amenés à étudier le cycle de *Limnocnida*, sa position systématique et ses relations phylogénétiques.

Nous tenons à exprimer ici notre gratitude à l'I.R.S.A.C. et à son conseil d'administration, sans la généreuse intervention desquels ces recherches n'auraient pu être entreprises.

Ce travail a été exécuté au laboratoire de Monsieur le Professeur P. BRIEN. Qu'il nous soit permis de lui exprimer notre profonde reconnaissance pour l'intérêt constant et les conseils précieux qu'il n'a cessé de nous prodiguer.

Madame HERLANT-MEEWIS n'a pas manqué de nous signaler les techniques les plus judicieuses dans l'application des recherches histologiques ; qu'elle veuille bien accepter l'expression de notre reconnaissance.

Mademoiselle DE BROUCKÈRE a bien voulu nous autoriser à utiliser les installations de rayons X dans les laboratoires de chimie qu'elle dirige.

Monsieur VAN DEN DUNGEN et Monsieur GOCHE nous ont permis d'employer le microscope électronique installé en leur laboratoire avec la collaboration technique dévouée de Monsieur ART. Nous leur exprimons notre vive gratitude.

Monsieur VANDERMEERSCHE, Directeur administrateur du CEMENIA (3) nous a aidé avec la plus grande compétence dans la préparation des coupes ultrafines et des microphotographies électroniques. Nous l'en remercions très cordialement.

Madame DISERENS a été chargée des photographies de nos coupes, Mademoiselle DEVROYE en a exécuté les dessins. Nous leur sommes très obligé et les remercions pour leur zèle et leur dévouement.

LA MEDUSE

I. REPARTITION — ASPECT GENERAL

A) Répartition (fig. 114).

C'est dans le lac Tanganika que la *Limnocnida*, méduse dulcicole, a été découverte pour la première fois par R. BOHM en 1883. GUNTHER la décrivit en 1893 et la dénomma *Limnocnida tanganyicae*. De nombreux auteurs ont retrouvé *Limnocnida* dans le lac Tanganika, notamment VON WISSMAN (1887), MOORE

(3) Centre de Microscopie Electronique Médical Industriel et Agricole.

(1899-1903), GUNTHER (1906), CUNNINGTON (1904, 1905), STAPPERS (1914), L. VAN DEN BERGHE (1933), HUBERT (1934), LESTRADE (1934-'36), SCHOUTEDEN (1934-'39), BEAUCHAMP (1946), LELoup (1946-'47).

Limnecnida tanganyicae a été également récoltée dans d'autres bassins hydrographiques africains : dans le bassin du Niger (Soudan français), par le docteur TAUTAIN en 1888 (décrite par J. DE GUERNE, 1893-'94) et par DAGET en 1950, à la Côte d'Ivoire, près d'Assay (récolte de BUDGETT, étude de BROWNE, 1906-1907). D'après MONOD (1947), elle existerait peut-être au Tibesti. Elle fut trouvée dans le bassin du Zambèse, la rivière Chobe au Kalahari, par JORDaan (1934). Elle est présente dans les eaux du bassin du Nil : dans le Victoria-Nyanza (ALLUAUD, 1903 ; GUNTHER, 1907 ; HOBLEY, 1929). GUNTHER (1907) décrivit les spécimens du Victoria comme étant une forme de *Limnecnida tanganyicae*, la variété *victoriae*.

Elle fut encore récoltée dans le lac Mohasi, au Ruanda par VERHULST (SCHOUTEDEN, 1939) et DAMAS (1953) et dans les lacs Sake et Bilila par DAMAS (1953).

Limnecnida aurait été observée mais non récoltée dans le lac Kivu et dans les lacs Tshohoka au Ruanda (KANDT dans PELSENEER, 1905) ainsi que dans les eaux du bassin du Congo, au lac Léopold II (SCHOUTEDEN, 1924).

Au cours d'une mission au Stanley Pool dirigée par M. le Professeur P. BRIEN et subsidiée par le « CEMUBAC » nous avons pu les récolter dans des étendues d'eau proches des rapides où elles nous furent signalées par Mr. BRICHARD (*).

Grâce à l'obligeance de Mr Ruzette nous avons pu obtenir des spécimens provenant d'une mare des rapides d'Inga (Bas Congo).

D'après les indigènes elles apparaîtraient également aux environs de Stanleyville dans les bras du fleuve isolés pendant la saison sèche.

Enfin, trois autres espèces du genre *Limnecnida* ont été décrites, deux africaines et une asiatique : *Limnecnida rhodesiae* signalée en Rhodésie dans le système du Zambèse par BOULENGER (1912), dans le système du Limpopo par ARNOLD et BOULENGER (1915), au Transvaal, dans le système du Limpopo par FANTHAM et PORTER (1933) et en Rhodésie du Sud par BERRY EDNEY (1939) ; *Limnecnida cydomece*, JORDaan (1934) décou-

(4) DARTEVELLE (1949) signale la probabilité d'une telle découverte.

verte au Transvaal dans les eaux de la Crocodile Rivir aux environs de Pretoria, ainsi qu'à Johannesburg. *Limnocnida indica*, ANNANDALE (1912) signalée aux Indes britanniques dans les rivières Jenna, Kristna et Kayna par ANNANDALE (1911-'12), GRAVELY et AGHARKER (1912), HORA (1926) et RAO (1931-'32) dans le lac Peryar par DARLING (1935), dans le Sahyadris par JONES (1951) et par KRISHNAMURTHY (1952) dans le Krishnaragasakiur.

Ces quatre espèces de *Limnocnida*, ainsi que la variété *victoriae*, ne seraient, d'après LELOUP (1951) que les formes d'une seule espèce : *Limnocnida tanganyicae*, KRAMP (1954) ramène également les trois espèces africaines à une seule : *Limnocnida tanganyicae* (GUNTHER) distincte de la forme indienne *Limnocnida indica* décrite par ANNANDALE.

Dans le chapitre consacré à la systématique, nous développerons les raisons qui nous portent à distinguer 4 espèces dans le genre *Limnocnida* : une espèce asiatique *Limnocnida indica* ANNANDALE (1912) et trois africaines : *Limnocnida tanganyicae* GUNTHER (1893) propre aux eaux du Tanganika, *Limnocnida victoriae* GUNTHER (1907) groupant les populations répandues dans la majorité des eaux africaines et *Limnocnida congoensis* n. sp. découverte dans le bassin du Congo.

En ce qui concerne la position systématique du genre *Limnocnida*, KRAMP, 1938-1954, l'inclut très judicieusement dans un subordre nouveau des Leptolines, les Limnoméduses. Cette position est également accordée par KRAMP (1950) et RUSSELL (1953) à *Craspedacusta*, forme très voisine de *Limnocnida*.

B) Aspect général (fig. 1, 2 et 3).

Nous n'envisagerons ci-dessous que le type de *Limnocnida* récolté dans le lac Tanganika. Les méduses provenant des autres eaux africaines présentent comme nous le verrons par la suite, quelques particularités morphologiques et physiologiques les différenciant des méduses du lac Tanganika.

Limnocnida tanganyicae est à l'état adulte un gracieux animal de forme discoïdale, légèrement épaisse au centre. Il mesure de 10 à 25 mm de diamètre, son épaisseur atteint environ le tiers de la largeur. L'exombrelle présente un anneau marginal ectodermique contenant de nombreux nématocystes. Le manubrium est cylindrique et court. Son diamètre occupe les deux tiers de celui de la cavité sous-ombrelle. La bouche circulaire, large-

ment ouverte, dépasse à peine le niveau du velum, celui-ci est étroit et horizontal, il possède une musculature circulaire bien développée. Un renflement lenticulaire mésogélique de l'ombrelle soulève le fond de la cavité gastrique et en réduit la capacité, comme le ferait le fond d'une bouteille. Les canaux radiaires, généralement au nombre de quatre, parfois cinq, six ou sept, prolongent la cavité gastrique jusque dans le canal marginal

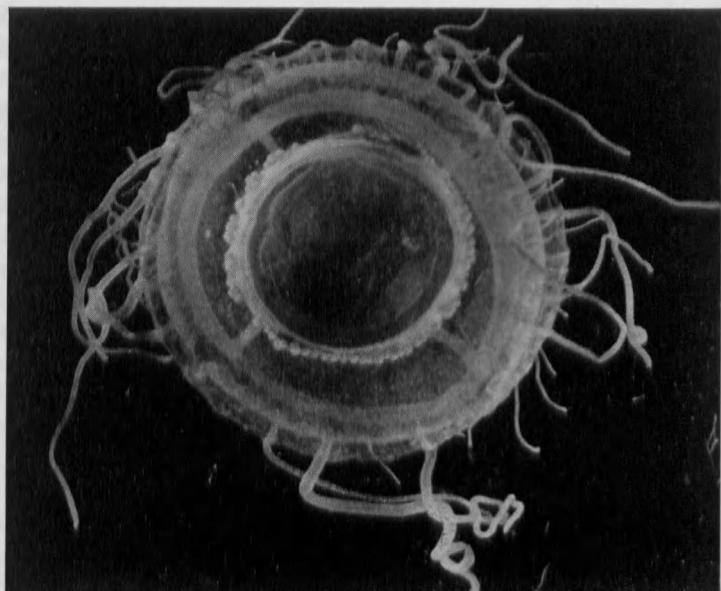


Fig. 1

Limnocnida tanganyicae provenant du lac Tanganyika et dont le manubrium présente un bourgeonnement médusaire intense.

circulaire. Les tentacules s'insèrent sur l'exombrelle au-dessus de l'anneau marginal des nématocystes, au niveau du canal circulaire dont ils sont issus. Ils sont creux, le canal gastrique s'y prolonge. Par leur base, ils adhèrent sur une courte distance, à l'exombrelle. Au nombre de 150 à 300, les tentacules sont disposés sur plusieurs rangées, de 5 à 9 généralement, les perradiaux, interradiaux et adradiaux étant les plus longs. Les tentacules de *Limnocnida tanganyicae* présentent de nombreux boutons urticants armés de nématocystes. Ces boutons sont plus ou moins dispersés en anneaux transversaux tout au long des

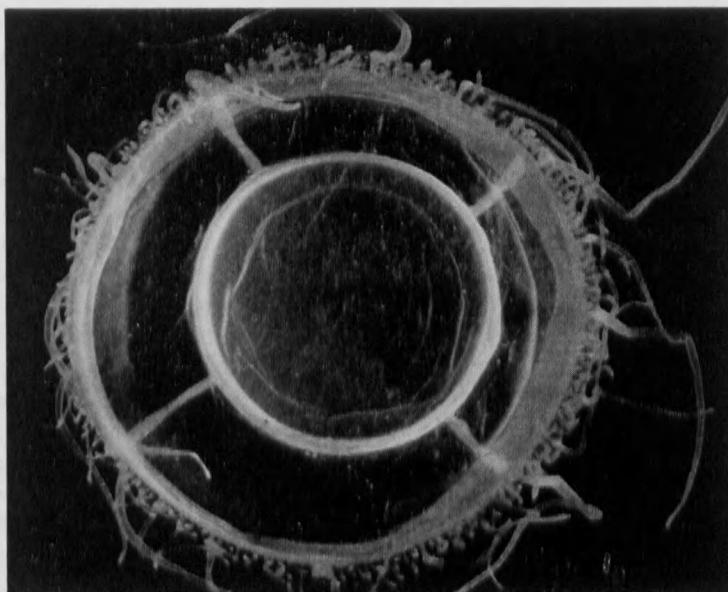


Fig. 2

Limnocnida victoriae originaire du lac Mohasi, le manubrium porte les gonades mais est dépourvu de bourgeons médusaires. Cette méduse présente par rapport à celle du Tanganyika un nombre plus élevé de tentacules disposés plus régulièrement autour de l'exombrelle.

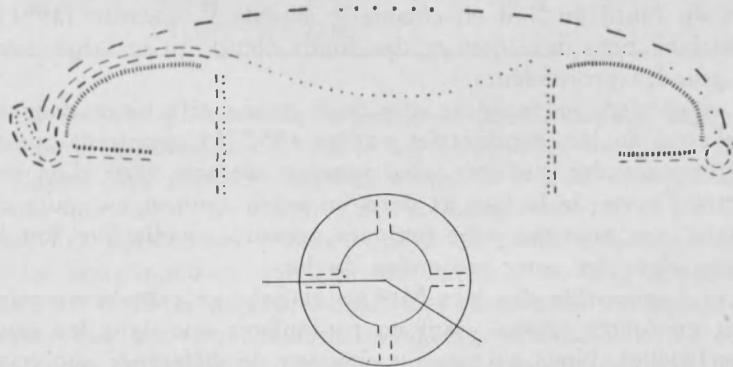


Fig. 3

Schéma indiquant la répartition et l'orientation des muscles dans la méduse de *Limnocnida tanganyicae*. L'épaisseur des traits est proportionnelle à l'importance de la musculature. À gauche la coupe passe au niveau d'un canal radiaire, à droite dans une région interradiale.

tentacules. Cependant les tentacules les plus développés sont dépourvus de batterie nématocytaire dans leur région proximale qui est lisse et ne possède que des nématocystes dispersés. Le système nerveux est représenté par deux anneaux situés à la base du velum et séparés l'un de l'autre par la lame mésogéenne. Il existe un nombre variable de statocystes, de 200 à 300 environ. Ils sont situés à la base du velum au niveau de l'anneau marginal de nématocystes, sous l'anneau nerveux externe. Chaque statocyste est formé d'une capsule close contenant une masse sphérique de cellules. Cette masse de cellules est attachée à la capsule du côté le plus proche du canal marginal. Les bourgeons médusaires et les gonades se développent sur la paroi externe du manubrium. *Limnocnida tanganyicae* a donc une structure très voisine de celle de *Craspedacusta sowerbii*. Nous verrons qu'elle en a le cycle biologique. Elle en diffère cependant par deux traits importants : la formation des bourgeons manubriaux chez *Limnocnida tanganyicae* alors que *Craspedacusta sowerbii* en est toujours dépourvu, l'emplacement des gonades sur le manubrium dans le genre *Limnocnida* tandis que les glandes génitales se trouvent sur les canaux radiaires chez *Craspedacusta sowerbii*.

II. ECOLOGIE — ETHOLOGIE — PHYSIOLOGIE

Limnocnida tanganyicae est répandue dans tout le lac Tanganyika du Nord au Sud et, comme le signale E. LELoup (1951), aussi bien près des côtes et des fonds élevés qu'au large, vers les grandes profondeurs.

Les récoltes journalières que nous avons effectuées dans la baie nord du lac, pendant les années 1953-'54, montrent que si la fréquence des méduses, observées en surface, varie d'un endroit à l'autre de la baie et dans un même endroit au cours de l'année, ces animaux sont toujours présents, quelle que soit la saison, dans les eaux profondes du lac.

Les *Limnocnida* des lacs Mohasi et Sake se capturent également en toutes saisons, tant en profondeur que dans les eaux superficielles. Nous n'avons pu observer de différence appréciable au cours des divers séjours que nous y avons effectués.

Les méduses du Stanley Pool et d'Inga ne s'observent selon toute vraisemblance que dans les mares isolées par le retrait des eaux en saison sèche, aux hautes eaux elles sont emportées par le courant au fur et à mesure de leur libération du polype.

Le tableau ci-dessous nous indique quelques données écologiques relatives aux lacs Tanganika, Mohasi, Sake et au Stanley Pool.

	<i>Tanganika</i> (Kufferath, Capart 1951)		<i>Sake</i> (Damas 1954)	
<i>Profondeur</i>		1.470 m		4,3 m
<i>Altitude</i>		778 m		1.350 m
<i>Superficie</i>		34.000 km ²		20 km ²
<i>pH</i>	0 m	9,3	0 m	8,50
	200 m	8,0	3 m	7,75
<i>Température</i>				
	0 m	25,5 - 29,5	0 m	24,20
	25 m	25,5 - 26,5	4 m	22,30
	100 m	23,7		
	<i>Mohasi</i> (Damas 1954)		<i>Mare de Kinsuka</i> (Stanley Pool)	
<i>Profondeur</i>		13,8 m		7,5 m
<i>Altitude</i>		1.400 m		290 m
<i>Superficie</i>		52 km ²		2.300 m ²
<i>pH</i>	0 m	8,35	0 m	5,7
	12 m	7,80		—
<i>Température</i>				
	0 m	24,55	0 m	25,7
	12 m	22,60		—

La méduse *Limnocnida tanganyicae* peut atteindre des profondeurs considérables. Dans le lac Tanganika, LELOUP (1951) a signalé des récoltes réalisées entre 50 et 100 mètres ; nous avons nous-même pu capturer des méduses entre 100 et 150 mètres. Les nombreuses récoltes que nous avons effectuées dans ce lac nous montrent que ces animaux sont les plus abondants entre 10 et 25 m de profondeur. Ces observations semblent indiquer que les *Limnocnida tanganyicae* affectionnent les eaux profondes et confirment l'opinion émise par STAPPERS (1914) selon laquelle « elles vivent d'ordinaire entre 10 et 15 m de profondeur ».

Les méduses des lacs Mohasi et Saké ainsi que du bassin du Congo vivent par contre dans des eaux moins profondes (voir tableau ci-dessus).

De nombreux auteurs ont signalé que *Limnocnida* fuit en eaux profondes aux heures de forte insolation pour réapparaître à la tombée ou au lever du jour (ARNOLD et BOULENGER, 1915 ; JORDAAN, 1934 ; VERHULST cité par SCHOUTEDEN, 1939 ; LELoup, 1951).

Il est hautement probable que comme le signale LELoup (1951) *Limnocnida tanganyicae* suive l'ensemble du plancton lors de sa migration journalière. On sait en effet que le zooplancton du Tanganyika migre journalièrement d'une centaine de mètres.

Il faut signaler toutefois que l'on peut observer sporadiquement de grandes quantités de méduses, en surface non seulement au lever et au coucher du soleil, mais aux heures de plus fortes insolations et ceci tant dans les eaux du Tanganyika que dans celles du Mohasi et du Sake.

On sait que les hydroméduses réagissent différemment à l'influence de la lumière — certaines y sont indifférentes, d'autres deviennent plus actives, d'autres encore fuient la lumière intense du jour, s'enfoncent dans les eaux plus profondes et ne reviennent en surface que lorsque la lumière s'atténue.

Nous avons tenté de vérifier expérimentalement la sensibilité de *Limnocnida* à la lumière. Les résultats obtenus sont assez variables. Dans l'ensemble, les méduses fuient cependant toute source lumineuse intense artificielle ou naturelle, mais étant donné les conditions expérimentales très éloignées de celles réalisées dans leur milieu naturel, notamment l'échauffement des eaux dû au faible volume de nos aquarium et de ce fait l'impossibilité de séparer les réactions dues à une augmentation de la température de celles dues à l'influence de la lumière, il nous est impossible de conclure définitivement. Chez *Goniomedusus* autre Limnoméduse, l'influence de la lumière semble également peu définie et variable suivant les auteurs (YERKES, 1903, 1904, 1906 ; YERKES et AVER, 1903 ; MORSE, 1906).

Par contre *Craspedacusta*, devient plus active dans les endroits ensoleillés, et a tendance à vivre en surface pendant le jour tandis qu'elle se maintient en profondeur lorsque tombe l'obscurité (ROMANES, 1880-1885 ; PAYNE, 1924 ; GARMAN, 1924 ; FEYTAUD et CADENAT, 1930 ; WHITE, 1930 ; PERKINS, 1935). Toutefois d'après MILNE (1938) *Craspedacusta* ne présenterait pas de réaction vis-à-vis de la lumière, l'activité de la méduse étant la même la nuit et le jour.

Differents auteurs ont étudié la distribution saisonnière des *Limnocnida* dans les eaux superficielles du lac Tanganyika. BEAU-

CHAMP (1946) signale que ces méduses apparaissent à l'extrême sud du lac à la fin de la saison sèche. Au fur et à mesure que la saison des pluies avance, on les trouve plus au Nord. L'auteur attribue ce phénomène au fait qu'à la fin de la saison sèche, il y a une baisse graduelle de la température des eaux de surface, celle-ci descendant à 25,0° dans la baie Nord à 23,5° dans la baie Sud. Comme conséquence de cette diminution de température le thermocline se situe à des niveaux de plus en plus bas, devient moins bien défini et disparaît même dans les eaux basses de l'extrême sud du lac Tanganika provoquant un mélange considérable des eaux de surface et des eaux plus profondes riches en sels nutritifs. Cet apport de sels nutritifs se manifeste par un développement abondant et immédiat du plancton et des méduses. La distribution Sud-Nord de ces eaux plus productives serait due au vent du Sud dominant pendant la saison sèche. La saison des pluies est caractérisée par un changement d'orientation des vents, qui soufflant du Nord provoquent un changement de direction dans les eaux de l'épilimnion, des perturbations au niveau du thermocline, le mélange des eaux superficielles et profondes, l'enrichissement des couches supérieures en substances nutritives et, en définitive, l'établissement de conditions plus stables tout au long de la saison humide.

Pour LELOUP (1951) « les méduses apparaissent plus nombreuses à la surface vers le Sud ensuite vers le Nord, parce qu'au début de la saison des pluies, elles sont chassées de leur zone profonde par des substances nocives provenant des couches supérieures de l'hypolimnium. En effet, les éléments accumulés dans ce dernier remontent et se mélangent à l'épilimnion lors des perturbations des eaux qui se produisent au début de la saison des pluies (R.S.A. BEAUCHAMP, 1946). »

Ces substances comprennent des produits favorables ou nuisibles. Certains, tels que les phosphates et les sels ammoniacaux remis en circulation favorisent la pullulation des microvégétaux, mais d'autres, tels que l'hydrogène sulfuré sont néfastes pour la faune...»

C'est pour échapper à l'action nuisible des substances de déchet brusquement libérées que les méduses remontent en masse vers la surface, non seulement à la fin de la saison sèche mais aussi à tout autre moment de l'année. »

En ce qui concerne la baie Nord du lac Tanganika, nos observations nous montrent que la présence de ces méduses en

surface est sporadique et imprévisible. Ces apparitions sont trop irrégulières tout au long de l'année pour établir un cycle.

Une étude plus approfondie nous semble nécessaire pour vérifier les raisons de ces apparitions soudaines et massives. Il faudrait notamment vérifier l'existence de substances nocives dans l'épilimnium à la fin de la saison sèche, leur composition et leur répartition ; d'après LELoup (1951), ces substances se mélangent à l'épilimnium, dès lors nous ne comprenons plus la signification d'une migration en surface. Une étude statistique de la concentration des méduses dans les eaux superficielles des diverses régions du lac devrait être entreprise afin de vérifier s'il existe réellement des différences régionales. Signalons enfin que l'apparition de ces animaux planctoniques en surface pourrait également être due à des déplacements locaux du milieu ambiant (voir RUSSELL, 1925, '27, '28, '31).

A part les travaux classiques de ROMANES (1880-'85) peu d'études ont été faites sur le comportement et la physiologie des méduses d'eau douce *Craspedacusta* et *Limnocnida*. Signalons notamment CREMER (1907), HARGITT (1907), MAAS (1908), MILNE (1937), BERRY EDNEY (1939).

Gonionemus, forme marine proche des deux premières, a été mieux étudiée, principalement par MORSE (1906-1907), MURBACH (1903, 1907, 1909), YERKES (1902-1904, 1906), YERKES et AYER (1903).

BERRY EDNEY a étudié expérimentalement les réactions de *Limnocnida rhodesiae* à diverses températures ; il a pu montrer que l'activité motrice des méduses augmente lorsqu'on diminue ou augmente la température du milieu, les maxima d'activité se manifestant à 32° C et 14° C, des températures supérieures ou inférieures amenant la cessation de tout mouvement.

ROMANES (1885) étudiant l'influence de la température sur *Craspedacusta* avait observé que l'activité de cette méduse augmente également avec la température, une température de 37,7° C étant léthale pour *Craspedacusta*. Cet auteur avait remarqué également que chez les formes marines, la température léthale est plus basse : 21,10° C (d'après WEESE et TOWNSEND, 21 à 23° C) et que *Craspedacusta* était complètement détruite par le gel.

BERRY EDNEY a établi également les valeurs maximale et minimale de pH supportées par des *Limnocnida rhodesiae*. Ces animaux résistent, d'après l'auteur, à des pH variant de 5,8 à

9, des valeurs inférieures ou supérieures étant léthales. Or, comme nous le montre le tableau ci-dessus, le pH des eaux du Tanganyika est toujours supérieur à 9, celui du Mohasi et du Saké très proche de cette valeur : 8,35 et 8,50. Les eaux du Stanley Pool sont par contre acides, leur pH atteignant la valeur de 5,7. Notons que les expériences de BERRY EDNEY ont été faites sur un nombre insuffisant d'exemplaires, huit, donc quatre témoins, pour être significatives. De plus, cet auteur ajoute soit 1 cc de HCl N/40 ou de NaOH N/40 dans des récipients contenant de l'eau tamponnée à pH 7,4 et les *Limnocnida*. Il est vraisemblable que ceux-ci sont lésés par des concentrations élevées d'acides ou de bases avant que le milieu ne soit homogénéisé. Ajoutons enfin que l'auteur n'a pu déterminer les pH proches de 9 qu'à l'aide d'indicateur.

L'influence de solutions de concentration saline variée a été étudiée sur *Craspedacusta* et *Gonianemus*, Limnoméduse proche de *Limnocnida*. Chez *Craspedacusta*, forme dulcicole, HARGITT (1907) a montré que l'eau distillée diminue fortement l'activité contractile. ROMANES (1885) observe que des *Craspedacusta* transférées dans l'eau de mer à 29,4° C dépérissent rapidement ; dans de l'eau de mer diluée 1, 4, 6, 8 et 10 fois, le résultat est identique mais plus lent ; enfin, dans des solutions diluées de 12 à 18 fois, les animaux peuvent subsister de quelques heures à quelques jours.

Ces expériences démontrent, comme le signale DEJDAR (1934) que les méduses d'eau douce sont plus intolérantes pour l'eau de mer que les méduses marines le sont pour l'eau douce.

Notons également les études fragmentaires de MAAS (1908) sur l'influence des sels NaCl et KCl sur *Craspedacusta*. Rappelons que LOEB (1900, 1905, 1906) a pu montrer chez *Gonianemus* que le rythme des contractions du centre de l'ombrelle est stimulé par les ions Na et inhibé par les ions K, Ca et Mg.

MAAS (1908) a également étudié l'influence des irritations électriques sur *Craspedacusta*. Il a observé que lors du passage du courant, le manubrium se tourne vers la cathode, lors de la rupture du courant vers l'anode.

En 1906, CREMER a cherché à analyser le mouvement rythmique de *Craspedacusta* à l'aide d'un galvanomètre d'Einthoven et a montré que malgré la grande résistance de l'eau douce, le galvanomètre subit des déviations qui sont du même ordre de grandeur que celle de l'électrocardiogramme du cœur humain.

Chez *Gonionemus* YERKES et AYER (1903) ont montré que le temps de réaction à la lumière du jour varie de 5,5 à 9,4 secondes, le temps de réaction à des stimulations électriques varie lui de 6 à 20 secondes suivant l'intensité du stimuli et l'endroit excité.

Ajoutons enfin que si la plupart des Hydroméduses sont susceptibles de régénération (MORGAN, 1899, HARGITT, 1902; MULLER, 1913, 1914) aucune expérimentation de ce genre n'a été tentée sur les méduses de *Craspedacusta* et de *Limnocnida*.

III. CYCLE BIOLOGIQUE DES MEDUSES

A) Dans le lac Tanganika.

Il faut rappeler que la méduse propre au lac Tanganika peut être soit en phase sexuée soit en phase blastogénétique. On observe dans le lac Tanganika des méduses en phase blastogénétique pendant tous les mois de l'année.

L'examen des abondantes récoltes que nous avons effectuées pendant les années 1953-1954 nous montre de plus que les individus sexués sont également présents pendant toute l'année mais en nombre très variable suivant les périodes envisagées. A titre exemplatif, le tableau ci-dessous nous montre le nombre de méduses bourgeonnantes et sexuées de quelques échantillons prélevés à diverses époques de l'année.

	200 méduses	70 bourgeonnantes	130 sexuées
Décembre			
Mai	68 »	44 »	24 »
Juin	115 »	95 »	20 »
Août	23 »	14 »	9 »

Des méduses sexuées, mâle et femelle, ainsi que des individus blastogénétiques se rencontrent donc dans les eaux du Tanganika pendant tous les mois de l'année.

Le tableau ci-joint résume les observations des différents auteurs et confirme l'existence des spécimens sexués et blastogénétiques pendant les diverses périodes de l'année.

<i>Mois</i>	δ	φ	<i>Bourgeon</i>	<i>Auteurs</i>	
			Méduses bourgeonnantes et non ?	LELOUP	1951
Mai	+	+	+	KRAMP	1954
	+	+	+	MOIR	1893
	+	+	+	MOIR	1893
Juin	+	+	+	MOORE	1897
JUILLET	+	+	+	MOORE	1897
Août	+		+	CUNNINGTON	1904
	+		+	CUNNINGTON	1904
Septembre		+		MOORE	1903
Octobre	+	+		MOORE	1903
Novembre	Méduses bourgeonnantes et non ?			LELOUP	1951
Décembre	+		+	GUNTHER	1907
	Méduses bourgeonnantes et non ?			LELOUP	1951
Janvier	Méduses bourgeonnantes et non ?			LELOUP	1951
Février	+		+	CUNNINGTON	1904
	Méduses bourgeonnantes et non ?			LELOUP	1951
Mars			+	MOORE	1897
	Méduses bourgeonnantes et non ?			LELOUP	1951
Avril		+	+	LELOUP	1951
	+	+	+	MOIR	1893

Saison sèche

L'existence simultanée et constante d'animaux sexués et blastogénétiques dans les eaux du lac, la découverte d'un spécimen dont le manubrium est partiellement sexué (œufs matures) et partiellement blastogénétique (début du bourgeonnement) (fig. 4 A et B) nous a incité à vérifier si ces caractères n'étaient pas dépendants de l'âge des divers individus. Nous avons ainsi été amené à mesurer le diamètre des méduses sexuées et bourgeonnantes du lac Tanganika.

Il importe de signaler ici que la taille des spécimens dépend naturellement de leur état de contraction, c'est-à-dire en ce qui

concerne le matériel examiné, de leur fixation. La taille des animaux fixés est toujours inférieure au diamètre réel de l'animal.

Au cours de nos récoltes dans les différents lacs africains, nous avons pu observer que ces méduses réagissaient de façons très différentes aux divers fixateurs et, pour un même fixateur, à la température ambiante : au lac Tanganika, certains spéci-

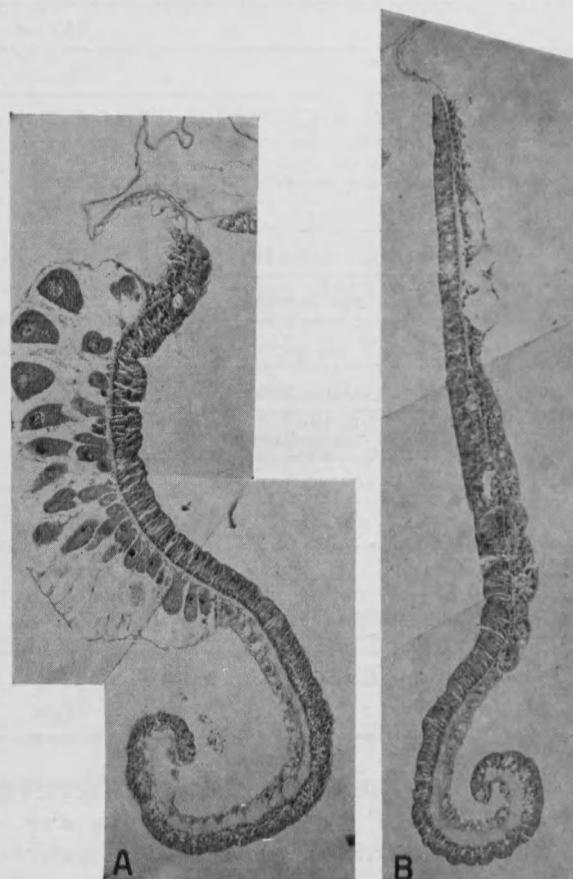


Fig. 4

Photographie d'une coupe effectuée dans le manubrium d'un spécimen femelle sexuellement mûr (A). — Certaines portions du manubrium sont déjà orientées vers la blastogénèse (B). Les seuls indices du passage de l'état sexué vers l'état blastogénétique consiste dans ces régions en quelques lambeaux de gonades situés généralement dans la partie proximale.

mens se contractaient si violemment qu'ils étaient réduits à une masse informe. Pour pallier de tels inconvénients, nous avons été amené à refroidir les liquides fixateurs ou même à fixer notre matériel en glacière.

Des comparaisons de diamètres de méduses, qu'elles proviennent ou non des mêmes eaux, ne peuvent donc se faire que sur du matériel récolté suivant les mêmes méthodes et traité dans des conditions identiques ; il en fut ainsi pour nos collections.

Pour chacune des phases, sexuée et blastogénétique, nous avons mesuré le diamètre⁽⁵⁾ de cent-vingt exemplaires, récoltés à diverses époques de l'année ; nous avons obtenu les moyennes et extrêmes suivants :

	<i>Sexués</i>	<i>Blastogénétiques</i>
<i>Moyenne :</i>	9 mm	14 mm
<i>Extrêmes :</i>	6 et 15 mm	9 et 25 mm

Les animaux sexués d'une taille supérieure à 13 mm sont cependant rares. Parmi les quelques centaines de méduses observées, nous n'avons trouvé que 25 individus sexués dont la taille atteignit 14 à 15 mm.

Nous verrons au cours de l'étude du développement de la jeune méduse que celle-ci possède une structure adulte immature lorsqu'elle atteint environ 5 mm.

Les petites méduses du Tanganyika passent ensuite par une phase sexuée (de 6 à 15 mm) puis deviennent blastogénétiques jusqu'à la fin de leur vie (9 à 25 mm) (fig. 5). Nous n'avons jamais observé de méduse d'une taille supérieure à 7 mm qui ne soit ou bien sexuée ou bien blastogénétique, si ce n'est chez quelques rares individus qui correspondent à des stades de transition entre la phase sexuée et blastogénétique ou à des spécimens arrivés à la fin de la phase bourgeonnante.

Nous ne pouvons, à l'heure actuelle, préciser la durée de vie de ces animaux. Sont-ils annuels ou vivent-ils plusieurs années ? Les quelques jeunes individus que nous avons pu maintenir en vie pendant vingt-huit jours dans des aquariums montraient une croissance rapide. *Limnocnida tanganyicae* semblerait donc devoir acquérir rapidement la taille adulte.

(5) Tentacules non compris.

L'examen de la littérature concernant le bourgeonnement médusaire chez les Hydroïdes marins, ses rapports avec la croissance de la méduse souche et sa gamétogénèse nous montre que dans la majorité des cas étudiés actuellement, le bourgeonnement est caractéristique des individus jeunes en pleine croissance et dépourvus de gonades. L'apparition de la gamétogénèse est associée à la cessation du bourgeonnement (SARS, 1846; HINCKS, 1868; HAECKEL, 1879-'80; CHUN, 1894; TRINZ, 1904; BROWNE et FOWLER, 1906; MAYER, 1910; HARTLAUB, 1907-1933; BERRILL, 1950).

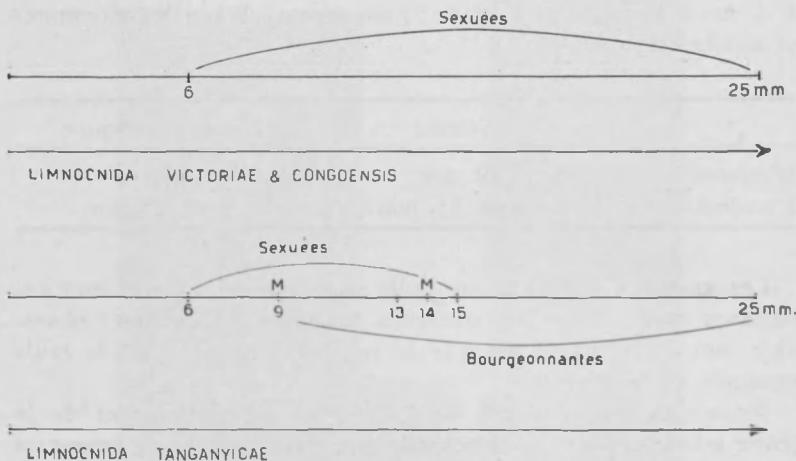


Fig. 5

Schéma représentant le cycle évolutif des méduses de *Limnocnida tanganyicae*, *victoriae* et *congoensis*.

Dans certains cas, les deux phases peuvent se recouvrir *Hybocodon* (Codonidae Anthoméduse) et il est intéressant de noter que les bourgeons exhibent alors une maturité sexuelle comparable à celle de la méduse souche (HARTLAUB, 1907-1933; BERRILL, 1950).

Chez *Limnocnida tanganyicae*, le cycle biologique est donc inverse de celui des autres Hydroméduses; *Limnocnida* étant d'abord sexuée puis blastogénétique. Un tel cycle s'observe cependant chez d'autres invertébrés, notamment chez les Bryozoaires.

Nous devons signaler cependant que certains auteurs ont observé des méduses sexuées dont la taille dépasse 15 mm de diamètre. Notamment :

- a) GUNTHER (1907) qui sur 78 méduses en a observées 4 dont le manubrium était lisse ou ridé et qui mesuraient 18, 20 et jusqu'à 22 mm de large ;
- b) KRAMP (1954) qui sur 62 spécimens examinés en a signalé 2 sexués de 17 et 18 mm.

De telles observations tendraient à montrer que certaines méduses se maintiennent en phase sexuée pendant une période plus longue de leur croissance. Les mesures effectuées par GUNTHER et KRAMP sont cependant sujettes aux restrictions que nous avons formulées précédemment concernant l'importance du mode de fixation employé et la nécessité d'opérer sur un matériel homogène. De plus, il nous semble utile d'attirer l'attention sur le fait que la possession d'un manubrium lisse ou ridé n'est pas nécessairement signe de sexualité chez *Limnocnida*. Les spécimens examinés peuvent être au premier stade du bourgeonnement caractérisé précisément par l'épaississement du manubrium et par son aspect ridé, ou bien être de vieux spécimens épuisés par la blastogénèse et qui ne portent plus aucun bourgeon visible.

Dans tous ces cas, seul un examen histologique peut nous donner des renseignements précis sur la structure du manubrium de ces méduses.

B) Dans le Stanley Pool, les lacs Mohasi et Saké.

Les *Limnocnida* des autres bassins de l'Afrique de même que l'espèce indienne *Limnocnida indica* sont dépourvues de toute reproduction asexuée. Quelle que soit la période de l'année, on ne récolte donc que des individus immatures ou sexués.

Tout comme les *Limnocnida* du Tanganyika les spécimens du Stanley Pool et des lacs Mohasi et Saké sont immatures jusqu'à ce qu'ils atteignent environ 6 mm, taille au dessus de laquelle ils deviennent sexués. Toutefois, à l'encontre des méduses du Tanganyika ces *Limnocnida* ne passent pas par une phase blastogénétique mais restent sexués jusqu'à la fin de leur vie (de 6 et 25 mm).

La blastogénèse semble donc propre aux formes du Tanganyika, dans les autres biotopes les *Limnocnida* ne passent pas par une phase blastogénétique et tout en continuant à s'accroître conservent leur sexualité.

On pourrait se demander si l'apparition de la blastogénèse ne serait pas liée à des facteurs contingents du milieu. Rappelons que chez l'hydre, les formes sexuées sont induites en bourgeonnement par élévation de la température du milieu ; or l'examen du tableau p. 261 nous montre que ce sont précisément les eaux du lac Tanganika qui sont les plus chaudes.

Il apparaît, d'après ce que nous venons de résumer du cycle biologique que *Limnocnida tanganyicae* présente trois phases distinctes et successives au cours de sa croissance : une phase immature, une phase sexuée et une phase blastogénétique.

Cette blastogénèse qui ne se produit pas dans les autres habitats paraît correspondre à une réelle adaptation aux conditions de milieu si particulières du grand lac africain. Il est, en effet, curieux de constater — et nous nous trouvons devant un finalisme de fait — que la présence actuelle et abondante de ces méduses dans le Tanganika est liée à la blastogénèse. En effet, les conditions physiques de ce lac (agitation, profondeur des eaux) sont telles qu'elles empêchent les larves nageuses issues d'œufs fécondés de se fixer ou de rester fixées sur les phragmites ou tout autre support, sauf en des endroits très calmes et peu profonds, conditions réalisées dans quelques baies du lac où l'on peut découvrir de rares polypes.

La *Limnocnida* des autres eaux africaines et des Indes ne présente par contre pas de bourgeonnement médusaire et reste sexuée pendant toute la durée de sa vie. Son cycle correspond à la signification même de la méduse : gonozoïde destiné à la dissémination des gamètes.

Au cours de l'étude histophysiologique de la méduse nous allons voir que ces diverses phases modifient profondément la structure de l'animal.

IV STRUCTURE HISTOPHYSIOLOGIQUE DE LA MEDUSE

Plan du travail.

	Pages		Pages
1. La mésoglée	274	8. Le système nerveux	307
2. L'exombrelle	283	9. Le manubrium	315
3. L'anneau urticant	285	10. Le système gastro-vasculaire	340
4. Le velum	287	11. Mode d'alimentation	353
5. La cavité sous-ombrelleaire	291	12. Relation entre l'endoderme et l'ectoderme	355
6. Les tentacules	292	13. Musculature et mouvement	357
7. Les organes des sens	295		

La morphologie et l'anatomie de *Limnocnida* ont été étudiées principalement par GUNTHER (1893, 1894, 1907), par MOORE en 1903, par BROWNE en 1907, par BOULENGER en 1911. Etant donné le caractère fragmentaire de ces études et l'abondance du matériel dont nous disposons, nous avons cru utile de reprendre l'ensemble de cette question.

L'examen de l'importante bibliographie des Hydroméduses montre d'ailleurs que très peu de travaux ont été entrepris sur l'histologie générale de ces animaux.

Nous décrirons ci-dessous exclusivement les *Limnocnida* que nous avons pu récolter au lac Tanganika. Les méduses provenant du Stanley Pool, des lacs Mohasi et Sake sont histologiquement fort semblables mais ne présentent pas de bourgeonnement médusaire.

Les techniques suivantes ont été employées au cours de cette étude :

- A) *Histologiques* : Azocarmine B (fixation : Zenker acétique, Bouin acétique) ; Hématoxyline-éosine (fixation : Bouin acétique, Zenker acétique) ; Safranine — vert lumière fixation Flemming, Altmann) ; Mallory (fixation : Zenker acétique) ; imprégnation à l'argent suivant la méthode J. Van Campenhout (fixation : Bouin acétique et trichloracétique).
- B) *Histo chimiques* : Acide thymonucléique : Feulgen (fixation : Zenker acétique) ; Acide ribonucléique : Unna Brachet (fixation : Zenker acétique, Bouin acétique) Protéines : Serra (fixation : Bouin acétique, Zenker acétique) Lipides : Ciaccio (fixation : Bouin acétique) Polysaccharides : Hotchiss Mac Manus (fixation : Bouin acétique, Zenker acétique). Elastine : Réaction plasmale (Zenker acétique) Gabe (fixation : Bouin acétique) Orcéine de Rubens Duval (fixation : Bouin acétique, Zenker acétique) Résorcine-fuchsine de Weigert (fixation : Bouin acétique) Violet gentiane, Résorcine, Eosine de Cretin et Mahot (fixation : Bouin acétique, Zenker acétique). Collagène : bleu d'aniline, vert lumière après mordancage au moyen d'acide phosphomolybdique (fixation : Bouin acétique, Zenker acétique) Gabe (fixation : Bouin acétique).

La majorité des coupes ont été effectuées radiairement par rapport à l'ensemble de l'animal et à une épaisseur de 6 μ .

I. LA MESOGLEE (6)

La mésoglée de *Limnocnida* est bien développée ; elle occupe sous la forme d'un renflement lenticulaire la portion centrale de l'animal (fig. 3).

On la retrouve également sous l'aspect d'une basale interposée entre les feuillets ectodermique et endodermique de la méduse.

La mésoglée de *Limnocnida tanganyicae* est dépourvue d'éléments cellulaires. D'aspect gélatineux, on y rencontre des structures fibrillaires fortement différencierées. Ces fibrilles mésogléennes sont principalement orientées dans le sens radiaire et particulièrement développées dans la région exombrellaire. De telles fibres ont été observées et décrites chez d'autres méduses, notamment par R. et O. HERTWIG (1879), MAYER (1910), ALVARADO (1923), CHAPMANN (1953).

Nous verrons au cours de l'étude histologique de la méduse que c'est au travers de la mésoglée 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. La mésoglée est physiologiquement comparable à la lymphe. 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-'40 ; LOWNDES, 1942 ; DUNHAM, 1942 ; OOKAWA, 1952).

Il faut attendre le travail 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 au groupe des collagènes sont étroitement comparables bien que des différences physiques et chimiques puissent

(6) Voir J. BOUILLON et G. VANDERMEERSSCHE, 1957.

exister entre elles (gélatine, tendons, ichtyocole, byssus, corréne, spongine, etc.)⁽⁷⁾.

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.

L'étude de coupes histologiques de la mésoglée de *Limnocnida* ne confirme toutefois pas les données de ces auteurs. En effet, l'examen microscopique révèle immédiatement la structure ramifiée et anastomosée des fibres mésogléennes. Or on sait que les fibres collagènes ne présentent pas de tels caractères qui sont par contre propres aux fibres élastiques. À titre comparatif, nous avons alors examiné des fragments de mésoglée d'*Olindias phosphorica* (Hydroméduses marines), d'*Aurelia aurita* et *Pelagia noctiluca* (Scyphoméduses). La mésoglée de ces Hydro et Scyphoméduses contient également des structures fibrillaires et celles-ci présentent les mêmes caractéristiques que les fibres mésogléennes de *Limnocnida*.

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

Quatre groupes de méthodes s'offraient principalement à nous :

- a) des méthodes histologiques ;
- b) des méthodes chimiques ;
- c) l'examen de suspension de fibres et de coupes ultrafines au microscope électronique ;
- d) l'étude de fragments de mésoglée aux rayons X.

a) *Méthodes histologiques.*

Les fibres mésogléennes de *Limnocnida tanganyicae* 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 mésogléennes 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 rouge pourpre 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).

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

Les fibres de la mésoglée de *Limnecnida* présentent donc toutes les caractéristiques tinctorielles de l'élastine. La réaction plasmale ne donne par contre aucun résultat positif au niveau des fibres mésoglénnes, 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.

Après mordançage à l'acide phosphomolybdique, la substance interfibrillaire n'est que 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.

b) Méthodes 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 *Limnecnida*, *Pelagia* et d'*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 heures 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 de collagène 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 mésoglénnes.

c) Examen électronique.

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 Palladium ont ensuite été examinées au microscope électronique (8).

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 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 (9).

Les fibres élastiques ne possèdent par contre aucune structure périodique et paraissent parfaitement homogènes au microscope électronique (GROSS, 1949-1950-1951 ; FRANCHI et DE ROBERTIS, 1951 ; LANSING-ROSENTHAL, ALEX et DEMPSEY, 1952 ; HALL, REED et TUNBRIDGE, 1952).

L'examen électronique des fibres mésoglénennes 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.

Ces résultats sont confirmés par l'étude électronique de coupes ultrafines (250 Å) de fragments de mésoglée d'*Aurelia*.

POLLICARD, COLLET et GILTAIRE RALLYTE (1954-1955) ont démontré par la même méthode la structure homogène des fibres élastiques présentes dans les tissus pulmonaires et les artéioles des mammifères (10).

L'examen de coupes ultrafines de *Limnocnida* passant au niveau de la couche mésoglénenne séparant l'endoderme de la lame cathamnale de l'ectoderme sous-ombrelleaire montre que cette basale possède également une structure fibrillaire. Les fibres mésoglénennes ombrelleaires sont d'un diamètre très variable, celles de *Limnocnida* mesurent de 30 $m\mu$ jusqu'à 1 μ , celles de *Pelagia* et *Aurelia* atteignent un diamètre de 2 à 3 μ .

(8) Microscope Philips E.M. 75.

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

(10) L'élastine présente cependant parfois en coupe une structure fibrillaire (RHODIN et DALHAMN, 1955).

d) *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. (kératine, 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 effet une série d'interférences⁽¹¹⁾ parmi lesquelles on distingue (fig. 28) :

- A) deux groupes d'arcs méridiens correspondant à des distances de 2,86 Å (2,79 à 2,99 Å) et de 4,2 Å (4,0 à 4,6 Å) ;
- B) quatre taches symétriques correspondant à des distances de 9,7 Å (9,7 à 10 Å) ;
- C) deux arcs équatoriaux courts et épais correspondant à des distances réticulaires de 11 Å (10 à 13 Å). Lorsque les fibres sont peu ou pas orientées, les équidistances sont semblables mais les taches de même identité confluent en cercle plus flou.

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

Nous avons étudié par cette méthode la mésoglée de *Limnocalymene*, *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 rayonnement 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

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

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.

e) *Discussion.*

Les résultats que nous avons obtenus tant par les méthodes histologiques, chimiques que par l'examen électronique et aux rayons X ne concordent pas avec ceux de BELL (1939) et de CHAPMANN (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 point, que le chlorure de sodium donne un anneau analogue à l'arc = 2,86 Å 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 CHAPMANN, 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'aileurs, d'hydroxiproline.

Les fibres mésogléennes 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 nuchae (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 contracté (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 de collagène en fibres élastiques. Ces auteurs ont pu observer au microscope électronique des stades intermédiaires (moth eaten fibers) entre ces deux types de fibres conjonctives.

f) 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 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 ombrellaire doit être très élevée puisque l'animal entier contient plus de 94 % d'eau. Chez *Limnocnida tanganyicae* la concentration aqueuse atteint des valeurs supérieures à 99 % (50 comptages).

Le tableau ci-dessous nous donne quelques valeurs de poids humides et de poids secs de *Limnocnida* après dessication totale aux environs de 100° C.

Poids humides	Poids secs	% d'eau
0,326	0,002	99,4
0,216	0,002	99,0
0,293	0,002	99,3
0,301	0,003	99,0
0,222	0,002	99,0
0,331	0,003	99,1
0,350	0,003	99,4
0,283	0,002	99,2
0,297	0,003	99,0
0,257	0,002	99,2

D.W. DUNHAM (1942) a trouvé des chiffres semblables pour la concentration en eau de *Craspedacusta* (de 99,01 à 99,31 %).

HYMAN (1938, 1940) étudiant la concentration en eau de différentes méduses marines a trouvé des chiffres variant de 94,0 à 97,1 %.

Comme les méduses sont en équilibre osmotique avec le milieu ambiant et que dans le cas d'animaux marins, celui-ci contient 3 % de sels, le % de matières organiques est très faible.

Des analyses totales d'*Aequorea* faites par E. NORRIS (cité par HYMAN, 1940 b) (voir également THILL, 1937) ont donné les résultats suivants :

eau	96,45 %
sels (cendre)	2,70 %
matières organiques	0,85 %

Il faut noter également que la concentration aqueuse des méduses est inversément proportionnelle à la salinité ; en eau de mer elle est d'environ 96 %, en eau saumâtre, de 98 % (HYMAN, 1938). En eau douce, elle excède, comme nous venons de le voir 99 %.

Rappelons 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 h. dans une solution d'hyaluronidase (12) à 320 γ pour cent dans l'eau distillée (T. 37° C.).

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

La substance interfibrillaire des méduses n'est donc pas identique à la substance fondamentale des tissus conjonctifs des Vertébrés (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 méso-géenne.

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

g) *Origine et rôle des fibres mésogléennes.*

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 (BAITSELL, 1925; HARRISON, 1925; WOLBACH, 1933; MEYER, PALMER et SMYTH, 1937; GERSH et CATCHPOLE, 1949; PORTER et VANAMEE, 1949) (13).

Des portions du plafond de la cavité stomacale de *Limnocnida tanganyicae* colorées par la méthode de Hotchkiss Mac Manus montrent la concentration de substances 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 telles figures s'observent également au niveau de l'épithélium exobrellaire et de la lame cathamnale où la condensation des substances Mac Manus positives est cependant moins marquée. Au niveau des basales, la couche mésoglée accolée aux tissus endodermiques est plus colorée que celle proche de l'ecdoderme; 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 épithélium endodermique et ectodermique qu'au niveau des fibres mésogléennes proprement dites ne sont pas sensibles à l'action de l'hyaluronidase ($320 \gamma \%$ à 27° 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 semble 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 le mouvement natatoire de la méduse. En effet, si la contraction des muscles circulaires est responsable du déplacement de la méduse, c'est grâce à l'élasticité de la mésoglée que la cloche ombrellaire reprend sa forme primitive. La mésoglée tant

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

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 mésoglénée. Rappelons en effet 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 polaires, ce qui la différencie non seulement du collagène (39 %) mais encore de toutes les autres protéines.

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

L'étude de la mésoglée des Cœlenterés 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 de fibres conjonctifs en abondance et sans traitement préalable, qui risquerait de les altérer.

2. L'EXOMBRELLE

L'ectoderme périphérique de la région ombrellaire consiste en un épithélium monostratifié pavimenteux, formé de cellules épithélio-musculaires polygonales extrêmement aplatis (fig. 6, 7). Ces cellules présentent un cytoplasme homogène et un noyau contenant de fins granules chromatiques ainsi qu'un nucléole central de forme irrégulière. Les fibres musculaires des cellules épithéliales exombrellaires sont lisses, assez développées ; elles sont cependant distantes les unes des autres et disposées radialement (fig. 3 et 6).

Nous avons pu observer qu'une même cellule épithélio-musculaire présente des fibres sur les deux faces (fig. 6).

Comme nous le verrons au cours de l'étude du système gastro-vasculaire, les cellules endodermiques de la lame cathamnale

possèdent également des fibres musculaires sur les deux faces du corps cellulaire.

Les cellules ectodermiques des tentacules et de l'hypostome d'*Anemonia sulcata* ont une structure identique (SCHNEIDER, 1902).

Si la position des myofibrilles dans la seule région basilaire des cellules non spécialisées est propre aux Coelentérés, on sait que chez certains Siphonophores (*Apolemia invaria* et *Forskalia ohpiura*, SCHNEIDER, 1902) les fibres musculaires sont réparties



Fig. 6

Coupe radiaire de l'ectoderme exombrellaire de *Limnociida* montrant la disposition des fibres musculaires de part et d'autre de la cellule. — Ect.Ex. : ectoderme exombrellaire ; Mu. : fibres musculaires.

tant dans le corps cellulaire que dans les expansions basilaires. Les cellules épithélio-musculaires de l'exombrelle et de la lame cathamnale de *Limnociida tanganyicae* semble réaliser, en ce qui concerne la disposition de leurs fibres musculaires, une structure intermédiaire entre celle primitive des Siphonophores et celle des cellules typiques des Coelentérés où les myofibrilles sont uniquement localisées dans les épacements basilaires.

HYMAN (1940) rapporte dans son traité (Vol. I, page 421) que l'ectoderme exombrellaire des méduses serait dépourvu de

musculature, l'exombrelle des cloches nageuses des Siphonophores par contre serait pourvue d'éléments musculaires.

Des fibres musculaires s'observent également dans l'exombrelle de certaines Acalèphes notamment de *Cassiopea polypoides* (KELLER, 1883) et de *Cyanea Annaskala* (LENDENFELD, 1882).

L'ectoderme exombrellaire de la méduse de *Limnocnida* est toujours dépourvu de nématocystes.

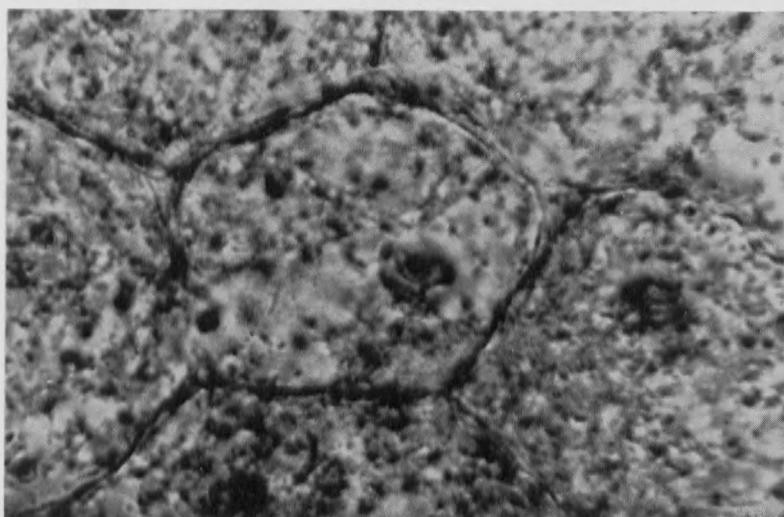


Fig. 7

Photographie des cellules pavimenteuses de l'épithélium exombrellaire de *Limnocnida*. (fixateur Flemming).

3. L'ANNEAU URTICANT

L'exombrelle de *Limnocnida* est ourlée à son extrémité marginale d'une bande épaisse, polystratifiée où sont accumulés des cellules interstitielles, des nématoblastes et des nématocystes à tous les stades de développement; c'est l'anneau urticant (fig. 8).

Les nématocystes, toujours dépourvus de cnidocil, y sont disposés sans ordre apparent (fig. 44 et 45). Nous n'avons jamais pu observer de nématocystes évaginés au niveau de l'anneau

urticant. Ils paraissent bien ne pas y être actifs. Ainsi que l'a signalé BOULENGER (1911) l'anneau urticant de *Limnocnida* n'est pas une batterie fonctionnelle de nématocystes mais plutôt un centre de formation et de stockage de ces éléments cellulaires

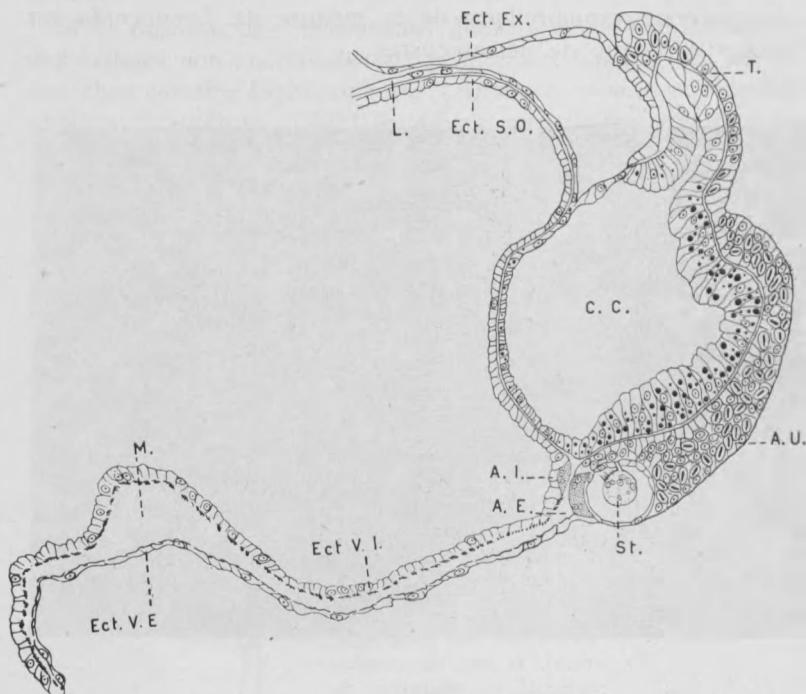


Fig. 8

Coupe radiaire du bord marginal de l'ombrelle passant par l'ébauche d'un tentacule. — A.I.: anneau nerveux interne; A.E.: anneau nerveux externe; A.U.: anneau urticant; C.C.: canal circulaire; Ect.Ex.: ectoderme exumbrellaire; Ect.S.O.: ectoderme sous-ombrelle; Ect.V.E.: ectoderme velaire externe; Ect.V.I.: ectoderme velaire interne; L.: lame cathamnale; M.: mésoglée; St.: statocyste; T.: tentacule.

qui ultérieurement et suivant les nécessités, migreront vers les papilles urticantes des tentacules.

A la base de l'anneau, des cellules épithélio-musculaires peu visibles, sont comprimées par la masse cnidoblastique. Leurs fibres se différencient dans le sens radiaire sur la face accolée à la mésoglée et perpendiculairement aux fibres de celle-ci.

En effet, situé au niveau du canal circulaire gastrique et parallèle à ce dernier, l'anneau urticant n'en est séparé que par une mince couche de mésoglée. Cette basale présente une structure fibrillaire, les fibres bien différencierées sont perpendiculaires aux parois du canal.

Traité par des liquides fixateurs et suivant l'état de contraction des muscles du velum, l'anneau urticant de *Limnocnida* semble plus ou moins festonné. Sur les animaux vivants et adultes, il est lisse, régulier et légèrement brunâtre.

Les statocystes, organes des sens, caractéristiques de ces méduses, sont localisées dans la région de l'anneau urticant la plus rapprochée du velum (fig. 8). Leur étude sera faite ultérieurement.

Le bord de l'exombrelle portant l'anneau urticant et contenant le canal circulaire est légèrement incurvé vers la cavité sous-ombrellaire. Les cellules épithélio-musculaires de l'anneau urticant sont en continuité avec la paroi externe du velum.

4. LE VELUM (fig. 8)

Etroit et horizontal, le velum est constitué de deux épithéliums ectodermiques, un épithélium sous-ombrellaire et un épithélium exombrellaire, séparés par une couche de mésoglée bien développée.

Cette basale présente des fibrilles généralement radiales et est épaissie à proximité du bord libre du velum (fig. 8 et 9).

L'ectoderme interne, sous-ombrellaire, est formé de cellules épithélio-musculaires assez hautes, cubiques, dont le cytoplasme est vacuolisé et dont le noyau nucléolé arrondi, contient de fins granules chromatiques.

Les fibres musculaires de l'ectoderme interne sont extrêmement développées et constituées comme on le sait de fibrilles striées. La figure 9 nous montre une coupe transversale du velum entamant certaines fibrilles striées sur une partie de leur longueur.

Ces fibrilles musculaires forment une forte musculature circulaire visible sur les animaux vivants, sous l'aspect de bandes concentriques. Les bandes les plus rapprochées du bord libre du velum sont les plus marquées.

L'ectoderme externe, par contre, est formé de cellules épithélio-musculaires extrêmement aplatis semblables aux cellules de l'épithélium exombrellaire (fig. 9). La musculature de cet épithé-

lium, non décrite à ce jour, est assez prononcée. Elle est constituée de fibres radiales lisses accolées à la mésoglée (fig. 9 et 10 A) et semblables à celles des cellules épithélio-musculaires de l'anneau urticant.

La figure 10 A nous montre la structure submicroscopique de la région basilaire d'une cellule de l'épithélium externe du velum. On y distingue une fibre lisse constituée par un grand nombre

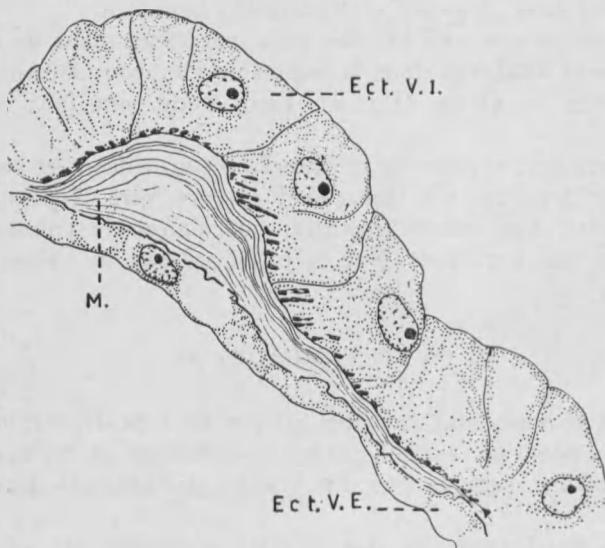


Fig. 9

Portion d'une coupe radiale du velum de Limnognida. — Ect.V.I. : ectoderme velaire interne ; Ect.V.E. : ectoderme velaire externe ; M. : mésoglée.

de fibrilles parallèles ainsi que des mitochondries de grande taille dont la substance matrice est densément colorée par le peroxyde d'osmium.

Les fibrilles musculaires ne présentent aucune striation périodique typique, la striation qui y apparaît semble résulter de l'obliquité des fibrilles par rapport au plan de la coupe.

Les fibres musculaires striées de l'épithélium interne du velum, possèdent une structure complexe ; elle semblent formées d'une succession de zones claires alternant avec des zones sombres, plus ou moins rapprochées l'une de l'autre suivant l'état de contraction des muscles.

De nombreux auteurs (14) se sont attachés à discuter la structure submicroscopique de ces muscles ; pour les uns, elle serait semblable à celle des muscles striés de Vertébrés, pour d'autres elle serait totalement différente.

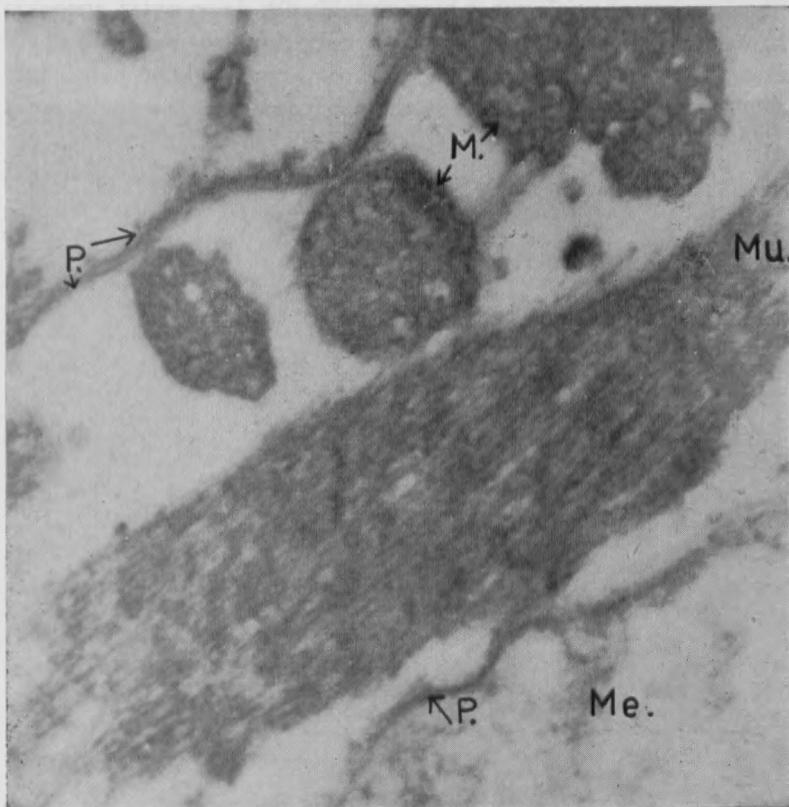


Fig. 10 A

Micrographie électronique de la région basilaire d'une cellule de l'épithélium externe du velum montrant la structure d'une fibre musculaire lisse. (Coupe oblique) — Fixation Altmann ; Grossissement 65.000 x. — M. : Mitochondries ; Me. : Mésoglée ; Mu. : Muscle lisse ; P. : Paroi cellulaire.

(14) EIMER (1878) ; NASSE (1882) ; LENDENFELD (1888) ; KRASINKA (1914) ; ALVARADO (1923) ; HYMAN (1940).

La fig. 10 B nous donne l'aspect électronique des muscles épithélio-musculaires du velum de *Limnocnida*. Ces fibres musculaires, constituées d'un nombre relativement restreint de fibrilles (environ 20), sont caractérisées par une succession de zones alternativement sombres et claires. L'ensemble de ce système fibrillaire est homologue à une myofibrille de muscles striés de Vertébrés, sa structure en semble d'ailleurs très voisine.

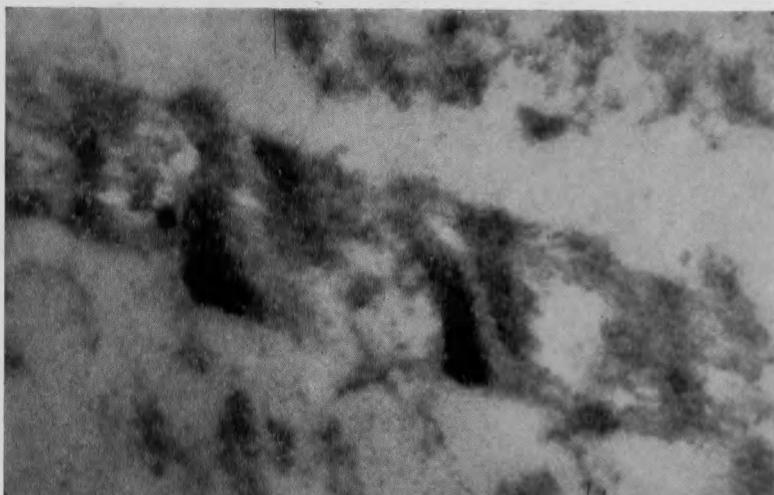


Fig. 10 B

Micrographie électronique d'un muscle strié de l'ectoderme du velum. — Fixation Altmann; Grossissement 76.000 x.

Les zones sombres pourraient en effet correspondre aux zones A des muscles des Vertébrés, tout comme celles-ci, elles sont partagées en deux proportions par une bande moins colorée qui serait dès lors identique à la bande H. Les zones claires s'apparenteraient aux zones I. Le disque Z, si caractéristique des muscles des Vertébrés, ne se retrouve pas sur nos photographies. Mais il est actuellement admis que c'est par cette bande Z que le signal de la contraction est transmis de myofibrille à myofibrille au travers d'un même muscle ; on pourrait admettre que chez les Coelenterés, où l'ensemble des éléments musculaires d'une cellule épithélio-musculaire correspond à une myofibrille isolée, une telle disposition n'est pas nécessaire.

L'examen au microscope électronique nous permet également de préciser la position de ces fibres. On sait en effet si pour la majorité des auteurs les fibres musculaires des Coelenterés se trouvent au sein d'expansions basilaires à l'intérieur des cellules, d'autres, tels HOLMES (1949), nient une telle disposition et admettent la position extracellulaire des fibres musculaires.

Les images électroniques ne laissent subsister aucun doute les fibres musculaires se trouvent à l'intérieur de la cellule, accolées à la mésoglée, à laquelle elles semblent d'ailleurs attachées en plusieurs endroits.

Les contractions du velum sont synchrones de celles de l'ombrelle, de telle façon que l'eau rejetée de la cavité sous-ombrelle passe en jet par l'orifice velaire réduit, projetant ainsi l'animal, l'ombrelle en avant. Les muscles du velum se relâchent lorsque l'ombrelle s'étend.

Nous n'avons pu observer de fibres nerveuses au niveau du velum telles que HYDE (1902) en a décrites dans le velum de *Gonionemus* autre Limnoméduse.

5. LA CAVITE SOUS-OMBRELLAIRE

La cavité sous-ombrelle est peu profonde de *Limnocnida tanganicae* est encore rétrécie par la présence d'un très large manubrium.

Cette cavité est délimitée par un épithélium ectodermique monostratifié, constitué de cellules épithélio-musculaires assez hautes, semblables aux cellules du feuillet interne du velum. Le noyau de ces cellules sous-ombrellaires est particulièrement dilaté (fig. 11).

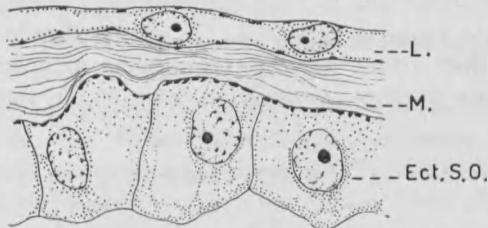


Fig. 11

Coupe radiaire de la région sous-ombrellaire de *Limnocnida*. — Ect.S.O. : ectoderme sous-ombrellaire ; L. : lame cathamnale ; M. : mésoglée.

L'épithélium ectodermique n'est séparé de l'endoderme de la lame cathamnale ou des canaux radiaires que par une mince couche de mésoglée dont les fibres sont en majorité radiales (fig. 11).

La musculature sous-ombrellaire est fortement différenciée et, comme celle du feuillet interne du velum, elle est formée de fibres musculaires striées circulaires. Ces fibres présentent la même structure que celles du velum ; elles sont cependant moins développées que ces dernières (fig. 3 et 11).

Cette musculature sous-ombrellaire est également visible sur des spécimens vivants sous l'aspect de bandes concentriques, d'autant plus marquées qu'elles sont plus marginales.

KRASINKA (1914) dont les données ont été reprises et généralisées par HYMAN (1940) dans son traité de Zoologie, a décrit un épithélium ectodermique sous-ombrellaire double chez *Aequorea forskalea* et *Neoturris pikata*. D'après cet auteur, les cellules épithélio-musculaires les plus externes possèdent des fibres radiales et les plus internes, des fibres circulaires striées.

Or, ALVARADO (1923) au cours de ses recherches sur les épithélio-fibrilles et la musculature des méduses a réétudié la musculature d'*Aequorea* et a démontré que la sous-ombrelle de cette méduse est monostratifiée, comme celle de toutes les méduses examinées par cet auteur d'ailleurs. L'apparence bistratifiée de la sous-ombrelle d'*Aequorea* étant due à la présence de faisceaux d'épithélio-fibrilles radiales dans la région médiane des cellules épithélio-musculaires et qui partagent celles-ci en deux parties. Les faisceaux musculaires décrits par KRASINKA (1914) et qu'HERTWIG avait déjà signalés en 1880 sans en donner d'interprétation, correspondent en réalité à un système d'épithélio-fibrilles. Celles-ci sont, d'après ALVARADO, répandues dans le cytoplasme de toutes les cellules de la méduse.

Nos observations sur la sous-ombrelle de *Limnocnida* confirment celles de l'auteur espagnol. La sous-ombrelle des hydro-méduses est donc constituée d'un épithélium monostratifié pourvu d'un unique système musculaire, strié et circulaire.

6. LES TENTACULES

Les tentacules s'insèrent sur l'exombrelle de la méduse immédiatement au-dessus de l'anneau marginal des nématocystes, au niveau du canal circulaire. Ils sont creux, le canal circulaire gastrique s'y prolonge (fig. 8).

Les tentacules de *Limnocnida* ne se libèrent pas au point où ils sont attachés à l'exombrelle, ils remontent au contraire le long de l'ectoderme de celui-ci et y adhèrent sur une distance variable (fig. 1, 2 et 8).

Le nombre de tentacules est extrêmement variable ; chez les individus adultes de *Limnocnida*, on peut en compter de 150 à 300. Ces tentacules sont de générations différentes et successives ; ils s'insèrent sur l'exombrelle en cinq à neuf rangées (fig. 1 et 2). Les quatre tentacules perradiaux, les quatre interradiaux et les huit adradias sont les plus longs.

La paroi des tentacules creux de *Limnocnida* est constituée d'un feuillet ectodermique et d'un feuillet endodermique, séparés par une lame de mésoglée (fig. 12).

L'ectoderme est formé de cellules épithélio-musculaires polygonales fortement aplatis à cytoplasme assez homogène. Au niveau de la mésoglée, ces cellules différencient des fibrilles musculaires longitudinales et lisses bien développées (fig. 3 et 12). On observe ni cellule interstitielle ni nématoblaste dans l'ectoderme tentaculaire. Les nématocystes ne peuvent donc être formés *in situ*, ils sont originaires de l'anneau marginal.

Nous n'avons pu observer ni protoneurone ni cellule neuro-sensorielle dans ce feuillet, les tentacules en semblent dépourvus ou, tout au moins, ces cellules y sont peu nombreuses. En ce qui concerne les cellules sensorielles, SEMAL (1951) était arrivée aux mêmes conclusions pour des tentacules de l'hydre d'eau douce.

La basale présente la structure fibrillaire caractéristique de la mésoglée chez *Limnocnida*, les fibres y sont circulaires (fig. 12). L'endoderme des tentacules est également formé de cellules épithélio-musculaires à base polygonale mais relativement hautes. Leur cytoplasme est très vacuolisé et ne paraît contenir que quelques rares granules, le noyau entouré d'une masse cytoplasmique étoilée, plus dense, est généralement accolé à une des parois latérales de la cellule (fig. 12).

A la base de ces cellules épithélio-cellulaires endodermiques se développent des fibres musculaires circulaires. Ces cellules endodermiques tentaculaires (fig. 3 et 12), à l'encontre des autres cellules du système gastro-vasculaire, sont dépourvues de flagelle.

Nous n'avons en aucun cas observé les inclusions caractéristiques des cellules absorbantes ni la présence de cellules glandulaires.

La paroi des cellules endodermiques tournées vers la cavité centrale est soit lisse soit chiffonnée, selon le degré de contraction du tentacule.

A l'insertion des tentacules, les cellules endodermiques de ceux-ci se continuent sans transition par celles du canal circulaire.

Les tentacules de *Limnocnida tanganyicae* présentent de nombreux boutons urticants de nématocystes (fig. 12).

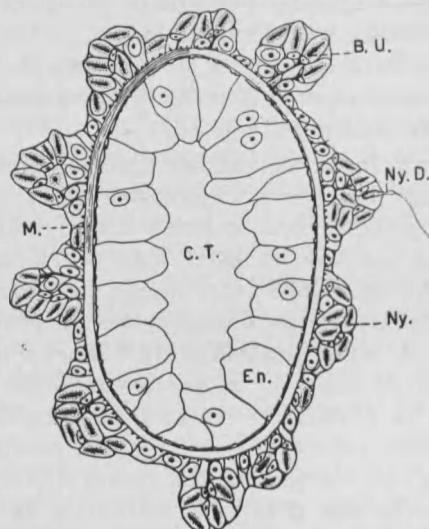


Fig. 12

Coupe transversale d'un tentacule. — B.U. : bouton urticant ; C.T. : cavité du tentacule ; En. : endoderme ; M. : mésoglée (partiellement figurée) ; Ny. : nématocyste ; Ny.D. : nématocyste dévaginé.

Chez les animaux à tentacules contractés ou sur des spécimens fixés, ces boutons sont répartis en anneaux transversaux mais chez les animaux à tentacules étendus, leur disposition est beaucoup plus anarchique.

Les tentacules les plus développés, les plus vieux, sont cependant dépourvus de batteries nématocytaires dans leur région la plus proximale qui est lisse. Cette région basale ne possède que quelques nématocystes isolés toujours démunis de cnidocil et dont le grand axe est généralement orienté parallèlement à la surface du tentacule. Nous n'avons jamais observé de tels

nématocystes évaginés ; ils ne sont pas fonctionnels. Ainsi que l'a signalé BOULENGER (1911) ces nématocystes proviennent de l'anneau marginal et migrent vers les boutons urticants distaux où ils acquerront leur structure définitive fonctionnelle. La région proximale des tentacules correspond donc en réalité à une zone de passage. Une coupe transversale d'un tentacule au niveau de la région distale pourvue de batteries urticantes nous montre que les anneaux transversaux sont formés de 3 à 10 batteries ou papilles urticantes (fig. 12).

Le nombre de nématocystes inclus dans une batterie urticante est également très variable d'un bouton à l'autre, la taille de ces batteries étant elle-même sujette à de grandes fluctuations. On trouve de 8 à 40 nématocystes par batterie urticante, généralement on observe 20 à 25 de ces éléments dans une même batterie.

Chaque nématocyste est alors pourvu d'un cnidocil.

Le cnidome de *Limnocnida tanganyicae* est caractérisé par un seul type de nématocyste. Si nous employons la terminologie de R. WEILL (1934) nous définirons ces nématocystes comme étant du type « eurytèle micro-basique hétérotriche ». Leur étude détaillée se fera au cours de la description du polype, celui-ci possédant la même forme de capsules urticantes.

7. ORGANES DES SENS

a) *Nombre et disposition.*

Outre les cellules sensorielles, les organes des sens sont représentés chez *Limnocnida* par les statocystes.

Ces vésicules sont situées à la base du velum, incluses dans l'anneau marginal de nématocystes et accolées à l'anneau nerveux externe (fig. 8, 13, 21).

Une revue de la littérature nous donne des chiffres très disparates au sujet du nombre de statocystes existant chez les *Limnocnida* adultes.

BROWNE (1906) estime leur nombre à 400 chez les plus grands spécimens. MAYER (1910) en signale 250. D'après LELOUP (1951) il existerait un cercle de 250 à 400 statocystes.

Devant des résultats aussi peu constants, nous avons compté les statocystes d'un grand nombre de spécimens. Nos résultats nous montrent que le nombre de statocystes est généralement

inférieur à celui des tentacules. On rencontre toutefois de grandes variations, comme le montre le tableau ci-dessous, où l'on trouvera quelques-uns de nos chiffres concernant le nombre de tentacules et de statocystes de divers spécimens du lac Tanganyika.

	Tentacules	Statocystes
	271	257
	210	157
	248	201
	245	209
	247	247
	184	169
	198	187
	150	172
	225	203
	298	287

En calculant le rapport existant entre le nombre de statocystes et le nombre de tentacules d'un même individu, pour une trentaine de spécimens du lac Tanganyika, nous avons trouvé un rapport moyen de 0,80 (0,75 à 1,12).

Ces données diffèrent de celles trouvées par KRAMP (1954) ; cet auteur a obtenu en effet un rapport moyen 0,61. Les différences existant entre ces résultats proviennent du fait que KRAMP comme il le signale dans son article, n'a pu compter les organes des sens que dans les portions les mieux conservées de l'ombrelle de ses spécimens. Or, nous avons pu constater que le nombre de statocystes est très variable d'une région à l'autre du manubrium ; les chiffres ci-dessous le démontrent clairement.

Nombre de canaux radiaires		Secteurs examinés (Chaque secteur est délimité par deux canaux radiaires)					Total	
		St.	T.	St.	T.	St.	T.	
3	St.	51	102	99				252
	T.	57	119	106				282
4	St.	40	48	47	52			187
	T.	42	39	55	62			198
5	St.	98	57	50	33	63		301
	T.	83	65	50	40	50		288
4	St.	48	60	44	53			205
	T.	50	74	50	72			246

St. : statocystes — T. : tentacules.

Il est vraisemblable que les divergences existant entre les données des divers auteurs concernant le nombre de tentacules et de statocystes découlent de la même cause. La plupart d'entre-eux ont calculé le nombre de statocystes et de tentacules d'un quadrant de la méduse puis multiplié le résultat obtenu par quatre. Nous sommes entièrement d'accord avec KRAMP (1954) lorsque cet auteur signale que le rapport moyen existant entre les statocystes et les tentacules est indépendant de la taille des spécimens adultes examinés.

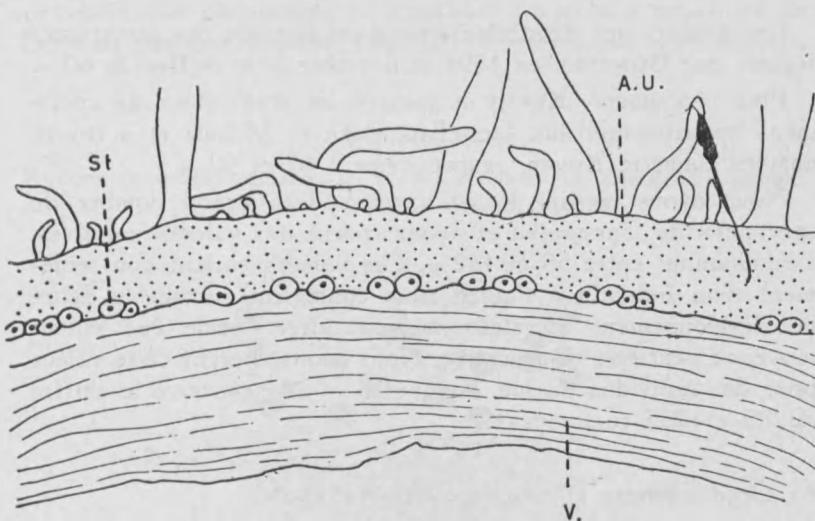


Fig. 13

Portion du bord ombrellaire de *Limnocnida tanganyicae* montrant la répartition irrégulière des statocystes. — A.U.: anneau urticant ; St.: statocystes ; V.: velum.

Ainsi que le signalent la plupart des auteurs, il n'existe aucun rapport morphologique entre les tentacules et les organes des sens.

Sur des animaux vivants ou fixés en extension, dont l'anneau urticant apparaît lisse et régulier, les statocystes sont en effet généralement disposés tout autour de l'ombrelle par petits groupes de trois, quatre, parfois six, alternant irrégulièrement avec des organes isolés (fig. 13).

Assez exceptionnellement, on peut observer une disposition plus régulière. L'aspect festonné de l'anneau urticant, et de ce

fait, la répartition des statocystes qui y sont inclus se modifie selon le degré de contraction musculaire et celle due à la fixation.

Quelle est la taille de ces vésicules marginales ? ARNOLD et BOULENGER (1915) ont mesuré des statocystes appartenant à *Limnocnida rhodesiae* et à quelques spécimens de *Limnocnida tanganyicae*, en leur possession. Nous trouverons ci-dessous leurs résultats :

- *Limnocnida rhodesiae* moyenne 135μ
- *Limnocnida tanganyicae* moyenne 70μ (limite sup. 90)

Ces auteurs ont déterminé également la taille des statocystes figurés par GUNTHER en 1894 et ont obtenu le chiffre de 60μ .

Plus récemment, KRAMP a mesuré les statocystes de spécimens appartenants aux lacs Tanganika et Mohasi et a trouvé comme diamètre moyen, respectivement 67 et 92μ .

Nous avons mesuré les statocystes d'un grand nombre de spécimens du Tanganika et avons trouvé des valeurs variables, s'échelonnant entre 55 et 142μ . Ces valeurs varient non seulement d'un individu à l'autre mais également suivant le degré de développement du statocyste considéré. Seule une valeur moyenne peut être significative. Nous avons cherché cette valeur pour des individus du lac Tanganika et avons trouvé le chiffre de 75μ (235 comptages).

b) Organogénèse et structure des statocystes.

La première description de ces organes des sens date de GUNTHER (1893) ; cet auteur attira l'attention sur leur ressemblance avec les vésicules marginales de *Craspedacusta* et sur l'origine endodermique probable du lithocyste. Pour GOTO (1903) par contre, ce dernier serait d'origine ectodermique.

Dans un nouveau travail, GUNTHER (1907) répéta ces observations et confirma l'origine endodermique des cellules axiales du battant des statocystes. Les figures dont l'auteur illustre son travail ne sont cependant pas convaincantes, nous avons cru devoir reprendre l'étude de ces organes.

Puisque le nombre de statocystes augmente au cours du développement de la méduse, il est possible d'observer les différents stades de leur formation chez un même individu. Nos observations nous montrent que la multiplication des statocystes a lieu pendant toute l'année ; cependant, les tout jeunes stades

sont très rares, le début de l'organogénèse de ces vésicules semble donc très rapide.

Nous avons vu que les statocystes étaient situés dans l'anneau urticant au niveau du système nerveux externe, à la base du velum et accolés à l'endoderme du canal circulaire. Nous savons que l'anneau urticant est constitué de nombreuses cellules interstitielles, de nématoblastes et de nématocystes entremêlés sans ordre défini. La première indication de l'apparition d'un jeune statocyste consiste en la concentration de cellules interstitielles en une petite masse accolée à la mésoglée du canal circulaire. Ce phénomène se manifeste toujours à proximité de l'anneau nerveux externe (fig. 14). Cette masse d'ectoblastes,

Fig. 14 à 18

Portions de coupes radiales du bord ombrellaire de *Limnocnida* passant au niveau du système nerveux externe.

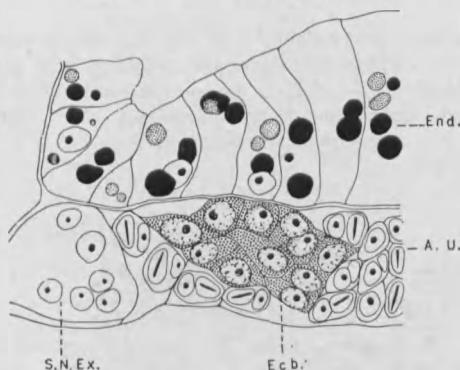


Fig. 14

À hauteur du système nerveux externe on distingue la concentration des cellules interstitielles, première indication de la différenciation d'un statocyste. — A.U.: anneau urticant; Ecb.: cellules interstitielles, futurs ectoblastes; End.: endoderme du canal circulaire; S.N.Ex.: système nerveux externe.

généralement formée de deux couches de cellules, s'organise en une vésicule allongée, limitée à sa périphérie par une pellicule de mésoglée (fig. 15) secrétée par elle.

La vésicule ectoblastique ainsi constitué reste quelque peu comprimée entre l'épithélium polystratifié de l'anneau urticant et

l'endoderme du canal circulaire. En coupe radiaire on peut y distinguer deux portions, la portion de la paroi accolée à l'endoderme gastrovasculaire et la portion sous-jacente accolée à l'anneau urticant. Les cellules de la portion proche du canal circulaire sont cylindriques, celles de la face opposée sont aplatis (fig. 15).

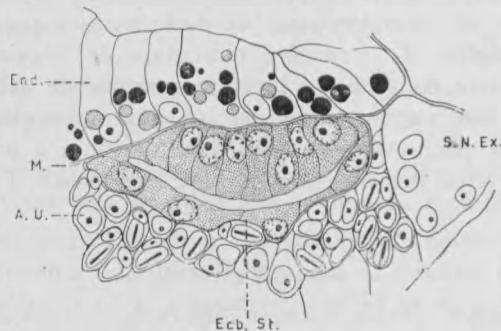


Fig. 15

La masse des cellules interstitielles s'est transformée en une vésicule ectoblastique accolée à l'endoderme du canal circulaire dont elle n'est séparée que par la mésoglée. — A.U. : anneau urticant ; Ecb.St. : ectoblastes statocytaires ; End. : endoderme du canal circulaire ; M. : mésoglée ; S.N.Ex. : système nerveux externe.

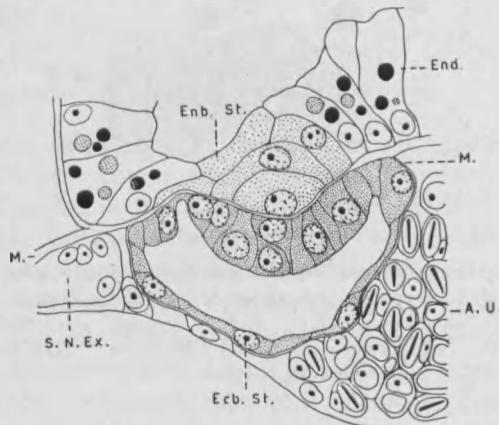


Fig. 16

Pendant que la vésicule ectoblastique se dilate certaines cellules endodermiques somatocytaires du canal marginal se dédifférencient en un bouton endoblastique sous-jacent à la vésicule. — A.U. : anneau urticant ; Ecb.St. : ectoblaste statocyttaire ; Enb.St. : endoblaste statocyttaire ; End. : endoderme ; M. : mésoglée ; S.N.Ex. : système nerveux externe.

Pendant que la vésicule se dilate tendant vers une configuration sphérique, on voit proliférer de la paroi endodermique gastro-vasculaire, un bouton de cellules basophiles. Ces cellules dépourvues d'inclusions digestives, riches en acide ribonucléique, ont subi des modifications les ramenant à l'état de cellules endoblastiques embryonnaires. Le bouton endoblastique, en proliférant, refoule la paroi proximale de la vésicule statocytaire et s'en revêt constituant ainsi un battant didermique (fig. 16, 17).

Ce battant didermique inclus dans la vésicule statocytaire est donc formé d'un axe de cellules endoblastiques entouré de cellules ectoblastiques appartenant à la paroi proximale de la vésicule (fig. 17).

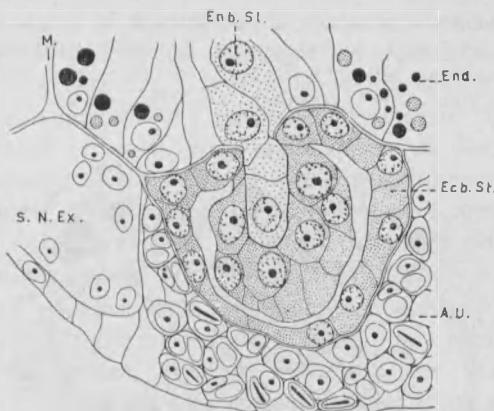


Fig. 17

Le bouton endoblastique a refoulé la paroi ectoblastique proximale de la vésicule statocytaire et s'en revêt, formant ainsi un battant didermique pendu dans la cavité de la vésicule. — A.U. : anneau urticant ; Ecb.St. : ectoblaste statocytaire ; Enb.St. : endoblaste statocytaire ; End. : endoderme ; M. : mésoglée ; S.N.Ex. : système nerveux externe.

Les cellules ectoblastiques du battant finissent par envelopper complètement le nodule endodermique qui se trouve ainsi isolé de l'endoderme du canal circulaire dont il est issu (fig. 18). La vésicule entièrement délimitée par des cellules ectoblastiques est séparée de l'endoderme du canal circulaire et des cellules de l'anneau urticant par une couche de mésoglée (fig. 18).

Les cellules du nodule endodermique ont perdu tout caractère embryonnaire, elles sont devenues fortement vacuolisées et se

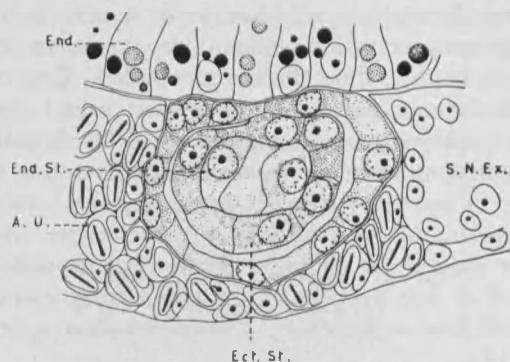


Fig. 18

Les cellules ectoblastiques entourent complètement le nodule endodermique qui se trouve ainsi isolé de l'endoderme du canal marginal dont il est issu. — A.U.: anneau urticant; Ect.St.: ectoderme statocyttaire; End.St.: endoderme statocyttaire; End.: endoderme; S.N.Ex.: système nerveux externe.

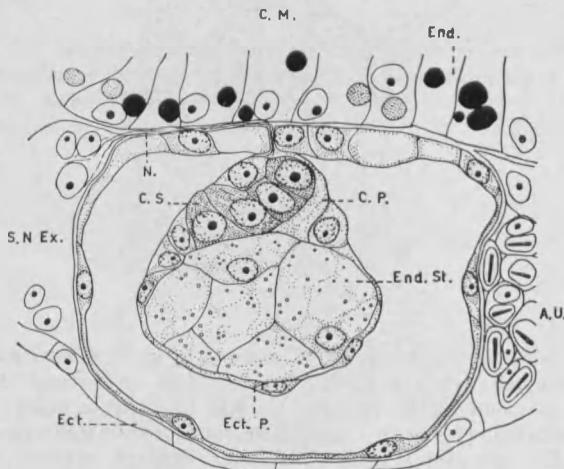


Fig. 19

Coupe radiaire superficielle d'un statocyste de *Limniscus* presque définitivement constitué. On remarque les cellules pédonculaires ectodermiques (C.P.) plus pâles et la masse des cellules sensorielles orientées vers le système nerveux (C.S.). — Les cellules endodermiques sont devenues fortement vacuolisées et contiennent quelques concrétions statholitiques. Venant du système nerveux externe on distingue les fibres nerveuses innervant les statocytes (N.). — A.U.: anneau urticant; C.M.: canal marginal; C.P.: cellules du pédoncule; C.S.: cellules sensorielles; Ect.: ectoderme; Ect.P.: ectoderme périphérique; End.: endoderme; End.St.: endoderme statocyttaire; N.: nerfs; S.N.Ex.: système nerveux externe.

divisent. On observe de 6 à 10 cellules endodermiques dans un statocyste adulte, formant par leur ensemble une masse terminale réfringente (fig. 18, 19).

Les cellules de l'enveloppe ectoblastique subissent deux évolutions différentes. Les plus proches du canal circulaire se divisent, repoussent les cellules endodermiques axiales et forment par leur ensemble une masse basilaire.

Les autres s'aplatissent et entourent la masse endodermique terminale d'un épithélium mince continu (fig. 19).

La masse basilaire, formée de cellules fortement basophiles, ne va pas tarder à se pédonculiser. Le cytoplasme des cellules intervenant dans la formation du pédoncule devient plus clair, plus vacuolisé (fig. 19, 20). Les cellules ectoblastiques qui ne participent pas à la formation du pédoncule et qui se trouvent directement à la base de la masse endodermique (lithocyste) acquièrent des caractères de cellules neuro-sensorielles, par apparition d'une basophilie plus marquée et différenciation de fibres nerveuses (fig. 19, 20). Ces cellules se disposent en une masse neuro-sensorielle orientée vers l'anneau nerveux externe, la région dirigée vers l'anneau urticant est par contre dépourvue d'éléments neuro-sensoriels et occupée par des cellules pareilles à celles du pédoncule (fig. 19, 20).

La masse ectodermique, formée du pédoncule et des cellules neuro-sensorielles, d'abord pleine, ne tarde pas à se creuser d'une cavité, ainsi se constitue une vésicule neuro-sensorielle sous-jacente à la masse endodermique (fig. 21) l'ensemble présentant l'aspect d'un battant de grelot.

Le pédoncule dont nous venons de voir l'origine n'est pas central par rapport à l'ensemble du statocyste, il est excentrique, situé latéralement, à l'extrémité la plus éloignée du système nerveux et donc la plus proche de l'anneau urticant (fig. 20). Les cellules endodermiques et neuro-sensorielles sont ainsi inclinées vers l'anneau nerveux par la structure et la position même du pédoncule. Bien que telle soit l'orientation de la majorité des organes des sens, quelques rares statocystes peuvent présenter une orientation différente mais apparemment anarchique.

Pendant que se différencie la vésicule neuro-sensorielle pédonculée, les cellules endodermiques toujours entourées de leur épithélium ectodermique pavimenteux secrètent de nombreux petits corpuscules réfringents. Ces corpuscules solubles dans les acides (HCl , CH_3COOOH) sont autant de statholites (fig. 19, 20).

Venant de l'anneau nerveux externe, on distingue de nombreuses terminaisons nerveuses qui se poursuivent dans le pédoncule pour s'épanouir ensuite dans les cellules neuro-sensorielles. Celles-ci définitivement différenciées, présentent un ou plusieurs cils dont la base est en contact avec les terminaisons nerveuses que nous venons de décrire (fig. 20).

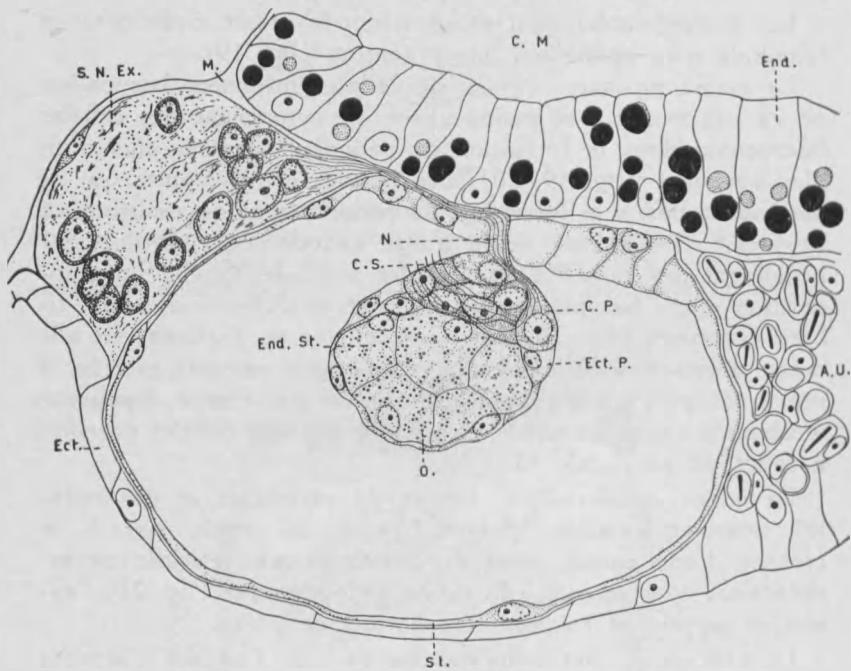


Fig. 20

Coupe radiaire superficielle d'un statocyste au terme de son développement, montrant la forme et la position du pédoncule et de la vésicule sensorielle, les terminaisons des cellules sensorielles et les nerfs qui aboutissent à ces dernières. — A.U.: anneau urticant; C.M.: canal marginal; C.P.: cellules du pédoncule; C.S.: cellules sensorielles; Ect.: ectoderme; Ect.P.: ectoderme périphérique; End.: endoderme; End.St.: endoderme statocystaire; M.: mésoglée; N.: nerfs; O.: statholithes; S.N.Ex.: système nerveux externe; St.: statocyste.

Dans son traité, HYMAN (1940) signale cependant que les statocystes seraient innervés par l'anneau nerveux interne (lower ring, HYMAN, fig. 142 B). HORRIDGE (1954) par contre, à la suite de ses travaux sur *Geryonia*, relate que les statocystes de

toutes les Trachyméduses étudiées histologiquement sont également en connection avec l'anneau nerveux externe (upper ring). Le grelot ainsi constitué mesure environ 40μ et est entouré de la vésicule initiale délimitée par des cellules épithéliales extrêmement aplatis. Le statocyste est lui-même séparé des tissus avoisinants par une mince couche de mésoglée. La vésicule stato-



Fig. 21

Photographie d'une coupe passant au niveau d'un statocyste, on observe la cavité centrale de la vésicule sensorielle ainsi que l'accumulation de cellules interstitielles au niveau du système nerveux externe indiquant la différenciation d'un nouvel organe sensoriel.

cytaire ayant atteint sa taille adulte occupe toute l'épaisseur de l'anneau urticant et n'est séparée du milieu extérieur que par l'épithélium limitant celui-ci (fig. 20).

Les changements d'orientation de la méduse provoquent l'inclinaison du battant dont les cils sensoriels viennent buter contre la paroi la plus proche de la vésicule statocytaire. L'excitation est ensuite transmise, par l'intermédiaire des terminaisons nerveuses, à l'anneau nerveux externe et à la musculature. Par cet organe d'équilibration, la méduse perçoit les écarts de position et les redresse.

Limnocnida vivant à de grandes profondeurs (nous en avons pêché jusqu'à 150 mètres), on pourrait imaginer que la pression

du milieu externe agisse sur les cellules neuro-sensorielles. La sensibilité de celle-ci étant augmentée par leur organisation en vésicule compressible.

Limnocnida serait ainsi également capable de se rendre compte de la pression due à la profondeur où elle évolue.

En ce qui concerne les jeunes stades, l'organogénèse des statocystes de *Limnocnida* est proche de celle de *Craspedacusta* décrites par DOUGLAS (1921) et figurée par PAYNE (1924). Les statocystes adultes semblent également être formés d'après le même modèle bien que l'existence d'un pédoncule et d'une vésicule dans le massif neuro-sensoriel n'ait pas été décrit chez *Craspedacusta*.

Les statocystes de *Craspedacusta* et *Limnocnida* se distinguaient jusqu'à présent de ceux des autres méduses par l'absence de statholithes. Nous avons vu que chez *Limnocnida* il n'existe pas de statholithe unique mais une multitude de corpuscules vraisemblablement calcaires.

Il est hautement probable que ces corpuscules existent également chez *Craspedacusta* mais que dans la plupart des spécimens examinés, ils aient été dissous au cours des techniques de fixation et de coloration.

Décrivant la présence de cellules réfringentes dans la masse terminale du statocyste de *Craspedacusta* et l'absence de statholithe, DEJDAR (1934) conclut que cette masse remplit vraisemblablement sa fonction rien que par son propre poids, suffisant dans l'eau douce.

Il nous paraît peu probable que le poids de cellules aussi vacuolisées soit suffisant pour provoquer l'inclinaison du lithocyte. D'autant plus que la densité des tissus de la méduse doit être très proche de celle du milieu ambiant puisque leur concentration en eau atteint comme nous l'avons vu, des valeurs supérieures à 99 %.

Par les premiers stades de son organogénèse et sa structure adulte, le statocyste de *Limnocnida* correspond à la définition des rhopalias des méduses rhopalophores (Trachyméduses, Narcoméduses, Acalèphes).

Nous avons vu au cours de l'organogénèse du statocyste que les vésicules se formaient toujours à proximité de l'anneau nerveux externe. De plus, dans le chapitre consacré au développement de la jeune méduse, nous signalerons que le système nerveux central se différencie avant l'apparition de tout organe des sens. Il est donc permis de supposer que les vésicules sensorielles sont induites par le système nerveux de la méduse.

8. LE SYSTEME NERVEUX

a) *Système nerveux central.*

En corrélation avec la concentration des organes sensoriels et en relation avec les mouvements ombrellaires et tentaculaires, les cellules nerveuses se sont condensées en un centre coordonateur. Celui-ci est représenté par deux anneaux nerveux situés à la base du velum et séparés l'un de l'autre par la lame mésogléenne (fig. 8 et 22).

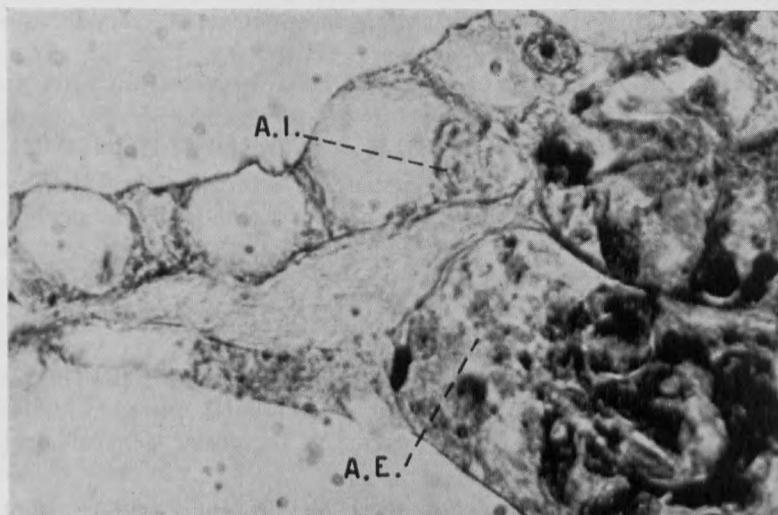


Fig. 22

Micropographie d'une portion de coupe radiaire de *Limnocnida* montrant la position des deux anneaux nerveux. — A.E. : anneau nerveux externe ; A.I. : anneau nerveux interne.

L'anneau nerveux interne correspondant à la face sous-ombrellaire est limité par l'endoderme du canal circulaire et l'ectoderme sous-ombrellaire, il est le moins développé. Cet anneau présente généralement en coupe transversale, une section circulaire (fig. 22).

L'anneau externe est limité d'une part par la mésoglée du velum et l'ectoderme velaire et est d'autre part accolé, suivant le niveau observé, soit à l'anneau urticant, soit à un des nombreux statocystes qui y sont inclus (fig. 21 et 22).

Contrairement à BOULENGER (1911) nous avons pu observer les terminaisons nerveuses se rendant de l'anneau externe à ces organes sensoriels (fig. 20).

L'anneau nerveux externe est, en coupe transversale, plus étendu que l'anneau interne et est de forme plus irrégulière (fig. 8, 21 et 22).

Mise à part la localisation des deux anneaux nerveux et l'aspect fibrillaire de leur structure interne (BOULENGER, 1911) on ne possédait jusqu'à présent que peu de renseignements sur l'anatomie du système nerveux de *Limnocnida*. Les observations concernant le système nerveux de la forme voisine *Craspedacusta* sont également très fragmentaires (GUNTHER, 1894; DEJDAR, 1934). La plupart des données dont nous disposons au sujet du système nerveux des Hydroméduses proviennent de la monographie des frères HERTWIG (1878) et du travail de HYDE (1902).

Ce dernier auteur a décrit le système nerveux central de *Gonionemus murbachii*, Limnoméduse assez proche de *Limnocnida*, comme étant composé de deux anneaux nerveux. Chaque anneau y serait constitué de cellules bi- et multipolaires disposées transversalement par rapport à une région fibrillaire centrale.

Chez *Limnocnida*, les deux anneaux nerveux ont une structure histologique semblable. Examinés sur des coupes radiales, ils sont constitués de nombreuses fibres parallèles entre lesquelles apparaissent les cellules ganglionnaires nerveuses, généralement localisées à la périphérie (fig. 20).

Les fibres, en majorité orientées dans le sens circulaire, sont de deux sortes. On distingue :

- a) les terminaisons des cellules nerveuses. Elles se colorent en violet après l'Azocarmin;
- b) des fibres de soutien, se colorant en rouge dans les mêmes conditions, en violet après le Gabe et qui sont « Mac Manus » positives.

Leur noyau très petit, allongé, ovalaire, contient de gros blocs de chromatine parmi lesquels le nucléole n'est pas discernable (fig. 23, C.S.).

Ces fibres paraissent jouer le même rôle que la névrogolie du système nerveux central des Invertébrés coelomates et des Vertébrés. Les cellules nerveuses du système central de *Limnocnida* sont bi-, tri- ou multipolaires. En coupe, on distingue trois types de cellules caractérisées par la différence de taille de leur noyau et de leurs terminaisons nerveuses (fig. 23).

Un premier type est constitué de cellules bipolaires géantes. Ces cellules possèdent un cytoplasme largement étalé, dont la région centrale entourant le noyau est régulièrement parsemé de granules basophiles de nature ribonucléique mise en évidence par la méthode « Unna-Brachet ». Ces granules correspondent aux blocs de Nissl ou substance Tigroïde propre à tout proto-neurone ou neurone. Les prolongements protoplasmiques de ces cellules nerveuses bipolaires sont extrêmement développés, tant en longueur qu'en épaisseur ($1,3 \mu$), et contiennent de nombreuses neurofibrilles. Celles-ci se continuent à la périphérie du

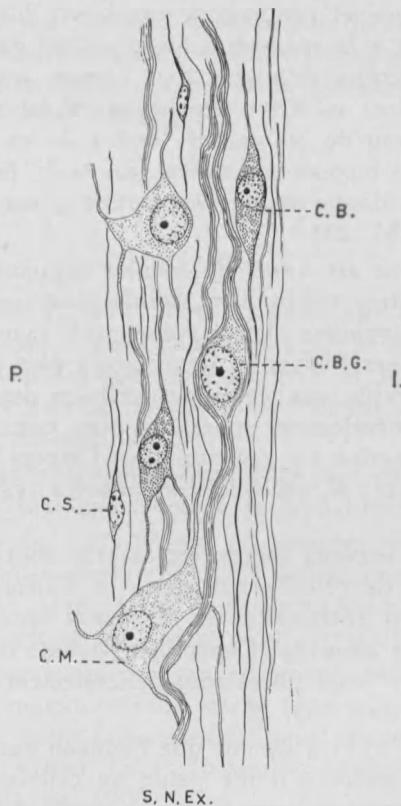


Fig. 23

Coupe longitudinale frontale de l'anneau nerveux externe. — C.B. : cellules bipolaires ; C.B.G. : cellules bipolaires géantes ; C.M. : cellules multipolaires ; C.S. : cellules de soutien ; P. : périphérie ; I. : côté interne ; S.N.Ex. : Système nerveux externe.

corps cellulaire enveloppant la substance tigroïde centrale et le noyau (fig. 23 C.B.G.). Ce dernier, arrondi ou légèrement ovale toujours nucléolé, est du même ordre de grandeur que celui des cellules non nerveuses avoisinantes ($5,4 \mu$). Il est à peine plus colorable ; les blocs de chromatine y sont cependant plus massifs (fig. 23). Ces cellules nerveuses ne sont pas sans rappeler les cellules bipolaires décrites par HORRIDGE (1954 a) chez *Aurelia*.

Le second type de cellules nerveuses est représenté par des cellules multipolaires de grande taille également mais dont les prolongements cytoplasmiques sont filiformes. Leur cytoplasme est très développé et contient de nombreux blocs de Nissl répandus ici, tant à la périphérie qu'au centre de la masse cytoplasmique. Le corps cellulaire tout comme les prolongements filiformes semblent en effet dépourvus de faisceaux de neurofibrilles. Le noyau de ces cellules multipolaires est semblable à celui des cellules bipolaires géantes, leur taille, leur forme et leur coloration sont identiques, la chromatine y est cependant plus diffuse (fig. C.M. 23).

Le dernier type est formé de cellules nerveuses à cytoplasme basophile mais très réduit. Ces cellules nerveuses peuvent être bi-, tri- ou multipolaires ; les prolongements cytoplasmiques sont également toujours filiformes. Leur noyau plus petit mais beaucoup plus colorable que celui des cellules des deux premiers groupes est généralement sphérique bien que parfois très allongé. La chromatine s'y présente sous l'aspect de blocs irréguliers et condensés ; le nucléole, bien marqué, est parfois double (fig. C.B. 23).

Les anneaux nerveux interne et externe sont donc constitués des trois types de cellules nerveuses et d'éléments de soutien. Ces cellules sont entremêlées et disposées sans ordre apparent dans chacun des anneaux. Cependant, comme nous l'avons déjà signalé plus haut leurs fibres sont généralement orientées parallèlement à l'anneau (fig. 20).

BOULENGER (1911) a signalé que l'anneau nerveux externe de *Limnocnida* est entouré d'une gaine de cellules épithéliales de petite taille, l'anneau interne étant par contre d'après cet auteur, dépourvu d'un tel étui épithéial. GUNTHER (1894) avait fait des observations identiques en ce qui concerne les anneaux nerveux de *Craspedacusta*.

Nous avons retrouvé la formation décrite par ces auteurs. Elle n'est cependant pas constituée de petites cellules mais sem-

ble, au contraire, consister en cellules épithéliales fortement aplatis et très étendues. Les noyaux de ces cellules sont de ce fait rarement visibles en coupe radiaire (fig. 20). Une telle formation se retrouve de plus chez *Limnocnida* au niveau de l'anneau interne, mais étant donné la faible taille de celui-ci, elle y est plus difficilement discernable.

L'existence simultanée de fibres nerveuses géantes et de fibres nerveuses plus ténues a déjà été signalée chez les Coelenterés, notamment sans la sous-ombrelle de *Rhizostoma* (BOZLER, 1927) et d'*Aurelia* (HORRIDGE, 1934) sous la forme de deux plexus nerveux distincts ainsi que chez *Metridium* (PANTIN, 1935).

Le système nerveux central, comme nous le verrons au cours de l'étude du bourgeonnement, se différencie à partir de cellules basophiles ectodermiques et à un stade assez avancé du développement de la jeune méduse.

b) *Plexus nerveux.*

1. *Description.*

Dans son traité, HYMAN (1940) signale que le système nerveux diffus des méduses consiste en un plexus subectodermique situé à la base de l'ectoderme manubrial et tentaculaire ainsi qu'entre les deux couches épithélio-musculaires décrites par cet auteur dans la sous-ombrelle.

Certains éléments nerveux seraient de plus concentrés au niveau des canaux radiaux formant de véritables nerfs radiaux.

Chez *Limnocnida*, nous avons pu observer des cellules nerveuses et des cellules sensorielles dans l'ectoderme du manubrium (fig. 26, 38, 39). L'ectoderme sous-ombellaire et tentaculaire de cette méduse semble par contre dépourvu d'éléments nerveux.

Des cellules nerveuses ont cependant été décrites par HYDE (1902) dans la région radiale de la sous-ombrelle de *Gonionemus murbachii*, autre Limnoméduse, ainsi que chez la Scyphoméduse *Aurelia* (EIMER, 1874 ; ROMANES, 1876 ; SHAFFER, 1878 ; BETHE, 1903 ; MAYER, 1906).

Chez *Gonionemus*, il existerait deux couches nerveuses distinctes formées de cellules bi- et multipolaires ; le système nerveux superficiel serait en connection avec les muscles circulaires et les cellules nerveuses plus profondes avec le système musculaire radiale et manubrial (HYDE, 1902).

2. Données expérimentales.

Aucune expérimentation n'ayant pu être effectuée sur le système nerveux de *Limnocnida*, nous résumerons et confronterons dans ce paragraphe les données connues à ce sujet chez les autres méduses tant craspedotes qu'acraspedotes.

Dès 1876, ROMANES a pu mettre expérimentalement en évidence la présence d'un plexus nerveux sous-ombrellaire chez *Aurelia*.

Etudiant le système nerveux de *Geryonia proboscidialis* (Trachyméduse), HORRIDGE (1955) a montré l'existence de deux plexus nerveux sous-ombrellaires physiologiquement distincts, l'un coordonnant les pulsations de l'ombrelle, l'autre la mobilité du manubrium. Ce dernier organe, mobile, se déplace vers le point excité : tentacule ou région définie de la sous-ombrelle. La transmission simultanée et distincte des deux types d'excitation dans des directions différentes démontre chez *Geryonia* (HORRIDGE, 1955) l'indépendance de ces deux systèmes.

La vitesse de conduction des nerfs d'Hydroméduses est variable, chez *Aequorea* elle est de 70 à 90 cm/sec. ; chez *Geryonia*, de 50 cm/sec. (HORRIDGE (1954, '55).

A titre de comparaison, le tableau ci-dessous nous donne les vitesses de conduction de quelques nerfs d'Invertébrés et de Vertébrés.

Fibres de Scyphoméduses	<i>Cassiopea</i>	15 à 120 cm/sec.
	<i>Aurelia</i>	23 cm/sec.
	<i>Pelagia</i>	24 cm/sec.
Fibres des pattes de Crabes		40 cm/sec.
Fibres géantes des Seiches		1.500 à 2.000 cm/sec.
Fibres sciatique de <i>Rana</i>		4.800 cm/sec.
Fibres <i>Homo sapiens</i>		12.500 cm/sec.

D'après HORRIDGE, chez *Geryonia*, les nerfs responsables de la coordination des pulsations, présentent une période réfractaire d'environ 0,3 sec. et obéiraient à la loi du « tout ou rien ».

Chez *Aequorea* (Leptoméduse), les pulsations rythmiques de l'ombrelle sont inhibées lorsque le système responsable du mouvement manubrial est activé. D'autres méduses montrent une semblable inhibition du mouvement ombrellaire pendant les processus nutritifs, notamment : *Bougainvillea*, *Cunina*, *Melicertum*, *Mitrocoma*, *Oceanea*, *Phialidium*, *Podocoryne*, *Rathkea*, *Rhopa-*

lonema, *Sarsia*, *Solmaris*, *Steenstrupia* et *Neoturris* (HORRIDGE, 1955). Dans d'autres méduses, *Geryonia*, etc., il n'y a pas d'inhibition ; les différences existant de ce point de vue entre ces divers genres semblent liées au type de mouvements qu'entraîne l'acte nutritif : chez *Aequorea* par exemple, où le manubrium est court, l'exombrelle s'incline vers l'intérieur et le manubrium s'étire localement vers l'extérieur, tandis que chez *Geryonia*, où le manubrium, très allongé, peut atteindre l'exombrelle, il n'y a pas de mouvement de celle-ci (HORRIDGE, 1955).

Par la structure morphologique de son manubrium, *Limnocnida tanganyicae* appartiendrait au groupe de méduses présentant l'inhibition des pulsations ombrellaires ; une vérification expérimentale serait évidemment nécessaire pour établir définitivement l'existence des deux systèmes et préciser leurs relations.

Des expériences d'incisions de la surface sous-ombrellaire ont montré chez *Geryonia* que, de la région exombrelle vers le manubrium, les excitations se transmettent uniquement par des voies radiales, tandis que les excitations responsables des pulsations ombrellaires se répandent dans toutes les directions (plexus isotropes) (NAGEL, 1894 ; HORRIDGE, 1954).

Toujours chez *Geryonia*, HORRIDGE a pu démontrer expérimentalement que les récepteurs situés dans les tentacules et au niveau de l'épithélium sous-ombrellaire sont en connection avec des voies nerveuses qui conduisent l'excitation dans les deux sens tout au long des tentacules et au long des anneaux nerveux ainsi que radiairement jusqu'à la base du manubrium. Les différentes voies nerveuses physiologiquement ainsi définies sont reportées dans la figure 24, empruntée à HORRIDGE (1954). Nous voyons qu'une excitation au niveau du système tentaculoradial peut influencer le rythme des pulsations (accélérer ou inhiber celles-ci) mais que l'inverse n'est pas possible. Les fibres nerveuses responsables de cette transmission ne sont pas homologues à des protoneurones puisque, par définition, l'influx nerveux n'est pas polarisé dans ceux-ci (PARKER, 1918). Par leur polarité, elles se rapprochent davantage des neurones typiques.

3. Connection du plexus nerveux avec le système nerveux central.

Nous avons vu au cours de l'étude des statocystes que les organes sensoriels étaient innervés par l'anneau nerveux externe. Il est vraisemblable que chez *Limnocnida tanganyicae* les voies

intertentaculaires et radiaires sont connectées également à cet anneau.

L'anneau interne contrôlerait partiellement ou totalement la fonction motrice. Il serait responsable des contractions de l'ombrelle et du velum. Le velum se contracte, comme nous le savons, en même temps que l'ombrelle. Ces contractions sont généralement symétriques, mais le velum semble sous l'influence de récepteurs sensibles à la gravité (statocystes) et peut de ce fait se contracter localement, réglant ainsi la direction de la méduse.

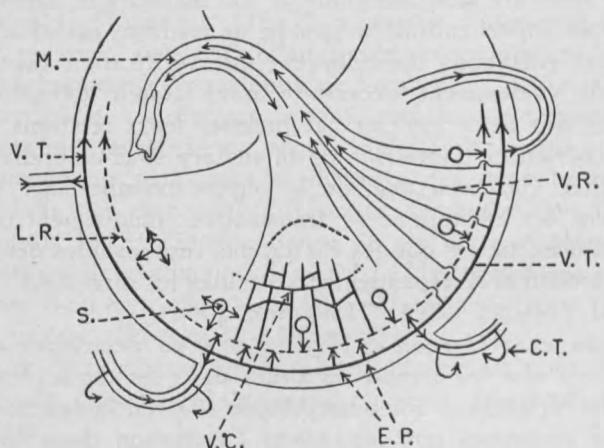


Fig. 24

Schéma représentant les relations existant entre les diverses voies neurales chez Geryonia. (d'après HORRIDGE, 1955). — CT. : voies neurales responsables des contractions tentaculaires ; E.P. : excitations polarisées entre les systèmes tentaculaire et rythmique ; L.R. : ligne des centres rythmiques marginaux ; M. : manubrium ; S. : statocyste ; ces organes ont une action locale sur le velum et peuvent accélérer le rythme de contractions ; V.C. : voies neurales isotropes innervant les muscles circulaires ; V.R. : voies nerveuses radiales ; V.T. : voies nerveuses intertentaculaires.

Les frères HERTWIG avaient, dès 1878, signalé l'existence de connections anatomiquement distinctes entre les deux anneaux nerveux chez diverses méduses. D'autre part, les statocystes innervés par l'anneau nerveux externe peuvent agir sur le velum et par là, sur le rythme même des pulsations bien que le système locomoteur dépende de l'anneau interne. Ceci tendrait à prouver l'existence d'une relation entre les deux anneaux du système nerveux central. Effectivement, nous avons retrouvé de telles relations chez *Limnocnida tanganyicae*.

4. Conclusion.

Le système nerveux des méduses se caractérise donc par les particularités suivantes :

- 1) concentration des éléments nerveux en centre coordinateur (anneaux nerveux) ;
- 2) présence de fibres polarisées ;
- 3) existence de plexus nerveux physiologiquement distincts et des interrelations qui se manifestent entre ceux-ci ;
- 4) différenciation des éléments constituant le système nerveux central en cellules nerveuses sensu stricto ; de plusieurs types morphologiquement caractérisés ; et cellules de soutien homologues à la névrogolie.

Ces observations confirment l'idée qu'on se faisait du système nerveux de la méduse, de loin plus complexe, plus différencié que celui des Coelenterés fixés.

La méduse présente par convergence les différenciations que l'on observe par principe chez les Métazoaires coelomates dont elle possède l'éthologie. En corrélation avec une musculature puissante et spécialisée, se développe chez ces organismes mobiles un système nerveux coordinateur et des organes sensoriels d'équilibration et d'orientation.

9. — LE MANUBRIUM

Plan du travail

A. STRUCTURE DU MANUBRIUM D'INDIVIDUS IMMATURES.

I. Ectoderme

II. Endoderme

- a) *Les cellules glandulaires endodermiques.*
 1. — Cellules glandulaires de la région orale
 - a) cellules spumeuses
 - b) cellules sphérulueuses
 2. — Cellules glandulaires de la région proximale du manubrium
 3. — Recharge et cycle des cellules glandulaires
 4. — Origine des cellules glandulaires de remplacement.
- b) *Structure de l'endoderme.*
 1. — Endoderme de la zone orale
 2. — Endoderme de la zone proximale.

B. STRUCTURE DU MANUBRIUM CHEZ LE ANIMAUX SEXUÉS.

- I. Zone orale.
- II. Zone médiane ou sexuée.
- III. Zone stomachale.

C. STRUCTURE DU MANUBRIUM D'UN ANIMAL EN BLASTOGENÈSE.

- I. Zone orale.
- II. Zone cnidoblastique.
- III. Zone bourgeonnante.
- IV. Zone stomachale.

Le manubrium de *Limnocnida tanganyicae* est cylindrique, large et court (fig. 1, 2 et 3). Son diamètre mesure les deux tiers de celui de la cavité sous-ombrelleaire. La bouche circulaire est toujours béeante, elle atteint ou dépasse légèrement le niveau du velum.

Etant donné le grand diamètre et la hauteur restreinte du manubrium, l'ouverture buccale de *Limnocnida* ne peut se clore et ne peut donc intervenir dans la capture active de proies mobiles et de grande taille, contrairement à ce que l'on observe chez la forme dulcicole voisine, *Craspedacusta sowerbii*, où les lèvres du manubrium capturent et immobilisent des proies de la taille des Tubificides (DEJDAR, 1934). *Limnocnida tanganyicae* se nourrit exclusivement d'organismes planctoniques de faibles dimensions : bactéries, algues, protozoaires englués par les sécrétions muqueuses des cellules glandulaires du manubrium.

Les bourgeons médusaires et les éléments sexuels se développent chez *Limnocnida* sur la paroi externe ectodermique du manubrium. La structure histologique de celui-ci dépend de l'état physiologique de l'animal : immature, en phase de reproduction sexuée ou asexuée.

Parmi les nombreux auteurs qui ont étudié la structure histologique de *Limnocnida*, seul BOULENGER (1911) a décrit en détails le manubrium. Cet auteur observe, chez un individu en reproduction asexuée, c'est-à-dire présentant des bourgeons médusaires manubriaux, trois régions manubriales distinctes : une orale, une médiane bourgeonnante et une région proximale ou basale. Il décrit deux types de cellules glandulaires manubriales,

l'un qu'il dénomme « goblet-cells » étant localisé dans la région orale, le second ou « gland cells » étant caractéristique de la région proximale du manubrium.

Pour la clarté du texte nous envisagerons en premier lieu la structure histologique du manubrium d'un jeune animal ne présentant ni éléments sexuels ni blastogénèse et que par convention, nous nommerons « immature ».

A. *Structure du manubrium d'individus immatures* (fig. 25).

Les gonades apparaissent généralement chez des spécimens mesurant de six à sept mm de diamètre, les bourgeons médusaires chez les animaux d'un cm (voir chapitre consacré au cycle de la méduse).

I. *L'ectoderme.*

L'ectoderme du manubrium des méduses immatures, donc d'une taille inférieure à six mm est identique sur toute son étendue. Il consiste en un épithélium pavimenteux unistratifié, formé de cellules épithélio-musculaires ectodermiques à limites cellulaires peu nettes après l'emploi des techniques histologiques usuelles.

Le cytoplasme de ces cellules est aréolé et contient des fibres lisses longitudinales (fig. 26), leur noyau est ovalaire et muni d'un petit nucléole central.

La région basilaire de ces cellules ectodermiques accolées à la mésoglée est très irrégulière et présente de nombreuses expansions cellulaires très développées. Celles-ci peuvent même atteindre l'épithélium endodermique et former des ponts cellulaires réunissant les deux épithéliums au travers de la mésoglée (fig. 32).

On distingue, disséminées parmi ces cellules pavimenteuses épithéliales, de rares cellules sensorielles d'aspect typique. Elles présentent deux racines basales et un prolongement cytoplasmique apical. Leur noyau est ovalaire, parsemé de blocs chromatiques ; on y observe parfois un nucléole central (fig. 26). Dans l'ectoderme de la région proximale du manubrium, on rencontre quelques cellules basophiles ou néoblastes (Unna-Brachet) accolées à la mésoglée ou même dans celle-ci (fig. 26). Ces éléments embryonnaires ectodermiques migrent vers l'endoderme, en passant par la mésoglée, pour y donner naissance à certains éléments glandulaires (voir paragraphe consacré à ces cellules).

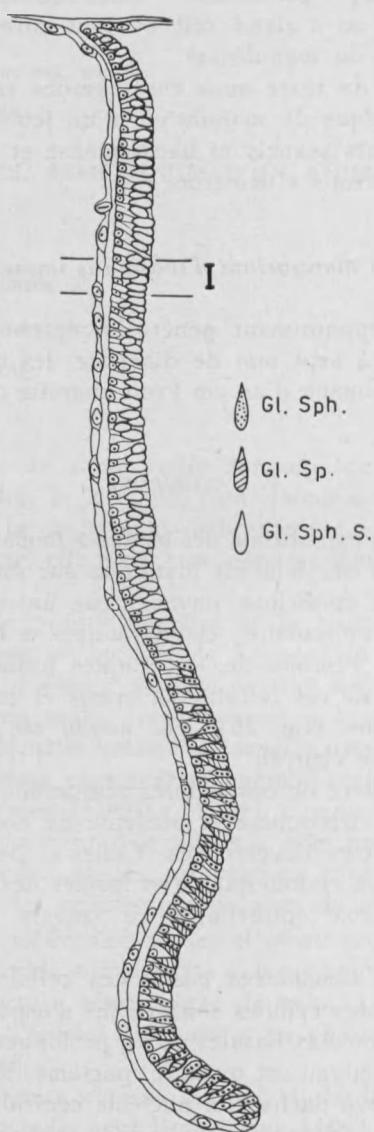


Fig. 25

Coupe radiaire d'une paroi manubriale d'une jeune méduse immature. — Gl.Sph. : cellules glandulaires sphéruleuses ; Gl.Sph.S. : cellules glandulaires sphéruleuses stomachales. Gl.Sp. : cellules glandulaires spumeuses.

II. *L'Endoderme.*

Le feuillett endodermique est constitué de cellules épithélio-musculaires absorbantes entre lesquelles sont intercalées des cellules glandulaires de différents types. Nous distinguerons deux zones endodermiques dans le manubrium d'un spécimen immature de *Limnocnida tanganyicae*. Ces deux zones étant caractérisées par leurs éléments glandulaires (fig. 25) nous définirons ceux-ci en premier lieu.

a) *Les cellules glandulaires endodermiques.*

Nous avons vu que BOULENGER (1911) avait reconnu deux types de cellules glandulaires, l'un correspondant à la région orale, l'autre à la région proximale du manubrium.

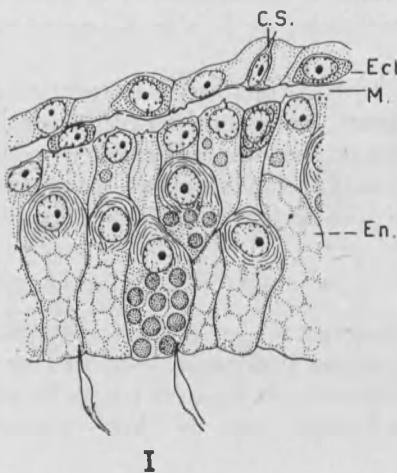


Fig. 26

Détails histologiques d'une portion de manubrium d'un individu immature. — C.S. : cellules sensorielles ; Ect. : ectoderme ; En. : endoderme ; M. : mésoglée.

Nous avons, à notre tour, étudié ces éléments et avons pu observer trois formes de cellules glandulaires manubriales chez la méduse de *Limnocnida*.

Nous employerons pour distinguer ces différentes cellules la terminologie que P. SEMAL (1954) a définie chez l'hydre au cours de son récent travail sur l'endoderme de cet animal.

Nous discernerons de la sorte :

- un type de cellules glandulaires spumeuses et un type de cellules glandulaires sphéruleuses localisées dans la région orale du manubrium et que nous qualifierons de cellules glandulaires buccales ;
- un type de cellules glandulaires sphéruleuses situées suivant l'état physiologique de l'animal dans la région médiane et stomacale ou dans la seule région stomacale. Nous appellerons ce dernier type de cellule : cellules glandulaires stomacales.

Nos observations sur la morphologie de ces cellules confirment celles de P. SEMAL (1955) et d'auteurs précédents sur les mêmes éléments de l'hydre d'eau douce.

En effet, les différentes cellules glandulaires de la méduse de *Limnocnida* sont pédonculées et flagellées (fig. 29). Le nombre de flagelles est variable, généralement de deux (imprégnation à l'argent par la technique de J. Van Campenhout) (fig. 26, 27, 29, 30, 37, 38).

Comme chez l'hydre, nous avons observé deux granules à la base de chaque fouet, le proximal ou blépharoplaste étant le plus gros. Dans la plupart des cas également, deux flagelles peuvent être issus d'un unique blépharoplaste mais alors chacun d'eux porte toujours un granule fusiforme distal (fig. 26, 27, 30, 37, 38).

1. - Cellules glandulaires de la région orale.

a) *Cellules spumeuses* : les cellules glandulaires spumeuses longuement et finement pédonculées, contiennent des vacuoles à contours polygonaux serrées les unes contre les autres (fig. 27 B) et dont les parois contiennent de l'acide ribonucléique (Unna-Brachet).

Le contenu de ces vacuoles est irrégulièrement granuleux, lors de la décharge ces cellules expulsent leur contenu sous la forme d'une coulée compacte de granules (fig. 27 B, 28 et 32).

Des filaments parallèles riches en acide ribonucléique (méthode d'Unna-Brachet) occupent la région distale du cytoplasme et entourent le noyau. Il s'agit vraisemblablement de formations ergastoplasmiques particulièrement abondantes dans les cellules sécrétrices et qui furent confondues par certains auteurs avec les mitochondries en bâtonnets.

On sait d'après les récentes recherches au microscope électronique que ces formations possèdent une structure originale. Ils

sont constitués de lamelles ou de canalicules caractérisés par la présence de fins granules (grains de Palade) déposés tout au long de leur surface.

Ces grains sont probablement homologues à la portion ribonucléique des microsomes des biochimistes.

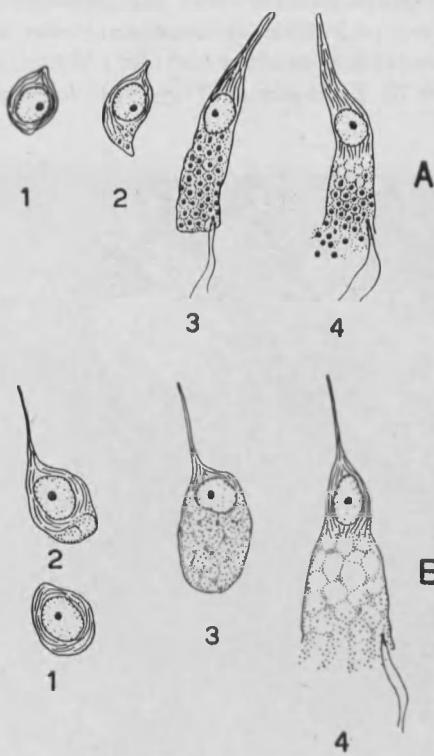


Fig. 27

Evolution des cellules glandulaires sphéruleuses (A) et spumeuses (B) orales.

Le cytoplasme de ces cellules spumeuses contient de l'acide ribonucléique diffus (Unna-Brachet) localisé dans la même région que l'ergastoplasme et correspondant vraisemblablement aux grains de Palade dispersés. Au moment de la décharge secrétatoire, la basophilie du cytoplasme s'intensifie, le nombre et la taille des éléments de l'ergastoplasme augmentent. À ce stade, ces derniers organites entourent complètement le noyau (fig. 27 B4).

Le contenu des vacuoles est protéinique (Serra), le test des lipides est négatif, la réaction de Hotchkiss Mac Manus légèrement positive. Ces sécrétions se colorent par le bleu d'aniline et le vert lumière.

b) *Cellules sphéruleuses*: alternant régulièrement avec les premières, les cellules sphéruleuses sont plus allongées et plus étroites (fig. 28). Leur pédoncule est cependant plus large que celui des cellules glandulaires spumeuses (fig. 32) et elles occupent toute la hauteur de l'endoderme (fig. 32). Les cellules sphéru-

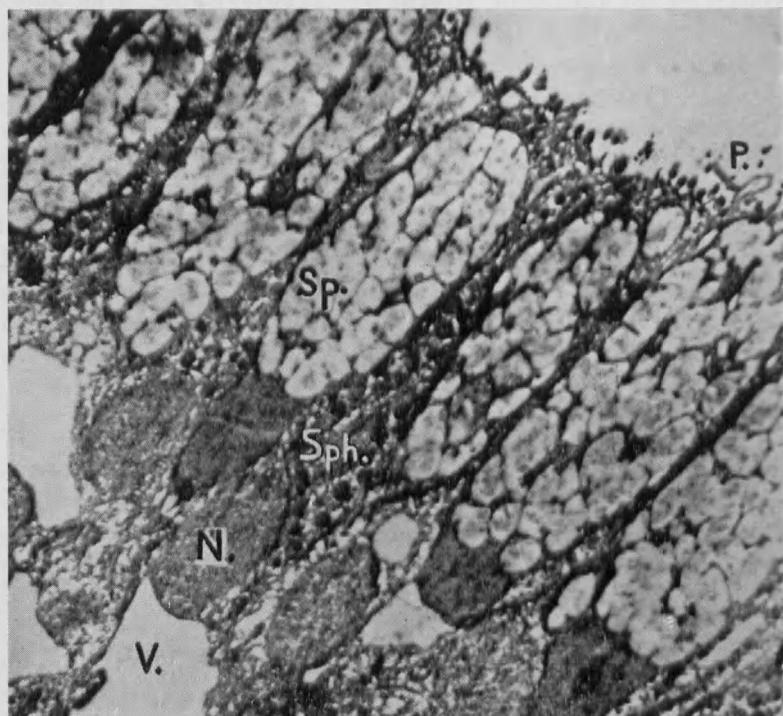


Fig. 28

Micrographie électronique d'une portion de l'endoderme oral du manubrium. On note l'alternance des cellules glandulaires spumeuses (Sp.) et sphéruleuses (Sph.) occupant la strate apicale du manubrium ainsi que les noyaux (N.) et les vacuoles (V.) des cellules absorbantes basilaires. —

P. : pseudopodes.

Fixation : Altmann ; Grossissement : 9.000 x.

leuses orales contiennent de nombreuses et petites vacuoles polygonales assez régulières, chaque vacuole étant occupée par une petite gouttelette ronde (fig. 27 A3 et 28). Ces cellules glandulaires correspondent vraisemblablement au « goblet-cells » décrites par BOULENGER (1911) dans la région orale du manubrium.

L'ergastoplasme et la basophilie des cellules chargées de sécrétats sont identiques aux éléments analogues des cellules spumeuses et tout comme celles-ci, les cellules qui se déchargent ont une basophilie accrue et des bâtonnets d'ergastoplasme mieux différenciés qui enveloppent le noyau (fig. 27 A4).

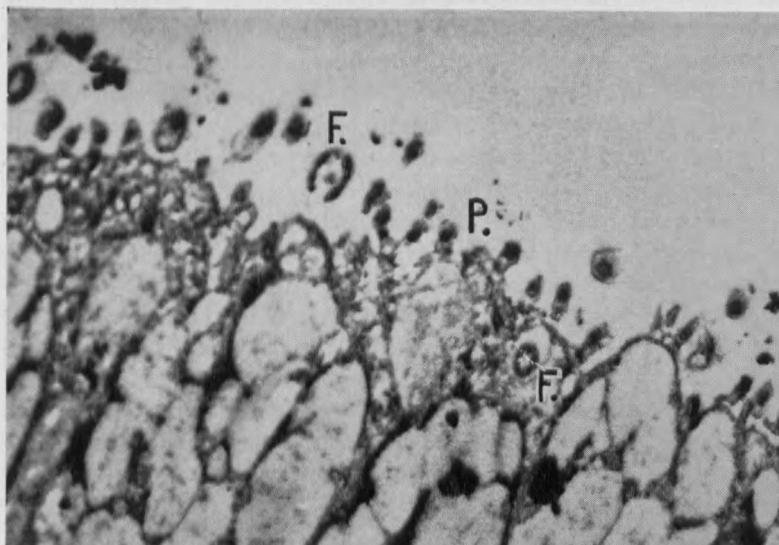


Fig. 29

Micrographie électronique de la région apicale de quelques cellules glandulaires spumeuses. — F. : flagelles coupés transversalement ;
P. : pseudopodes.

Fixation : Altmann ; Grossissement : 63.000 x.

Lors de la décharge, les petites gouttelettes rondes, bien distinctes les unes des autres, se déversent dans la cavité manubriale en augmentant de diamètre (fig. 27 A4, 32). Ces sphérolites, éosinophiles, sont protéïniques (Serra) ; elles se colorent par l'azocarmine et la safranine et se teintent en pourpre violet au

« Gabe ». Le test de détection des polysaccharides donne des résultats positifs, celui des lipides est négatif.

Les sécrétats de ces cellules glandulaires sphéruleuses buccales pourraient être de nature mucoprotéïnique.

2. - Cellules glandulaires sphéruleuses de la région proximale du manubrium.

Les cellules sphéruleuses de cette région du manubrium se distinguent aisément des deux autres formes par leur taille plus grande, par le diamètre plus élevé des sécrétats et leur richesse en éléments ergastoplasmiques (fig. 30). Ces cellules glandu-

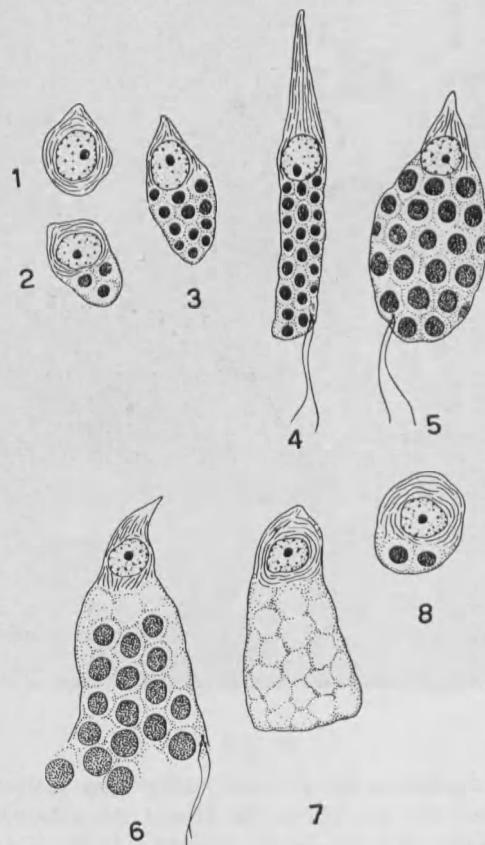


Fig. 30

Evolution des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales.

laires sphéruleuses contiennent une vingtaine de larges vacuoles, dans chacune on distingue une grosse sécrétion sphérique (fig. 30 ; 4, 5, 6).

Ces sécrétats, lors de la décharge, se déversent un à un dans la cavité manubriale où l'on peut voir leur volume augmenter (fig. 30 ; 6) sans que nous connaissons leur sort ultérieur.

Les bâtonnets ergastoplasmiques sont très abondants principalement chez les jeunes cellules glandulaires et chez des cellules se rechargeant en sécrétats (fig. 30, 2, 7, 8). La basophilie du cytoplasme y est également plus intense que dans les deux autres types de cellules glandulaires (Unna-Brachet). Ces cellules glandulaires sphéruleuses que nous qualifions de stomachales sont polymorphes, elles peuvent être faiblement ou fortement pédonculées ; leur aspect varie suivant le niveau du manubrium envisagé et leur degré de compression. Les figures 30 ; 4 et 30 ; 5 nous montrent les formes extrêmes qu'elles peuvent affecter.

Les sécrétats de ces cellules sphéruleuses sont de nature protéique. Le test des lipides est négatif, celui des polysaccharides positif ; elles se colorent en pourpre violet par la technique de « Gabe ». La présence de mucoprotéines est donc vraisemblable. Ces sphérolites se colorent par le bleu d'aniline, le vert lumière, ou, suivant leur état chimique, plus ou moins fortement par l'hématoxyline et l'azocarmine.

Les cellules sphéruleuses stomachales sont de toute évidence homologues aux « gland cells » décrites par BOULENGER (1911).

3. - Recharge et cycle des cellules glandulaires.

Nous avons vu que dans les trois types de cellules glandulaires envisagés, le nombre et la taille des éléments ergastoplasmiques ainsi que la basophile du cytoplasme augmentait lors de la décharge (fig. 27, 4 A et 4 B ; 30, 7).

Comme chez l'hydre (SEMAL, 1955) il est vraisemblable que la synthèse des sécrétats recommencent dans les cellules glandulaires immédiatement après la décharge.

Nous pensons donc que les cellules glandulaires du manubrium de *Limnocnida*, à l'instar de ce qui se passe chez l'hydre et chez le Siphonophore *Abylopsis* (METTEY et HAMON, 1949) obéissent à un cycle sécrétoire mérocrine, une même cellule pouvant se recharger et se décharger plusieurs fois. La figure 30 ; 8 nous montre une cellule glandulaire se rechargeant ; les bâtonnets

d'ergastoplasme très développés entourent un volumineux noyau. Ces cellules secrétrices s'enfoncent dans l'endoderme et ont tendance à se rapprocher de la mésoglée. De telles formes sont nettement distinctes des jeunes cellules glandulaires, tant par la taille des cellules et du noyau que par la concentration des éléments ergastoplasmiques et le volume des inclusions (Comparer les fig. 30 (1 et 2) et 30 (8)).

Des phénomènes secrétoires identiques ont été décrits chez d'autres Invertébrés et sont connus dans un grand nombre de glandes de Vertébrés.

Chez les Hydres, P. SEMAL a pu observer que les cellules glandulaires arrivées à la fin de leur cycle secrétoire sont expulsées dans la cavité gastrique.

La cavité manubriale de *Limnocnida* étant toujours largement bâante, il est impossible de vérifier ces faits chez cet animal. Nous avons toutefois pu observer d'assez nombreuses figures de dégénérescence de cellules glandulaires dans le manubrium. Ces cellules en histolyse sont digérées par les cellules gastro-musculaires manubriales (fig. 37 et 39).

Les cellules glandulaires de *Limnocnida* paraissent donc subir une série de cycles secrétoires, vieillir, s'histolyser et être digérées par les cellules absorbantes. Eventuellement, elles seraient expulsées dans la cavité manubriale, se comportant alors comme des éléments holocrines.

En relation également avec une synthèse active de secrétats, le cytoplasme de jeunes cellules glandulaires est plus basophile et l'ergastoplasme y est mieux différencié que chez les cellules chargées de sécrétions.

4. - Origine des cellules glandulaires de remplacement.

Au cours de l'étude du bourgeonnement médusaire et de l'endoderme manubrial, nous aurons l'occasion de démontrer l'origine endodermique des cellules glandulaires orales — et l'origine ectodermique des cellules glandulaires sphéruleuses stomacales.

b) Structure de l'endoderme.

Comme nous l'avons déjà signalé lors de l'étude des cellules glandulaires, l'on peut distinguer deux zones endodermiques distinctes dans le manubrium d'un spécimen « immature » de *Limnocnida tanganyicae* : une zone orale comprenant le tiers apical du manubrium et une zone proximale.

1. - Endoderme de la zone orale (fig. 25).

L'endoderme pluristratifié de la zone orale est composé presque exclusivement de cellules glandulaires du type spumeux et sphéruleux buccal ainsi que de cellules épithélio-musculaires. Les cellules épithélio-musculaires sont refoulées contre la mésoglée. Les cellules glandulaires, par contre, occupent toute l'assise superficielle de l'endoderme oral (fig. 28, 32). On n'observe que très rarement quelques cellules épithélio-musculaires, très étroites, comprimées, atteignant le niveau de la cavité gastrique (fig. 32).

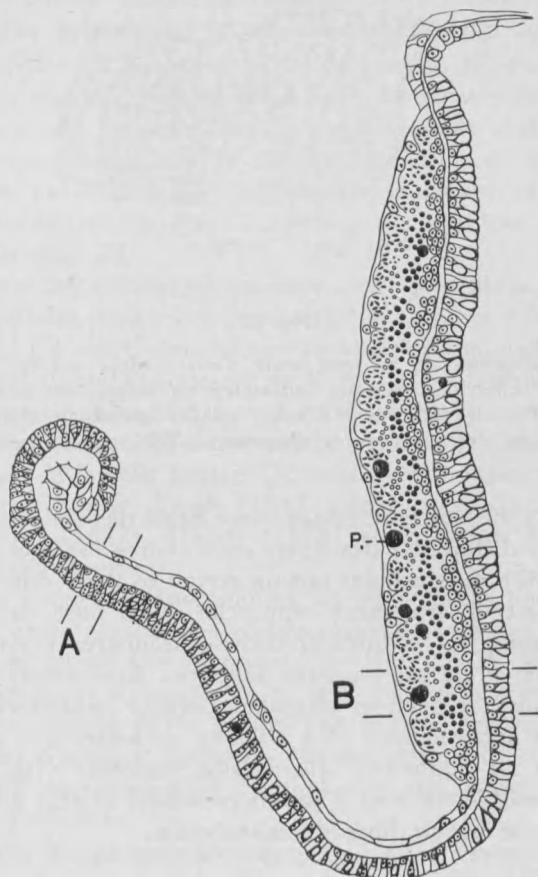
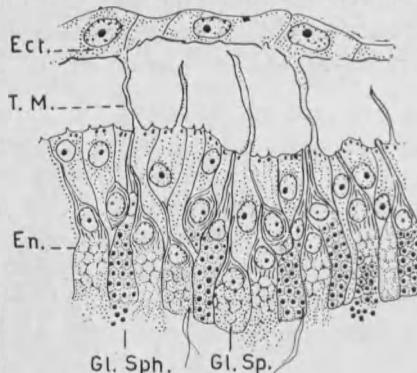


Fig. 31

Coupe radiaire au travers d'une paroi manubriale d'une méduse mâle. —
P. : parasite.

Par leur base, pourvues de prolongements cytoplasmiques, les cellules épithélio-musculaires adhèrent fortement à la mésoglée (fig. 32) ; celle-ci est très épaisse dans cette région orale du manubrium et présente un grand nombre de fines fibrilles parallèles aux épithéliums. Comme nous l'avons déjà signalé, cette mésoglée est vraisemblablement d'origine endodermique.



A.

Fig. 32

Détails histologiques de la zone orale d'une méduse sexuée. Cette zone est identique chez des animaux immatures ou blastogénétiques. — Ect. : ectoderme ; En. : endoderme ; Gl.Sph. : cellules glandulaires sphérulées ; Gl.Sp. : cellules glandulaires spumeuses ; T.M. : ponts cellulaires.

Contre la mésoglée, le protoplasme basal des cellules épithélio-musculaires différencie des fibres musculaires lisses et circulaires (fig. 3 et 32). Ces cellules ont un noyau ovalaire dilaté et clair ; ce noyau est généralement rapproché de la base de la cellule. Le cytoplasme des cellules épithélio-musculaires endodermiques de la région orale est toujours dépourvu d'inclusions (fig. 32).

Les cellules spumeuses alternent presque régulièrement avec les cellules sphérulées, tout au long de cette zone orale, formant ainsi un épithélium glandulaire uniforme (fig. 32). Ces cellules glandulaires sont d'autant plus développées que proches de l'extrémité basale du manubrium.

2. - Endoderme de la zone proximale.

Dans la région proximale du manubrium de *Limnocnida*, les cellules gastro-musculaires sont plus hautes que dans la zone

précédente ; cette région est caractérisée par la présence d'un troisième type de cellule glandulaire, les cellules glandulaires sphéruleuses stomacales (fig. 26 et 30).

Pluristratifiée, elle est également formée d'une assise profonde de cellules épithélio-musculaires accolées à la mésoglée et d'une couche superficielle glandulaire (fig. 25). Tout comme leurs homologues de la région orale, ces cellules épithélio-musculaires présentent des prolongements cytoplasmiques basilaires et des muscles lisses circulaires ; elles en diffèrent cependant par la présence d'inclusions cytoplasmiques digestives. Ce sont des cellules absorbantes gastro-musculaires ; leurs inclusions sont cependant peu nombreuses et peu diversifiées (fig. 26).

La mésoglée est beaucoup moins épaisse qu'au niveau de l'extrémité buccale, elle présente néanmoins la même structure fibrillaire. La strate superficielle gastrique de cet endoderme est principalement constituée de cellules glandulaires sphéruleuses stomacales entre lesquelles on observe quelques rares cellules gastro-musculaires flagellées qui atteignent le niveau de la cavité manubriale (fig. 25).

A la base des cellules gastro-musculaires, on distingue des cellules basophiles amiboides généralement accolées à la mésoglée (fig. 26). Ce sont des cellules ectodermiques embryonnaires ayant passé dans l'endoderme de la région proximale au travers de la mésoglée. On peut suivre les diverses phases d'une telle migration : la figure 26 nous montre des cellules embryonnaires situées dans la lamelle basale. De semblables migrations ont déjà été signalées par P. BRIEN (1942, 1943) chez *Clava squamata* et par LANG (1892), HADZI (1919) et P. BRIEN (1949) chez l'hydre d'eau douce.

Sur des coupes microscopiques, on peut établir tous les intermédiaires entre ces cellules embryonnaires basales et les cellules glandulaires stomacales fonctionnelles (fig. 26, 35, 39). Ces cellules glandulaires stomacales bien que composant la majeure partie de l'endoderme de la région proximale du manubrium sont des cellules d'origine étrangère, ectodermique. Les cellules glandulaires de cette zone sont d'autant plus vieilles que proches de la cavité stomacale.

Les deux zones endodermiques que nous venons de décrire sont séparées par une zone de transition occupée par des jeunes cellules glandulaires des trois types (fig. 25). A partir de cette zone de transition, les cellules glandulaires se développent et se répartissent d'une manière centrifuge.

Nous voyons donc que dans le cas d'un animal « immature » le manubrium de *Limnocnida* a perdu presque complètement sa fonction absorbante assimilatrice, seul l'endoderme de la région proximale présente des cellules absorbantes dont très peu atteignent le niveau de la cavité manubriale. Par contre, la cavité manubriale est tapissée d'un épithélium glandulaire très développé où l'on peut distinguer trois types de cellules secrétrices ; le manubrium de *Limnocnida* a la valeur fonctionnelle d'une glande digestive et semble jouer un rôle comparable à l'hypostome des polypes d'Hydroïdes. Nous verrons au cours de cette étude que l'absorption des aliments se fait presque exclusivement au niveau du canal circulaire et des canaux radiaires dépourvus de cellules glandulaires.

B. *Structure du manubrium chez les animaux sexués*
(fig. 31, 34)

Limnocnida tanganyicae est gonochorique. Tout comme les bourgeons médusaires, les éléments sexuels se développent sur le manubrium de la méduse. On peut distinguer trois régions distinctes dans le manubrium d'une méduse en phase sexuée : une zone orale, une zone médiane sexuée et la zone stomachale (ces deux dernières correspondant à la zone distale des animaux immatures. La zone sexuée, très développée, occupe un peu plus de la moitié de la hauteur du manubrium qu'elle entoure d'un anneau régulier d'aspect laiteux.

I. *Zone orale* (fig. 32).

La zone orale du manubrium d'un animal sexué est identique à la zone homologue des animaux immatures et comme nous le verrons par la suite des individus blastogénétiques.

II. *Zone médiane ou sexuée* (fig. 33, 35).

Les éléments génitaux sont d'origine ectodermique et la gaméto-génèse se passe entièrement dans ce tissu. *Limnocnida* étant gonochorique, l'ectoderme de cette zone est formé soit d'un testicule, soit d'un ovaire ; nous étudierons la structure de ces gonades au cours d'un prochain chapitre.

L'endoderme de la zone médiane sexuée mâle ou femelle a la même constitution que l'endoderme de la région proximale d'animaux immatures. Pluristratifié, il est constitué d'une assise basale de hautes cellules gastro-musculaires appliquées contre la mésoglée et d'une couche superficielle de cellules glandulaires

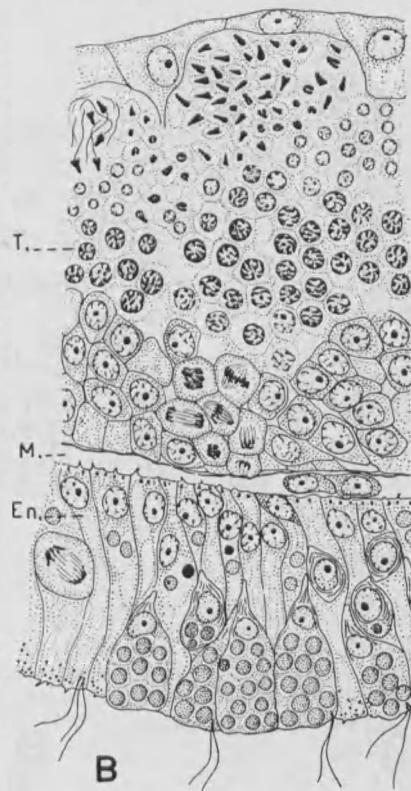


Fig. 33

Détails histologiques de la zone manubriale sexuée d'une méduse mâle. — En. : endoderme ; M. : mésoglée ; T. : testicule.

stomacales à tous stades (fig. 33, 35). Les cellules gastro-vasculaires flagellées contiennent des inclusions digestives, celles-ci sont plus nombreuses que dans le cas d'un animal immature. Chez les animaux sexués également, un plus grand nombre de cellules absorbantes, intercalées entre les cellules glandulaires,

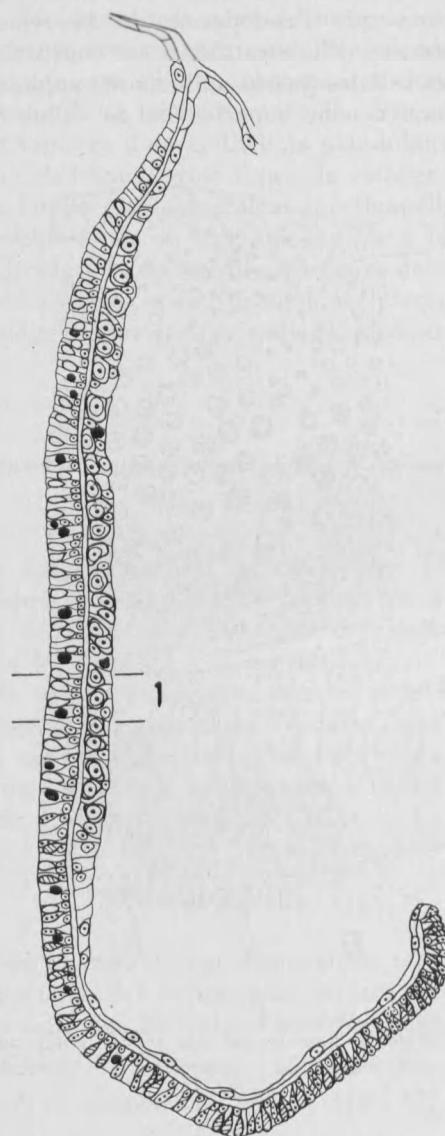


Fig. 34

Coupe radiaire au travers d'une paroi manubriale d'une méduse sexuée femelle.

atteignent la cavité manubriale (fig. 31, 33, 34, 35). De même, HYMAN (1940) a signalé une digestion intra-cellulaire beaucoup plus active au niveau de la portion sexuée des canaux radiaires des Leptomeduses que partout ailleurs dans le système radiaire.

A la base de la mésoglée ou situées dans celle-ci, on observe de nombreuses cellules embryonnaires ectodermiques migrant vers l'endoderme où elles donneront naissance aux cellules glandulaires stomachales.

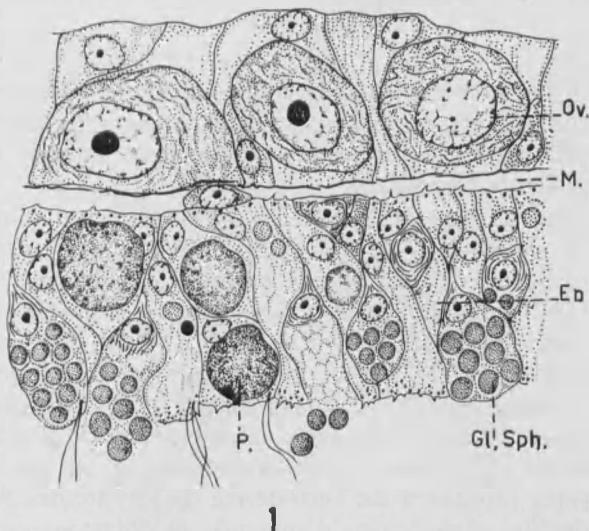


Fig. 35

Détails histologiques de la zone sexuée d'une *Limnocnida* femelle. — En. : endoderme ; Gl.Sph. : cellules glandulaires sphérulueuses ; M. : mésoglée ; Ov. : ovaire ; P. : parasites.

III. Zone stomachale (fig. 39).

Cette zone du manubrium très limitée chez les animaux sexués est située entre les gonades et la cavité stomachale. Elle est identique à la zone homologue d'une méduse blastogénétique : ectoderme aplati pavimenteux, endoderme pluristratifié moins élevé que dans la zone précédente et constitué de cellules gastro-musculaires absorbantes et de cellules glandulaires sphérulueuses stomachales.

L'apparition de la sexualité est donc accompagnée chez *Limnocnida* de légères modifications histologiques du manubrium.

Au niveau de l'endoderme de la zone sexuée nous observons une augmentation du nombre de cellules absorbantes fonctionnelles et des inclusions digestives, c'est-à-dire un accroissement de l'activité assimilatrice.

C. Structure du manubrium d'un animal en blastogénèse (fig. 36).

On sait que *Limnocnida tanganyicae* présente un bourgeonnement médusaire intense au niveau du manubrium. Celui-ci diffère alors totalement par sa structure histologique de celui des méduses sexuées ou immatures.

BOULENGER (1911) a décrit trois zones distinctes dans le manubrium d'une méduse en reproduction asexuée : une zone orale, une zone médiane bourgeonnante, et une zone proximale ou stomacale. Cet auteur signale la présence de nématocystes disséminés dans l'ectoderme de la zone orale et médiane du manubrium.

D'après lui, ces cellules ne pourraient provenir d'autres régions de l'animal et seraient transmises au futur bourgeon médusaire comme cela se passe chez le polype de *Moerisia*, autre Limnoméduse, où le bourgeon médusaire reçoit une provision de nématocystes provenant de l'ectoderme de l'hydroïde. Au cours de l'étude du manubrium d'animaux en blastogénèse, nous avons retrouvé l'équivalent des trois zones décrites par BOULENGER, et avons observé l'existence d'une quatrième zone ou zone cnidoblastique à partir de laquelle se différencient les capsules urticantes.

Partant de l'ouverture buccale, on distingue successivement : la zone orale, la zone cnidoblastique, la zone bourgeonnante et la zone stomacale. Ces trois dernières zones correspondent à la zone proximale des animaux immatures (fig. 36).

I. Zone orale (fig. 32, 36).

Comme nous l'avons déjà signalé, la zone orale des méduses en blastogénèse est semblable à la région homologue des méduses immatures ou sexuées.

Nous n'avons retrouvé ni les cellules interstitielles ni les nématocystes décrits par BOULENGER dans cette région manubriale.

II. Zone cnidoblastique (fig. 36, 37).

Juste au-dessus de la zone orale, on distingue une zone étroite dont l'ectoderme pluristratifié est formé de cellules épithélio-musculaires accolées à la mésoglée, de nombreux néoblastes basaux, de cnidoblastes et de quelques rares nématocystes occu-

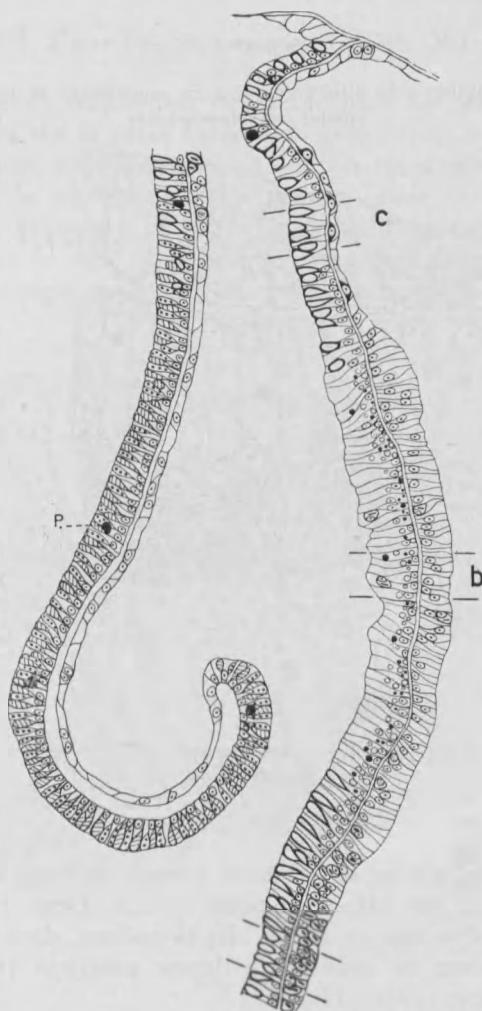


Fig. 36

Coupe radiaire d'une paroi manubriale de méduse blastogénétique.

pent la région superficielle. Les cellules épithélio-musculaires écrasées par les autres éléments sont peu apparents, à leur base se différencient des muscles longitudinaux lisses (fig. 37).

L'endoderme très épais, polystratifié de cette région cnidoblastique, est constitué de cellules glandulaires du type sphéruleux stomachal et de cellules gastro-musculaires absorbantes très serrées

Fig. 37 à 39

Détails histologiques des différentes régions constituant le manubrium d'un animal en blastogénèse.

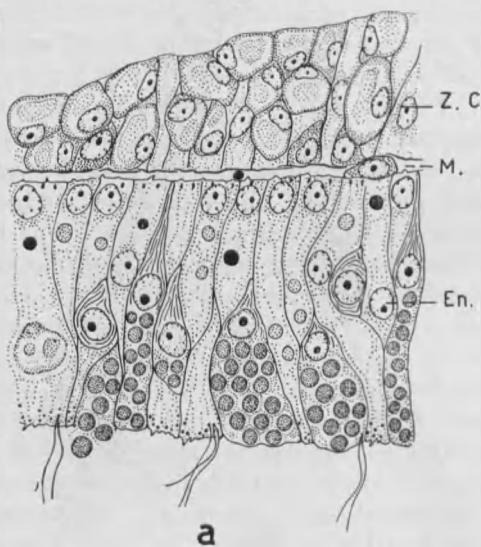


Fig. 37

Zone cnidoblastique. — En.: endoderme ; M.: mésoglée ; Z.C.: zone cnidoblastique.

(fig. 37). Ces cellules absorbantes portent de deux à cinq flagelles insérés sur des blépharoplastes basaux. Deux flagelles peuvent être insérés sur un même blépharoplaste, dans ce cas, chacun d'eux porte un granule fusiforme proximal (technique de J. VAN CAMPENHOUT) (fig. 37).

Le noyau de ces cellules digestives généralement rejeté à la base de la cellule, est gros, ovalaire et clair ; il contient un nucléole central. Leur cytoplasme est très lacunaire, vacuolaire ;

dans sa portion basilaire se différencient des fibres musculaires lisses circulaires. Ces cellules gastro-musculaires absorbantes contiennent de nombreuses inclusions cytoplasmiques digestives. On observe de très rares inclusions dans la mésoglée, elles sont alors de très petite taille (fig. 37). Nous les décrirons lors de l'étude du canal circulaire.

III. Zone bourgeonnante (fig. 36, 38).

Les bourgeons médusaires de *Limnocnida tanganyicae* prennent naissance sur la paroi externe du manubrium en une région limitée que nous appellerons « zone de bourgeonnement ». Cette zone entoure le manubrium d'un anneau plissé et laiteux situé environ à mi-hauteur à partir de la cavité stomachale.

L'ectoderme de cette zone bourgeonnante est formé de hautes cellules épithélio-musculaires claires très vacuolisées. Leur noyau

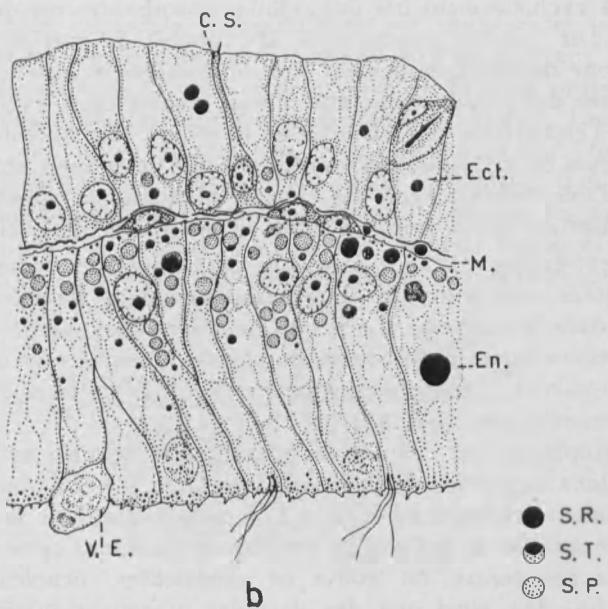


Fig. 38

Zone bourgeonnante. — C.S. : cellule sensorielle ; Ect. : ectoderme ; En. : endoderme ; M. : mésoglée ; S.P. : sphérule digestive protéinique ; S.R. : sphérule digestive riche en acide ribonucléique ; S.T. : sphérule digestive en phase transitoire ; V.E. : vacuole excrétrice.

ovalaire possède un nucléole ; le suc nucléaire contient de fins granules chromatiques. Ce noyau est inclus dans une mince bande cytoplasmique refoulée par les vacuoles dans la région latéro-basale de la cellule, accolé à la mésoglée (fig. 38). On observe la présence d'inclusions digestives d'origine endodermique dans le cytoplasme de certaines des cellules épithélio-musculaires ectodermiques (fig. 38).

A la base de ces cellules ectodermiques et entre celles-ci, on distingue de très rares néoblastes d'aspect typique — gros nucléole, cytoplasme basophile —, de nombreux nématocystes (déjà signalés par BOULENGER, 1911) et quelques rares cnidoblastes. La présence de ces derniers éléments altère à peine la régularité de cet épithélium unistratifié. Dressées entre les cellules ectodermiques blastogénétiques, on rencontre de très rares cellules sensorielles possédant un noyau et un cytoplasme typiquement protoneural (fig. 38).

L'endoderme de la zone blastogénétique, monostratifié, est représenté exclusivement par des cellules absorbantes typiques très hautes. Les cellules glandulaires, abondantes de part et d'autre de la zone de bourgeonnement sont ici totalement absentes (fig. 38). Chez des animaux immatures tout comme chez les animaux sexués, l'endoderme pluristratifié de la région correspondante du manubrium est constitué d'une assise basale de cellules absorbantes et d'une assise apicale de cellules glandulaires sphéruleuses stomacales occupant presque toute la surface manubriale libre.

Les extrémités distales libres de ces cellules endodermiques absorbantes sont pourvues de pseudopodes et de flagelles intervenant dans la nutrition. Le noyau de ces cellules gastro-musculaires généralement rapprochées de la base est sphérique ou légèrement ovalaire, il renferme un gros nucléole et de fines granulations chromatiques (fig. 38).

Le cytoplasme des cellules endodermiques vacuolisé est bourré d'inclusions digestives de taille variable (fig. 38). Ces inclusions s'accumulent principalement dans la région basilaire de la cellule, la région apicale de celle-ci en est dépourvue. Dans cette portion cellulaire par contre, on trouve de nombreuses vacuoles excrétrices (fig. 38) ainsi que des vacuoles digestives bourrées de nourriture ingérée.

Ces vacuoles digestives réagissent positivement à la technique de Hotchkiss Mac Manus, cette coloration étant vraisemblablement due à la présence de substance mucoïde engluant les particules nutritives.

Tout comme chez l'hydre (SEMAL, 1955) la région apicale des cellules absorbantes est riche en mitochondries granuleuses formant une frange terminale (fig. 38).

On observe au niveau de cette zone bourgeonnante, le passage massif d'inclusions cytoplasmiques endodermiques à travers la mésoglée vers l'ectoderme (fig. 38). La signification d'une telle migration et l'étude détaillée de ces inclusions se fera au cours des paragraphes suivants.

Dans le protoplasme basal de ces cellules absorbantes se différencient des fibres circulaires lisses accolées à la mésoglée. Cette dernière structure fibrillaire est extrêmement mince. On y observe souvent la présence de cellules embryonnaires migratrices.

L'endoderme absorbant de cette zone contient tout comme l'ectoderme de nombreux nématocystes.

IV. Zone stomachale (fig. 36, 39).

La région stomachale du manubrium est située entre la cavité gastrique proprement dite et la zone de bourgeonnement. L'ectoderme de cette région est comme celui de la zone orale formé de cellules épithélio-musculaires fortement aplatis. Leur base contient des fibres musculaires lisses longitudinales (fig. 39). On y distingue, de plus, de nombreux néoblastes qui, par la suite, migreront dans l'endoderme pour y former les éléments glandulaires. L'endoderme pluristratifié de cette région est moins haut, il est formé de cellules glandulaires sphéruleuses et de

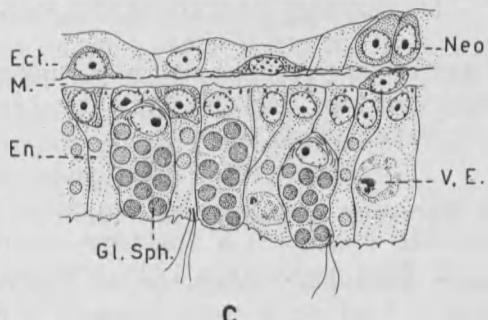


Fig. 39

Zone stomachale. — Ect. : ectoderme ; En. : endoderme ; Gl.Sph. : Cellule glandulaire sphéruleuse ; M. : mésoglée ; Néo. : néoblaste ; V.E. : Vacuole excrétrice.

cellules absorbantes. Dans le protoplasme basal de ces dernières, se différencient des fibres musculaires lisses circulaires assez ténues. On observe d'assez nombreuses cellules glandulaires en histolyse dans l'endoderme (fig. 39). Les cellules absorbantes flagellées contiennent quelques inclusions digestives cytoplasmiques.

Tant au niveau de la zone cnidoblastique que de la zone stomacale l'on observe : 1) la migration de néoblastes ectodermiques à travers la mésoglée vers l'endoderme ; 2) dans ce dernier tissu, tous les états intermédiaires entre ces cellules embryonnaires devenues basales et les cellules sphéruleuses dites stomachales.

Nous voyons donc que chez *Limnocnida tanganyicae*, la blastogénèse est accompagnée d'importantes variations de la structure histologique du manubrium. Ces modifications sont beaucoup plus marquées que dans le cas d'animaux sexués.

L'endoderme de la zone bourgeonnante se modifie profondément et à ce niveau de nombreuses vacuoles digestives migrent vers l'ectoderme blastogénétique au travers de la mésoglée. A hauteur de la zone cnidoblastique, on observe également mais à un degré moindre, le passage d'inclusions digestives de l'endoderme vers la mésoglée.

Ces faits seront précisés et discutés au cours du dernier chapitre consacré au feuillet endodermique.

10. — LE SYSTEME GASTRO-VASCULAIRE

Le système gastro-vasculaire de *Limnocnida* possède une structure histologique identique, quel que soit l'état physiologique : immature, sexué ou asexué de l'animal.

A. La cavité stomacale (fig. 40)).

Un renflement lenticulaire mésogléen de l'ombrelle refoule chez *Limnocnida* le fond de la cavité gastrique et en réduit la capacité comme le ferait le fond d'une bouteille. Cette cavité est limitée par un épithélium endodermique monostratifié, flagellé, constitué de cellules de taille variable, à section carrée. Ces cellules vacuolaires, assez élevées au niveau du manubrium

(fig. 40) s'aplatissent cependant au fur et à mesure que l'on approche du centre de la cavité stomacale où elles deviennent pavimenteuses. La figure 40 nous montre des cellules épithéliales endodermiques de la région proche du manubrium. A ce niveau, elles sont pourvues d'inclusions cytoplasmiques digestives ; plus au centre, elles en sont dépourvues.

La portion distale libre de ces cellules contient, tout comme les cellules des canaux radiaires, de nombreux granules de nature probablement polysaccharidique (Hotchkiss Mac Manus, Bleu d'aniline). Dans leur protoplasme basal se différencient des fibres musculaires lisses circulaires (fig. 40).

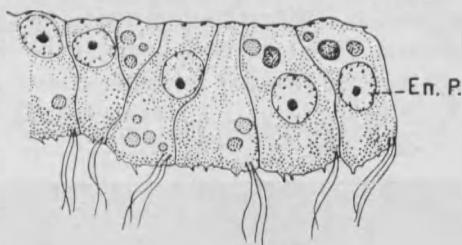


Fig. 40

Détails histologiques des cellules endodermiques limitant la cavité gastrique (stomacale) de *Limnocnida*. Ces cellules proches du manubrium contiennent encore quelques inclusions digestives. — En.P. : endoderme stomacal.

La cavité stomacale et les canaux radiaires de *Limnocnida* sont dépourvus de tout élément glandulaire.

Des coupes ultrafines (200 à 300 Å) de cellules stomachales examinées au microscope électronique nous ont permis de distinguer des détails cellulaires peu ou pas visibles par les méthodes habituelles, notamment des mitochondries (M), des vacuoles (C) ainsi que des granules de sécrétion (S).

Les mitochondries (fig. 41 et 46) présentent une structure fondamentalement semblable à celle des Vertébrés (BERNHARD, 1955 ; PALADE, 1952, 1953 ; SJÖSTRAND, 1953, 1955 ; SJÖSTRAND et HANZON, 1954).

Généralement ovalaires elles apparaissent parfois sphériques. Ces variations dépendent en grande partie de l'incidence des coupes observées et de l'état physiologique de la cellule. Entouré d'une double paroi, le corps mitochondrial est cloisonné par un

système rayonné de doubles membranes internes dont certaines semblent en continuité avec la membrane interne de l'enveloppe. Or on sait que chez les Vertébrés ces lamelles sont généralement perpendiculaires au grand axe de l'organite et que ce n'est qu'exceptionnellement qu'elles sont en continuité avec la membrane interne de la double paroi limitante.

Ces mitochondries sont de faible taille (grand axe 0,10 à 0,25 μ , petit axe 0,10 à 0,14 μ) par rapport à celle des Vertébrés qui atteignent des dimensions très supérieures au μ .

Les granules de sécrétion (fig. 41) sont de taille variable et de texture homogène. Ils présentent un aspect identique aux grains de sécrétion polysaccharidiques décrits chez les Vertébrés (SJÖSTRAND et HANZON, 1954 ; CLAUDE, 1955 ; BERNHARD, 1955 ; HAGENAU et LACOUR, 1956) et correspondent vraisemblablement aux granules mis en évidence par les techniques histochimiques.

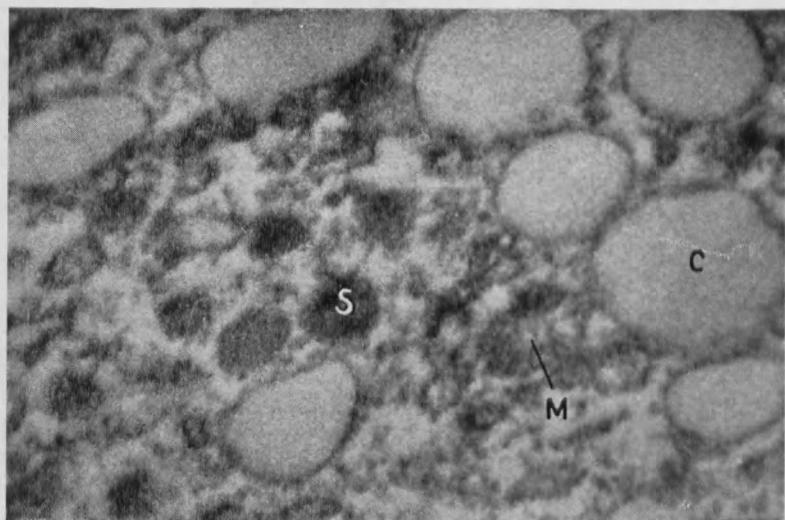


Fig. 41

Photographie électronique d'une coupe ultrafine (250 Å.) d'une portion de cellule endodermique délimitant la cavité gastrique. — C.: vacuoles;

M.: mitochondries ; S.: granules de sécrétions.

Fixateur : Bouin ; Gross. : 30.000 x.

B. *Les canaux radiaires* (fig. 42, 43).

Les canaux radiaires, généralement au nombre de quatre, parfois cinq, six ou sept, prolongent la cavité gastrique manubriale jusque dans le canal marginal circulaire. Lorsqu'il n'existe que quatre canaux radiaires, ils sont le plus souvent disposés en croix. Les canaux supplémentaires ne résultent pas de la division d'un canal original, ils communiquent séparément avec le système gastro-vasculaire et ne sont généralement pas équidistants.

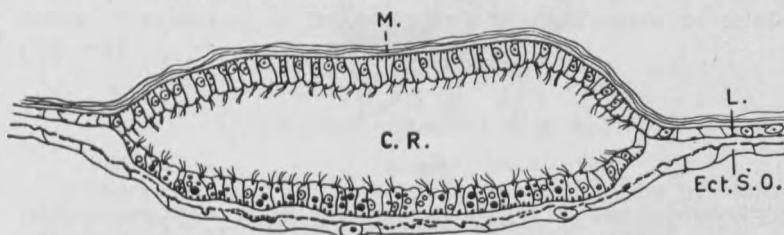


Fig. 42

Coupe transversale d'un canal radiaire. — C.R. : canal radiaire ; Ect.S.O. : ectoderme sous ombrelle ; L. : lame cathannale ; M. : mésogée.

Sur 309 individus observés :

- 158 possèdent 4 canaux ;
- 88 » 5 »
- 52 » 6 »
- 11 » 7 »

Exceptionnellement, on peut observer des méduses ne possédant que trois canaux radiaires.

Nous retrouvons ici approximativement les mêmes proportions que celles signalées par KRAMP (1954) ; sur 60 animaux, cet auteur en observe :

- 39 possédant 4 canaux ;
- 17 » 5 »
- 4 » 6 »

L'épithélium de ces canaux se compose de cellules plus ou moins allongées, prismatiques, à base polygonale et flagellée. En coupe transversale, les canaux radiaires présentent une section elliptique de 270 μ sur 80 μ dont le grand axe est parallèle à l'ectoderme sous-ombrelle (fig. 42).

L'épithélium endodermique accolé à l'ectoderme sous-ombrelinaire diffère de celui de la face dirigée vers l'exombrelle. Les cellules qui composent cet épithélium contiennent de nombreuses inclusions digestives et de fortes fibres musculaires lisses longitudinales (fig. 42 et 43).

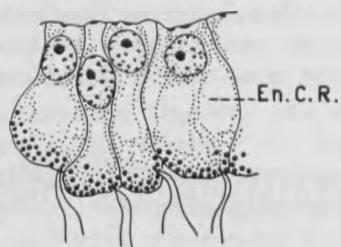


Fig. 43

Détails histologiques des cellules endodermiques de la région exombrellaire des canaux radiaires. On distingue les granules Mac Manus positifs dans la région apicale flagellée de ces cellules.

En.C.R. : endoderme canal radiaire.

Les cellules du côté interne, exombrellaire, sont dépourvues par contre d'inclusions et leur musculature est très faible (fig. 42).

Le noyau des cellules épithélio-musculaires est généralement ovulaire, dense, parsemé de gros granules chromatiques.

Leur extrémité distale libre, flagellée, contient de nombreux granules de polysaccharides (Hotchkiss Mac Manus, Bleu d'aniline) (fig. 43). Le cytoplasme de cette région est légèrement basophile et contient de l'acide ribonucléique (Unna-Brachet). Les tests des protéines (Serra) et des lipides (Ciaccio) donnent des résultats négatifs au niveau des granules.

C. La lame cathamnale (fig. 8 et 11).

La lame cathamnale unistratifiée réunit comme une palmure à travers la mésoglée, les canaux radiaux gastro-vasculaires ; et comme ces derniers, elle joint la cavité stomachale au canal circulaire.

Cette lame unistratifiée est formée de cellules endodermiques allongées et très plates (fig. 11). Leurs limites cellulaires sont

peu nettes, leur noyau très clair est ovalaire. La lame cathamnale se superpose à l'ectoderme sous-ombrellaire dont elle n'est séparée que par une mince couche de mésoglée (fig. 19). Les fibres de cette basale sont radiaires. La musculature de la lame cathamnale est particulière : tout comme les cellules ectodermiques de l'exombrelle, les cellules endodermiques de la lame cathamnale présentent des fibrilles musculaires de part et d'autre de leur cytoplasme ; ces fibres sont circulaires et lisses (fig. 3 et 11). Une coupe transversale d'un canal radiaire montre que la lame cathamnale est issue de l'épithélium endodermique exombrellaire du canal gastro-vasculaire et le prolonge de part et d'autres de celui-ci (fig. 42).

D. Le canal circulaire (fig. 8).

Le canal circulaire de *Limnocnida tanganyicae* est très largement développé. De section ovalaire, il mesure environ 320 μ sur 190 μ et s'étend tout au long du bord marginal de l'ombrelle. Il est limité du côté de l'anneau urticant par un épithélium de hautes cellules épithélio-musculaires, flagellées, contenant d'abondantes inclusions digestives (fig. 11, 44 et 45). Du côté sous-ombrellaire, par contre, l'épithélium endodermique est peu élevé, presque cubique. Également flagellé, il est pauvre en inclusions (fig. 8).

A la base de ces deux types de cellules épithélio-musculaires se différencient des fibres musculaires courant tout au long du canal, celles de la région sous-ombrellaire étant les plus développées (fig. 3, 44 et 45).

1) Cellules endodermiques de la région de l'anneau urticant.

La taille et la forme de ces hautes cellules cylindriques absorbantes varient suivant leur état physiologique et le degré de contraction de l'endoderme du canal circulaire. La base de la cellule contenant les fibrilles musculaires est généralement largement accolée à la mésoglée qui présente elle-même de nombreuses fibrilles perpendiculaires aux parois du canal. Les cellules absorbantes sont pour le reste identiques à celles que nous avons décrites dans la zone bourgeonnante du manubrium, sauf en ce qui concerne leurs inclusions moins nombreuses et plus massives (fig. 44, 45). Celles-ci très variées occupent la région basilaire de ces cellules, les plus proches de la cavité circulaire étant

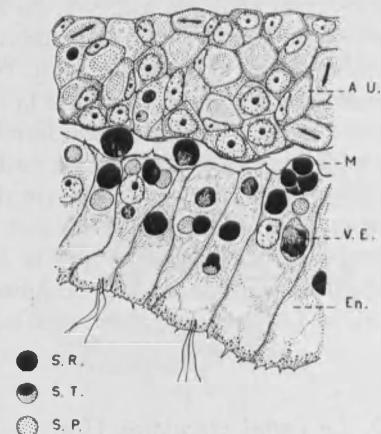
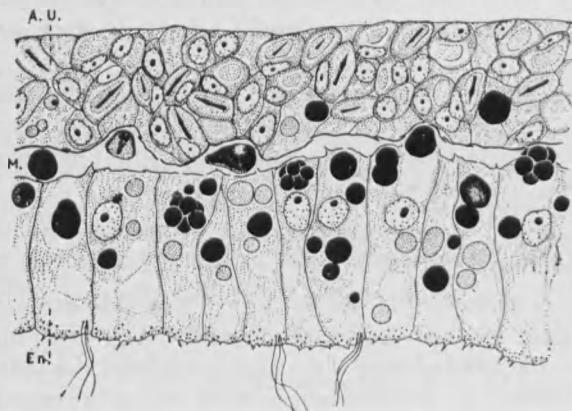


Fig. 44 et 45

Coupes de fragments exobrillaire passant au niveau de l'anneau urticant et du canal circulaire et montrant l'évolution des inclusions digestives ainsi que leur passage de l'endoderme du canal circulaire vers l'ectoderme au travers de la mésoglée. — A.U.: anneau urticant; En.: endoderme; M.: mésoglée; S.P.: sphérule digestive protéinique; S.R.: sphérule digestive protéinique; S.T.: sphérule digestive en phase transitoire; V.E.: Vacuole excrétrice.



les plus petites (fig. 44, 45). Ces cellules absorbantes présentent également une frange mitochondriale apicale très développée (fig. 44, 45).

Nous n'avons pu étudier l'évolution de ces inclusions digestives sur des animaux fixés. Mais nous savons depuis SCHLOTTKE (1934) que la digestion intra-cellulaire présente des processus

cytologiques à caractères communs, qu'il s'agisse d'animaux aussi différents les uns des autres que les Cœlenterés, les Turbellariés, les Mollusques ou les Chélicérates.

Chez *Limnocnida tanganyciae*, nous avons observé des inclusions tout à fait semblables à celles décrites par P. SEMAL chez l'hydre d'eau douce au cours de son étude sur la digestion. Par analogie avec ce que cet auteur a relaté, nous interprétons les figures cytologiques que nous avons pu observer de la façon suivante. Nous avons vu que les vacuoles digestives varient suivant un gradient baso-apical, les plus basales étant les plus volumineuses (fig. 44, 45).

Ces grosses sphères (7μ) plus ou moins irrégulières, généralement muriformes sont protéiniques et contiennent de l'acide ribonucléique (Méthode Unna Brachet). Comme chez l'Hydre, elles peuvent se fractionner en de nombreuses inclusions plus petites rondes ($2,5 \mu$) (fig. 44, 45), mais présentant les mêmes caractères que la sphère initiale. Elles sont cependant plus riches en acide ribo-nucléique.

Ces petites sphères peuvent subir deux évolutions différentes :
— ou bien être assimilées directement, leur reste se transformant en vacuoles excrétrices : ces dernières sont caractérisées par leur aspect amorphe, leur couleur orange due à des chromolipides et la présence de petits corpuscules noirs (fig. 44, 45);
— ou bien, des taches plus chromophiles apparaissent en leur sein. Ces taches se condensent et forment une calotte homogène protéinique dépourvue d'acide ribonucléique (fuchsine, colorants basiques) (fig. 44, 45). La phase ultime de cette évolution étant comme chez l'hydre la fragmentation de l'inclusion en deux portions :

- 1) une sphérule de nature protéinique, très fuchsinophile ;
- 2) une sphérule protéinique sans affinités pour la fuchsine, plus hétérogène, riche en acide ribonucléique (Unna Brachet) qui va peu à peu se transformer en vacuole excrétrice.

Le morcellement peut affecter des aspects divers, analogues à ceux décrits chez l'hydre, mais donne toujours naissance à deux vacuoles étroitement associées.

Nous avons trouvé accolées (fig. 44, 45) :

- a) deux incisions riches en acide ribonucléique ;
- b) deux inclusions de taille souvent inégale, l'une protéinique fuchsinophile, l'autre protéinique riche en acide ribonucléique ;

c) deux inclusions protéiniques dépourvues d'acide ribonucléique.

Ces observations nous permettent de distinguer des vacuoles :

- qui ne synthétisent pas de protéines sous forme de sphérolites, sont assimilées et se transforment en vacuoles excrétrices (= a) ;
- qui synthétisent des protéines de réserve expulsées sous la forme d'une sphérolite fuchsinophile, le résidu étant assimilé et évoluant en une vacuole excrétrice (= b) ;
- qui se transforment totalement en matériaux de réserve sous forme de sphérolites (= c).

Les vacuoles en voie de digestion (a) et (b) perdent leur affinité pour la fuchsine et pour la pyronine. Elles se déforment, se bossellent et s'enrichissent en corpuscules noirs, se transforment en une vacuole excrétrice typique.

Les figures 46 A et B nous montrent l'ultrastructure de fragments de cellules endodermiques du canal circulaire. On note, fig. 46 A, la présence d'inclusions digestives de plusieurs types : les unes de grande taille (R) sont homologues aux vacuoles digestives riches en acide ribonucléique décrites plus haut, les autres, plus petites (S), correspondent vraisemblablement à des inclusions protéiniques de réserve. La région terminale de ces cellules est riche en mitochondries (M) et est pourvue d'une frange de villosités (P) au sein desquelles on observe des flagelles (F).

La figure 46 B nous montre la région basilaire d'une cellule endodermique fortement agrandie ; on remarque la présence de mitochondries (M) et de bâtonnets d'ergastoplasme (Er) entourant les inclusions digestives (R). On distingue également des vacuoles (V) à parois souvent lobulées ainsi que des membranes intra-cytoplasmiques (C).

En étudiant la structure histologique du manubrium, nous avons signalé la présence d'inclusions digestives dans les cellules gastro-musculaires des animaux sexués et immatures, ainsi que dans la zone cnidoblastique des animaux en blastogénèse. Ces inclusions, bien que plus petites et moins nombreuses que celles des cellules du canal circulaire sont du même type. Les inclusions des cellules absorbantes de la zone bourgeonnante du manubrium d'animaux blastogénétiques évoluent également de manière identique à celles du canal circulaire. Elles sont cependant plus abondantes et plus petites. On n'observe que très rarement la formation de grosses sphérolites muriformes dans le cytoplasme basal de ces cellules.

Les inclusions digestives semblent ici se fractionner en éléments plus ténus ; la transformation des substances ingérées en produits assimilables pourrait de ce fait être accélérée.

La digestion intra-cellulaire conduit donc en dernière analyse à la formation de substances assimilables et de vacuoles excrétrices. Ces substances assimilables peuvent être utilisées immédiatement ou stockées dans des sphérule de réserve.

2) *Elimination des déchets.*

Nous avons vu qu'au sein des cellules absorbantes on rencontre des sphérule excrétrices de tailles variées (fig. 38). Quelle est leur destinée ?

On peut observer sur des coupes histologiques, des cellules digestives dont la masse terminale pédonculée contient une ou plusieurs vacuoles excrétrices. Ces vacuoles sont vraisemblablement expulsées par amputation de la région terminale de la cellule comme chez l'hydre (P. SEMAL), certains mollusques Gastéropodes (MORTON, 1951), différents Chélicérates (MILLOT, 1926; ROESLER, 1934; SCHLOTTKE, 1933-'35; GILBERT, 1952).

Nous n'avons cependant jamais trouvé de tels fragments cellulaires dans la cavité du canal circulaire ; dans la cavité manubriale par contre, ces déchets sont abondants (fig. 47) accolés à la paroi endodermique dont ils se détachent ou dont ils viennent de se libérer. Il se pourrait également que la cellule absorbante élimine ces vacuoles excrétrices, en les expulsant. Certaines vacuoles semblent être à moitié dégagées de la cellule et sur le point d'être éliminées. Mais dans ce cas, nous n'avons pu observer la présence de ces excréments ni dans le canal circulaire ni dans la cavité manubriale.

3) *Destinées des inclusions.*

Largement étalées sur la mésoglée, les cellules absorbantes du canal circulaire offrent avec celle-ci une surface d'échanges très développée.

Nos préparations nous montrent de plus le passage massif d'inclusions endodermiques vers l'anneau urticant au travers de la mésoglée. Dans les figures 44 et 45, on observe tous les stades de cette migration, depuis les sphérule partiellement dégagées de leur vacuole endodermique jusqu'à celles incluses dans les cellules ectodermiques de l'anneau urticant. En règle générale, ce sont les grosses sphérule protéïniques initiales riches en acide

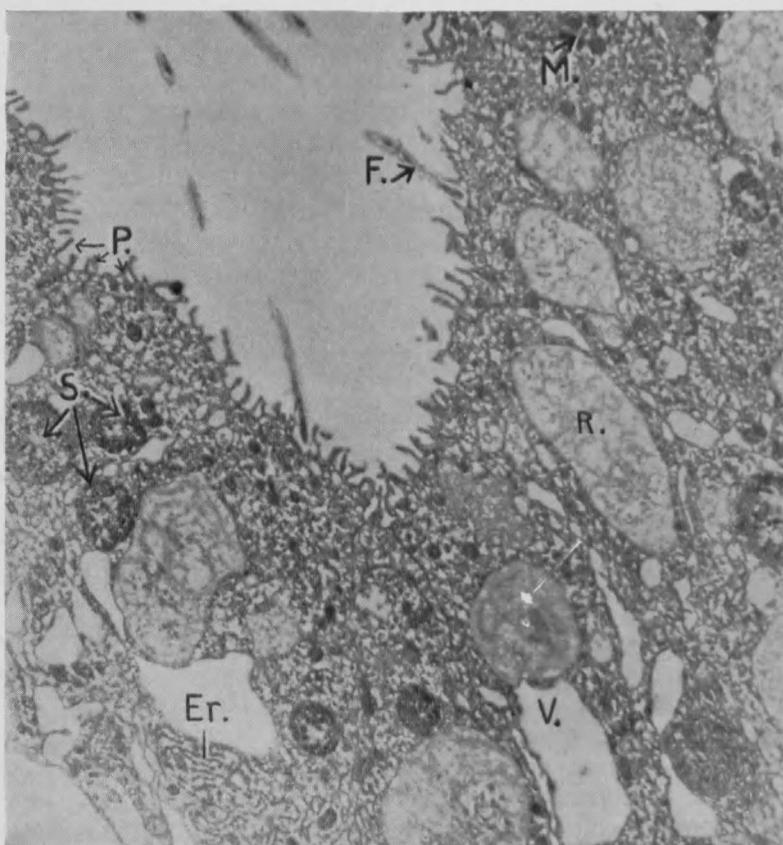


Fig. 46 A

Micrographies électroniques de portions de cellules endodermiques du canal circulaire de *Limnocnida tanganyicae*. Région apicale. — Fixation Altmann ; Grossissement : 5.500 x. — C. : membranes intracytoplasmiques ; Er. : ergastoplasm ; F. : flagelles ; M. : mitochondries ; P. : villosités ; R. : vacuoles digestives riches en acide ribonucléique ; S. : vacuoles digestives protéiniques de réserve ; V. : vacuoles.

ribonucléique qui effectuent une telle migration (fig. 44 et 45). Au niveau de la mésoglée deux évolutions sont possibles :

1) certaines inclusions subissent sur place des transformations les amenant à l'état de vacuoles excrétrices (fig. 44, 45). En effet, ces inclusions présentent des taches plus chromophiles (fuchsine, colorants basiques). Ces taches s'accroissent, se con-

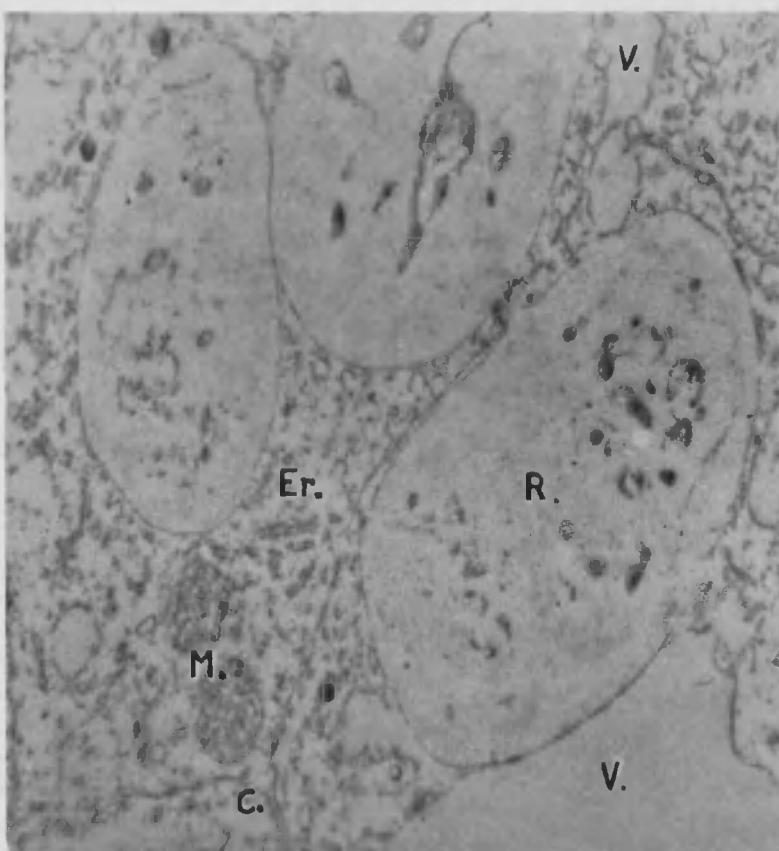


Fig. 46 B

Microographies électroniques de portions de cellules endodermiques du canal circulaire de *Limnocnida tanganyicae*. Région basilaire. — Fixation Altmann ; Grossissement : 66.000 x. — C. : membranes intracytoplasmiques ; Er. : ergastoplasme ; M. : mitochondries ; R. : vacuoles digestives riches en acide ribonucléique ; V. : vacuoles.

densent et bientôt la sphérule entière devient fuchsinophile et perd son affinité pour la pyronine. Ensuite ces sphérules se bossellent, deviennent irrégulières, des corpuscules noirâtres apparaissent en leur sein, elles prennent l'aspect de vacuoles excrétrices. Nous avons donc dans ce cas transformation d'une sphérule initiale en une sphérule excrétrice et en substances assimil-

lables transmises par l'intermédiaire de la mésoglée aux cellules de l'anneau urticant ;

2) d'autres sphérolites pénètrent dans les cellules ectodermiques, s'y fractionnent et y subissent les mêmes modifications que dans les cellules absorbantes. Le stade ultime de cette évolution est la fragmentation de la sphérolite initiale en deux parties. On peut trouver accolées dans l'ectoderme (fig. 44, 45) :

- a) une inclusion protéinique fuchsinophile et une inclusion protéinique riche en acide ribo-nucléique ;
- b) deux inclusions fuchsinophiles dépourvues d'acide ribo-nucléique. Les inclusions riches en acide ribo-nucléique sont absorbées et se transforment petit à petit en vacuoles excrétrices fig. 44, 45).

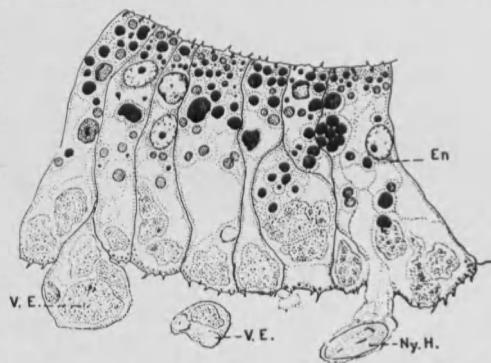


Fig. 47

Coupe d'une portion de l'endoderme du canal circulaire proche de l'anneau urticant. — En. : endoderme ; Ny.H. : nématoxyte en histolyse ; V.E. : vacuole excrétrice. — Inclusions identiques à celles des figures 44 et 45.

Les sphérolites de réserve et les inclusions riches en acide ribonucléique sont dispersées dans l'ectoderme de l'anneau urticant suivant un gradient baso-apical, les plus proches de la mésoglée étant les plus massives. Au fur et à mesure que l'on s'approche de la surface de l'ectoderme, les vacuoles diminuent de taille, les substances assimilables se fondent dans les cellules et il ne subsiste plus que les vacuoles excrétrices. Ces dernières sont peu nombreuses dans nos coupes, nous ignorons leur destinée.

Au cours de l'étude du manubrium d'animaux en blastogénèse, nous avons signalé le passage d'inclusions digestives de l'endo-

derme vers l'ectoderme blastogénétique et cnidoblastique au travers de la mésoglée. La destinée de ces inclusions est la même que celle des inclusions du canal circulaire. L'évolution des inclusions cytoplasmiques digestives semble donc s'effectuer suivant un processus fondamentalement semblable tant dans l'endoderme que dans la mésoglée et l'ectoderme.

4) Cellules endodermiques de la région sous-ombrellaire.

Les cellules peu élevées flagellées de cette portion du canal circulaire contiennent également des inclusions digestives, ces dernières présentent le même cycle évolutif que les inclusions de la zone précédente mais sont beaucoup moins nombreuses (fig. 3). Le canal circulaire est totalement dépourvu d'éléments glandulaires.

11. — MODE D'ALIMENTATION

Nous avons vu au cours de l'étude du manubrium, que la bouche de *Limnocnida tanganyicae* est toujours largement béante et ne peut de ce fait participer à la capture active de proies. La méduse se nourrit exclusivement d'organismes planctoniques de faible taille englués par les sécrétions muqueuses des cellules glandulaires du manubrium.

Les contractions et dilatations rythmées de l'ombrelle provoquent une intense circulation d'eau au niveau de celui-ci, assurant un apport constant et renouvelé de particules nutritives.

Nous avons également pu mettre en évidence l'extrême pauvreté du manubrium en cellules absorbantes (sauf au niveau des gonades et de la zone de bourgeonnement des individus blastogénétiques). Le manubrium fonctionne davantage comme glande digestive que comme organe absorbant. De plus, la cavité gastrique stomacale proprement dite de *Limnocnida*, occupée par un renflement mésogléen lenticulaire, est virtuelle. Par contre, les canaux radiaires et le canal circulaire marginal sont constitués uniquement de cellules absorbantes, celles du canal circulaire étant les mieux développées.

Chez *Limnocnida tanganyicae*, la fonction absorbante semble donc être l'apanage de ces canaux et essentiellement du dernier. Le canal marginal circulaire joue le rôle de la cavité gastrique virtuelle de la méduse. Les cellules gastro-musculaires du manubrium interviennent cependant dans la digestion mais pour une

part variable suivant l'état physiologique — immature, sexué, blastogénétique — de l'animal.

Les particules nutritives engluées par les sécrétions muqueuses manubriales, ayant subi une digestion extra-cellulaire, sont amenées par l'action des flagelles au niveau des canaux radiaires ; certaines d'entre elles y sont assimilées. Du canal radiaire, les courants ciliaires acheminent la nourriture vers le canal circulaire où s'effectue la majeure partie de la digestion. L'existence de courant ciliaire dans le système gastro-vasculaire des méduses n'est pas établie avec certitude, GEMMILL (1919) en a observé chez *Melicertum*, HYMAN (1940) par contre n'a pu en distinguer chez les diverses méduses qu'elle a étudiées.

Nous avons pu observer de tels courants chez *Limnocnida*, mais il est vraisemblable que le passage d'éléments nutritifs du canal radiaire vers le canal circulaire est favorisé par les pulsations de l'ombrelle (HYMAN, 1940) et par la musculature des canaux. D'autre part, les sécrétions de la région apicale des cellules du système radiaire enrobant les particules nutritives pourraient également faciliter les mouvements nutritifs.

SYMOENS (communication personnelle, 1956) étudiant la formation de « fleurs d'eau » par des Cyanophycées du genre *Anabaena* dans le plancton du lac Tanganika a pu observer la présence de ces algues dans le canal circulaire et le manubrium de *Limnocnida tanganyicae*. Ces méduses montraient un anneau verdâtre correspondant au canal circulaire bourré d'*Anabaena*.

BROWNE (1904) a signalé un mode de nutrition et de digestion semblable chez la Leptoméduse *Aequorae* (*Mesonema*) *pensile*, dont la cavité stomachale est également rudimentaire et dont la bouche ne peut se clore.

HYMAN (1940) a étudié et suivi la répartition de nourriture colorée au rouge carmin, chez des Anthoméduses (*Stomotoca*, *Sarsiades*) ; Leptoméduses (*Aequorae* « *aequorae* », *Halistaera*, *Phialidium*) et chez une Stauroméduse (*Haliclystus*). D'après cet auteur « The principal sites of intracellular digestion are the lining epithelium of the manubrium, the stomach and tentacular bulbs. Radial, circular and tentacular canals play a minor role ».

Ces expériences n'ont cependant pas été suivies d'un examen histologique et nécessiteraient des observations plus approfondies ; de plus, comme nous l'avons vu pour *Limnocnida*, le mode de nutrition dépend de la morphologie et de la biologie de la méduse même et peut de ce fait être fort différent d'une espèce à l'autre. (Soulignons que pour le genre *Aequorea*, BROWNE,

(1904) était arrivé à des conclusions totalement opposées à celles d'HYMAN).

En ce qui concerne les stades ultérieurs de la digestion, nous n'avons en aucun cas pu observer de phase de digestion extra-cellulaire chez *Limnocnida*.

YONGE (1937) dans sa revue systématique de la digestion chez les Métazoaires, signale que chez les Cœlentérés la digestion extra-cellulaire est limitée au premier stade de la scission des protéines.

La digestion des hydrates de carbone, des graisses et des derniers stades de la proélyse serait d'après cet auteur, l'apanage de cellules absorbantes. Chez *Limnocnida*, la morphologie du manubrium, largement béant, nous incline à penser que la digestion extra-cellulaire doit être très réduite par rapport aux activités intra-cellulaires.

12. — RELATION ENTRE L'ENDODERME ET L'ECTODERME

P. BRIEN (1950-1951) a souligné à diverses reprises l'importance des rapports existant entre la fonction de nutrition et la reproduction sexuée chez l'hydre d'eau douce. D'après cet auteur « La sexualité de l'hydre et l'orientation sexuelle paraissent être conditionnées par la fonction digestive de l'endoderme. L'endoderme serait par les degrés de sa physiologie même, la source de substances trophiques ayant la valeur d'hormones gonadotropes à action sexuelle différentielle ».

Dans son récent travail sur l'histophysiologie de l'endoderme de l'hydre d'eau douce, P. SEMAL précise les relations existant entre l'état physiologique de l'endoderme et le nombre de cellules interstitielles et cnidoblastiques. Chez *Limnocnida tanganyicae*, nous avons pu mettre en évidence, au cours de l'étude du manubrium, les variations de l'endoderme en relation avec l'état physiologique de la méduse : immature, sexuée, blastogénétique. Nous avons constaté, chez les animaux en phase sexuée, l'augmentation du nombre de cellules absorbantes fonctionnelles et d'inclusions digestives, c'est-à-dire l'accroissement de l'activité assimilatrice.

Nous avons montré que les animaux en blastogénèse présentent des modifications plus profondes :

- 1) l'endoderme de la zone bourgeonnante devient monostratifié et est formé uniquement de cellules absorbantes typiques ri-

- ches en inclusions digestives. Les cellules glandulaires y sont disparus ;
- 2) le nombre d'inclusions par cellule absorbante est plus élevé dans l'endoderme de la zone cnidoblastique que dans la zone homologue d'un animal immature ;
 - 3) au niveau de ces deux zones bourgeonnante et cnidoblastique, nous avons pu observer le passage d'inclusions digestives du feuillet endodermique vers le feuillet ectodermique au travers de la mésoglée.

Au cours de l'étude du canal circulaire nous avons également signalé le passage massif d'inclusions de l'endoderme du canal vers l'ectoderme de l'anneau urticant. La destinée de ces inclusions est d'ailleurs identique : qu'elles soient situées dans l'ectoderme, l'endoderme ou la mésoglée, elles donnent en dernière analyse naissance à des substances assimilables et à des vacuoles excrétrices.

Tout comme chez l'hydre d'eau douce, nous pouvons conclure que chez *Limnocnida tanganyicae* :

- la richesse en inclusions protéiniques de l'endoderme est en relation avec la structure de l'ectoderme de l'animal ;
- que la sexualité, la blastogénèse, pourraient être en corrélation avec l'état physiologique de l'endoderme manubrial, avec l'intensité des échanges trophiques possibles entre les deux feuillets constitutifs du manubrium.

Nos observations nous montrent que ces échanges, cette diffusion de produits de la digestion du feuillet interne vers le feuillet externe peut s'accélérer à un tel point que de grosses inclusions passent du feuillet nourricier vers l'ectoderme au travers de la mésoglée.

De telles migrations se manifestent comme nous l'avons vu au niveau de l'anneau urticant et dans les zones bourgeonnantes et cnidoblastiques du manubrium d'animaux en blastogénèse. Or ces régions sont caractérisées par une prolifération intense et continue de cellules embryonnaires ectodermiques.

En effet, nous avons tout lieu de croire que dans le lac Tanganyika (voir chapitre consacré au cycle de la méduse), les individus de *Limnocnida tanganyicae*, d'immatures passent par une phase sexuée puis deviennent blastogénétiques jusqu'à la fin de leur vie. Dès qu'il se déclanche, le bourgeonnement manubrial de *Limnocnida* est donc continu ; de même, la formation de nematocystes est ininterrompue. La phase sexuée, par contre, est de moins longue durée et ne nécessite par conséquence pas

d'échanges aussi actifs. De ce fait également, elle n'implique pas de modifications structurales aussi profondes au niveau du manubrium.

En conclusion, nous voyons que chez la méduse de *Limnocnida tanganicae* :

- à une structure donnée de l'endoderme correspond un état déterminé de l'ectoderme ;
- que lorsqu'il y a prolifération active de cellules embryonnaires — glandes génitales, bourgeon, anneau urticant — l'intensité des échanges trophiques entre les deux feuillets constitutifs s'accentue. Dans certains cas, l'on peut même observer le passage d'inclusions protéiniques de l'endoderme nourricier vers l'ectoderme en prolifération. Les cellules absorbantes endodermiques de la méduse de *Limnocnida tanganicae* semblent avoir la valeur fonctionnelle d'une glande à sécrétion interne.

13. — MUSCULATURE ET MOUVEMENT

A. Musculature ectodermique (fig. 3).

Comme nous l'avons vu au cours des différents chapitres, toutes les cellules épithéliales ectodermiques de *Limnocnida tanganicae* sont des cellules épithélio-musculaires. Leur protoplasme basal présente, à des degrés variables, une différenciation en fibres musculaires lisses ou striées. Celles de l'exombrelle, des cellules épithélio-musculaires de l'anneau urticant et des cellules de la paroi externe du velum n'avaient pas été décrites à ce jour.

B. Musculature endodermique (fig. 3).

Les cellules de l'épithélium endodermique des canaux radiaires et circulaires, de la lame cathamnale et du plafond de la cavité gastrique, sont en réalité des cellules épithélio-musculaires au même titre que toutes les cellules épithéliales ectodermiques et endodermiques non glandulaires de la méduse *Limnocnida tanganicae*. Dans le protoplasme basal de ces cellules se différencie une musculature longitudinale ou circulaire, non décrite à ce jour, et intervenant dans la contraction ou la dilatation de la méduse.

D'après HYMAN (1940) l'endoderme des méduses serait généralement dépourvu de fibres musculaires à l'exception de la

Trachyméduse *Geryonia*, où des fibres musculaires endodermiques ont été remarquées.

ALVARADO (1923) a pu montrer que les cellules épithéliales tant endodermiques qu'ectodermiques des méduses contiennent également un système d'épithélio-fibrilles polymorphes. D'après cet auteur, certaines de ces fibrilles interviendraient dans les relations des faisceaux musculaires avec les cellules myo-épithéliales qui les ont engendrées. Les autres joueraient un rôle de soutien, soit à l'intérieur du cytoplasme même, soit au niveau des formations ciliaires de celui-ci (RIO HORTEGA, 1917).

La figure 3 résume nos connaissances actuelles de la musculature de *Limnocnida tanganyicae*.

C. Mouvement de la méduse.

La contraction et la dilatation de l'ombrelle chez *Limnocnida tanganyicae* dépend d'un système musculaire beaucoup plus complexe que celui décrit chez les autres hydroméduses. La contraction est principalement provoquée par la musculature striée sous-ombrellaire et velaire. A l'effet de ces muscles, s'additionne celui des muscles lisses circulaires de la lame cathamnale du plafond de la cavité gastrique et des muscles longitudinaux des canaux radiaires.

L'extension, c'est-à-dire l'ouverture de l'ombrelle est conditionnée par l'élasticité de la mésoglée et par l'action des muscles exombrellaires.

Ces muscles radiaires ainsi que la mésoglée agissent donc comme antagonistes de la musculature circulaire et de celle des canaux radiaires.

Les pulsations de la méduse, contraction et dilatation de l'ombrelle, assurent comme nous le savons, le déplacement de l'animal par bonds successifs, l'ombrelle vers l'avant. Chez *Limnocnida*, animal microphage, ces pulsations provoquent également une circulation d'eau intense au niveau du manubrium largement ouvert, c'est-à-dire un apport constant de particules nutritives.

Lorsque l'animal nage vers la surface, l'exombrelle est orientée normalement, c'est-à-dire vers le haut ; lorsqu'elle se dirige activement vers le fond, la méduse se retourne, l'exombrelle vers le bas. Ses tentacules sont alors orientés verticalement (BERRY EDNEY, 1939). *Craspedacusta* (DEJDAR, 1934 ; ORTENBURGER et PHILLIPS, 1931) et *Gonianemus* (YERKES et AYER, 1903, PERKINS, 1903) présentent un mode de locomotion identique, homologue au « food getting » (ou au « catching behavior » de L. HYMAN, 1940).

Lorsque les méduses atteignent le fond de l'aquarium, leur cavité sous-ombrelleira, toujours dirigée vers la surface, présente encore de nombreuses pulsations avant qu'une contraction asymétrique ne les retourne. Cette contraction localisée d'un secteur du velum, responsable du changement d'orientation de l'animal, se fait vraisemblablement sous l'influence des statocystes, organes de l'équilibration.

Plusieurs auteurs (YERKES et AYER, 1903; MURBACH, 1903 MILNE, 1938; HORRIDGE, 1954) se basant sur l'observation de contractions locales du velum, avaient déjà suggéré que ce dernier jouerait un rôle important dans la direction de la méduse.

E. BERRY EDNEY (1939) au cours d'observations sur des *Limnocnida rhodesiae* maintenues en aquarium a pu montrer :

- 1) que dans de telles conditions les animaux montrent une alternance irrégulière de périodes d'activité motrice et de périodes de repos ; au cours d'observations d'une durée de 20 minutes, les plus longues périodes de repos et d'action ont respectivement été de $7\frac{1}{2}$ minutes et de $3\frac{1}{2}$ minutes ;
- 2) que la vitesse de déplacement vers la surface est variable mais qu'en moyenne l'animal se meut d'environ 30 mètres par heure ; la vitesse de déplacement vers le fond de l'aquarium est variable également mais moindre, la moyenne n'étant que d'environ 14 mètres par heure ;
- 3) qu'à la température de 23-25° C la méduse se contracte en moyenne 33 fois par minute.

Chez *Craspedacusta*, forme dulcicole très voisine de *Limnocnida*, ROMANES (1880, 1885) a observé jusqu'à 80 contractions ombrellaires par minute à 18° C ; à 30° C, le rythme s'accentue et atteint 180 pulsations minute. Au cours de son étude sur le mouvement de cette méduse, MILNE (1938) n'a observé que 60 contractions ombrellaires par minute ; il a également montré que la vitesse ascensionnelle de *Craspedacusta* était de 36 mètres par heure.

Etant donné sa faible densité, proche de celle du liquide ambiant, et sa forme discoïdale, *Limnocnida* peut en plus de ses mouvements propres subir passivement les déplacements de l'eau environnante. Ces déplacements d'origines diverses (T° , vents, différence de densité, évaporation, etc.) ont tendance à la maintenir dans les régions superficielles. En eau calme ou dans des aquarium, on observe souvent des méduses glissant lentement en profondeur, emportées uniquement par leur poids, l'exombrelle dirigée vers le haut.

V. LE BOURGEONNEMENT MANUBRIAL DE LA MEDUSE

PLAN DU TRAVAIL

- A. *Organogénèse du bourgeon médusaire de Limnocnida tanganyicae.*
 1. Formation de la hernie manubriale.
 2. Début de la blastogénèse.
 3. Le nodule médusaire et la cavité sous-ombrellaire.
 4. Ebauche des canaux gastro-vasculaires et formation de la lame cathamnale.
 5. La cavité tentaculaire.
 6. Constitution de l'ectoderme exombrillaire.
 7. Fin de l'organogenèse du bourgeon médusaire.
 8. Aberrations se présentant au cours du bourgeonnement médusaire.
 9. La jeune méduse.
- B. *Origine des nématocystes dans le bourgeon médusaire.*
- C. *Structure de la jeune méduse libre.*
- D. *Conclusions.*

La méduse *Limnocnida tanganyicae* vivant dans le lac Tanganyika présente un bourgeonnement manubrial intense. Par contre, les méduses des lacs Mohasi, Saké et du Stanley Pool, quelque peu différentes morphologiquement de la précédente, n'émettent pas de tels bourgeons médusaires. Pour autant que l'on sache, les méduses récoltées sous le nom de *Limnocnida tanganyicae* dans d'autres bassins de l'Afrique (GUERNE DE, 1893-'94; GRAVIER, 1903, 1907; MOORE, 1904; BROWNE, 1906-'07; GUNTHER, 1907; ALLUAUD, 1913; JORDaan, 1934; SCHOUTEDEN, 1924, 1939; MONOD, 1947; DAGET, 1950; LELoup, 1951; DAMAS, 1953) ne se reproduisent pas non plus asexuellement. Il en est de même des méduses appartenant aux espèces voisines, *Limnocnida rhodesiae* et *Limnocnida cymodoce* (BOULENGER, 1912; ARNOLD et BOULENGER, 1915; FANTHAM et PORTER, 1933; JORDaan, 1934, 1935; BERRY EDNEY, 1938-'39).

Les méduses de l'espèce asiatique, *Limnocnida indica*, semblent également dépourvues de toute blastogénèse (ANNANDALE, 1911-'12, 1919; GRAVELY et AGHARKER, 1912; RAO, 1931-'32; DARLING, 1935; JONES, 1951; KRISHNAMURTHY, 1952).

Le bourgeonnement médusaire de la méduse du Tanganyika a été étudié dans ses grandes lignes par GUNTHER en 1894, par MOORE en 1903 et par BOULENGER en 1911. LELoup (1951) en a rappelé l'intensité.

Nos observations sur cette blastogénèse confirment celles de BOULENGER (1911) ; sauf en ce qui concerne la formation de la cavité sous-ombrellaire et de la lame cathamnale.

Les bourgeons médusaires prennent naissance sur la paroi externe du manubrium en une zone limitée que nous appellerons zone de bourgeonnement. Cette zone entoure le manubrium d'un anneau plissé et laiteux situé environ au niveau du deuxième quart de sa hauteur à partir de la cavité stomachale.

Le bourgeonnement médusaire manubrial est commun chez les Anthoméduses, notamment chez certaines Codonidae : *Slabberia*, *Sarsia*, *Encodonium* et chez les Oceanidae : *Podocoryne*, *Rathkea*, *Bougainvillea*, *Cytæis*.

La méduse blastogénétique de *Limnocnida* n'est jamais sexuée et réciprocement.

Comme nous l'avons vu au cours de l'étude du système gastro-vasculaire, le manubrium des méduses en blastogénèse diffère totalement par sa structure histologique de celui des méduses sexuées ou immatures.

On peut délimiter quatre zones distinctes dans le manubrium des *Limnocnida tanganyicae* en reproduction asexuée. Partant de l'ouverture buccale, on distingue : une zone orale, une zone cnidoblastique, la zone de bourgeonnement proprement dite et la région stomachale du manubrium.

A. ORGANOGENESE DU BOURGEON MEDUSAIRE DE LIMNOCNIDA TANGANYICAE

En nous basant sur les récoltes que nous avons effectuées dans le lac Tanganika pendant les années 1953 et 1954, nous pouvons conclure avec GUNTHER (1907) et LELoup (1951) que dans les eaux de ce lac, *Limnocnida tanganyicae* se reproduit par bourgeonnement médusaire manubrial pendant toute l'année. Nous distinguerons, pour la facilité de la description, divers stades dans le bourgeonnement.

1) Formation de la hernie manubriale.

La première indication du bourgeon médusaire consiste en une évagination de la paroi manubriale de la zone de bourgeonnement, évagination à laquelle participent les deux feuillets, ectodermique et endodermique.

Il se constitue ainsi une petite hernie contenant un diverticule de la cavité gastrique de la méduse (fig. 48).

L'ectoderme et l'endoderme de cette évagination sont constitués des cellules typiques de la zone bourgeonnante du manubrium, c'est-à-dire : ectoderme, formé de hautes cellules épithélio-musculaires vacuolisées, endoderme constitué de cellules absorbantes flagellées. On distingue en outre d'assez nombreux nématocystes dans l'endoderme de la hernie (fig. 48).

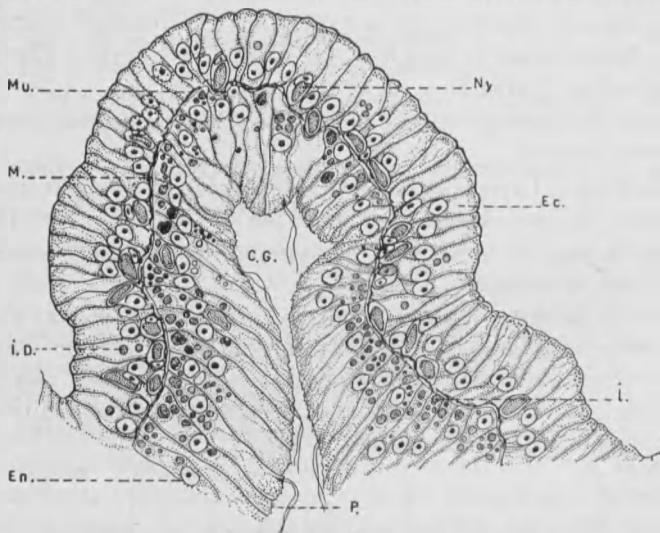


Fig. 48

Hernie de la zone bourgeonnante du manubrium de *Limnocnida tanganyciae* au premier stade de la formation d'un bourgeon médusaire. — C.G. : cavité gastrique ; Ec. : ectoderme ; En. : endoderme absorbant ; F. : flagelles ; I. : inclusions endodermiques ; M. : mésoglée ; Mu. : muscle ; Ny. : nématocystes ; P. : pseudopodes.

2) Début de la blastogénèse.

La région du manubrium de *Limnocnida tanganyciae*, où s'effectue le bourgeonnement médusaire, est pauvre en cellules interstitielles ; aussi les cellules intervenant dans la blastogénèse proviennent-elles de la dédifférenciation des cellules ectodermiques et endodermiques de la hernie manubriale. Un processus histologique identique a été signalé dans le bourgeonnement de *Sertularia* (SEELIGER, 1894) et de *Cladonema* (BRIEN, 1942).

Dans cette hernie de la paroi manubriale, la portion étroite, limitée à son sommet, participera seule à la véritable blastogénèse. C'est en cette zone seulement que les cellules ectodermiques et endodermiques vont présenter les modifications préparatoires à toute blastogénèse et qui consistent en un enrichissement de la basophilie du cytoplasme et en un retour à leur état embryonnaire (BRIEN, 1941-1942).

L'ectoderme blastogénétique. — Les cellules ectodermiques vacuolisées de la région apicale, très limitée, intervenant dans la formation du bourgeon, vont subir des modifications structurales profondes les ramenant à l'état de cellules ectoblastiques embryonnaires (fig. 49).

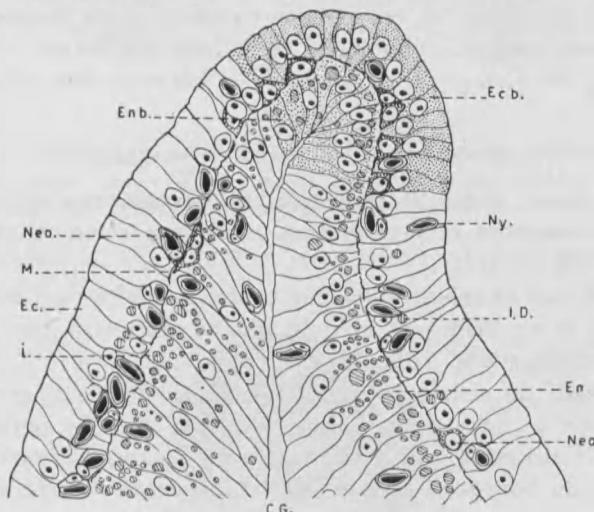


Fig. 49

Stade plus avancé, les cellules ectodermiques et endodermiques de la région apicale de la hernie deviennent basophiles et reprennent un état embryonnaire d'ectoblastes et d'endoblastes. — C.G. : cavité gastrique ; Ec. : ectoderme ; Ecb. : ectoblastes ; En. : endoderme absorbant ; Enb. : endoblastes ; I. : inclusions endodermiques ; M. : mésoglée ; Neo. : néoblastes ; Ny. : nématocystes.

Ces cellules diminuent de taille et perdent leurs vacuoles, leur cytoplasme se condense et devient fortement basophile.

Le noyau de ces cellules se colore davantage, il possède un gros nucléole bien marqué plus ou moins central ou parfois deux

nucléoles mais alors de tailles différentes. Ces cellules épithélio-musculaires ectodermiques se sont donc transformées en cellules à caractères embryonnaires, en cellules ectoblastiques.

L'endoderme blastogénétique. — Tout comme les cellules ectodermiques, les cellules endodermiques qui participent à l'édification du bourgeon médusaire subissent des modifications les transformant en cellules endoblastiques.

Les cellules endodermiques qui subissent une telle transformation appartiennent à une zone très restreinte de la région apicale du diverticule gastrique, immédiatement sous-jacente à la zone blastogénétique ectodermique. Ces cellules endoblastiques de taille réduite ont le cytoplasme plus dense et épuré d'inclusions. Leur cytoplasme devient également plus basophile et est dépourvu de vacuoles. Le noyau de ces cellules endoblastiques se colore plus intensément, le nucléole central reste bien développé.

La fig. 49 illustre un tel stade de la blastogénèse manubriale.

3) *Le nodule médusaire et la cavité sous-ombrellaire.*

L'ectoderme apical de la hernie blastogénétique s'épaissit, devient pluristratifié et prolifère en un bouton ectoblastique massif (fig. 50 et 51).

Les cellules endoblastiques par contre se multiplient moins activement et se disposent en une plaque monostratifiée sous le massif ectoblastique (fig. 50).

Le massif de cellules ectoblastiques ainsi formé s'accroît, désigné sous le nom de nodule médusaire, de *Glockenkern*, ou encore d'*Entocodon*, il est interposé entre l'ectoderme apical périphérique du bourgeon dont il s'est détaché et l'endoderme de la cavité gastrique qu'il refoule.

La plaque endoblastique apicale de la cavité gastrique, ainsi déprimée prend l'aspect d'une cupule entourant petit à petit la base du nodule ectoblastique (fig. 51 et 52).

Le nodule médusaire, d'abord plein (fig. 52) ne tarde pas à se creuser d'une cavité, la future cavité sous-ombrellaire (fig. 54 et 55).

La cavité sous-ombrellaire se forme donc chez *Limnocnida* suivant un processus absolument identique à celui décrit pour les autres hydrozoaires (GOETTE, 1907; KUHN, 1910; DEJDAR, 1934; BRIEN, 1942; BERRILL, 1950) et non pas comme le signalent GUNTHER (1894), MOORE (1903) et BOULENGER (1911) à partir d'une invagination de l'ectoderme apical de la hernie

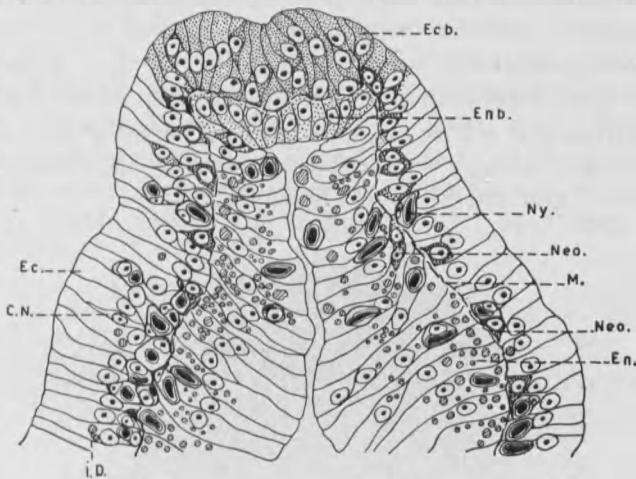


Fig. 50

Les cellules ectoblastiques prolifèrent en un bouton massif. L'endoblaste s'étale et prend l'aspect d'une plaque. On observe des néoblastes et des nématocystes dans l'endoderme latéral de la hernie. — C.N.: cellules nerveuses ; Ec.: ectoderme ; Ecb.: ectoblastes ; En.: endoderme absorbant ; Enb.: endoblastes ; M.: mésoglée ; Neo.: néoblastes ; Ny.: nématocystes.

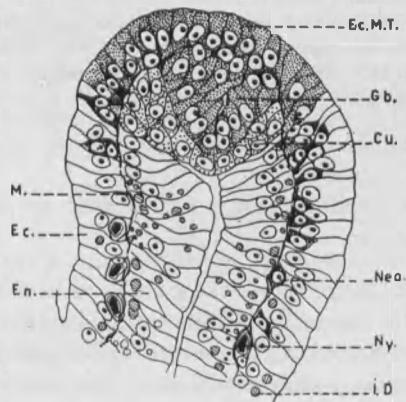


Fig. 51

Formation du nodule ectoblastique ou Glockenkern, de la cupule endoblastique et apparition de l'ectoblaste tentaculaire. — Cu.: cupule endoblastique ; Ec.: ectoderme non différencié de la région bourgeonnante du manubrium ; En.: endoderme absorbant ; Gb.: nodule médusaire ; M.: mésoglée ; Néo.: néoblastes ; Ny.: Nématocystes.

blastogénétique, invagination qui formerait directement une vésicule close : la cavité sous-ombrellaire.

Le bourgeonnement médusaire se manifeste donc à travers le groupe des hydrozoaires avec une remarquable homogénéité.

On remarque encore à ces stades la présence de quelques nématocystes dans le bouton blastogénétique, ils s'histolyseront et disparaîtront par la suite (fig. 52 et 54).

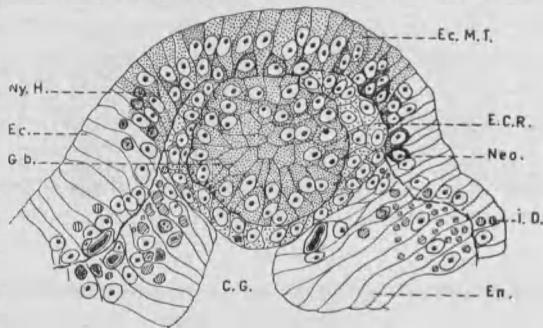


Fig. 52

Le nodule médusaire massif est formé. On remarque déjà les expansions latérales de la cupule endoblastique, ébauches des canaux radiaires ; ainsi que l'ectoblaste tentaculaire dans la région apicale. — C.G. : cavité gastrique ; Ec. : ectoderme non différencié de la région bourgeonnante du manubrium ; Ec.M.T. : ectoblastes du massif tentaculaire ; E.C.R. : ébauches des canaux radiaires ; En. : endoderme absorbant ; Gb. : nodule médusaire ; Néo. : néoblastes ; Ny.H. : nématocystes en histolyse.

4) *Ebauche des canaux gastro-vasculaires et formation de la lame cathamnale.*

La cupule endoblastique enveloppant le nodule médusaire émet entretemps quatre massifs didermiques distaux, ébauches des quatre canaux radiaires. Ces massifs endoblastiques s'allongent entre l'ectoderme du nodule médusaire et le feuillet ectodermique périphérique du bourgeon (fig. 52, 53, 54). D'abord pleines, ces ébauches ne tarderont pas à s'évider d'une cavité centrale, formant de cette façon les quatre canaux gastro-vasculaires communiquant avec la cavité gastrique générale (fig. 56, 57, 58, 59).

Les canaux radiaux disposés en croix, sont à ce stade encore contigus, lorsque le bourgeon s'accroît, ils s'écartent les uns des

autres mais restent réunis entre eux par une lame endodermique unistratifiée, la lame cathamnale (fig. 53, 56, 58). Cette dernière est pareille à une palmure réunissant les canaux radiaires. La lame cathamnale se forme donc chez *Limnocnida* suivant un processus identique à celui décrit par P. BRIEN chez *Cladonema*.

Nos observations sur la formation de cette lamelle endodermique confirment également celles de SCHULZE (1875), GOETTE (1907), HADJI (1912), de KUHN (1910, 1914) chez divers

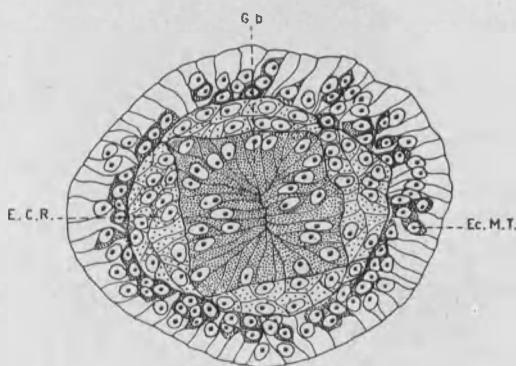


Fig. 53

Coupe transversale d'un bourgeon identique à celui représenté par la figure précédente. On distingue les quatre ébauches didermiques des canaux radiaires et le nodule méduinaire de section carrée. L'ectoderme périphérique contient de nombreuses cellules basophiles appartenant au massif tentaculaire.
 — Ec.M.T.: ectoblastes du massif tentaculaire ; E.C.R.: ébauches des canaux radiaires ; G.b.: nodule méduinaire.

Hydrozoaires mais ne concordent pas avec les interprétations d'AGASSIZ (1862), GROBBEN (1875), O. et W. HERTWIG (1878), CLAMICIAN (1879), CLAUS (1882), HAMMAN (1883), WEISMAN (1883), BOULENGER (1911) et de PAYNE (1924). Selon ces derniers auteurs, la cavité gastrique entoure primitivement tout le nodule méduinaire sous la forme d'une cupule endodermique didermique. Au niveau des quatre zones irradiaires, le nodule méduinaire comprimerait et réduirait par la suite cette cupule didermique en une couche monostratifiée, la lame cathamnale.

On observe assez rarement des bourgeons méduinaires possédant cinq canaux radiaires distincts.

5) *La cavité tentaculaire* (Cavité prévelaire de HADJI, 1912).

En même temps que se forment les ébauches des canaux radiaires, l'ectoderme apical prolifère un nouveau massif ectoblastique qui déprime la cavité sous-ombrellaire (fig. 52, 54, 55).

Ce massif plein se creuse d'une cavité que nous appellerons la cavité tentaculaire (fig. 54, 55). Elle se superpose à la cavité

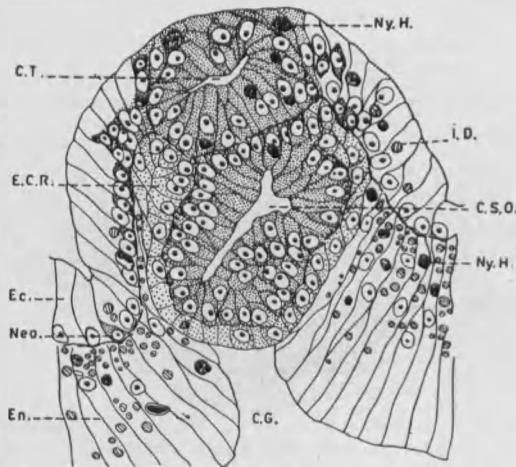


Fig. 54

Le nodule médusaire s'est creusé d'une cavité, la future cavité sous-ombrellaire. Le massif tentaculaire s'est également évidé pour former la cavité tentaculaire ou sous-tuncale. Les muscles vélaires et sous-ombrelariaux se différencient déjà à ce stade. — C.G. : cavité gastrique ; C.S.O. : cavité sous-ombrellaire ; C.T. : cavité tentaculaire ; Ec. : ectoderme non différencié de la région bourgeonnante du manubrium ; E.C.R. : ébauches des canaux radiaires ; En. : endoderme absorbant ; I.D. : inclusions digestives ; Néo. : néoblastes ; Ny.H. : nématocystes en histolyse.

sous-ombrellaire et à la cavité gastrique (fig. 55, 57, 59). Trois cavités sont donc présentes dans le bourgeon médusaire, la cavité tentaculaire est celle dans laquelle se formeront les tentacules.

Au stade envisagé, le canal circulaire se forme par fusion des extrémités distales des quatre canaux radiaires (fig. 57 et 59).

Les quatre premiers tentacules se développent à partir de prolongations digitiformes des canaux radiaires, les quatre suivants à partir d'expansions du canal circulaire. Ces ébauches endo-

dermiques d'abord pleines, s'évident au cours de leur développement et s'entourent d'ectoderme provenant de la cavité tentaculaire. La lumière des tentacules ainsi formés, communique avec celle du canal marginal.

Huit tentacules seront donc présents lors de la libération du bourgeon médusaire.

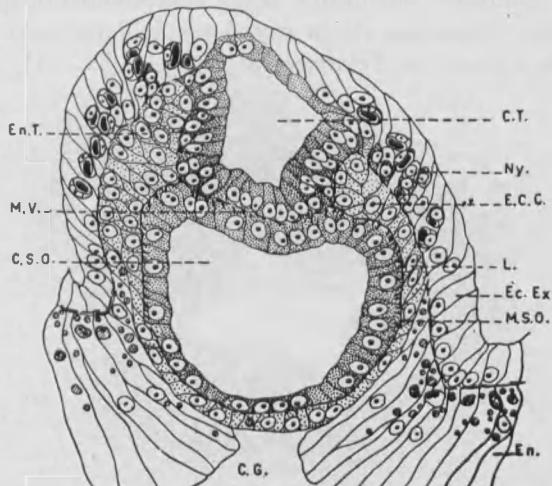


Fig. 55

Stade plus avancé où l'on distingue les deux cavités, tentaculaire et sous-ombrelleaire, le velum et les ébauches des canaux radiaires. Les nématocystes s'accumulent dans la région apicale tentaculaire tandis qu'apparaissent les néoblastes du futur anneau urticant. — C.G.: cavité gastrique; C.S.O.: cavité sous-ombrelleaire; C.T.: cavité tentaculaire; E.C.C.: ébauche du canal circulaire; Ec.Ex.: futur ectoderme exombrelleaire; En.: endoderme; En.T.: ébauche endodermique des tentacules; L.: lame cathannale; M.S.O.: muscles sous-ombrelleaires; M.V.: muscles velaires; Ny.: nématocystes.

Le plafond de la cavité tentaculaire se différencie en un épithélium mince et lâche ; prévelum de HADJI (1912) (fig. 57 et 59).

Cette formation, semblable à celle décrite par JOSEPH (1925) chez *Gonianemus*, sous le nom de tunique partielle ou primitive est à comparer avec le manteau ou tunique des bourgeois de Leptoméduses (GOETTE, 1907; HADJI, 1912; TESSIER, 1922; HYMAN, 1940) avec la différence cependant qu'elle se limite ici au bord de la cloche du bourgeois, tandis que chez les Leptoméduses elle s'étend jusqu'au pédoncule de celui-ci.

Au cours de l'étude histologique de la zone bourgeonnante du manubrium, nous avons pu mettre en évidence le passage d'inclusions digestives du feuillett endodermique vers le feuillett ectodermique au travers de la lamelle basale. On observe les traces d'une telle migration dans l'ectoderme non blastogénétique de l'hernie manubriale et ce jusqu'à un stade avancé de l'organogénèse du bourgeon médusaire, stade correspondant approximativement à la formation de la cavité tentaculaire mais antérieur à la différenciation de l'exombrelle (fig. 48, 52, 54).

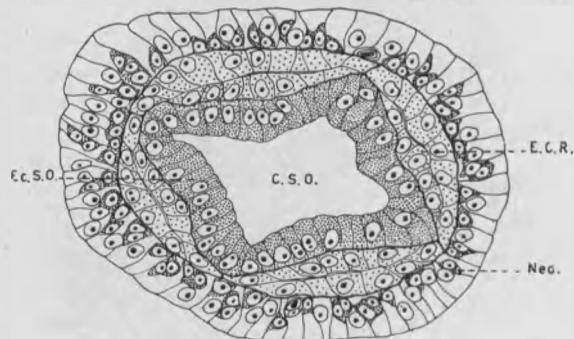


Fig. 56

Coupe transversale au niveau de la cavité sous-ombrelle d'un bourgeon identique à celui représenté figure 55. — C.S.O. : cavité sous-ombrelle ; E.C.R. : ébauches des canaux radiaires ; Ec.S.O. : ectoderme sous-ombrelle ; Néo. : néoblastes.

6) Constitution de l'ectoderme exombrellaire.

Il est à remarquer que tout au long de l'organogénèse du bourgeon, les cellules ectoblastiques et endoblastiques, qui le constituent, contrastent vivement avec les tissus environnants du manubrium ; leur taille est réduite, leur cytoplasme plus basophile et leur noyau plus colorable.

Une portion de la hernie manubriale initiale portant à son sommet le bourgeon médusaire, participe cependant à la constitution de ce dernier. Les cellules ectodermiques latérales de la hernie vont intervenir dans la formation de l'ombrelle.

Par un processus de morphallaxis (selon l'expression de MORGAN, 1901, 1907), elles subissent une refonte partielle qui les amène à l'état histologique des tissus embryonnaires du bour-

geon, de telle manière qu'elles s'intègrent totalement à son histogénèse et à son organogénèse. C'est à partir de ces cellules ectodermiques latérales que se différenciera l'ectoderme périphérique de la région exombrellaire de la méduse (fig. 57 et 59). Dans la méduse adulte, ce dernier tissu consiste en un épithélium pavimenteux unistratifié, formé de cellules épithélio-musculaires extrêmement aplatis.

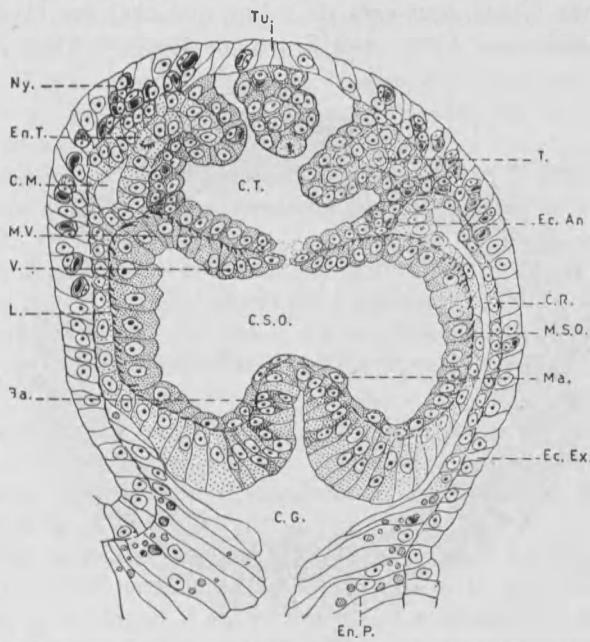


Fig. 57

Bourgeon presque adulte. Le velum est prêt à s'ouvrir ; les canaux radiaires, circulaire de même que le manubrium sont formés. On observe : a) L'accumulation de nématocystes au niveau de la région tentaculaire ; b) L'accumulation de néoblastes à hauteur du canal circulaire, ébauche du futur anneau urticant ; c) L'épithélium ectodermique fermant la cavité tentaculaire ; d) L'aspect non blastogénétique des cellules du pédoncule ; e) La musculature vélaire et sous-ombrellaire très développée ; f) Les cellules basales de l'endoderme manubrial du bourgeon, futures cellules glandulaires orales. — Ba.: cellules basophiles basales du manubrium du bourgeon ; C.G.: cavité gastrique ; C.M.: canal marginal ; C.R.: canal radiaire ; C.S.O.: cavité sous-ombrellaire ; C.T.: cavité tentaculaire ; Ec.An.: ectoblastes de l'anneau urticant ; Ec.Ex.: futur ectoderme exumbrellaire ; En.P.: endoderme du pédoncule ; En.T.: ébauche endodermique des tentacules ; L.: lame ca-thamnale ; Ma.: manubrium ; M.S.O.: muscles sous-umbrellaires ; M.V.: muscles vélaires ; Ny.: nématocystes ; T.: tentacles ; Tu.: tunique ou épithélium ; V.: vélum.

On observe à ces différents stades la migration de cellules ectoblastiques embryonnaires, à travers la mésoglée, vers l'endoderme de la hernie manubriale (fig. 49, 50, 51, 54). Quelle sera la destinée de ces cellules dans l'endoderme ? Il est vraisemblable qu'elles constituent les éléments aux dépens desquels se différencieront les cellules glandulaires (voir manubrium). Des migrations semblables ont déjà été signalées par P. BRIEN (1942-1943) chez *Clava squamata* de même que chez les Hydres par LANG (1892), par HADJI (1919) et par BRIEN (1949).

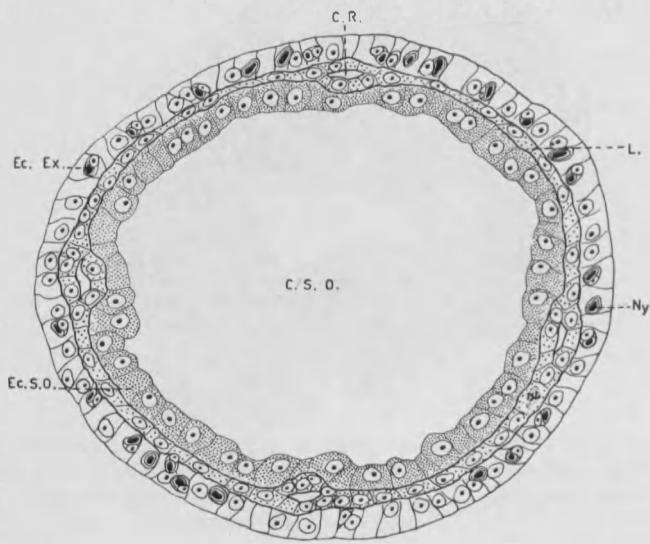


Fig. 58

Coupe transversale au niveau de la cavité sous-ombrelleaire d'un bourgeon similaire à celui représenté figure précédente. La cavité sous-ombrelleaire, les canaux radiaires et la lame cathamnale sont définitivement constitués. — C.R.: canal radiaire; C.S.O.: cavité sous-ombrelleaire; Ec.Ex.: futur ectoderme exombrellaire; Ny.: nématocystes; Ec.S.O.: ectoderme sous-ombrelleaire; L.: lame cathamnale.

7) Fin de l'organogénèse du bourgeon médusaire.

La cavité endodermique présente un diverticule médian, le spadice, qui repousse le feuillet ectodermique proximal du plancher de la cavité sous-ombrelleaire et s'en revêt. C'est le manubrium, qui se percera ultérieurement à son sommet, d'une bouche largement dilatée (fig. 57, 59).

Lors de la formation du manubrium et avant l'ouverture de celui-ci, les cellules endoblastiques du spadice se différencient en cellules absorbantes et en de rares cellules basophiles basales. Le bourgeon médusaire est dépourvu de cellules glandulaires fonctionnelles lors de sa libération.

Les cellules basales se transformeront en cellules glandulaires orales au cours du développement de la jeune méduse, ces éléments glandulaires sont donc d'origine endodermique.

Le vélum se perfore en son centre. Il est représenté par un double feuillett ectodermique : le feuillett ectodermique sous-ombrelleaire et le feuillett ectodermique du plancher de la cavité tentaculaire.

Le manubrium ainsi que le vélum se forment à des stades de développement très variables suivant les bourgeons considérés (fig. 57, 59).

Lorsque la cavité tentaculaire s'ouvre à l'extérieur par déhiscence de l'épithélium apical ou « tunique », elle libère en quelque sorte les tentacules qui y étaient fortement pressés, tandis que la cavité sous-ombrelleaire communique à son tour avec l'extérieur par perforation de son vélum.

Au niveau du canal circulaire se différencie en dernier lieu l'anneau urticant. Cet anneau se forme à partir d'ectoblastes originaires de la cavité tentaculaire et est constitué de cellules interstitielles et de cnidoblastes (fig. 59).

La jeune méduse s'étant édifiée au sommet de la hernie manubriale, toute la portion basilaire de celle-ci la rattache au manubrium à la façon d'un pédoncule. Le pédoncule médusaire, qui se constitue d'ailleurs dans les bourgeons médusaires formés par le polype (*Limnocnida, Cladonema*), va s'histolyser, libérant la jeune méduse du manubrium souche.

Les deux feuillets constitutifs du pédoncule du bourgeon médusaire conservent un aspect d'ectoderme et d'endoderme manubrial normal ; ces tissus différenciés se continuent sans transition par l'endoblaste et l'ectoblaste fortement basophiles du bourgeon médusaire (fig. 57 et 59). Il existe donc une démarcation absolument nette entre la paroi manubriale de la souche et les cellules ectoblastiques et endoblastiques du bourgeon, ce dernier semble greffé sur la paroi manubriale maternelle (fig. 57 et 59). Dans le bourgeon âgé prêt à se détacher, l'endoderme du pédoncule se distingue cependant de l'endoderme du manubrium par la présence de nombreux noyaux en pycnose et par l'absence de vacuoles digestives (fig. 59).

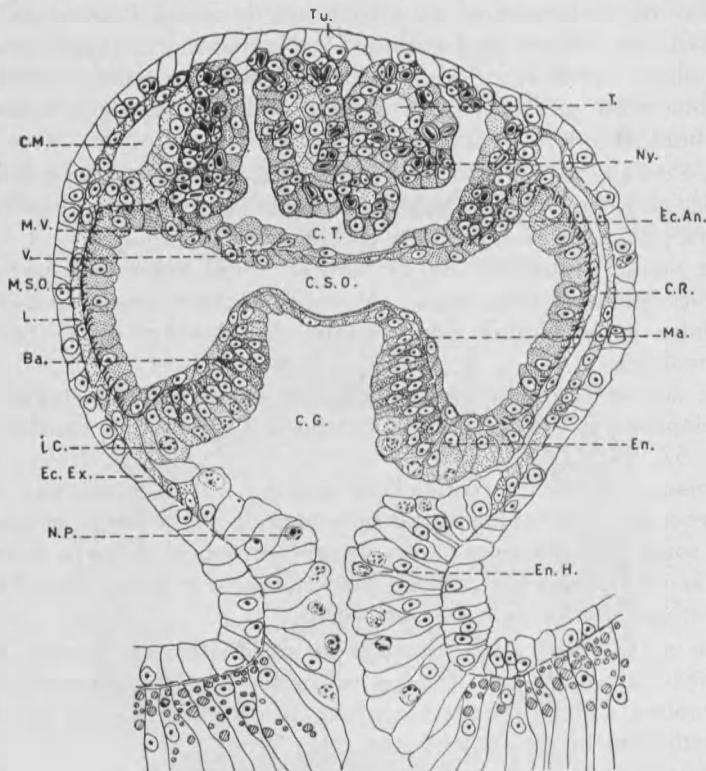


Fig. 59

Bourgeon prêt à se détacher et montrant la structure du pédoncule en histolyse. On observe de nombreux noyaux en pycnose dans l'endoderme du pédoncule, celui-ci est, de plus, dépourvu d'inclusions. Plusieurs cellules ont déjà été phagocytées par les cellules absorbantes du manubrium du bourgeon médusaire. Comme dans la coupe précédente on peut observer également l'accumulation de néoblastes et de nématocystes, la tunique et la musculature, ainsi que la présence des cellules basophiles basales dans le manubrium. L'ectoderme exombrellaire, qui n'est pas d'origine ectoblastique, est fortement aplati et est presque totalement dépourvu de nématocystes, ceux-ci étant accumulés au niveau des tentacules. — Ba.: cellules basophiles basales du manubrium du bourgeon; C.G.: cavité gastrique; C.M.: canal marginal; C.R.: canal radiaire; C.S.O.: cavité sous-ombrellaire; C.T.: cavité tentaculaire; En.: endoderme absorbant; Ec.An.: ectoblastes de l'anneau urticant; Ec.Ex.: futur ectoderme exombrellaire; En.H.: endoderme du pédoncule en hystolise; I.: inclusions endodermiques; I.C.: inclusions chromatiques; L.: lame cathamnale; Ma.: manubrium; M.S.O.: muscles sous-umbrellaires; Mu.: muscles; N.P.: noyau en pycnose; Ny.: nématocystes; T.: tentacules; Tu.: tunique ou épithélium apical; V.: velum.

8) *Aberrations se présentant au cours du bourgeonnement médusaire.*

Le bourgeonnement médusaire se manifeste chez *Limnocnida* avec une telle intensité que certains bourgeons, n'ayant plus assez d'espace disponible du côté externe du manubrium, se développent du côté interne gastrique. Ce fait a déjà été signalé par GUNTHER en 1894. La disposition des ébauches est dès lors inversée : l'endoderme de la hernie bourgeonnante est externe, l'ectoderme exombrellaire interne. L'ectoderme sous-ombrellaire se développe dans la région apicale interne ectodermique de la hernie, mais il rompt la couche endodermique et devient externe, appliqué contre celle-ci. Il n'y a pas de cavité sous-ombrellaire, le vélum se développe à l'extérieur du cercle de tentacules.

Il peut arriver également que deux ou plusieurs bourgeons soient accolés à un tel point qu'ils se soudent et que leurs cavités gastriques communiquent. On observe en effet couramment parmi les jeunes méduses récoltées au filet à plancton, des individus, au nombre de trois ou quatre, soudés l'un à l'autre par le sommet de l'ombrelle. Ils possèdent alors une cavité gastrique commune et suivant le cas, deux ou trois manubria bien développés.

Des méduses jumelées ont été observées par de nombreux auteurs chez différentes méduses, notamment : par GROBBEN, 1875, chez *Podocoryne*, HARTLAUB, 1907, chez *Sarsia* et par PASTEELS, 1939, chez *Cladonema*.

De pareilles formes ne se retrouvent cependant jamais à l'état adulte et ne sont donc vraisemblablement pas viables.

9) *La jeune méduse.*

Par des contractions rythmées de l'ombrelle, les bourgeons ainsi formés se libèrent et se mettent à nager, assurant la propagation et la dissémination de l'espèce.

Les cellules endodermiques non différenciées de la région correspondant au pédoncule formeront l'épithélium endodermique de la cavité stomacale. Cet épithélium pluristratifié et en histolyse n'est que provisoire, le plafond de la cavité stomacale étant en dernière analyse formé par des endoblastes originaires des canaux radiaires et de la lame cathamnale. Ces cellules endoblastiques se substituent petit à petit à l'endoderme du pédoncule en s'insinuant entre l'ectoderme exombrellaire et le tissu endodermique en histolyse (fig. 59). La mésoglée ombrellaire est encore peu développée à ce stade, elle se présente sous la forme d'une mince lamelle séparant les deux épithéliums constitutifs.

B. ORIGINE DES NEMATOCYSTES DANS LE BOURGEON MÉDUSAIRE

La région du manubrium de *Limnocnida tanganyicae* où s'effectue le bourgeonnement médusaire est, comme nous l'avons vu, pauvre en cellules interstitielles et en cnidoblastes, on y trouve cependant, tant dans l'ectoderme que dans l'endoderme, de nombreux nématocystes (fig. 48 et suivantes). Quelle est leur origine et leur destinée ?

BOULENGER (1911) signalant la présence de ces nématocystes dans l'ectoderme de la région moyenne du manubrium avait émis l'hypothèse que ces éléments urticants étaient transmis au futur bourgeon médusaire.

Au cours de l'étude histologique du manubrium, nous avons signalé une région immédiatement sous-jacente à la zone de bourgeonnement, dont l'ectoderme et l'endoderme sont pluristratifiés. L'endoderme y est principalement formé de cellules glandulaires sphéruleuses. L'ectoderme pluristratifié de cette zone contraste vivement avec l'ectoderme normal monostratifié du manubrium, il est presque exclusivement formé de cellules à aspect embryonnaire, homologues à des cellules interstitielles et de cnidoblastes à tous les stades de développement. Cette zone correspond en réalité à un centre de formation de nématocystes.

Ces derniers se différencient dans cette région spécialisée du manubrium, puis migrent vers la zone du bourgeonnement, en passant par l'ectoderme ou l'endoderme du manubrium de la méduse souche ; ce qui expliquerait la présence de nématocystes dans ce dernier tissu.

La zone de bourgeonnement participe également à la formation des nématocystes, mais vu l'extrême pauvreté de cette zone en néoblastes, la majorité des nématocystes auraient leur origine dans la zone cnidoblastique.

On rencontre parfois de rares nématocystes isolés dans l'ectoderme monostratifié de la région buccale du manubrium de la méduse souche, mais la migration des nématocystes semble se polariser vers la zone de bourgeonnement où ils sont très abondants.

Lors de la formation du bourgeon, les cnidoblastes et les nématocystes sont surtout localisés dans la région apicale de la hernie blastogénétique (fig. 55, 57, 59). Leur concentration en cette région apicale s'accroît considérablement lors de la formation de la cavité tentaculaire et des tentacules. Lorsque ces der-

niers se différencient, un grand nombre de nématocystes et de cnidocystes migrent de l'ectoderme périphérique apical vers les ébauches tentaculaires (fig. 57, 59).

Les nématocystes subsistant encore dans l'ectoderme périphérique participeront à la formation de l'anneau urticant et par conséquent glissent vers le bord marginal de l'ombrelle au niveau du canal circulaire (fig. 59).

L'anneau urticant se formant à un stade tardif du développement médusaire, tout se passe comme si la zone cnidoblastique du manubrium fournissait au bourgeon médusaire un premier stock de nématocystes l'armant ainsi dès sa libération. Nous arrivons ainsi à l'hypothèse émise par BOULENGER (1911).

Ultérieurement, les nématocystes des tentacules proviendront, tout comme chez les individus adultes, de l'anneau urticant.

Les cellules endoblastiques du bourgeon ne contiennent qu'exceptionnellement des nématocystes de même que les cellules ectoblastiques totipotentes formant le vélum et la cavité sous-ombrellaire.

A la fin du bourgeonnement, les nématocystes déjà présents dans la hernie initiale sont souvent en histolyse de même que ceux inclus dans le bouton blastogénétique.

C. STRUCTURE DE LA JEUNE MEDUSE LIBRE

Les jeunes méduses qui viennent de se libérer du manubrium maternel mesurent, vivantes, environ 0,43 mm de hauteur et 0,47 mm de diamètre. L'ombrelle a la forme d'une cloche, la mésoglée y est peu abondante. Elles présentent à ce stade l'aspect d'Anthoméduses (fig. 60), aspect qu'elles perdront d'ailleurs au cours de leur croissance en s'aplatissant en une sorte de disque. Le vélum de ces petites méduses est large, annulaire et toujours perpendiculaire à l'axe principal de l'animal.

Leur manubrium très large est cylindrique et court, la bouche béante est circulaire chez les animaux vivants. Elle est fortement contractée chez les spécimens traités par des liquides fixateurs. Le système gastro-vasculaire présente en outre quatre ou parfois cinq canaux radiaires et un canal circulaire marginal.

A ce stade, l'animal possède généralement huit tentacules dont quatre en position radiaire et quatre en position interradiaire. L'on observe assez fréquemment de jeunes méduses qui se libè-

rent à un stade plus avancé où elles ont déjà seize tentacules, huit tentacules adradiaux s'étant ajoutés au huit tentacules initiaux. Ces tentacules sont plus ou moins allongés suivant leur état de contraction; traités par des solutions conservatrices, ils sont courts et rigides.

Au niveau du canal circulaire, il existe un anneau marginal de nématoblastes bien développé.



Fig. 60

Jeune méduse venant de se libérer du manubrium maternel. Fixés après anesthésie, les tentacules sont grêles et allongés.

Il n'y a pas de gonade, ni de système nerveux, ni de statocystes à ce stade. Ces deux derniers organes peuvent apparaître chez les animaux possédant seize tentacules, mais le plus souvent à partir d'un stade à vingt-quatre tentacules (1,5 mm de diamètre).

Les anneaux nerveux sont cependant déjà partiellement sinon totalement constitués lorsque débute la formation des premiers statocystes.

Tout comme l'anneau urticant ils se différencient à partir d'ectoblastes situés à hauteur du canal circulaire.

Les gonades se différencieront ultérieurement dans l'ectoderme du manubrium, chez des individus mesurant environ 6,0 à 7,0 mm de diamètre.

Les quatre premiers statocystes apparaissent entre les tentacules radiaires et interradiaux, à proximité du tentacule adradiaire. L'animal étant orienté la face sous-ombrelle vers le haut ces statocystes sont disposés à la gauche des tentacules interradiaux.

Par la suite, l'apparition de tentacules de quatrième et cinquième ordre ne permet plus de distinguer de symétrie dans l'apparition des organes sensoriels et le nombre de statocystes devient indépendant de celui des tentacules. Par exemple, chez des animaux ayant vingt-quatre tentacules on peut observer la présence de sept statocystes.

Le nombre de tentacules s'accroît rapidement avec la taille de la jeune méduse de même que le nombre de statocystes. Un individu de 2 mm de diamètre possède déjà trente-six tentacules et treize statocystes.

La jeune méduse, venant de se libérer, présente une structure histologique semblable à celle de la méduse adulte sauf en ce qui concerne le système gastro-vasculaire. Leur manubrium est en effet dépourvu de cellules glandulaires, celles-ci n'apparaissent qu'à un stade plus avancé de leur développement, chez des animaux mesurant environ deux mm de diamètre. L'endoderme du manubrium est, chez ces animaux jeunes, constitué exclusivement de cellules absorbantes et de quelques cellules basales basophiles, contrairement à ce qui se présente chez les méduses adultes où l'endoderme manubrial est formé principalement de cellules glandulaires. Les cellules absorbantes du manubrium et du canal marginal présentent cependant un aspect totalement différent de celui des cellules absorbantes des méduses adultes. Elles se caractérisent par la taille et par l'aspect de leurs inclusions (fig. 61, 62).

Celles-ci sont constituées de blocs chromatiques massifs et irréguliers, riches en acide thymonucléique (Contrôle au réactif de Schiff après et sans hydrolyse). Ces blocs chromatiques représentent, chez ces individus dépourvus de cellules glandulaires et donc incapables de capturer ou de digérer de la nourriture, les phases de digestion des cellules en histolyse du pédoncule et de l'épithélium endodermique provisoire de la cavité stomacale.

Nous avons signalé en effet que la cavité stomacale est provisoirement fermée par l'endoderme de la région pédonculaire ; au cours du développement de la jeune méduse, ces tissus sont remplacés par des endoblastes originaires des canaux radiaires et de la lame cathamnale.

Les cellules du pédoncule en désintégration constituent donc la première source nutritive de la jeune méduse.

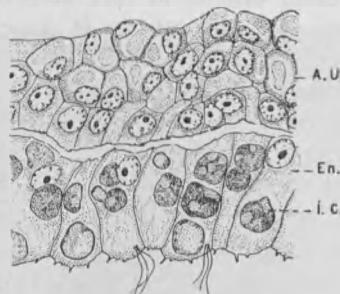


Fig. 61

Aspect de l'anneau urticant et du canal circulaire d'une jeune méduse venant de se libérer du manubrium maternel. — A.U. : anneau urticant ; En. : endoderme ; I.C. : inclusions chromatiques.

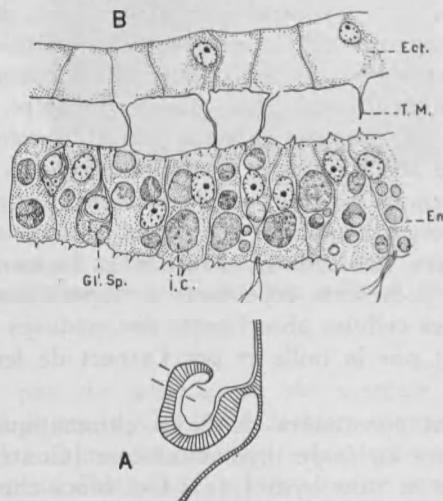


Fig. 62

Portion de l'extrémité orale du manubrium d'une méduse de même âge. — Ect. : ectoderme ; En. : endoderme ; Gl.Sp. : jeune cellule glandulaire spumeuse au premier stade de sa différenciation ; I.C. : inclusions chromatiques.

Les images observées pour ces stades de phagocytes ne sont pas sans rappeler celles décrites par SEMAL (1955) chez les jeunes hydres.

A un stade plus avancé de leur croissance, des cellules glandulaires apparaissent dans le manubrium des jeunes méduses. Nous avons en premier lieu chez des animaux de 1,5 à 2 mm apparition de cellules glandulaires, localisées à l'extrémité orale du manubrium.

Ces cellules glandulaires orales tant spumeuses que sphéruleuses se différencient comme nous l'avons vu à partir des cellules basophiles basales du manubrium du bourgeon médusaire. Lorsque les méduses atteignent 2,5 à 3 mm de diamètre, des cellules glandulaires sphéruleuses se différencient à l'extrémité opposée, stomacale du manubrium (fig. 63).

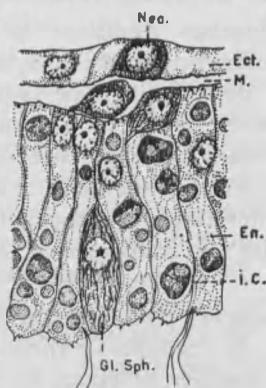


Fig. 63

Région proximale du manubrium d'un spécimen à un stade plus avancé de sa croissance (environ 3 mm. de diamètre). — Ect. : ectoderme ; En. : endoderme ; Gl.Sph. : jeunes cellules sphéruleuses stomacales ; I.C. : inclusions chromatiques.

Les cellules glandulaires orales sont d'autant mieux développées que l'on s'approche de la région distale du manubrium, tandis que les cellules sphéruleuses stomacales sont fonctionnelles dans la région proximale de celui-ci ; la portion médiane du manubrium étant occupée par les jeunes cellules glandulaires de divers types. Ces cellules glandulaires finissent par refouler presque complètement les cellules absorbantes du manubrium,

celui-ci acquiert ainsi petit à petit sa structure définitive adulte (animaux mesurant environ 5,5 mm de diamètre).

Les inclusions chromatiques des cellules absorbantes du canal marginal et du manubrium disparaissent au fur et à mesure de l'apparition des cellules glandulaires manubriales, faisant place aux inclusions typiques des cellules digestives absorbantes de la méduse adulte.

L'animal ainsi constitué n'aura plus qu'à croître pour acquérir l'aspect de l'adulte.

D. CONCLUSIONS

Nous voyons donc que le bourgeonnement médusaire de *Limnocnida tanganicae* s'effectue suivant les mêmes modalités que celles décrites pour les autres Hydrozoaires.

Les bourgeons médusaires s'édifient au niveau d'une zone limitée et modifiée du manubrium que nous appellerons « zone de bourgeonnement ». Les deux feuillets de la paroi manubriale maternelle participent à la formation du bourgeon. La blastogénèse débute par un remaniement très localisé de l'ectoderme et de l'endoderme de la zone bourgeonnante du manubrium, les cellules ectodermiques et endodermiques blastogénétiques reprennent un état embryonnaire, elles se transforment en ectoblastes et en endoblastes.

Les cellules ectoblastiques du bourgeon médusaire provenant de la dédifférenciation des cellules épithélio-musculaires du manubrium de la méduse souche ont élargi leurs potentialités histogénétiques, puisqu'elles sont capables de se rédifférencier en cellules épithélio-musculaires typiques, en cellules épithélio-musculaires à fibres striées du vélum et de la cavité sous-ombrelle, de former les nématoblastes de l'anneau urticant ainsi que le système nerveux et les organes sensoriels. En suivant l'organogénèse du bourgeon médusaire on peut se rendre compte que c'est à partir de ces mêmes éléments ectoblastiques que se différencieront les cellules de la lignée germinale. En effet, celles-ci prennent naissance à partir de cellules ectodermiques appartenant à l'épithélium pavimenteux du manubrium de la méduse. Les cellules germinales dérivent donc en dernière analyse de somatocytes ectodermiques de la méduse souche.

Selon l'expression employée par P. BRIEN à propos de *Cladonema*, la différenciation des cellules germinales est ici discon-

tinue, tardive et disperse. En outre, le bourgeonnement médusaire de *Limnocnida tanganyicae* nous montre un nouvel exemple de la réversibilité de l'évolution du germe en soma, il n'y a donc pas de distinction irréductible entre ces deux tissus.

Seul l'ectoderme exombrellaire de *Limnocnida tanganyicae* n'est pas d'origine ectoblastique, il se différencie immédiatement à partir des cellules épithélio-musculaires des parois latérales de la hernie blastogénétique.

Les cnidoblastes et les nématocystes des bourgeons de *Limnocnida* ne sont pas non plus d'origine blastogénétique, mais proviennent d'un centre de formation nématocytaire ou zone cnidoblastique situé comme nous l'avons vu dans l'ectoderme du manubrium maternel.

L'endoblaste du bourgeon médusaire formera l'endoderme manubrial et gastro-vasculaire de la future méduse ; contrairement à l'ectoblaste, ce feuillet ne s'est pas enrichi en potentialités histogénétiques nouvelles.

Les jeunes méduses qui viennent de se libérer du manubrium maternel ont déjà une structure histologique identique à celle de l'animal adulte, sauf en ce qui concerne le système gastro-vasculaire. En effet, ces jeunes individus sont dépourvus de cellules glandulaires fonctionnelles, donc incapables de digestion ; ils se nourrissent pendant les premiers stades de leur développement à partir des tissus en histolyse du pédoncule.

Les cellules interstitielles ou néoblastes sont formées chez la méduse de *Limnocnida tanganyicae* par dédifférenciation de cellules épithélio-musculaires c'est-à-dire de cellules somatocytaires différencierées. P. BRIEN a signalé des faits semblables dans le bourgeonnement de *Cladonema* (1942).

Il n'existe donc pas de « réserve embryonnaire » (P. BRIEN, 1953, 1955) préétablie dans la méduse de *Limnocnida*. Les éléments embryonnaires se différencient au fur et à mesure que les besoins s'en font sentir que ce soit pour la croissance, le bourgeonnement ou la gamétogénèse et se constituent de novo à chaque ontogénèse.

VI. ORGANES SEXUELS

Au cours de l'étude du cycle biologique, nous avons vu que les méduses deviennent sexuées lorsqu'elles ont environ 6 mm.

Les gonades de *Limnocnida* se développent sur le manubrium dont elles occupent un peu plus de la moitié proximale, qu'elles

entourent d'un anneau laiteux, plus ou moins régulier (fig. 2). *Limnocnida* étant gonochorique, on observe soit des testicules soit des ovaires (fig. 31, 34).

La gamétogénèse de *Limnocnida* fut décrite partiellement par GUNTHER (1894). LELOUP (1951) figura des portions de manubrium d'individus mâle et femelle.

A. Gonades mâles (fig. 31 et 33).

La spermatogénèse du *Limnocnida* est semblable à celle de *Craspedacuste* (WHITE, 1930 ; DEJDAR, 1934) ; de *Gonionemus* (BIGELOW, 1907) et de celle décrite chez l'hydre d'eau douce (BRIEN, 1950, 1951).

Cette spermatogénèse se passe entièrement dans l'ectoderme manubrial qui présente alors un anneau épaisse, blanc laiteux et lisse.

La première indication de l'apparition d'une gonade tant mâle que femelle consiste en une dédifférenciation des cellules épithéliales ectodermiques en cellules basophiles embryonnaires accolées à la mésoglée. Chez des individus mâles ces cellules basophiles, futures spermatogonies, sont disposées en plusieurs couches recouvertes et mélangées aux éléments épithéliaux.

Les spermatogonies (fig. 64 et 33) possèdent un gros noyau à nucléole massif parfois double, la chromatine y apparaît sous l'aspect d'un réseau granuleux. Ces cellules de forme irrégulière plus ou moins amiboïde mesurent environ $8,0 \mu$. Leur cytoplasme riche en acide ribonucléique (Unna-Brachet), granuleux, présente de nombreuses mitochondries en bâtonnets.

Au cours du développement de la gonade, les spermatogonies se multiplient et forment des follicules massifs qui repoussent les cellules épithéliales de revêtement vers l'extérieur. Ces cellules demeurent cependant en contact avec la mésoglée par de longs prolongements cytoplasmiques contenant la fibre musculaire. Une telle disposition a déjà été décrite dans les gonades de l'hydre d'eau douce par BRIEN (1950-'51). Ces prolongements basilaires épithéliaux séparent les massifs folliculaires les uns des autres ; le nombre de ces derniers est variable d'une gonade à l'autre (fig. 31 et 33).

Les spermatogonies ainsi disposées vont bientôt présenter les processus classiques de la spermatogénèse. Dans chaque follicule l'assise basilaire de spermatogonies évolue en une couche de spermatocytes de premier ordre. Les spermatogonies les plus

éloignées de la mésoglée sont les plus différenciées, les follicules prolifèrent en effet de la base vers la périphérie (fig. 33).

Les spermatocytes de premier ordre sont caractérisés par leur noyau dont les éléments chromosomiaux sont individualisés en spirème prophasique et dont le nucléole est peu apparent. Ces

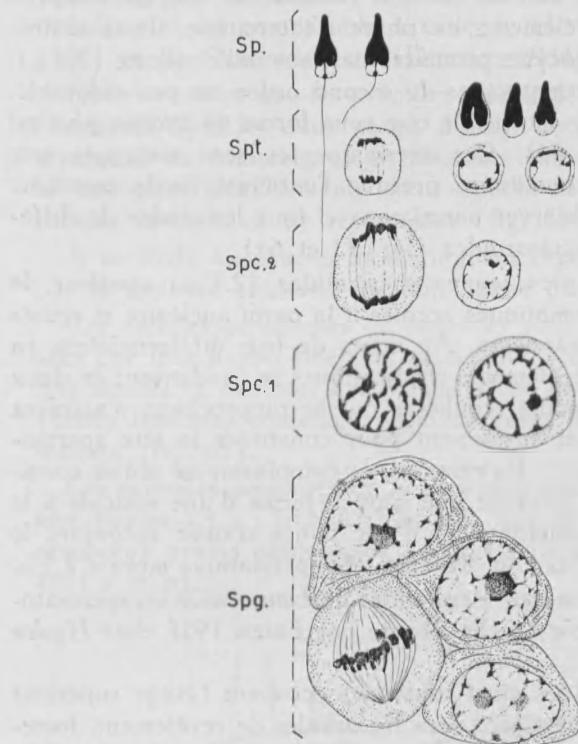


Fig. 64

Figure schématique d'une portion d'un follicule testiculaire. — Spg. : spermatogonie ; Sp. : spermatozoïde ; Spc. I : spermatocyte primaire ; Spc. II : spermatocyte secondaire ; Spt. : spermatide.

cellules, à cytoplasme réduit, mesurent environ $5,4 \mu$ et sont dépourvues de mitochondries en bâtonnet (fig. 64).

Cette strate de spermatocytes primaires est la plus importante du follicule spermatique ; au cours du développement de la gonade, elle se surmonte d'une troisième couche moins homogène renfermant les spermatocytes de second ordre et des spermatides.

La spermatogénèse se poursuit d'une façon synchrone et suivant le même gradient dans tous les follicules, la gonade présente un aspect uniforme (fig. 31 et 33). Elle se continue à chaque extrémité par l'épithélium normal du manubrium.

Les spermatocytes de second ordre ne sont généralement discernables qu'en état de division (anaphase). On peut cependant trouver ces éléments en phase d'intercinèse, ils se distinguent des spermatocytes primaires par leur taille réduite ($3,2 \mu$). Le noyau des spermatocytes de second ordre est peu colorable. La chromatine n'y est visible que sous forme de tractus plus ou moins épais (fig. 64). Ces spermatocytes sont mélangés aux spermatides qui constituent presque l'entièreté de la troisième assise. On peut observer parmi ceux-ci tous les stades de différenciation en spermatozoïdes (fig. 33 et 64).

Le noyau des plus jeunes spermatides ($2,3 \mu$) contient de gros granules chromatiques accolés à la paroi nucléaire et réunis par des tractus granuleux. Au cours de leur différenciation en spermatozoïdes ces éléments chromatiques se condensent en deux calottes plus ou moins régulières qui se rapprochent, s'accroissent par leur sommet et fusionnent pour constituer la tête spermatique (fig. 33 et 64). Entretemps, le cytoplasme se réduit considérablement et ne subsiste que sous la forme d'une vésicule à la base du cône chromatique et d'une mince traînée entourant le fouet issu de celui-ci (fig. 64). La tête spermatique mesure $2,5 \mu$.

La différenciation des spermatides de *Limnocnida* en spermatozoïdes est semblable à celle décrite par BRIEN 1951 chez *Hydra viridis*.

Les spermatozoïdes ainsi constitués occupent l'étage supérieur du follicle immédiatement sous les cellules de revêtement, fortement étirées. Les prolongements basaux de ces cellules détachés de la mésoglée séparent encore les follicules dans la région marginale, les régions centrale et basilaire par contre sont confluentes (fig. 31 et 33).

Les spermatozoïdes adultes présentent la structure caractéristique des spermatozoïdes de Coelenterés et correspondent au schéma donné par TUZET (1950) pour les métazoaires. Malgré leur taille très réduite ($16,5 \mu$) on peut y distinguer le centrosome postérieur distal, l'introflexion due au centrosome postérieur proximal et à l'insertion du flagelle antérieur occupant l'axe central de la tête spermatique (coloration au Feulgen et à l'azocarmine) ainsi que le fouet.

B. Gonades femelles (fig. 4, 34 et 35).

Ces gonades occupent la même position que les testicules, elles s'en distinguent cependant par leur aspect irrégulièrement raviné.

L'ovogénèse de *Limnocnida* se déroule selon les processus classique et est comparable à celle de *Gonionemus* (BIGELOW, 1907) et de *Craspedacusta* (DEJDAR, 1934).

Nous avons vu que les premiers stades de développement sont identiques dans les deux sexes, il s'agit toujours d'une dédifférenciation de somatocytes en éléments embryonnaires accolés à la mésoglée. Ces éléments sont séparés et recouverts par des cellules épithéliales de revêtement (fig. 65).

A ce stade les ovaires se distinguent cependant des testicules par la moindre épaisseur de leur assise germinale basophile.

Ces cellules germinales ou oogonies primaires sont caractérisées par leur noyau finement granuleux à nucléole massif, parfois double et par leur cytoplasme riche en acide ribonucléique (Unna Brachet) contenant de nombreuses mitochondries en bâtonnets (fig. 65).

Les oogonies primaires de *Limnocnida* mesurent environ $8,0 \mu$, leur noyau $5,4 \mu$; fixé au Fleming, leur cytoplasme montre de nombreux grains osmiophiles (voir les travaux de BRIEN, 1950-1951 a et b).

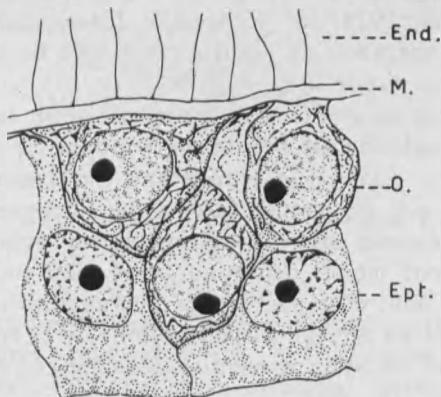


Fig. 65

Coupe radiaire d'un petit fragment de jeune ovaire. — End. : endoderme ; Ept. : cellules épithéliales ; M. : mésoglée ; O. : oogonie.

Ces oogonies vont proliférer et se transformer en oogonies secondaires. Le cytoplasme de ces dernières est moins riche en acide ribo-nucléique, plus dilaté et vacuolaire. Dans leur noyau, le réseau chromatique est plus apparent.

Les oogonies secondaires s'accroissent, deviennent énormes donnant ainsi naissance aux oocytes. Le noyau de ces oocytes ou vésicule germinative s'est considérablement agrandi (14μ), très clair, il est parsemé de tractus chromatiques irréguliers futur spirème ; le nucléole beaucoup plus massif apparaît hétérogène, parfois vacuolisé (fig. 35). Leur cytoplasme largement développé (25μ), finement granuleux et toujours parsemé de mitochondries en bâtonnets est beaucoup moins riche en acide ribonucléique ; celui-ci ne subsiste plus que sous la forme d'un anneau périnucléaire (Unna Brachet).

La multiplication et la différenciation des oogonies se fait de la base vers la périphérie. Au cours de ces processus les cellules épithéliales musculaires subissent une évolution identique à celle des testicules. Elles forment l'épithélium de revêtement externe et présentent des prolongements cytoplasmiques basilaires séparant les différents groupes d'oocytes (fig. 35).

Les oocytes primaires continuent à s'accroître, leur cytoplasme s'enrichit en inclusions vitellines, tandis que les mitochondries disparaissent. La vésicule germinative se dilate en même tant que le cytoplasme ; les oocytes se transforment ainsi petit à petit en ovules. Nous n'avons pu observer les différentes phases des divisions de maturation. Il se pourrait que comme chez *Craspedacusta* (PAYNE, 1924-'26) le premier fuseau polaire se forme juste avant la libération de l'œuf ou bien que les deux divisions se passent dans d'œuf libre.

La fig. 66 nous montre un oocyte arrivé à la fin de sa croissance (80μ) ; le cytoplasme est bourré de deutoplasme ; dans la vésicule germinative (35μ) la chromatine est dispersée en petits granules reliés par de minces tractus. Le nucléole est constitué d'une sphère centrale entourée de nombreuses sphérules ; sphère et sphérules sont moins riches en acide ribo-nucléique que le nucléole initial dont elles sont issues (Unna Brachet). Cet acide est concentré en un anneau disposé autour de la sphère centrale. Certaines de ces vacuoles peuvent se détacher et s'éparpiller dans la caryolymphe (fig. 66).

Des phénomènes analogues ont déjà été observés chez des animaux aussi différents que les hydres (BRIEN, 1950-'51 a et b) et les mammifères (ODOR et BLANDAU, 1951 ; DALCQ, 1952 ; IZQUIERDO, 1954).

Les éléments germinaux ainsi constitués présentent des aspects variables et possèdent généralement de nombreuses expansions filiformes pseudopodiales (fig. 4 et 66). Très nombreux, plusieurs centaines par gonades, ils sont d'autant plus développés que marginaux (fig. 4).

Les cellules germinales sont, comme nous venons de le voir, issues de cellules basophiles provenant de la dédifférenciation de somatocytes épithéliaux. Ces cellules basophiles sont cependant totipotentes, certaines d'entre elles passant dans la mésoglée

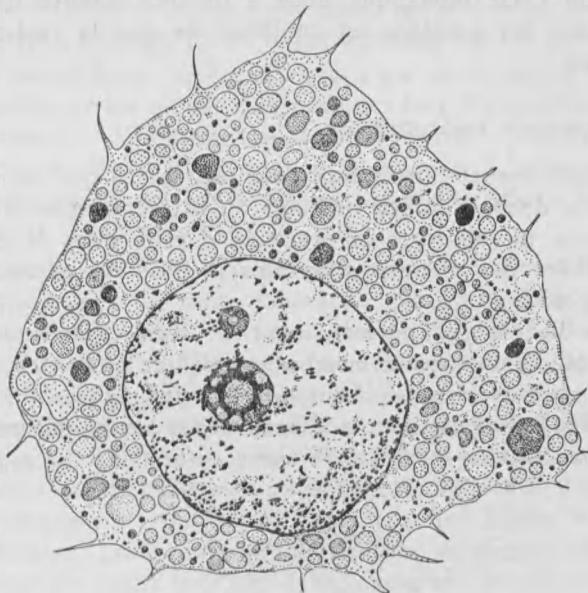


Fig. 66

Aspect d'un œuf mature prêt à se libérer de l'ovaire.

et migrant vers l'endoderme où elles donnent naissance aux cellules glandulaires stomachales (fig. 35). D'autres encore se déplacent vers la périphérie et se disposent le plus souvent par petits groupes, autour des oocytes en croissance jouant vraisemblablement le rôle de cellules folliculeuses (fig. 35). Ces dernières sont particulièrement riches en acide ribo-nucléique et contiennent des inclusions polygonales de structure et de taille

variées dont les parois sont très basophiles. Ces cellules folliculeuses sont parfois phagocytées par les œufs en formation.

*
* * *

Au cours de l'étude du manubrium, nous avons vu que si la gamétogénèse est localisée uniquement dans l'ectoderme, elle est probablement déterminée par des facteurs contingents liés à la nutrition, notamment à l'intensité des échanges trophiques entre les deux feuillets constitutifs.

L'étude du cycle biologique nous a de plus montré que la différenciation des gamètes est conditionnée par la croissance de la méduse.

C. Développement embryonnaire.

Les produits sexuels de *Limnocnida*, tant mâles que femelles, sont expulsés dans le milieu ambiant où la fécondation a lieu.

Nous avons pu observer la présence d'œufs dans la cavité sous-ombrellaire des méduses ; certains d'entre eux étaient fécondés (fig. 67).

Les œufs libérés des gonades sont de forme sphérique, ils sont entourés d'une délicate membrane vitelline et sont bourrés d'inclusions deutoplasmiques. Leur taille atteint environ 0,1 mm. DEJDAR (1934) signale que le diamètre des œufs naturels de *Craspedacusta* atteint 0,54 à 0,58 mm ; cette taille nous paraît

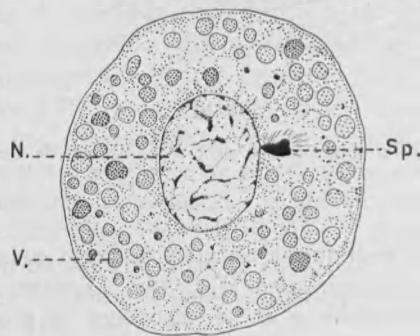


Fig. 67

Oeuf fécondé de *Limnocnida tanganyicae*. — N. : noyau ; Sp. : spermatozoïde ; V. : inclusion vitelline.

nettement trop élevée étant donné qu'elle correspond à celle du polype adulte.

Tout récemment BEADLE et THOMAS (1956) ont pu étudier en laboratoire la fécondation et la segmentation des œufs de *Limnocnida* ainsi que les différents stades du développement embryonnaire complétant nos connaissances à ce sujet.

Selon ces auteurs, l'œuf fécondé donne naissance après 16 h. à une larve morula possédant quelques cils et mesurant de 90 à 110 μ . Ces morula se divisent ensuite sans accroître leur taille et se développent en des larves sphériques ciliées et nageuses. Après 42 h. la plupart de ces dernières se sont établies sur le fond du récipient où elles s'allongent, perdent les derniers vestiges de leur ciliature et se fixent endéans les 60 h.

Ces larves fixées, que nous avons pu observer sur les phragmites peuplant les régions littorales des lacs Tanganyika et Mohassi (BOUILLOU, 1954) mesurent environ 200 μ de longueur et 70 μ de diamètre. Elles donnent naissance 5 jours après leur différenciation à de jeunes polypes (fig. 69) (BOUILLOU, 1954 BEADLE et THOMAS, 1956).

Les moins évoluées d'entre elles sont encore piriformes (fig. 68) dépourvues de toute ciliature ; elles atteignent 150 μ de longueur et 80 μ dans leur plus grande largeur. Didermique, la cavité gastrique s'y différencie par délamination et digestion des cellules centrales (fig. 68). Les cellules endodermiques, monostratifiées, présentent encore de nombreuses inclusions vitellines ainsi que des inclusions riches en acide thymonucléique (Feulgen) résultant de la digestion des cellules axiales centrales. Dans leur cytoplasme basal se différencient des fibres musculaires transversales. Les cellules ectodermiques, également monostratifiées, sont de forme cubique ; elles possèdent des fibrilles musculaires longitudinales. Intercalées entre elles et à leur base, on distingue de nombreuses cellules embryonnaires basophiles et des nématoblastes à tous stades de développement.

Ultérieurement ces larves piriformes s'allongent, deviennent plus étroites (fig. 68) (200 x 70 μ), cylindriques, et acquièrent la structure didermique caractéristique du polype. La cavité gastrique, bien que très étroite, est à ce stade définitivement constituée. Les cellules endodermiques contiennent encore quelques inclusions vitellines et chromatiques. Entre ces cellules absorbantes on distingue quelques néoblastes qui pourraient être à l'origine des cellules glandulaires. Signalons en effet que la larve semble à ce stade totalement dépourvue d'éléments glandulaires.

La planula est arrondie à l'extrémité fixée, pointue à l'autre par comparaison avec les larves d'autres Coelentérés nous appellerons le pôle pointu postérieur, l'arrondi antérieur. Les cellules ectodermiques du pôle antérieur, fixé, sont plus élevées (fig. 68).

Ces larves planula, attachées à un support adéquat, vont se développer en un polype sans subir de modifications importantes

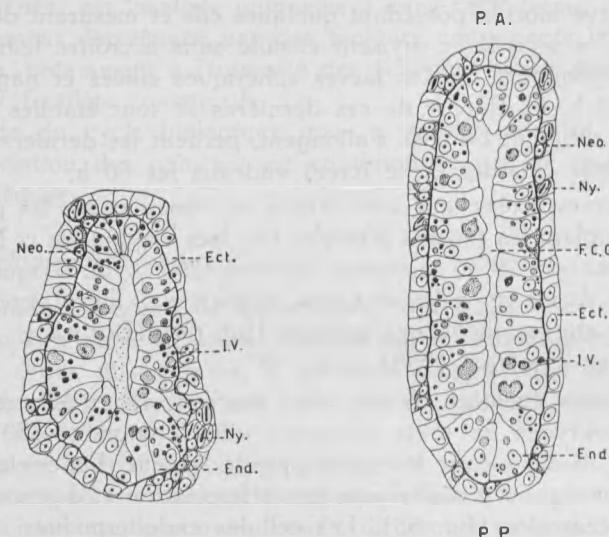


Fig. 68

Deux stades du développement embryonnaire de *Limnocnida*. — A gauche, larve piriforme venant de se fixer à un support. A droite, larve fixée prête à se développer en polype. — Ect. : ectoderme ; End. : endoderme ; F.C.G. : future cavité gastrique ; I.V. : inclusion vitelline ; Neo. : néoblastes ; Ny. : nématocystes ; P.A. : pôle antérieur ; P.P. : pôle postérieur.

de taille (elles mesurent environ $220 \times 70 \mu$). A leur extrémité libre se différencie un hypostome percé d'une bouche et entouré de nématocystes (fig. 69). Les jeunes polypes ainsi constitués secrètent une gaine péridermique, particulièrement épaisse dans la région basilaire fixée.

Les phases du développement embryonnaire de *Limnocnida* sont donc identiques à celles de *Craspedacusta* décrites par PAYNE en 1926. Cet auteur a pu observer tous les stades du développement de cette forme dulcicole, notamment la gastrulation qui s'effectue par migration unipolaire.

Signalons que les *Limnocnida* de l'Inde, *Limnocnida indica* ANNANDALE (1912) émettraient, selon RAO (1932) des œufs durables. Ces œufs seraient pourvus de filaments qui leur permettraient de se fixer sur des objets immersés et de subsister pendant la saison des pluies. En effet, pendant toute la durée de celle-ci, les méduses sont éliminées de leur biotope par les eaux torrentueuses et les inondations. Au début de la saison sèche les œufs se développeraient et donneraient naissance en dernière analyse à des méduses.

Il nous semble toutefois plus vraisemblable que ces méduses sont, tout comme les spécimens africains, issus d'un polype ou des formes de résistance de celui-ci (page).

Nous retrouvons d'ailleurs ainsi l'hypothèse émise par GRAVELEY et AGHARKER en 1912.

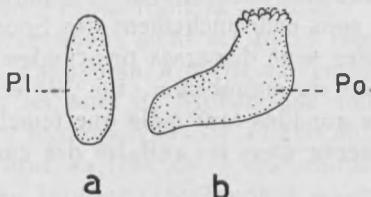


Fig. 69

- a. Larve planula de *Limnocnida tanganyicae* venant de se fixer sur les Phragmites. — Pl. : planula.
- b. Polype de *Limnocnida tanganyicae* issu de la larve planula. — Po. : polype.

VII. EPIZOAIRES ET PARASITES

La plupart des individus de *Limnocnida*, qu'ils soient originaires du lac Tanganika, du lac Mohasi ou du Stanley Pool, ont leur cavité sous-ombrelle infestée d'un cilié Peritrichie du genre *Trichodina*, *Trichodina pediculus* Ehrenberg. ANNANDALE (1912) avait déjà signalé la présence de cette espèce sur le manubrium de *Limnocnida indica*.

ARNOLD et BOULENGER (1915) observèrent des *Trichodina* non seulement sur le manubrium mais également sur les tentacules, l'exombrelle et même dans le canal circulaire de *Limnocnida rhodesiae*. Ces infusoires n'étant de toute apparence pas attaquées par les sucs digestifs.

Examinant des spécimens de *Limnocnida tanganyicae* ces auteurs y retrouvèrent la même association.

Nous n'avons cependant jamais observé de *Trichodina* dans les canaux circulaires et radiaires ni même à l'intérieur du manubrium des nombreux exemplaires de *Limnocnida tanganyicae* que nous avons examinés.

D'après SELIGO (1900), ZACHARIAS (1900) et FULTON (1923), ces ciliés peuvent également mener une vie libre.

Trichodina pediculus doit donc être considéré comme le fait WEIL (1935), non comme un parasite « mais tout au plus (comme) un épizoaire occasionnellement commensal d'animaux très variés, et capable de mener plus ou moins longtemps une vie libre ».

Au cours de l'examen de nos coupes histologiques nous avons observé de nombreux stades morphologiquement différents d'un ou de plusieurs parasites intracellulaires, appartenant selon toute vraisemblance au sous-embranchement des Sporozoaires.

Ces endoparasites sont dispersés principalement dans les cellules endodermiques du manubrium (fig. 39) et dans les cellules ectodermiques des gonades tant mâle que femelle. Exceptionnellement, on en observe dans les cellules des canaux radiaires et circulaires.

Les données relatives aux parasites intra-cellulaires des Coelenterés sont extrêmement rares. Cet embranchement est d'ailleurs particulièrement pauvre en parasites.

L'étude systématique de ces endoparasites fera l'objet de recherches ultérieures.

LE POLYPE

I. Introduction.

II. Etude Histologique.

- A. Région hypostomiale.
- B. Région du col.
- C. Région bourgeonnante.
- D. Région basale.
- E. Vacuoles excrétrices.

Origine et cycle des cellules glandulaires.

Nématocystes.

III. Bourgeonnement.

- A. Bourgeonnement d'accroissement.
- B. Bourgeonnement médusaire.
- C. Frustulation.
- D. Formes de Résistance — Régénération — Durée de Vie.
- E. Conclusions.

I. INTRODUCTION

Seule la forme méduse de *Limnocnida* nous était connue jusqu'à présent. Son origine avait échappé aux nombreuses investigations dont elle fut cependant l'objet. Nous avons eu le bonheur de découvrir les éléments essentiels de son cycle biologique, notamment la larve aux dépens de laquelle se constitue le polype, et le polype lui-même engendrant la méduse.

Bien que des observations aient été faites régulièrement dans la baie nord du lac Tanganika, à partir du centre de l'I.R.S.A.C. à Uvira, c'est dans les eaux du Mohasi que nous avons trouvé, en premier lieu, les hydropolypes de *Limnocnida*.

Le lac Mohasi, situé au Ruanda, à une altitude de 1.900 mètres, est un lac peu profond (profondeur maximum 13,80 m), à eau calme de couleur vert-glauque, riche en plancton (DAMAS, 1953-'55).

Nous avons pu nous y rendre aux époques suivantes : en septembre 1953, en février 1954 et presque sans interruption de fin avril jusqu'à mi-août 1954. Les premiers polypes ont été récoltés au mois de mai.

Par la suite nous les avons retrouvés en des endroits calmes des eaux littorales du Tanganika notamment au fond de la baie de Burton ainsi que dans le lac Saké. Enfin, au cours de notre mission au Stanley Pool en août et septembre 1957, nous les avons récoltés dans des mares près de Kinsuka.

Les polypes des lacs Mohasi et Saké sont d'ailleurs morphologiquement semblables à ceux du Tanganika et du Stanley Pool.

Ces polypes vivent en petites touffes coloniales (2 à 7 individus) dans les eaux calmes, mais aérées, à une profondeur de 10 à 70 cm, accolés par leur périderme basal aux tiges de phragmites. Ils sont souvent en association avec des Bryozoaires Phylactolémates, des Eponges ou des Hydres parmi lesquels ils sont enchevêtrés (Mohasi), ce qui rend leur découverte particulièrement difficile.

Il est vraisemblable que les conditions physiques particulières du Tanganyika (agitation et profondeur des eaux) empêchent les larves nageuses de se fixer ou de rester fixées sur les phragmites ou tout autre support, sauf en des endroits très abrités, calmes et peu profonds, conditions réalisées précisément dans la baie de Burton.

Les polypes de *Limnocnida tanganyicae* sont réduits à une colonne gastrique non pédonculée d'une taille variant de 0,10 à 0,50 mm et d'un diamètre de 0,06 à 0,15 mm (fig. 70). Vivants, ils sont translucides. Cet hydropolype est entouré d'un mince périderme recouvert de détritus. Le périderme s'épaissit dans la région basilaire servant à la fixation. La tête du polype, plus

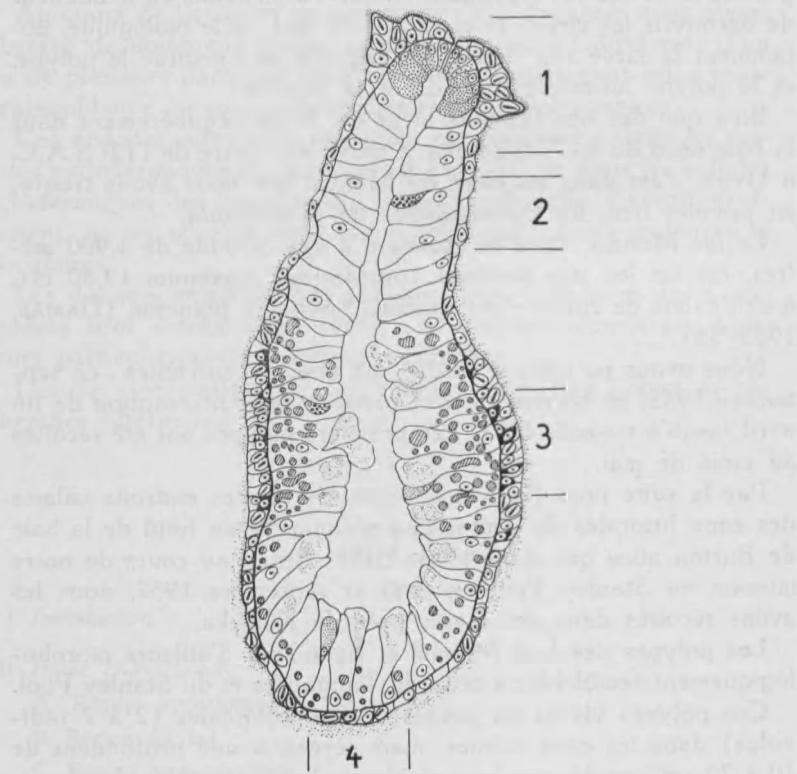


Fig. 70

Figure semi schématique d'une coupe longitudinale d'un polype de *Limnocnida tanganyicae* montrant les diverses régions caractéristiques de l'animal. — 1. zone hypostomiale ; 2. zone du col ; 3. zone bourgeonnante ; 4. zone basale.

ou moins renflée, présente un hypostome au sommet duquel s'ouvre la bouche qui est entourée de deux à trois rangées de boutons urticants, chacun renfermant 2 à 5 nématocystes (fig. 72). Très voraces et carnassiers, ils se nourrissent principalement de larves aquatiques (Chironomides) (fig. 75).

Nous voyons donc que le polype de *Limnocnida tanganyicae* est en tous points morphologiquement semblable à celui de *Craspedacusta sowerbii*. Tout comme celui-ci, il présente trois types de bourgeonnement : 1) le bourgeonnement d'accroissement ; 2) la frustulation ; 3) le bourgeonnement médusaire.

II. ETUDE HISTOLOGIQUE

Nous décrirons ci-dessous exclusivement le polype de *Limnocnida tanganyicae* d'ailleurs en tous points histologiquement semblable à celui du Mohasi et du Stanley Pool.

Le polype de *Limnocnida tanganyicae* étant identique à celui de *Craspedacusta sowerbii*, nos connaissances histologiques relatives à dernier pourront nous servir de données comparatives. L'histologie de *Craspedacusta* a été principalement étudiée par PAYNE (1924), PERSH (1933) et DEJDAR (1934).

Nous étudierons en premier lieu la structure histologique d'un polype solitaire.

Une coupe longitudinale dans un tel polype (fig. 70) nous permet de distinguer quatre régions distinctes, chacune étant caractérisée principalement par la structure de l'ectoderme.

Partant de l'extrémité apicale libre on rencontre :

- la région hypostomiale (1 fig. 70) ;
- la région du col (2 fig. 70) ;
- la région bourgeonnante (3 fig. 70) ;
- la région basilaire (4 fig. 70).

DEJDAR (1934) signale deux zones distinctes dans le polype de *Craspedacusta*, celle de la tête et celle correspondant au reste du corps. Les polypes de *Limnocnida* possèdent la structure di-dermique typique de tout hydropolype d'Hydroïdes, ils sont constitués d'une couche ectodermique séparée de l'endoderme par une mince et uniforme lamelle de mésoglée.

a) Périderme.

Des coupes longitudinales démontrent également l'existence d'un périderme, d'épaisseur variable entourant le polype (fig. 70).

Ce périderm, plus développé dans la région basilaire servant à la fixation est généralement recouvert de détritus (fig. 80). Il se colore positivement après le Mac Manus, le Gabe et le bleu d'aniline, négativement avec les tests de mise en évidence de la chitine (Chitosan), il s'agit donc d'une enveloppe de nature mucoïde. Celle-ci est de toute évidence secrétée par l'épithélium ectodermique, bien que les cellules de celui-ci ne présentent aucune différenciation glandulaire, telle par exemple que l'on en observe dans l'ectoderme de l'hydre. Les figures 71 et 72 nous montrent le détail de cette enveloppe ; parfois très épaisse elle présente alors une structure lamellaire.

Dans certaines colonies le périderm ne paraît développé que jusqu'à la moitié du corps, l'hypostome est toutefois toujours recouvert d'une mince couche de mucus de texture très homogène dont il sera question plus loin.

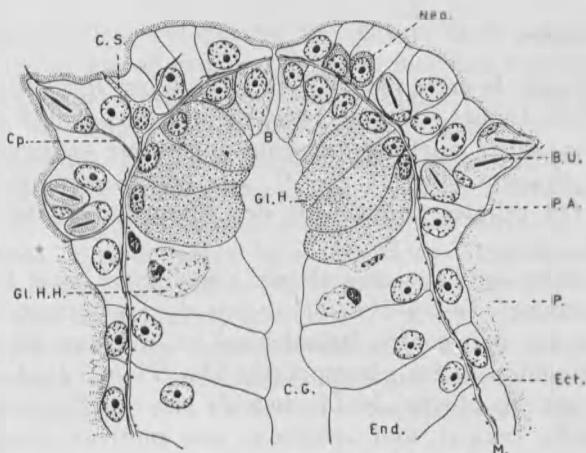
D'après certains auteurs, notamment PAYNE (1924), MOSER (1930), DEJDAR (1934), DAMAS (1939), le polype de *Craspedacusta* est également entouré d'un périderm ; d'autres, POTTS (1908), FOWLER (1890), BOURNE (1885), nient l'existence d'une telle enveloppe.

b) Mésoglée.

Cette basale disposée entre les deux épithéliums ectodermique et endodermique est de consistance colloïdale. De structure feuilletée mince très uniforme, cette lame mésoglénne peut être traversée dans les deux sens par des cellules migratrices cellulaires et permet également la diffusion des éléments nutritifs. Cette lame contient le réseau des fibres musculaires ectodermiques et endodermiques ainsi que les terminaisons nerveuses. Sa nature est inconnue, elle se colore au Hotchkiss Mac Manus et se teinte en pourpre violet au Gabe. Cette basale semble donc contenir des muco-polysaccharides. RUDALL (1955) étudiant la mésoglée de l'hydre aux rayons X conclut à l'absence de collagène dans cette région.

A. Région hypostomiale.

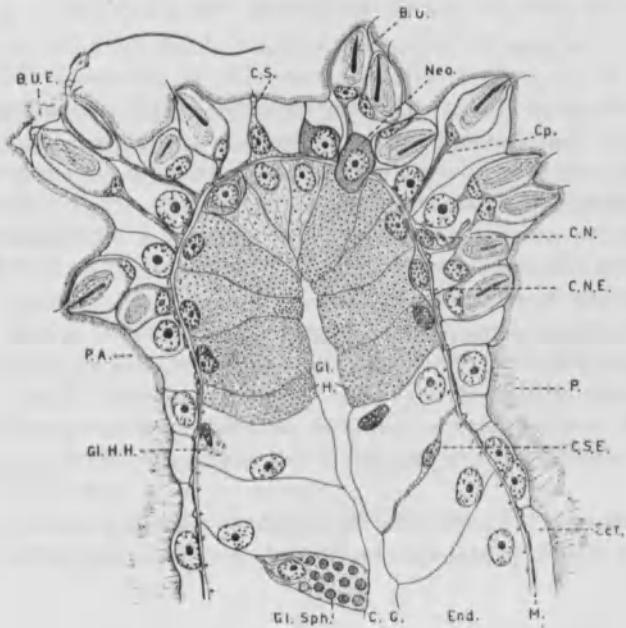
La tête du polype est comme nous l'avons vu plus renflée que la région intermédiaire sous-jacente. Elle présente un hypostome au sommet duquel s'ouvre la bouche et est entourée de plusieurs rangées de batteries urticantes.



1

Fig. 71 et 72

Région apicale hypostomiale du polype de *Limnocnida*. — B.: bouche ; B.U.: bouton urticant ; B.U.E.: bouton urticant dévaginé ; C.G.: cavité gastrique ; C.N.: cellules nerveuses ; C.N.E.: cellules nerveuses endodermiques ; C.P.: cnidopode ; C.S.: cellules sensorielles ; Ect.: ectoderme ; End.: endoderme ; C.S.E.: cellules sensorielles endodermiques ; Gl.H.: cellules glandulaires hypostomiales ; Gl.H.H.: cellules glandulaires hypostomiales hystolisées ; G.Sph.: cellules glandulaires sphéruleuses ; M.: mésoglée ; Neo.: néoblastes ; P.: périderm ; P.A.: périderm de la région antérieure.



1

1) Ectoderme.

L'ectoderme de cette région hypostomiale est formé de hautes cellules cylindriques, dont le cytoplasme est vacuolisé et clair. Leur noyau dilaté nucléolé, présente une forme arrondie ou légèrement ovalaire (fig. 71 et 72). Les épacements cytoplasmiques de ces cellules contiennent des fibres musculaires longitudinales.

Ces cellules épithélio-musculaires s'aplatissent vers le centre de l'hypostome, c'est-à-dire au niveau de l'ouverture buccale, elles s'élèvent par contre latéralement et forment les papilles urticantes contenant les nématocystes (fig. 71 et 72). La région hypostomiale du polype de *Limnocnida* est en effet dépourvue de tentacule, ceux-ci sont remplacés par plusieurs rangées de papilles urticantes contenant de deux à cinq nématocystes.

Ces papilles sont susceptibles d'extension sous l'action d'excitation externe. La fig. 72 nous montre à gauche une papille étendue contenant un nématocyste dévaginé, à droite des papilles non excitées.

La région buccale est généralement dépourvue de capsules urticantes. Tous les nématocystes du polype sont du même type : eurytèles microbasiques hétérotriches. Identiques à ceux des méduses, leur étude détaillée se fera ultérieurement. Les nématocystes périphériques possèdent un cnidocil et chaque vésicule est reliée à la mésoglée par un cnidopode (fig. 71 et 72).

Entre les papilles urticantes et les cellules épithélio-musculaires, on distingue des cellules sensorielles et nerveuses, les terminaisons cnidopodiales des nématocystes et des néoblastes (fig. 71 et 72). Les éléments embryonnaires sont toutefois uniquement localisés aux alentours de l'ouverture buccale. La région hypostomiale est dépourvue de nématoblastes, les nématocystes armant les papilles urticantes proviennent probablement par migration des zones bourgeonnante et basilaire où ils sont formés en abondance (fig. 78 et 80).

Les cellules sensorielles, d'aspect classique, présentent généralement deux à trois racines basales et un prolongement cytoplasmique apical, terminé par un poil sensoriel. Leur noyau, nucléolé, est ovalaire et parsemé de blocs chromatiques plus ou moins réguliers ; le cytoplasme est légèrement basophile (fig. 71 et 72).

Accolées à la mésoglée, les cellules nerveuses ectodermiques de la région hypostomiale possèdent également un noyau ovale,

très colorable ; leur cytoplasme très mince, clair, présente deux prolongements qui se croisent dans certains cas avec les terminaisons cnidopodiales des nématocystes (fig. 72) sans que nous ayons pu distinguer des connections entre eux.

À la base des cellules épithéliales délimitant la cavité buccale, on observe d'assez nombreuses cellules embryonnaires basophiles (fig. 71 et 72). Ces cellules donneront naissance aux cellules glandulaires hypostomiales localisées dans l'endoderme sous-jacent de la tête. On rencontre, en effet, sur des coupes histologiques tous les stades de transition entre les cellules embryonnaires typiques situées dans l'ectoderme et les éléments glandulaires localisés dans l'endoderme, ainsi que les phases de migration des néoblastes vers ce dernier tissu au travers de la mésoglée (fig. 72).

La région hypostomiale du polype de *Limnocnida*, couronnée de papilles urticantes est entourée par une mince couche de mucus. Cette enveloppe limite nettement la région de l'hypostome et contraste par la régularité de son contour et la propreté de la surface avec le péridermre recouvrant le reste du corps de l'animal (fig. 71 et 72). Cette pellicule homogène secrétée par les cellules ectodermiques de l'hypostome n'est interrompue qu'au niveau de la bouche et est traversée par les cnidocils, par les terminaisons apicales des cellules sensorielles et par les nématocystes dévaginés ; elle présente les mêmes réactions tinctorielles que le péridermre dont elle ne diffère donc que par la texture.

2) Endoderme.

L'endoderme monostratifié de la région hypostomiale est principalement constitué par des cellules glandulaires et par quelques rares cellules nerveuses situées dans la zone la plus distale (fig. 71 et 72). Ces cellules sont séparées de l'ectoderme par une mince lamelle de mésoglée. Nous venons de voir que bien que localisées dans l'endoderme, les cellules glandulaires hypostomiales sont d'origine ectodermique. Elles forment un anneau entourant l'ouverture buccale (fig. 71 et 72) et sont immédiatement situées sous l'ectoderme de l'hypostome. De forme parallélépipédiques, ces cellules adhèrent par leur base à la mésoglée, leur noyau très colorable est toujours accolé à cette basale. Etroitement serrées les unes contre les autres, leur grand axe est perpendiculaire à celui du polype.

Ces cellules glandulaires sont d'autant plus développées qu'éloignées de la région apicale où elles se différencient à partir

d'éléments d'origine ectodermique. Les cellules arrivées au terme de leur cycle secrétoire sont donc les plus distales et finissent par être digérées par les cellules absorbantes sous-jacentes (fig. 71 et 72).

La croissance et le renouvellement des cellules glandulaires dans l'hypostome suivant un gradient apico-basal, se manifeste clairement par les modifications de leurs noyaux. Ces derniers présentent en effet des signes de pycnose d'autant plus marquées qu'ils sont éloignés du sommet (fig. 71 et 72).

Les cellules glandulaires hypostomiales sont du type sphéruleux, elles présentent un cytoplasme contenant de nombreuses vacuoles régulières ; chaque vacuole est occupée par une petite sécrétion globuleuse (fig. 71 et 72).

Lors de la décharge des cellules glandulaires, les gouttelettes de sécrétion bien distinctes les unes des autres sont déversées soit dans la cavité gastrique soit vers l'extérieur suivant la position des cellules (voir paragraphe consacré à la nutrition) (fig. 73).

Ces sphéruleux sont protéiniques (Serra) elles se colorent positivement au Hotchkiss Mac Manus, au Gabe et au bleu d'aniline, les tests des lipides sont négatifs. Les sécrétats de ces cellules glandulaires semblent donc de nature mucoprotéique.

Les jeunes cellules glandulaires apicales en cours de différenciation présentent des structures ergastoplasmiques (fig. 72), ces dernières ne sont plus visibles dans les cellules adultes dont tout le cytoplasme est occupé par des sécrétats.

Les cellules glandulaires hypostomiales sont dépourvues de toute musculature. Nous n'avons pu retrouver les éléments contractiles circulaires et radiaires décrits par DEJDAR chez *Craspedacusta*. En comparant les images obtenues par cet auteur avec les nôtres, ces éléments contractiles semblent correspondre soit à des jeunes cellules glandulaires très basophiles (fibres circulaires) soit à des cellules glandulaires arrivées au terme de leur cycle secrétoire et en histolyse (fibres radiales).

Situés entre les cellules glandulaires et la mésoglée, on distingue des éléments nerveux généralement bipolaires (fig. 72). Ces cellules pourraient jouer un rôle dans la nutrition du polype.

3) Fonctionnement de la cavité buccale.

Des coupes transversales de la région hypostomiale de *Limnecnida* nous montrent que l'ouverture buccale n'est pas circulaire mais en forme de feuille de trèfle. DEJDAR (1934) observant

des polypes de *Craspedacusta* vivants était arrivé à la même constatation. Cet auteur a également démontré que des irritations provenant soit du passage d'une proie soit d'une pipette provoquent chez les polypes des mouvements de tête, pendulaires ou circulaires, relativement, rapides. Il a de plus montré, toujours chez *Craspedacusta*, que la région glandulaire située au-dessous de la bouche se retrousse en forme de lèvres de telle sorte que la bouche est projetée vers l'extérieur. Bien que nous n'ayons pu observer nos polypes *in vivo*, nous avons pu

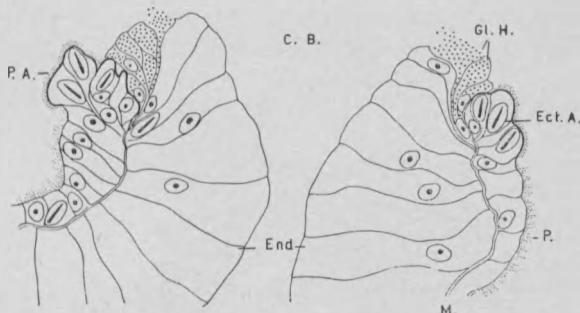


Fig. 73

Coupe longitudinale de la région hypostomiale d'un polype dont les lèvres buccales sont projetées vers l'extérieur (mouvement nutritif). — C.B. : cavité buccale ; Ect.A. : ectoderme hypostomial ; End. : endoderme ; Gl.H. : cellules glandulaires hypostomiales ; M. : mésoglée ; P. : périderme ; P.A. : périderme antérieur.

fixer des spécimens, peu après l'ingestion d'une proie. L'étude des coupes histologiques nous montre que le mouvement nutritif du polype de *Limnocnida* se fait suivant les mêmes processus.

La fig. 73 nous montre un polype ayant les cellules glandulaires hypostomiales projetées vers l'extérieur et la cavité buccale fortement distendue.

DEJDAR a pu observer chez *Craspedacusta* que le mouvement de protraction et de retrait de la cavité buccale peut se reproduire plusieurs fois et que dans une même colonie l'une des têtes peut être au repos pendant que l'autre s'agit vivement. Les polypes de *Limnocnida* sont carnassiers et extrêmement voraces ; ils sont capables d'immobiliser et de capturer des proies beaucoup plus grandes qu'eux-mêmes (fig. 75). Lorsqu'une proie appropriée tel qu'un petit Annélide ou une larve d'Hexapode arrive en con-

tact avec la région hypostomiale, riche en cellules sensorielles, elle est immobilisée par l'action du poison protéique des nématocystes (J. BOISSEAU, 1952 ; J. PHILLIPS, 1956). L'animal immobilisé est ensuite capturé par le polype grâce aux mouvements buccaux ; les lèvres de l'ouverture buccale et les cellules glandulaires s'étalent sur la proie et celle-ci pénètre dans la cavité largement ouverte.

Comme le signale DEJDAR, la cavité buccale de ces polypes peut s'agrandir considérablement grâce à sa forme particulière.

La figure 74 correspond à une coupe transversale d'un animal venant de capturer une larve de Chironomide. On remarque les cellules glandulaires fortement appliquées sur la proie.

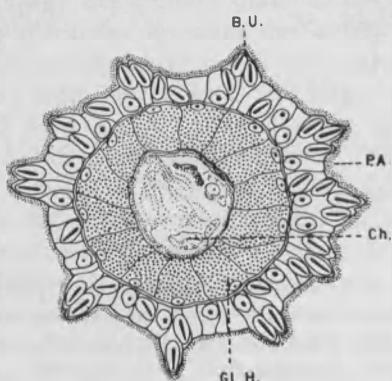


Fig. 74

Coupe transversale de la région hypostomiale d'un polype venant de capturer une proie. — B.U. : bouton urticant ; Ch. : chironomide ; Gl.H. : cellules glandulaires hypostomiales ; P.A. : périderme antérieur.

La proie ainsi saisie par les lèvres hypostomiales subit une digestion extra-cellulaire particulièrement active à ce niveau.

Nous avons vu au cours de l'étude des cellules glandulaires hypostomiales que ces dernières étaient dépourvues d'éléments musculaires. Chez les polypes de *Limnocnida*, les proies ne sont pas avalées par des contractions de fibrilles musculaires comme le signale DEJDAR à propos de *Craspedacusta* mais bien morcelées et digérées au niveau de la cavité buccale.

Les particules nutritives glissent ensuite vers la cavité gastrique où leur ingestion se poursuit.

Signalons également que la région endodermique sous-jacente aux cellules glandulaires hypostomiales et dont les cellules viennent en contact avec les proies lors du mouvement de protusion des cellules glandulaires est riche en éléments sensoriels et nerveux (fig. 76). SEMAL (1954) a déjà attiré l'attention sur le rôle probable des cellules sensorielles dans la nutrition de l'hydre.

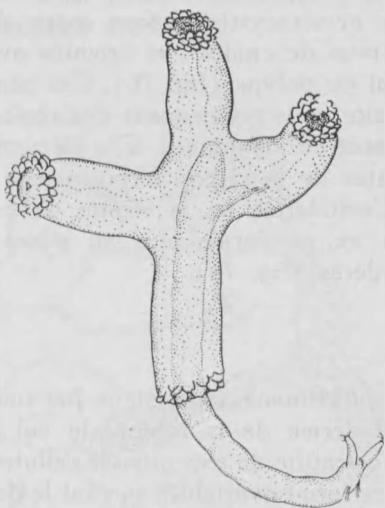


Fig. 75

Colonie de *Limnocnida tanganyicae* composée de quatre individus. L'un d'entre eux absorbe une larve de Chironomide qui se trouve déjà partiellement engagée dans la cavité gastrique générale de la colonie.

B. Région du col.

Cette région correspond à la portion la plus étroite du polype ; elle est située immédiatement sous la région hypostomiale.

1) Ectoderme.

L'ectoderme de la région du col est formée d'un épithélium monostratifié constitué de cellules épithélio-musculaires très aplatis, étalées sur la mésoglée et présentant un contour polygonal. Ces cellules épithéliales contrastent vivement avec les cellules ectodermiques beaucoup plus élevées des zones situées de part et d'autre du col (fig. 70 et 76).

Le cytoplasme de ces cellules présente une texture granuleuse : la portion basilaire appliquée contre la mésoglée contient des fibres musculaires longitudinales lisses. Leurs noyaux nucléolés sont généralement allongés dans le sens oral-aboral (fig. 76). C'est dans cette région, la plus souple du polype, que s'effectuent la majorité des mouvements. Nous n'avons pu observer de cellule nerveuse, ni de néoblastes dans cette zone du polype ; par contre, les nématocystes y sont assez abondants. Ils sont toujours dépourvus de cnidocil et orientés avec leur grand axe parallèle à celui du polype (fig. 76). Ces nématocystes ne sont pas formés *in situ* mais proviennent des régions plus basales où ils se différencient en abondance. Ces éléments migrent vers les papilles urticantes de la région hypostomiale où ils deviennent fonctionnels. L'ectoderme de la région du col est limité extérieurement par un périderme plus ou moins épais suivant les individus considérés (fig. 76).

2) *Endoderme.*

Séparé de l'épithélium ectodermique par une mince lamelle de mésoglée, l'endoderme de la région du col est constitué d'un épithélium monostratifié de très grosses cellules (fig. 76). Celles-ci présentent des formes variables suivant le degré de contraction de l'endoderme.

Elles délimitent la cavité gastrique très étroite au niveau du col. Leur portion basilaire appliquée contre la mésoglée contient des fibres musculaires lisses transversales antagonistes des fibres longitudinales de l'ectoderme. La région terminale de ces cellules présente des expansions pseudopodiales (fig. 76) mais semble par contre dépourvue de flagelle. DEJDAR (1934) n'a pu en observer dans les éléments endodermiques de *Craspedacusta*. Le cytoplasme de ces cellules absorbantes, très vacuolé, clair, est dépourvu d'inclusions digestives (fig. 70 et 76). Les cellules proches de la zone hypostomiale contiennent cependant généralement des déchets provenant des cellules glandulaires hypostomiales en histolyse (fig. 71-72).

Leur noyau, ovalaire, très dilaté et peu colorable, renferme un gros nucléole central. Ce noyau est situé dans des régions variables de la cellule mais est généralement rapproché de la base (fig. 76).

On distingue également au niveau de cette zone endodermique quelques vacuoles excrétrices prêtes à être expulsées et prove-

nant de la digestion des éléments et des cellules glandulaires ingérés (fig. 76).

Intercalées entre les éléments absorbants et généralement en contact avec la cavité gastrique, on remarque quelques rares cellules glandulaires à tous stades de développement (fig. 72 et 76). Certaines peuvent être en voie d'histolyse et semblent être digérées par les cellules gastro-musculaires avant d'être éjectées sous forme de vacuoles excrétrices.

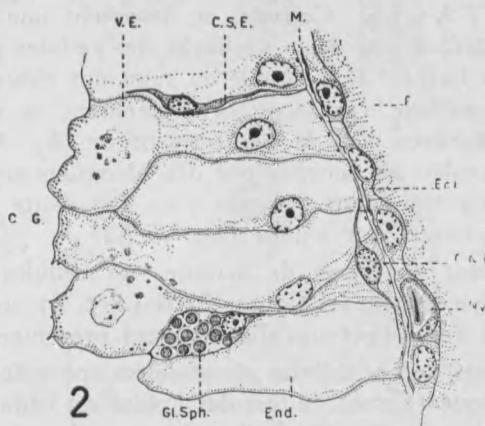


Fig. 76

Fragment d'une coupe longitudinale de la région du col. — C.G. : cavité gastrique ; C.N.E. : cellule nerveuse endodermique ; C.S.E. : cellule nerveuse sensorielle endodermique ; Ect. : ectoderme ; End. : endoderme ; Gl.Sph. : cellule glandulaire sphéruleuse ; M. : mésoglye ; Ny. : nématocyste ; P. : périderme ; V.E. : vacuole excrétrice.

Ces cellules glandulaires peuvent être de deux types, sphéruleuses ou spumeuses (fig. 77). Elles ne sont pas caractéristiques de la seule région du col mais se rencontrent éparses dans tout le corps du polype. Nous les qualifierons de cellules glandulaires colonnaires.

Les cellules glandulaires sphéruleuses de la colonne sont morphologiquement différentes de celles de l'hypostome. Tout comme chez la méduse, trois types de cellules glandulaires sont présents dans le polype : deux types de cellules sphéruleuses, un type de cellules spumeuses.

3) Cellules glandulaires sphéruleuses colonnaires (fig. 77 A).

Disséminées de-ci de-là entre les cellules endodermiques du polype, on distingue quelques cellules sphéruleuses. Elles présentent les mêmes caractéristiques que les éléments analogues de la méduse, mais sont de taille moins élevée. Elles sont flagellées et présentent un pédoncule plus ou moins développé (fig. 77 A) (4,5).

Les plus grandes de ces cellules glandulaires contiennent une dizaine de larges vacuoles contenant chacune une sécrétion sphérique (fig. 77 A ; 4,5). Celles-ci se déversent une à une dans la cavité gastrique lors de la décharge des cellules glandulaires. Comme nous l'avons déjà signalé au sujet des éléments glandulaires de la méduse, ces sécrétats augmentent de volume lorsqu'ils sont expulsés dans la cavité gastrique (fig. 77 A, 3). La région pédonculée est occupée par des bâtonnets ergastoplasmiques. Ces organites sont d'autant plus abondants que les éléments glandulaires sont jeunes (fig. 77 A).

Généralement en forme de massue, ces cellules colonnaires sont très polymorphes, les figures 77 A (3, 4, 5) nous montrent quelques-uns des aspects qu'elles peuvent présenter.

Les sécrétats de ces cellules glandulaires sphéruleuses sont de nature protéique (Serra), le test des lipides est négatif, celui des polysaccharides positif. Ces sphéruleux se colorent par le bleu d'aniline et l'éosine. Ils sont vraisemblablement de nature muco-protéique.

4) Cellules glandulaires colonnaires spumeuses (fig. 77 B).

Encore moins abondantes que les premières, ces cellules sont plus longuement pédonculées. Egalement flagellées, elles contiennent des vacuoles de contour généralement polygonal dont le contenu est finement et irrégulièrement granuleux (fig. 77 B, 4).

Lors de la décharge, ces cellules spumeuses expulsent leur contenu sous la forme d'une coulée compacte de granules (fig. 77 B, 5).

L'ergastoplasme occupe leur région distale pédonculée et entoure la base du noyau (fig. 77 B) ; cette région est également riche en acide ribonucléique (Unna-Brachet). La basophilie et les structures ergastoplasmiques sont particulièrement développées dans les jeunes cellules glandulaires (fig. 77 B, 1). Le contenu des vacuoles est protéique (Serra), le Hotchkiss Mac Ma-

nus est légèrement positif, les granules se colorent par le bleu d'aniline.

Outre les éléments glandulaires que nous venons d'étudier on trouve intercalées entre les cellules absorbantes de la région proche de l'hypostome de rares cellules sensorielles endodermiques.

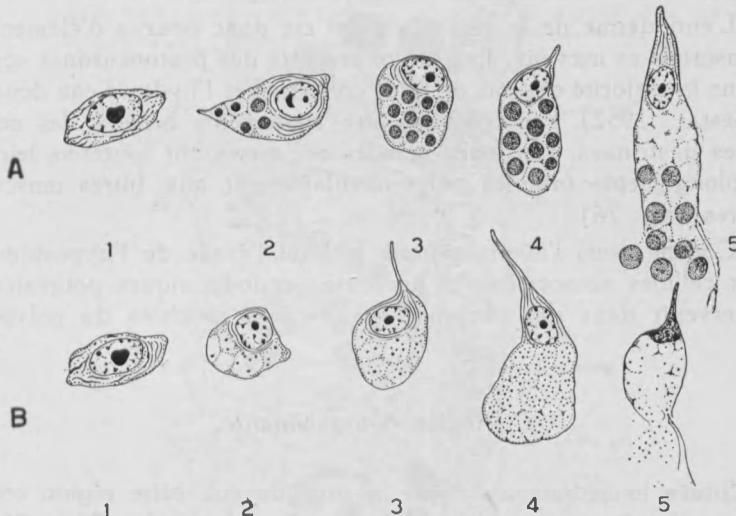


Fig. 77

Evolution des cellules glandulaires colonnaires sphéruleuses (A) et spumeuses (B).

Ecrasées entre les éléments gastro-musculaires, elles sont plus étirées que les cellules analogues de l'ectoderme (fig. 72 et 76). Elles demeurent toutefois en relation avec la mésoglée par leur racine simple ou double et présentent un prolongement cytoplasmique apical effilé, orienté vers la cavité gastrique qu'il ne semble pas toujours atteindre (fig. 72 et 76). Ces cellules sensorielles sont identiques à celles décrites par SCHNEIDER (1890) et SEMAL (1952) dans la région hypostomiale de l'hydre et dans la région analogue d'*Eucopella campanularia* par R. VON LENDENFELD (1883).

Nous n'avons pu observer de terminaisons sensorielles au niveau du prolongement apical ; étant donné la minceur de celui-ci, un tel organite est difficilement discernable sur coupes microscopiques. Notons cependant que chez l'hydre où le prolongement

apical est terminé en bouton. SEMAL (1952) n'a également pas pu discerner de poil sensoriel. Le noyau et le cytoplasme de ces cellules présentent la structure caractéristique de ce genre d'éléments.

Accolées contre la mésoglée, on trouve également quelques cellules nerveuses bipolaires typiques (fig. 76).

L'endoderme de la région du col est donc pourvu d'éléments sensoriels et nerveux. Les prolongements des protoneurones sont dans la majorité des cas orientés comme chez l'hydre d'eau douce (SEMAL, 1952) parallèlement aux épacements basaux des cellules gastriques. Certaines cellules nerveuses ont toutefois leurs prolongements orientés perpendiculairement aux fibres musculaires (fig. 76).

Comme nous l'avons signalé lors de l'étude de l'hypostome, ces cellules sensorielles et nerveuses endodermiques pourraient intervenir dans des phénomènes liés à la nutrition du polype.

C. Région bourgeonnante.

Située immédiatement sous la zone du col, cette région correspond à la portion la plus renflée du polype (fig. 70 et 71). In toto elle se distingue des régions avoisinantes par son aspect plus granuleux dû à l'abondance des inclusions digestives du feuillet endodermique.

1) Ectoderme.

Cette région très importante du polype, au niveau de laquelle s'effectue la croissance, les phénomènes de bourgeonnement médusaire et de frustulation, est caractérisée par un ectoderme riche en cellules interstitielles (fig. 78, 79). L'épithélium ectodermique pluristratifié de la zone bourgeonnante est en effet constitué de cellules épithélio-musculaires assez élevées, cubiques, entre lesquelles sont intercalées de nombreuses cellules interstitielles et des nématoblastes à tous stades de développement. On y observe également des inclusions trophiques provenant du tissu endodermique (fig. 78).

Le cytoplasme basal des cellules épithélio-musculaires contient des fibrilles musculaires, longitudinales et lisses, formant un manchon musculaire tout autour de la cavité gastrique.

Les cellules interstitielles sont intercalées entre les cellules épithéliales, isolément ou par petits groupes ; elles sont dans la majorité des cas accolées à la mésoglée (fig. 78, 79).

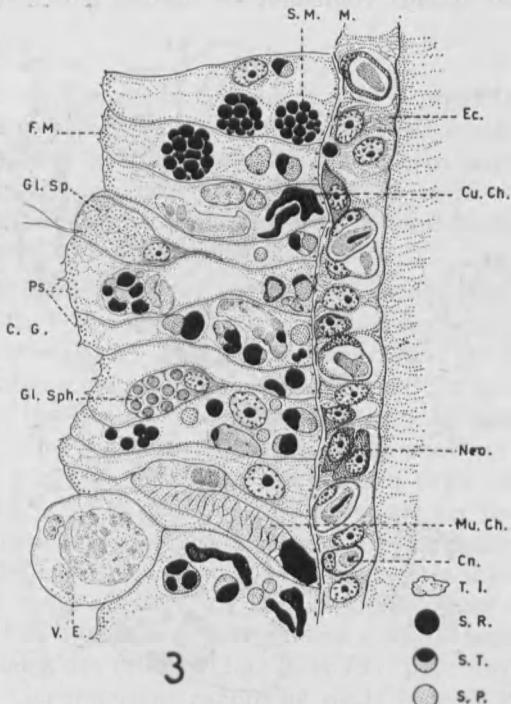


Fig. 78 et 79

Fragments de coupes longitudinales de la zone de bourgeonnement du polype montrant la structure histologique, l'origine et l'évolution des inclusions digestives. — C.G. : cavité gastrique ; Cn. : cnidoblaste ; Cu.Ch. : portion de cuticule d'un chironomide ingéré ; D. : diatomée ; Ec. : ectoderme de la zone bourgeonnante ; F.M. : frange mitochondriale ; Gl.Sp. : cellule glandulaire spumeuse ; Gl.Sph. : cellule glandulaire sphéruleuse ; M. : mésoglée ; Mu.Ch. : muscle de chironomide ; Néo. : néoblastes ; Ps. : pseudopodes ; S.M. : sphérule digestive muriforme ; S.P. : sphérule digestive protéinique ; S.R. : sphérule digestive riche en acide ribonucléique ; S.T. : sphérule digestive en phase transitoire ; T.I. : tissu ingéré ; V.E. : vacuole excrétrice ; V.E.L. : vacuole excrétrice libre.

Les nématoblastes, également très abondants dans cette zone du polype, se différencient à partir des éléments embryonnaires interstitiels et occupent une position similaire au sein de l'épithélium.

Cellules interstitielles et nématoblastes repoussent le cytoplasme des cellules épithélio-musculaires vers la périphérie. Celles-ci restent cependant en contact avec la mésoglée par des prolongements basaux contenant les fibrilles musculaires et for-

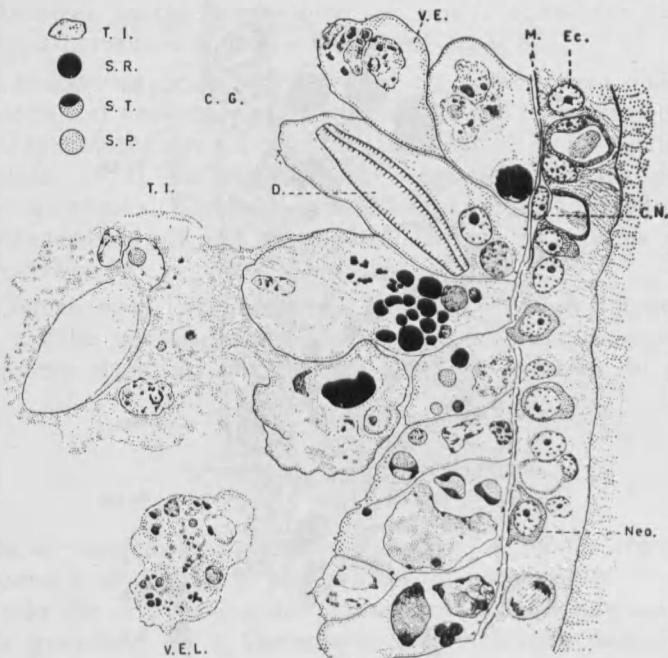


Fig. 79

ment de véritables ponts cytoplasmiques enrobant les cellules interstitielles et les nématoblastes (fig. 78 et 79). Suivant l'état de fixation et de contraction du polype, ces derniers éléments semblent logés dans des alvéoles plus ou moins étendues (fig. 78 et 79).

L'épithélium ectodermique de la zone bourgeonnante contient également quelques cellules nerveuses bipolaires typiques accolées à la mésoglée (fig. 79) ; par contre nous n'avons pu déceler de cellules sensorielles dans cette région.

Le périderme est à ce niveau du polype plus ou moins développé suivant les individus : il est généralement recouvert de détritus divers (Algues vertes, diatomées, grains de sable, etc.).

On peut observer sur des coupes le passage de cellules interstitielles vers l'endoderme au travers de la mésoglée (fig. 78 et 79).

2) *Endoderme.*

Au cours de l'étude de l'endoderme de la région du col, nous avons vu que celui-ci est dépourvu d'inclusions digestives. Par contre les zones bourgeonnante et basale sont particulièrement riches en ce genre d'organites (fig. 70, 78 et 79). A tel point que l'on peut distinguer la limite entre la zone du col et la zone bourgeonnante sur des spécimens *in toto*.

La cavité gastrique assez étroite dans la moitié supérieure du polype s'élargit au niveau de la zone bourgeonnante (fig. 70). Elle est limitée par un épithélium monostratifié de hautes cellules épithélio-musculaires absorbantes. Ces cellules gastriques présentent des fibrilles transversales accolées à la mésoglée. Tout comme les cellules absorbantes du col elles semblent dépourvues de flagelle mais présentent de nombreuses expansions pseudo-podiales (fig. 78-79). Leur extrémité apicale est pourvue d'une frange de mitochondries granuleuses. Le cytoplasme de ces cellules endodermiques très vacuolaires est bourré d'inclusions digestives de taille variable et dont la signification sera définie plus loin. Ces inclusions s'accumulent principalement dans la région basilaire des cellules (fig. 78 et 79). Leur noyau est gros, vésiculeux. Généralement rapproché de la base, il renferme un ou deux larges nucléoles.

Disséminées entre les cellules absorbantes, on observe quelques rares cellules glandulaires de faible taille. Certaines d'entre elles, bien que bourrées de sécrétions ne sont pas en contact avec la cavité gastrique (fig. 78). Ces cellules glandulaires, identiques à celles de la région du col, sont donc de deux types. On distingue des cellules sphéruleuses colonnaires et des cellules spumeuses colonnaires.

3) *Vacuoles digestives.*

Nous savons que les Coelenterés présentent une phase de digestion extra-cellulaire suivie d'une digestion intra-cellulaire.

Lors de l'étude du fonctionnement de la cavité buccale du polype, nous avons montré que les proies étaient digérées, morcelées au niveau de celle-ci et que les particules nutritives ainsi

formées glissent vers la cavité gastrique où leur digestion s'achève par voie intra-cellulaire.

Ces particules nutritives provenant de la désintégration des proies sont en effet absorbées, dans une vacuole digestive, au niveau de l'extrémité libre des cellules gastriques.

Les cellules gastro-musculaires du polype de *Limnocnida* renferment, nous l'avons vu, un grand nombre d'inclusions de taille et de forme variées. Ces inclusions sont partiellement différentes (fig. 78 et 79) de celles que nous avons pu observer chez la méduse et de celles décrites par SEMAL (1954) chez l'hydre. En effet, outre les inclusions digestives classiques communes à ces deux formes, les cellules gastriques du polype sont bourrées de particules nutritives très volumineuses et d'aspect irrégulier, tel que diatomée, gros morceau de muscle, algues vertes, etc. (fig. 70, 78 et 79).

Tous ces fragments vont subir une digestion active, non pas à l'extérieur des cellules, dans la cavité gastrique, comme chez l'hydre ou la méduse de *Limnocnida* mais à l'intérieur même des cellules absorbantes du polype.

La phase de digestion extra-cellulaire est donc très réduite chez le polype de *Limnocnida tanganyicae* cependant extrêmement vorace. La digestion intra-cellulaire par contre, est beaucoup plus importante. Tout comme chez l'hydre et la méduse, l'étude histologique nous révèle que cette digestion vacuolaire, intra-cellulaire, bien qu'initialement différente, s'achève sous forme d'inclusions sphériques accumulées dans la région basale.

Ce déséquilibre entre les deux processus digestifs pourrait être dû à l'extrême pauvreté du feuillet endodermique en éléments glandulaires colonnaires. Nous avons vu en effet que ceux-ci sont peu abondants et de taille réduite.

Les particules nutritives (muscles, etc.) ingérées par les cellules gastro-musculaires vont subir les processus de digestion intra-cellulaire. Au sein des masses absorbées apparaissent des zones plus chromophiles, protéiniques, riches en RNA (Unna Brachet) (fig. 78 et 79). Ces portions digérées de formes irrégulières se détachent, s'agglomèrent et forment des grosses sphères muriformes de taille variable (fig. 78 et 79). Les stades ultérieurs de la digestion intra-cellulaire sont à partir de ce moment identiques à ceux que nous avons pu observer chez la méduse.

En effet ces grosses sphères se transforment en éléments plus ténus mais présentent les mêmes caractères, bien que plus riches en RNA.

Ces boulettes nutritives peuvent être assimilées immédiatement par les cellules endodermiques, leur reste donnant naissance à des vacuoles excrétrices. Certaines subissent toutefois une évolution différente, des taches de substance chromophile y apparaissent (fig. 78 et 79) formant une calote homogène pauvre en RNA. Le point final de cette évolution étant la séparation de l'inclusion en deux parties : une sphérule protéinique homogène fuchsinophile pauvre en RNA (S.P. fig. 78 et 79) et une sphérule protéinique riche en RNA (S.R. fig. 78 et 79).

Tout comme chez l'hydre et la méduse de *Limnocnida*, le morcellement peut affecter des aspects divers : on peut trouver accolés :

- deux inclusions protéiniques riches en acide ribonucléique ;
- deux inclusions de taille souvent inégale, l'une protéinique fuchsinophile, l'autre protéinique riche en acide ribonucléique ;
- deux inclusions protéiniques pauvres en RNA.

On peut donc distinguer :

- des vacuoles digestives qui ne synthétisent pas de protéine de réserve sous forme de sphérule et qui sont immédiatement assimilées ;
- des vacuoles qui en synthétisent plus ou moins sous la forme d'un sphérule fuchsinophile ;
- des vacuoles qui se transforment totalement en substance de réserve.

Bien que les processus initiaux soient différents, la digestion intra-cellulaire du polype de *Limnocnida* aboutit en dernière analyse à des figures cytologiques identiques à celles observées chez sa méduse, chez l'hydre d'eau douce ou chez d'autres formes présentant une telle digestion.

Les cellules absorbantes élaborent donc au sein de leurs vacuoles des substances de nature protéique qui sont soit immédiatement absorbées soit stockées sous forme d'organites concrets, les sphérules de réserve. Les figures 78 et 79 résument les diverses phases de l'absorption et de la digestion du polype.

Au cours de l'étude de la méduse, nous avons pu mettre en évidence le passage d'inclusions digestives du feuillet endodermique vers le feuillet ectodermique au travers de la mésoglée et ce principalement au niveau des régions caractérisées par une prolifération intense d'éléments interstitiels (zone de bourgeonnement, anneau urticant, gonades).

De telles migrations s'observent également au niveau de la zone bourgeonnante du polype, à des degrés moindres toutefois que chez la méduse (fig. 78).

La diffusion des produits de la digestion du feuillet interne vers le feuillet externe est d'ailleurs favorisée chez le polype par la minceur de la lamelle de soutien mésogléenne.

La richesse particulière des cellules endodermiques de la zone bourgeonnante en inclusions digestives, l'intensité des échanges trophiques entre les deux feuillets du polype semblent ici également liées à une prolifération active des cellules embryonnaires ectodermiques.

Nous aboutissons donc aux mêmes conclusions que pour le feuillet nourricier de la méduse : c'est-à-dire que l'intensité de la prolifération des cellules embryonnaires interstitielles (intervenant dans le bourgeonnement et la formation des nématoblastes) pourrait être conditionnée par la fonction digestive de l'endoderme. Les cellules endodermiques de *Limnocnida* auraient la valeur fonctionnelle d'une glande à sécrétion interne.

D. Région basale.

La base du polype adhère au support par une sole plus ou moins étendue. Le périderme de cette région, particulièrement développé, facilite l'adhésion du polype : il est généralement recouvert de détritus.

1) Ectoderme.

Légèrement moins élevé que celui de la zone bourgeonnante, l'épithélium ectodermique de cette région présente la même constitution. Les cellules épithélio-musculaires présentent des fibres longitudinales logées dans leur partie basale ; plus ou moins allongées, elles sont d'aspect granuleux. Intercalées entre elles, les cellules interstitielles et les nématoblastes sont moins abondants que dans la zone précédente (fig. 80).

2) Endoderme.

L'endoderme présente également un aspect semblable à celui de la zone bourgeonnante. Les cellules absorbantes contiennent des inclusions digestives du même type et de même origine que celles de la région blastogénétique (fig. 80). On distingue épars entre elles les deux types de cellules glandulaires colonnaires.

*E. Vacuoles excrétrices.**Origine et cycle des cellules glandulaires. Nématocystes.**1) Vacuoles excrétrices.*

Tout au long de la paroi endodermique du polype, on distingue des cellules absorbantes contenant des vacuoles excrétrices, généralement accumulées dans la région apicale de la cellule (fig. 76, 78 et 79). Comme chez l'hydre et la méduse de *Limnocnida* ces inclusions sont caractérisées par leur nature chromolipoïdienne. Elles contiennent en outre les débris non digérés (cuticules, pigment, etc.).

La portion terminale des cellules contenant de tels excrétats se pédonculise puis se sépare du reste de la cellule en tombant dans la cavité gastrique où de semblables fragments cellulaires se retrouvent en abondance (fig. 79). L'élimination des déchets s'effectue donc chez le polype par décapitation des masses terminales bourrées d'excrétats. Nous avons vu que l'hydre d'eau douce et la méduse de *Limnocnida* présentaient des phénomènes identiques. Ces excrétats, tout comme les restes des nourritures (KUHL, 1947) seront ensuite reçus par le polype.

2) Origine et cycle des cellules glandulaires colonnaires.

Au niveau de la zone bourgeonnante et basilaire on observe la migration de cellules interstitielles de la zone ectodermique vers l'endoderme au travers de la mésoglée (fig. 78 et 80).

Ces cellules embryonnaires semblent être à l'origine des cellules glandulaires de la colonne. En effet les plus jeunes stades de cellules glandulaires que nous avons pu observer paraissent identifiables (fig. 77 A) aux cellules embryonnaires basales. Mais étant donné le nombre restreint d'éléments glandulaires et la rareté des stades en voie de différenciation, cette hypothèse reste à démontrer.

Nous n'avons pu observer de cellules glandulaires se rechargeant comme cela fut le cas pour les éléments analogues de la méduse. Au contraire, la plupart des cellules se déchargeant ou venant de se décharger présentent des signes d'histolyse (pycnose des noyaux, etc., fig. 77 B). De tels éléments se retrouvent régulièrement dans la cavité gastrique : on en observe également qui sont absorbés et digérés par les cellules digestives avant d'être éliminés sous la forme de vacuoles excrétrices (fig. 71 et 72).

A l'encontre des éléments analogues de l'hydre et de la méduse, il semble donc que les cellules glandulaires du polype tant hypostomiales que colonnaires, ne présentent pas d'activité sécrétatoire cyclique. Ces cellules vieillissent, s'holtolysent et sont soit digérées soit rejetées dans la cavité gastrique.

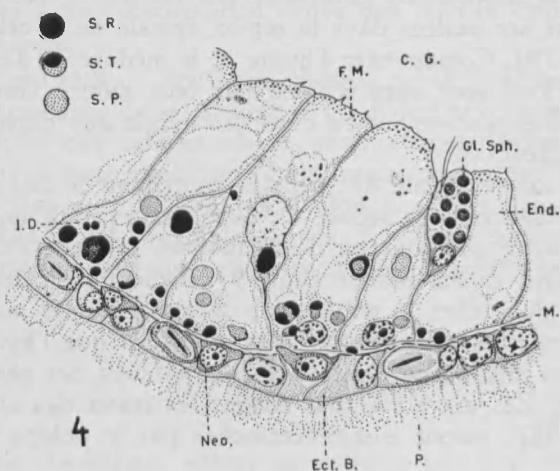


Fig. 80

Portion de la région basilaire d'un polype de *Limnocnida*. On distingue une cellule glandulaire spumeuse en histolyse. — C.G. : cavité gastrique ; Ect.B. : ectoderme basilaire ; End. : endoderme ; F.M. : frange mitochondriale ; Gl.Sph. : cellule glandulaire sphéruleuse ; I.D. : inclusions digestives ; M. : mésogloëe ; P. : péridermes ; S.P. : sphérule digestive protéinique ; S.R. : sphérule digestive riche en acide ribonucléique ; S.T. : sphérule digestive en phase transitoire.

Rappelons ici que les cellules glandulaires colonnaires sont peu abondantes, rabougries et semblent jouer un rôle secondaire dans les processus de digestion du polype, la majorité de ceux-ci s'effectuant à l'intérieur des cellules absorbantes.

3) Nématocystes.

Les méduses et les polypes de *Limnocnida tanganyicae* ne possèdent qu'une seule catégorie de nématocystes : des « eurytèles microbasiques hétérotriches » selon la terminologie établie par R. WEILL en 1934.

Bien que morphologiquement identiques, les nématocystes du polype diffèrent cependant de ceux de la méduse par leur taille plus grande (fig. 81 A, B). DEJDAR (1934) a fait des observations identiques chez *Craspedacusta sowerbii* dont les nématocystes sont du même type. La taille des capsules urticantes de la méduse n'atteint chez cette forme que la moitié de celles du polype.

Les nématocystes des polypes et des méduses de *Limnocnida* présentent d'assez grandes variations de taille d'un individu à l'autre.

Le tableau ci-dessous nous indique la taille extrême qui peut atteindre ces organites (50 comptages par série).

	Polype		Méduse	
	L	1	L	1
Capsule au repos	8,0 à 10,0 μ	2,8 à 3,4 μ	6,8 à 7,4 μ	2,5 à 2,7 μ
Capsule dévaginée	8,0 à 9,5 μ	2,5 à 3,4 μ	6,8 à 7,4 μ	2,5 à 2,7 μ

Nous voyons donc que la taille des nématocystes non déchargés et déchargés oscille autour des mêmes valeurs. Chez *Craspedacusta*, DEJDAR (1934) signale que les vésicules au repos sont plus grandes que celles évaginées. WILL et SCHULZE ont fait des observations identiques chez diverses formes d'hydres. Toutefois, WEILL (1934) résumant ses propres observations et celles des auteurs précédents, conclut qu'« il n'y a aucune relation définie ni constante entre la décharge du nématocyste et les variations de son volume ».

On observe aucune différence appréciable entre les nématocystes des différentes espèces de *Limnocnida*.

a) Nématocystes au repos.

La vésicule urticante présente au repos une forme cylindrique. L'extrémité basale plus arrondie est la plus large, la région apicale plus effilée est légèrement asymétrique par rapport à l'ensemble de la capsule. C'est au niveau de l'extrémité apicale que se trouve l'opercule. En coupes transversales, les nématocystes de *Limnocnida* présentent un contour circulaire.

La paroi de la vésicule, réfringente et lisse (fig. 81) semble constituée de trois couches distinctes dont la médiane paraît la plus développée, l'externe et l'interne étant plus difficilement

discernables. L'opercule ne se distingue de la paroi capsulaire que par sa moindre épaisseur et sa réfringence plus grande.

Le tube nématocytaire est constitué du corps axial et du tube terminal ; sous l'opercule la paroi du corps axial se prolonge

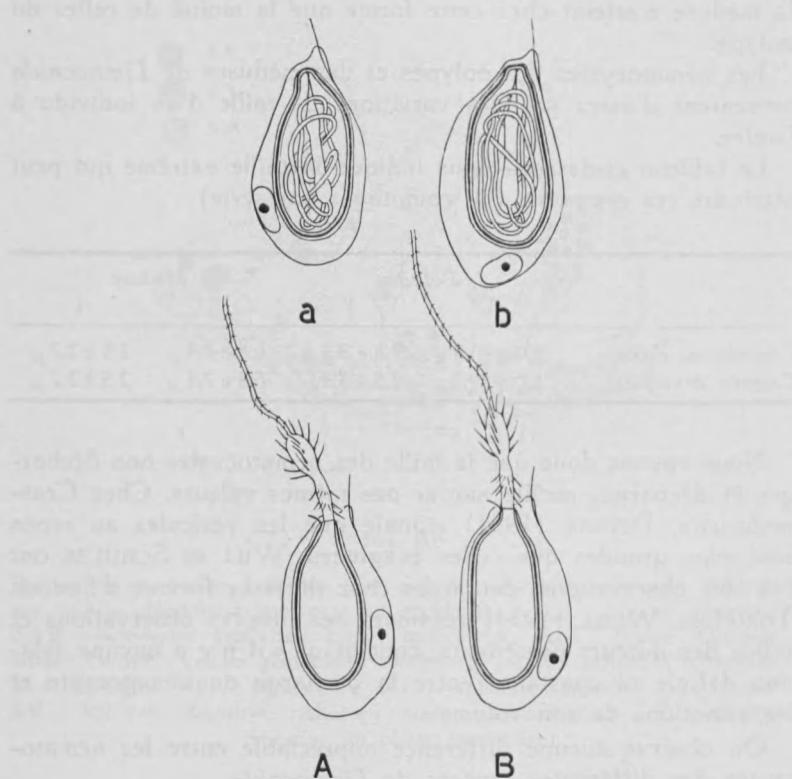


Fig. 81

Nématocystes de *Limnocnida tanganyicae* (eurytèles microbasiques hétérotriches). — a, A : forme méduse ; b, B : forme polype ; a et b : capsules au repos ; A et B : capsules dévaginées.

directement par celle de la vésicule. Elle est cependant plus mince et homogène ; il est impossible de déterminer laquelle des couches capsulaires se prolonge par la paroi du tube nématocytaire.

Le corps axial légèrement oblique est cylindrique, épais et dans certains cas rejeté latéralement. Il occupe environ les trois

quarts de la hauteur de la capsule. La partie apicale du corps axial d'aspect conique, forme un stylet pointu qui atteint le niveau de l'opercule. La région médiane, concave, se termine par une partie plus dilatée dont est issu le tube terminal. Celui-ci est enroulé dans la capsule en circonvolutions longitudinales assez lâches, généralement au nombre de quatre ou de cinq et qui prennent parfois l'aspect d'un 8. La paroi du corps axial se continue directement par celle du tube terminal dont on ne peut la différencier.

Le contenu capsulaire, réfringent et homogène, remplit toute la capsule urticante. BOISSEAU (1952) en a démontré la nature protéique. PHILLIPS (1956) étudiant les nématocystes de *Metridium* conclut à la présence de mucoprotéine et d'hydroxy-indols dans la substance injectée à la proie lors de la décharge nématocytaire.

b) Nématocystes dévaginés.

Les nématocystes dévaginés ont été étudiés au microscope optique et au microscope électronique. Cette dernière méthode s'est révélée extrêmement fructueuse pour l'étude des capsules urticantes notamment chez l'hydre d'eau douce (ISSIDORIDES, MARIELTA, BEANS, SEDAN et EVANS, 1952; ROBSON, 1953; SEMAL, 1954) et chez *Corynactis* (ROBSON, 1953).

Des préparations observables au microscope électronique ont été obtenues en déposant des tentacules de la méduse de *Limnocnida* particulièrement riches en nématocystes dévaginés sur une grille porte-objet (modèle standard à 200 trous) recouverte d'un film de colodion. Cette grille est ensuite partiellement séchée à la chaleur d'une ampoule et observée au microscope.

Certaines préparations ont été ombrées au palladium, d'autres ont été observées sous forme de réplique au carbone (méthode de BRADLEY, 1954, modifiée).

La taille et la forme des vésicules urticantes sont identiques à celles des vésicules au repos. La paroi de la capsule, vidée de son contenu, est toujours constituée de trois couches, l'intérieure pouvant être plus ou moins contractée et frippée suivant les organites examinés.

Le pôle apical de la capsule ourlé d'un étroit rebord se prolonge par la hampe dévaginée. Attaché par sa base au rebord de la capsule, on distingue l'opercule (fig. 81).

La hampe de ces nématocystes est dilatée à son sommet ; elle est d'une taille légèrement inférieure (6μ) à celle de la vésicule

au repos. On peut distinguer deux parties dans la hampe des nématocystes de *Limnocnida*: un segment basilaire cylindrique présentant trois spires transversales d'épines orientées vers la capsule et toutes d'égale grandeur et une partie apicale renflée, armée de trois hélices longitudinales d'épines de tailles inégales, les plus développées se localisent dans la portion basale de la dilatation (fig. 81 et 82). Les deux parties de la hampe sont

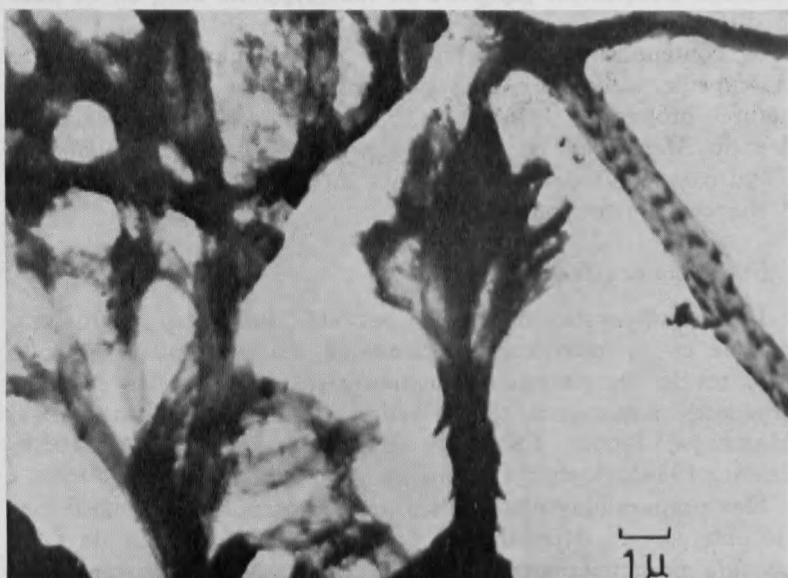


Fig. 82

Photographie électronique de nématocystes de *Limnocnida tanganyicae* (forme méduse). 6.500 x. On remarque la disposition en spirales dextres des épines.

approximativement de longueur égale. Les épines de la région dilatée diminuent de taille et d'épaisseur de la base au sommet, elles sont au nombre de quatre ou cinq par spire et insérées obliquement vers le sommet (fig. 81 et 82). Les épines les plus basilaires sont cependant dans certains cas perpendiculaires à la paroi de la hampe. Les épines couvrant la portion dilatée de la hampe sont lancéolées et légèrement décourantes.

Le tube terminal est court; dans les exemplaires les mieux conservés, il atteint 60 μ . Isodiamétrique, il est couvert d'épines (fig. 81, 82 et 83), implantées en spires hélicoïdales dextres.

Les images électroniques d'eurytèles de *Limnocnida* montrent que ces séries hélicoïdales d'épines sont au nombre de trois. On retrouve le même nombre de spires au niveau des fila-



Fig. 83

Photographie électronique de réplique de filaments nématocytaires de *Limnocnida* (forme méduse). Méthode de Bradley modifiée. 10.000 x. — On remarque la forme et la disposition des épines et la présence de granulations tout au long des filaments.

ments d'eurytèles de *Pelagia* (fig. 84). Ces nématocystes étant d'une taille beaucoup plus élevée que ceux de *Limnocnida*, l'observation électronique en est plus aisée.

Rappelons que WEILL (1934) avait émis l'hypothèse que les spires hélicoïdales seraient toujours au nombre de trois. Hypothèse confirmée par les travaux de SEMAL (1954) sur les Holotriches de l'hydre d'eau douce.

Les épines couvrant le tube terminal apparaissent au microscope électronique sous l'aspect d'aiguillons de ronce (fig. 83 et 84).

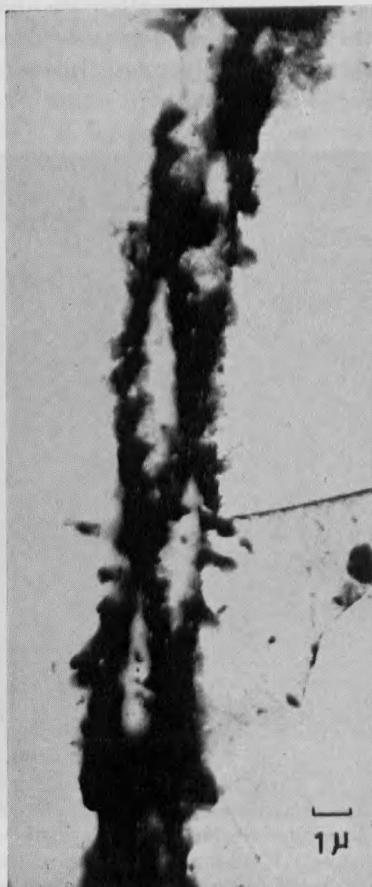


Fig. 84

Photographie électronique d'un fragment de filament de nématocyste de *Pelagia noctiluca*. (Eurytèle microbasique hétérotroche).
Ombrées au Palladium. (5.000 x).

Des photos électroniques de réplique de filament montrent que la surface de ce dernier n'est pas lisse mais régulièrement granuleuse (fig. 83). Ces granulations correspondent peut-être aux bandelettes qui existent d'après WILL (1914) et WEILL (1934) tout au long des filaments nématocytaires.

Les nématocystes de *Limnocnida* sont donc du même type que ceux de *Craspedacusta* et de *Gonionemus*; certaines particularités morphologiques les différencient cependant, notamment :

- 1) l'orientation et le nombre des épines de la portion dilatée de la hampe, les épines étant orientées obliquement vers le sommet et peu nombreuses chez *Limnocnida*, beaucoup plus abondantes et perpendiculaires à la paroi chez *Craspedacusta* et *Gonionemus*;
- 2) la région basilaire cylindrique de la hampe, glabre chez *Craspedacusta* est pourvue d'épines chez *Limnocnida* et *Gonionemus*;
- 3) de plus, la taille des capsules de *Limnocnida* est moins élevée que celle des éléments analogues de *Craspedacusta* (16 à 19 μ , DEJDAR, 1934) et de *Gonionemus* (9 à 17 μ , JOSEPH, 1925).

c) Cnidocyte.

De taille et de forme variables les cnidocytes entourent les nématocystes d'une mince pellicule de plasma, leur noyau granuleux, basophile est repoussé vers la base de la cellule qui se continue par le cnidopode (fig. 71 et 72).

Le cnidocyte présente une expansion apicale, le cnidocil. Celui-ci est constitué d'une mince soie, allongée et réfringente (fig. 81). Issu du cytoplasme cnidocytaire, le cnidocil est implanté dans la région supérieure latérale de la cellule à l'intérieur d'une cheminée tubulaire qui perce le cytoplasme périphérique des boutons urticants de la méduse et du polype ainsi que le périderme recouvrant ce dernier.

La partie inférieure du nématocyste se différencie en un pédoncule, le cnidopode, qui s'étend depuis le corps cellulaire jusqu'à la base de l'épithélium, contenant le nématocyte. Cette formation de taille variable suivant le niveau occupé par la vésicule est beaucoup plus développée dans les nématocytes du polype de *Limnocnida* que dans ceux de la méduse où ils sont presque inexistants. Ces expansions basilaires sont de nature fibrillaire (fig. 71 et 72). Rappelons que leur fonction est inconnue. WEILL (1934) a résumé les différentes hypothèses émises à leur sujet. HADJI (1909) a attiré l'attention sur la nature élastique du cnidopode. En effet, quel que soit le degré d'extension ou de contraction du tissu environnant la base du cnidopode ne se détache pas et le nématocyte reste en contact avec la périphérie. La figure 72 illustre un tel fait chez le polype de *Limnocnida*. On observe en effet des boutons urticants évaginés et au repos.

Dans les deux cas les cnidopodes restent en contact avec la mésoglée et le cnidocil fait saillie à l'extérieur. Des tests à l'orcéine et à la fuchsine-résorcine donnent des résultats positifs tant au niveau du cnidopode que de la membrane de la vésicule nématocystaire et semblent donc indiquer que ces formations contiendraient de l'élastine.

On pourrait imaginer que le cnidopode intervient par son élasticité dans l'extension et la rétractation des boutons urticants du polype. Chez les méduses de *Limnocoidea* où les papilles urticantes toujours saillantes sont supportées par des tentacules contractiles ces éléments font défaut. De toute façon, c'est par l'intermédiaire du cnidopode que le nématocyte entre en connexion avec les cellules avoisinantes ; rappelons ici que nous avons pu observer chez le polype des fibres nerveuses se croisant avec des expansions cnidopodiales sans que nous ayons toutefois pu découvrir de connections entre ces terminaisons cellulaires.

d) *Nature de la capsule nématocytaire.*

La nature de la capsule nématocytaire a fait l'objet de nombreux travaux. Signalons notamment SCHNEIDER (1902) qui observe que la paroi externe des capsules de *Physophora* se colore par la méthode de « Weigert » et par l'orcéine et en déduit la nature élastique de la capsule.

Les capsules nématocytaires de *Limnocoidea* se colorent également par ces méthodes. Elles se teintent en pourpre violet par la coloration de Gabe et réagissent positivement à la technique de Hotchkiss Mac Manus.

De nombreuses expériences de digestion enzymatique ne semblent toutefois pas confirmer la nature élastique des parois nématocytaires. On sait en effet que l'élastine est digérée par la pepsine et la trypsine. Or, dès 1909, GLASE et SPARROW observent que la digestion peptidique ne dissout pas les capsules nématocytaires de cnidaires. EWALD (1915) a pu montrer que la paroi capsulaire des sténotèles d'hydre résiste à la digestion trypsique. Ces données sont confirmées par les résultats de YUNAGITA et WADA (1954). WEILL (1934) observe que si la pepsine digère les stylets le filament terminal et la hampe des nématocystes d'hydre et de *Tealia*, elle n'altère toutefois pas la paroi capsulaire. Se basant sur des arguments d'ordre chimique, BROWNE (1950) et YUNAGITA et WADA (1954) suggèrent la nature kératinique du nématocyste.

HAMON (1956) démontre la présence de mucoprotéines au niveau des vésicules nématocytaires.

Mentionnons pour terminer les travaux de PHILLIPS (1956) qui étudiant par chromatographie la composition en acides aminés des capsules dévaginées de *Metridium* détermine la présence de 18 acides aminés (¹⁵) ainsi que l'existence d'une hexosamine et d'un acide uronique en proportion équimolaire, ce qui semble indiquer la présence d'acide chondroitin sulfurique.

Les résultats de cette analyse chromatographique ne concordent pas non plus avec l'hypothèse de la nature élastique des parois capsulaires puisque l'analyse de fragments d'élastine de vertébrés révèle que cette substance ne contient ni cystéine ni tryptophane (NEURATH et BAILEY, 1953). Rappelons également que la kératine est dépourvue de cystéine, ce qui semble également infirmer l'hypothèse de BROWNE (1950) et YUNAGITA et WADA (1954). La nature chimique des capsules nématocytaires nous est donc encore inconnue à l'heure actuelle ; l'étude de leur composition en acides aminés nous donne cependant déjà de précieuses précisions.

En ce qui concerne le mécanisme de décharge, nous nous ralierons à l'opinion de WEILL (1934) selon laquelle celle-ci s'effectue par dévagination. De nombreux auteurs ont depuis repris l'étude de cette question, la majorité se rangeant à l'hypothèse de l'auteur français. Nous n'aborderons pas ici non plus l'étude du développement nématocytaire ; ce problème fort complexe a fait l'objet de nombreuses études (voir notamment WEILL, 1934).

Pour ce qui est du sort des nématocystes après la décharge, la plupart des auteurs signalent qu'ils disparaissent soit par histolyse, soit par arrachement.

III. BOURGEONNEMENT

Les polypes de *Limnocnida* présentent des phénomènes de blastogénèse intense. Quatre types de bourgeons peuvent se former :

- 1) des bourgeons d'accroissement réalisant de petites colonies ;
- 2) des bourgeons médusaires engendant la phase sexuée ;
- 3) des bourgeons de propagation asexuelle ou frustule ;

(15) Cystéine, acide aspartique, acide glutamique, sérine, glycine, histidine, lysine, arginine, thréonine, alanine, tyrosine, proline, valine, méthionine, phénylalanine, leucine, isoleucine, tryptophane.

4) des bourgeons résistants, capables de supporter des conditions de milieu défavorables à l'espèce.

Les trois premiers types de bourgeons s'édifient au niveau de la zone bourgeonnante du polype caractérisée comme nous venons de le voir par la structure particulière du feuillet ectodermique et l'abondance des inclusions digestives au sein des cellules absorbantes endodermiques.

Les bourgeons résistants se forment davantage par fragmentation d'un ou de plusieurs individus de la colonie que par bourgeonnement proprement dit. Les stades initiaux du bourgeonnement d'accroissement et de propagation sont identiques à ceux du bourgeonnement médusaire ; ils s'en distinguent comme nous le verrons par la dédifférenciation en éléments embryonnaires des cellules ectodermiques et endodermiques participant à l'élaboration de la méduse.

Ces différentes formes de bourgeonnement sont très intenses ; il est exceptionnel d'observer des colonies de trois ou de plus de trois individus qui ne présentent soit un bourgeon d'accroissement, soit une frustule ou un bourgeon médusaire parfois même les différents types de bourgeons à la fois.

Les modalités des phénomènes de bourgeonnement polypodiaux sont identiques quelle que soit l'espèce de *Limnocnida* envisagée, aussi ne les décrirons nous que pour une seule espèce *Limnocnida tanganicae* GUNTHER.

A. Bourgeons d'accroissement.

Chaque polype de *Limnocnida* peut bourgeonner de nouveaux individus sous forme de hernies latérales.

Les blastozoïdes ne se séparent pas de leur souche et forment des colonies de 2 à 7 individus dont les cavités gastriques confluent (fig. 85 et 87).

On n'observe en général qu'un seul bourgeon polypodial à la fois. Les premiers stades du bourgeonnement d'accroissement se manifestent sous la forme d'une petite hernie de la zone bourgeonnante du polype, hernie constituée des deux feuillets ectodermique et endodermique. De pareils stades se distinguent aisément sur des individus *in toto* grâce à l'aspect granuleux de la hernie dû à l'abondance des inclusions digestives de l'endoderme (fig. 85 et 87).

Cette hernie blastogénétique, enrobée dans le périderme matriel (fig. 86) s'allonge, prend la forme d'un cylindre creux

dont l'extrémité distale est en forme de dôme, la région basale par contre s'ouvre dans la cavité gastrique du polype souche (fig. 86).

La figure 86 nous montre les détails histologiques d'un tel bourgeon en voie de développement. L'ectoderme et l'endoderme de la hernie présentent la structure propre à la zone bourgeonnante décrite lors de l'étude du polype. On peut distinguer la

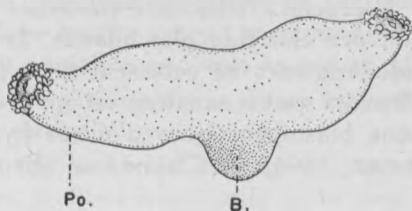


Fig. 85

Colonie comprenant deux individus et présentant au centre un bourgeon d'accroissement. — B. : bourgeon d'accroissement ; Po. : polype.

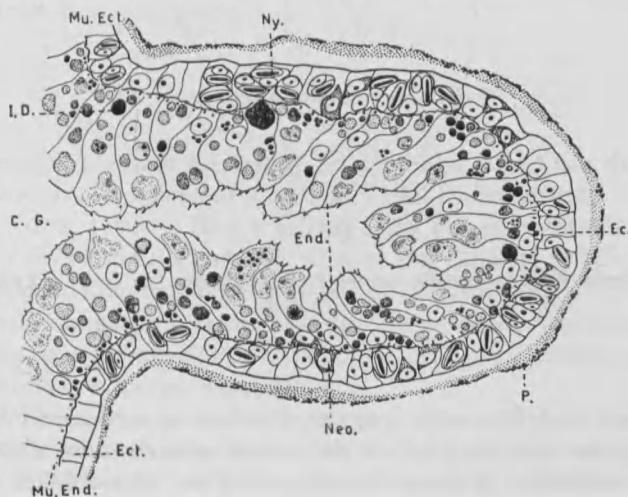


Fig. 86

Coupe longitudinale d'un bourgeon d'accroissement. — C.G. : cavité gastrique ; Ec. : ectoderme de la zone bourgeonnante ; Ect. : ectoderme du polype ; End. : endoderme ; I.D. : inclusion digestive ; Mu.Ect. : muscle ectodermique ; Mu.End. : muscle endodermique ; Neo. : néoblastes ; Ny. : nématocyste ; P. : périderm.

présence d'éléments embryonnaires dans l'ectoderme et dans l'endoderme blastogénétique, le passage d'inclusions digestives de l'endoderme vers l'ectoderme au travers de la mésoglée ainsi que le périderme enveloppant le bourgeon.

Nous voyons également que la croissance du bourgeon est l'apanage presque exclusif des cellules ectodermiques et endodermiques de la zone bourgeonnante. Les cellules interstitielles relativement peu nombreuses ne participent que partiellement à l'édification du bourgeon ; elles interviendront ultérieurement dans la formation des éléments glandulaires. Les cellules ectodermiques et endodermiques ne subissent donc pas de dédifférenciation en éléments embryonnaires tel qu'il en apparaît au niveau des régions blastogénétiques d'autres hydroïdes comme *Sertularia* (SEELIGER, 1894) et *Cladonema* (BRIEN, 1942).

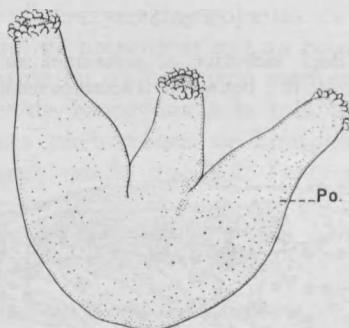


Fig. 87

Colonie de *Limnocnida tanganyicae* composée de trois individus.
Po. : polype.

Il faut toutefois noter que ces éléments appartiennent initialement à une zone spécialisée du polype et présentent déjà différents caractères d'éléments embryonnaires (basophilie, densité du cytoplasme).

Les jeunes bourgeons croissent perpendiculairement à la paroi du polype (fig. 85 et 86). Lorsque le blastozoïde atteint sa taille maximale proche de celle du polype génératrice, la bouche se perce au niveau de la région distale, future région hypostomiale où les nématoblastes s'organisent en boutons urticants.

Les cellules glandulaires hypostomiales se différencient ensuite à partir d'éléments embryonnaires ectodermiques et forment un anneau sous-jacent à la cavité buccale.

Le nouveau polype ainsi constitué ne se détache pas du polype souche, il présente les différenciations caractéristiques en une zone hypostomiale apicale, une zone intermédiaire à ectoderme mince et endoderme dépourvu d'inclusions et une zone bourgeonnante caractérisée par l'épaisseur, la basophilie de l'ectoderme et la richesse en inclusions digestives de l'endoderme. La région basilaire du polype souche s'étend proportionnellement à la taille de la colonie et constitue une sole commune (fig. 85-87).

Les zones blastogénétiques des divers individus de la colonie confluent l'une dans l'autre (fig. 86).

La croissance de la hernie blastogénétique se fait donc aux dépens des deux feuillets constitutifs de la zone blastogénétique du polype. Le bourgeonnement d'accroissement apparaît comme étant un des aspects sinon l'expression même de la croissance du polype. Celui-ci s'édifie en effet à partir d'une larve planula ou d'une frustule dont la taille est du même ordre de grandeur que le polype même. La croissance du polype est centrifuge au niveau de la zone bourgeonnante.

B. Bourgeonnement médusaire.

Le bourgeonnement médusaire polypodial a étudié par de nombreux auteurs, notamment GOETTE (1907), BOULENGER (1911, 1912), KUHN (1910), BRIEN (1942) chez divers Hydroïdes. Par PAYNE (1924) chez *Craspedacusta* et par JOSEPH (1925) chez *Gonianemus*, Limnoméduses proches de *Limnocnida*.

Le bourgeonnement médusaire du polype de *Limnocnida* s'effectue suivant les mêmes processus que ceux décrits chez la méduse (première partie, Chapitre V).

Les divers stades de la blastogénèse polypodiale sont toutefois d'une taille plus élevée. Cette dissemblance est due principalement à la différence de taille existant entre les éléments cellulaires du polype et de la méduse. La jeune méduse venant de se libérer du polype mesure environ 0,60 mm. Celle issue du bourgeonnement manubrial 0,45 mm.

De plus les jeunes méduses se libèrent des polypes à un stade de développement plus avancé que celles provenant du bourgeonnement médusaire. Leur manubrium est en effet pourvu

d'éléments glandulaires (cellules sphéruleuses et spumeuses orales) dont les blastozoïdes manubriaux sont, on se le rappelle, dépourvus.

Le bourgeonnement médusaire s'effectue au niveau de la zone bourgeonnante du polype. La position du bourgeon est donc toujours latérale. Toutefois, dans certains cas, la partie antérieure du polype peut se réduire et le bourgeon accueille ainsi secondairement une position terminale.

Tout comme dans le bourgeonnement d'accroissement, les deux feuillets ectodermique et endodermique, participent à la formation du bourgeon médusaire.

Ceux-ci apparaissent généralement sur des colonies de trois à quatre polypes.

Les figures 88 et 99 représentent les diverses phases de développement du bourgeon médusaire.

La figure 88 nous montre une colonie composée de quatre individus. Le plus puissant d'entre eux présente un léger épaississement latéral indiquant la naissance d'un bourgeon.

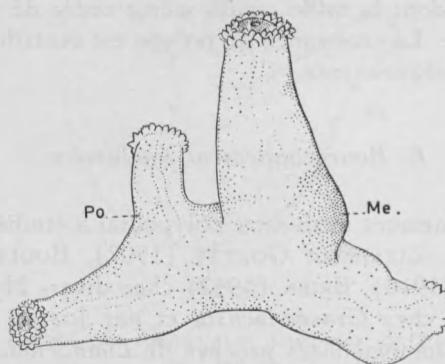


Fig. 88

Colonne de quatre polypes dont le plus puissant au centre, présente une hernie, première indication du bourgeon médusaire. — Me.: bourgeon médusaire ; Po.: polype.

Le bourgeon médusaire paraît identique au début de sa formation au bourgeon d'accroissement ou de propagation. Il prend origine sous la forme d'une boursouflure de la paroi qui se transforme en une hernie didermique revêtue du périderme du polype.

L'examen histologique de cette hernie nous révèle cependant l'existence de différences profondes entre les stades initiaux du

bourgeonnement médusaire et ceux des deux autres types de bourgeons.

En effet, les cellules intervenant dans l'édification du bourgeon médusaire subissent des modifications structurales importantes les ramenant à l'état de cellules embryonnaires. De tels processus ont déjà été signalés dans le bourgeonnement de *Sertularia* (SEELIGER, 1894), *Cladonema* (BRIEN, 1942) et dans le bourgeonnement manubrial de la méduse de *Limnocnida* (BOUIL-LON, 1954).

a) *L'ectoderme blastogénétique.*

Les cellules ectodermiques de la zone bourgeonnante intervenant dans la formation du bourgeon se dédifférencient en cellules ectoblastiques (fig. 89 et 90). Le cytoplasme de ces cellules devient plus homogène et plus basophile. Leur noyau se colore davantage. On distingue, intercalées à la base des cellules

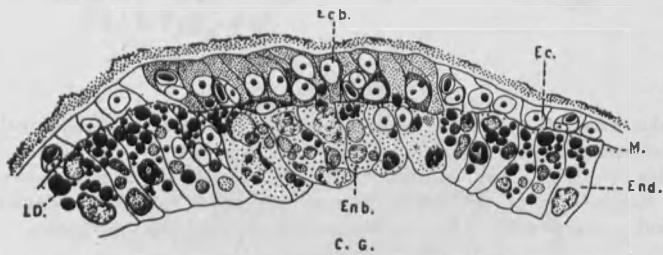


Fig. 89

Coupe longitudinale d'une telle hernie blastogénétique. On remarque la dédifférenciation des cellules ectodermiques et endodermiques en éléments embryonnaires. — C.G.: cavité gastrique; Ec.: ectoderme de la zone bourgeonnante; Ecb.: cellules dédifférenciées ectoblastiques; Enb.: endoblastes; End.: endoderme; I.D.: inclusions digestives; M.: mésoglée.

ectoblastiques, d'assez nombreuses cellules interstitielles et quelques nématoblastes ; ces derniers éléments sont peu abondants et s'éliminent petit à petit de la région blastogénétique (fig. 89 et 90). La région ectoblastique est bourrée d'inclusions digestives originaires du feuillet nourricier ; on observe les diverses phases de migration de ces organites du feuillet interne vers l'ectoderme au travers de la mésoglée. Inversément, on distingue des cellules interstitielles migrant vers l'endoderme.

b) *L'endoderme blastogénétique.*

Les cellules endodermiques intervenant dans l'édification du bourgeon médusaire subissent également des modifications les transformant en cellules embryonnaires endoblastiques.

Le cytoplasme de ces cellules s'épure petit à petit des inclusions digestives et devient plus dense et plus basophile. Leur noyau se colore plus intensément. Les figures 89 et 90 illustrent

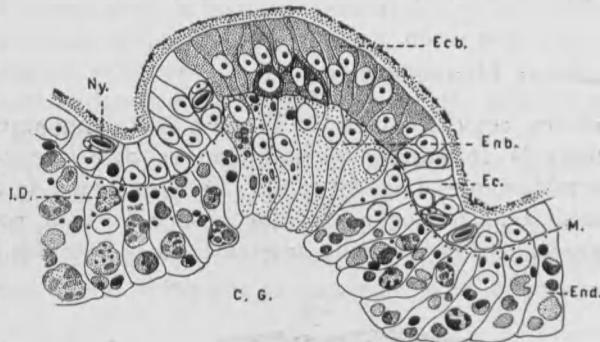


Fig. 90

Stade plus avancé, la dédifférenciation est plus marquée, les futures cellules endoblastiques se sont épurées de leurs inclusions et deviennent plus basophiles. — C.G. : cavité gastrique ; Ec. : ectoderme de la zone bourgeonnante ; Ecb. : cellules dédifférencierées ectoblastiques ; Enb. : endoblastes ; End. : endoderme ; I.D. : inclusions digestives ; M. : mésoglée ; Ny. : nématocystes.

de telles transformations et nous montrent que tout comme pour le bourgeonnement manubrial, les seules cellules ectodermiques et endodermiques de la zone apicale de l'hernie subissent des modifications les ramenant à l'état embryonnaire ; les parois latérales gardent la structure propre au tissu de la zone bourgeonnante.

* * *

L'ectoderme apical de la hernie blastogénétique devient pluristratifié, donne naissance au nodule médusaire qui se creuse d'une cavité, la cavité sous-ombrelleaire (fig. 91 et 92).

La figure 92 nous montre les détails histologiques d'un tel stade ; nous voyons que hormis la taille, il est identique au stade analogue d'un bourgeon manubrial.

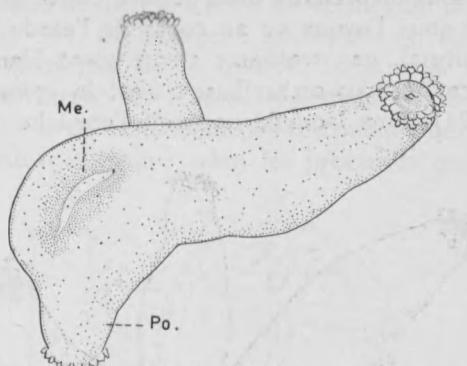


Fig. 91

Colonne de trois polypes, présentant un bourgeon médusaire aux premiers stades de son développement. Le nodule médusaire est constitué et se creuse d'une cavité, la future cavité sous-ombrelleaire. — M. : méduse ; Po. : polype.

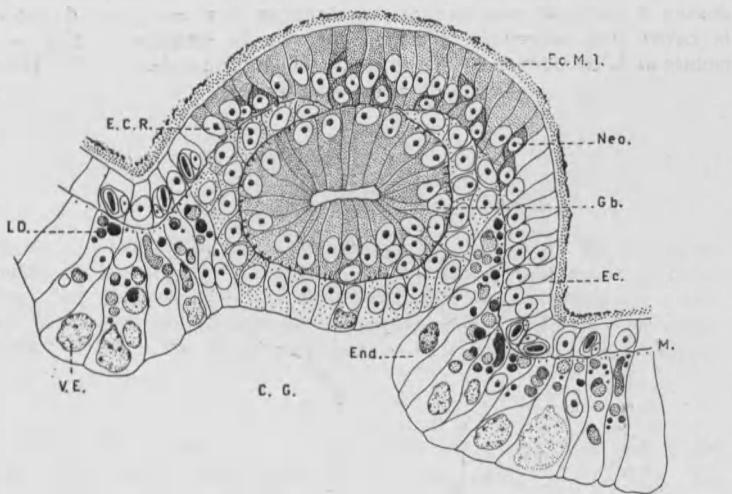


Fig. 92

Coupe longitudinale au travers de la région bourgeonnante de la colonie de la colonie figuré ci-dessus. — C.G. : cavité gastrique ; Ec. : ectoderme ; Ec.M.T. : ectoblastes du massif tentaculaire ; E.C.R. : ébauche des canaux radiaires ; End. : endoderme ; Gb. : nodule médusaire ; I.D. : inclusions digestives ; M. : mésoglée ; Neo. : néoblastes ; V.E. : vacuoles excrétrices.

La cavité sous-ombrelleaire ainsi formée coiffe la cavité gastrique ; comme nous l'avons vu au cours de l'étude du bourgeonnement manubrial, une troisième cavité vient bientôt se superposer à la cavité sous-ombrelleaire : c'est la cavité tentaculaire (fig. 93 et 94) dans laquelle apparaît l'ébauche des tentacules

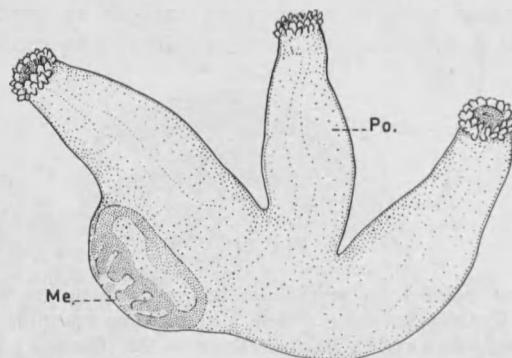


Fig. 93

Colonne de trois polypes de *Limnocnida tanganyicae*. Bourgeonnement médusaire à un stade plus avancé, on distingue déjà au centre du bourgeon la cavité sous-ombrelleaire coiffant l'ébauche du manubrium. Elle est surmontée de la cavité tentaculaire où se forment les tentacules. — Me. : bourse médusaire ; Po. : polype.

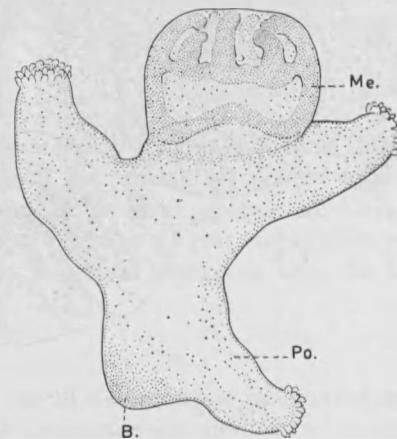


Fig. 94

Stade légèrement plus âgé, outre le bourse médusaire la colonie présente un bourse d'accroissement. — Me. : Bourse médusaire ; Po. : polype ; B. : bourses.

et dont le plafond se différencie en un épithélium mince et lâche, la tunique (fig. 94). Le bourgeon médusaire est toujours revêtu par le mince périderme de la colonie. Lorsque la tunique et le périderme se déchirent, les tentacules peuvent s'étaler et grandir. D'autre part, la cavité sous-ombrelleaire communique avec l'extérieur et la méduse s'achève selon les processus connus.

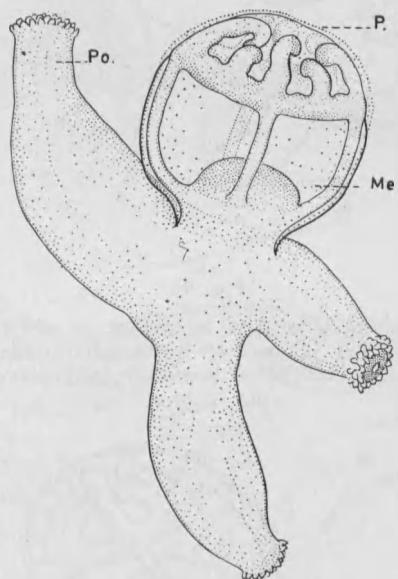


Fig. 95

Méduse de *Limnocnida tanganyicae* achevant sa formation. Le pédoncule rattachant le bourgeon au polype se pince de plus en plus pour finir par se rompre (fig. 95 à 97). La méduse est ainsi libérée du polype dont elle ne se détache toutefois pas de suite. Pendant un certain temps, au cours duquel elle achève son développement, la méduse reste en effet attachée à la colonie par un manchon de périderme (fig. 97 et 99).

De légères particularités histologiques diffèrent à ce stade les bourgeons polypodiaux et médusaires notamment au niveau de l'ectoderme latéral de la hernie blastogénétique qui est plus

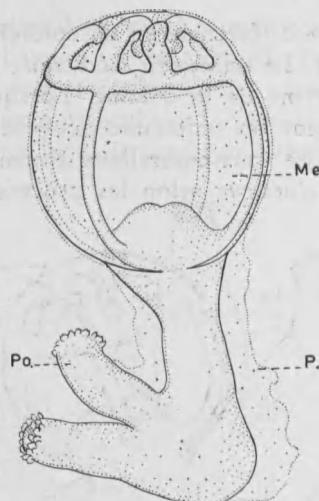


Fig. 96

Le pédoncule rattachant la méduse au polype se rétrécit fortement, préparant sa libération. Les polypes et le bourgeon médusaire sont encore entourés du périderme. — Me.: bourgeon médusaire; P.: périderme; Po.: polype.

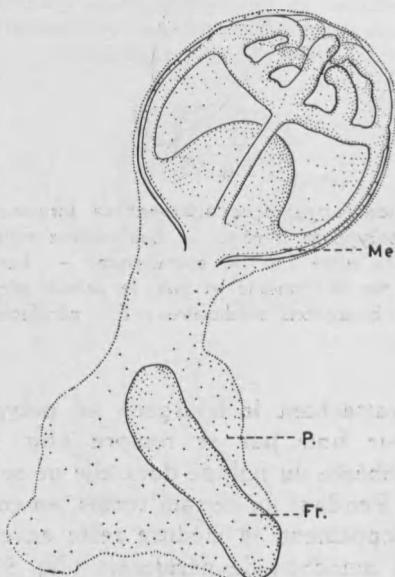


Fig. 97

Méduse détachée de la colonie mais restant attachée à ce dernier par le périderme. La colonie fortement réduite s'est transformée en frustule. — Fr.: frustule; Me.: bourgeon médusaire; P.: périderme; Po.: polype.

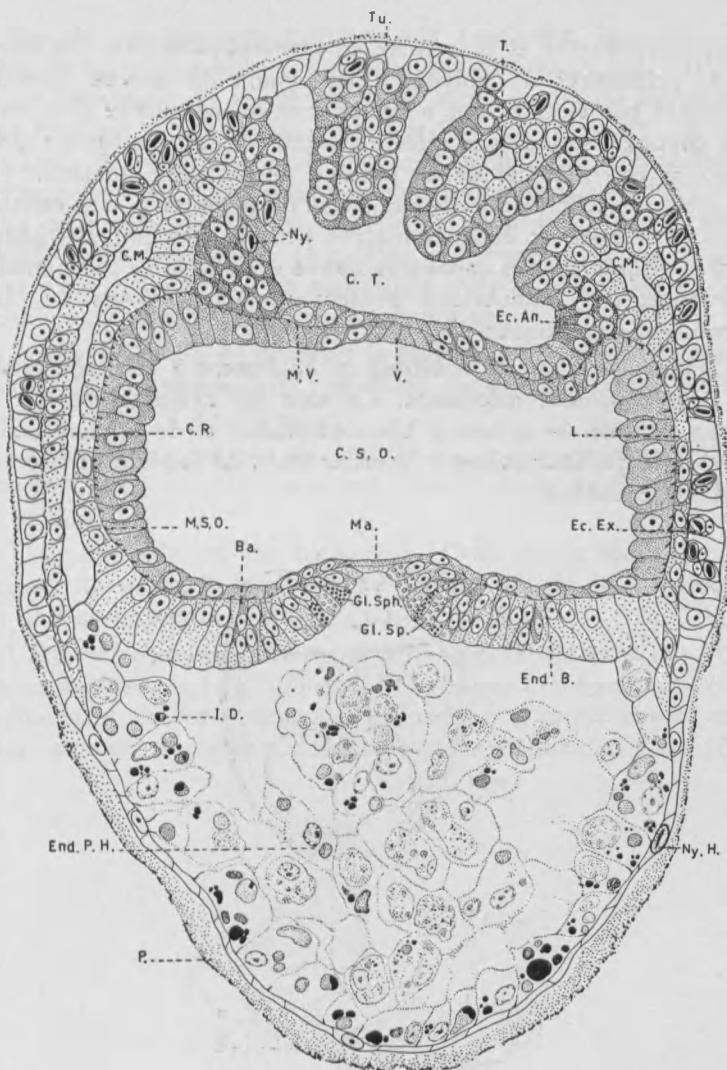


Fig. 98

Coupe longitudinale de la jeune méduse représentée par la figure 97. Remarquer la structure particulière de l'endoderme du plafond de la cavité gastrique, la présence des éléments glandulaires sphéruleux et spumeux dans la région orale du manubrium ainsi que le périderme entourant encore la jeune méduse. — Ba.: cellules basophiles basales du manubrium du bourgeon; C.R.: canal radiaire; C.M.: canal marginal; C.S.O.: cavité sous-ombrelleaire; C.T.: cavité tentaculaire; Ec.An.: ectoblaste de l'anneau urticant; Ec.Ex.: futur ectoderme de l'exombrille; End.B.: endoderme manubrial; End.P.H.: endoderme du polype en histolyse; Gl.Sp.: cellule glandulaire spumeuse; Gl.Sph.: cellule glandulaire sphéruleuse; I.D.: inclusions digestives; L.: lame cathamnale; Ma.: manubrium; M.S.O.: muscles sous-ombrelleaires; M.V.: muscles velaires; Ny.: nématoxyte; Ny.H.: nématoxyte en histolyse; P.: périderme; T.: tentacule; Tu.: tunique; V.: velum.

épais, polystratifié et plus riche en nématocystes chez les bourgeons originaires du polype. Cette région du polype donnera naissance par morphalaxis à l'ectoderme exombrellaire (fig. 98). Des coupes histologiques effectuées dans de tels bourgeons nous montrent que l'épithélium du plafond de la cavité stomacale est constitué de cellules non différencierées du pédoncule. Ces cellules vont s'histolyser et être remplacées petit à petit par des endoblastes originaires des canaux radiaires et de la lame cathamnale. Les bourgeons manubriaux présentent, nous l'avons vu, des phénomènes identiques (fig. 98).

L'anneau urticant se constitue ici également à un stade tardif du développement médusaire. Ce sont les nématocystes de la région latérale de la hernie blastogénétique et de la zone bourgeonnante qui fournissent le premier stock de capsules urticantes à la jeune méduse.

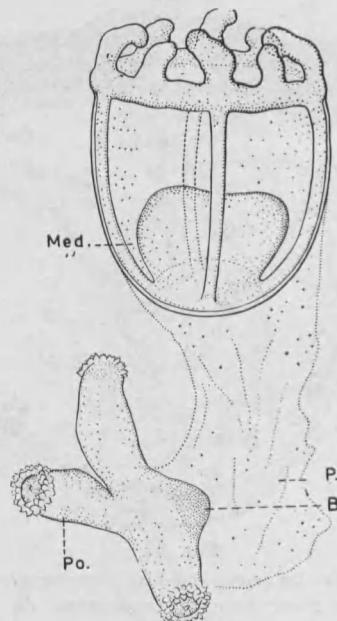


Fig. 99

Méduse presque totalement libérée, mais adhérente encore à la colonie par une mince bride de périderme. La colonie d'abord réduite s'est accrue à nouveau et est constituée de trois individus adultes et d'un bourgeon d'accroissement. — B. : bourgeon d'accroissement ; Med. : méduse ; P. : périderme ; Po. : polype.

Par des contractions rythmées de l'ombrelle, la méduse se détache définitivement, à la fois de son enveloppe péridermique et de l'ensemble de la colonie, et se met à nager en pleine eau. Les méduses ainsi libérées, de taille variable, mesurent environ 0,60 mm de hauteur et 0,50 mm de diamètre. Elles possèdent le même aspect que celles issues du bourgeonnement manubrial dont elles diffèrent toutefois par la taille et la possession d'éléments glandulaires manubriaux (fig. 98). Les jeunes méduses se libèrent donc du polype à un stade plus avancé de leur développement que celles originaires du manubrium.

PAYNE (1924) a pu observer la formation de bourgeons médusaires chez *Craspedacusta*; la durée du développement est très variable, de 4 à 13 jours.

La colonie de polypes est épuisée par le bourgeonnement médusaire, aussi est-elle fortement réduite après la libération de la méduse.

Toutefois, elle est capable soit de s'accroître à nouveau et de donner naissance à une nouvelle colonie soit de se transformer en une ou plusieurs frustules (fig. 97 et 99).

Certaines colonies émettent à la fois des frustules et des bourgeons médusaires (fig. 108 et 109), d'autres des bourgeons d'accroissement et des bourgeons médusaires, d'autres encore mais plus rarement présentent deux bourgeons médusaires (fig. 100).

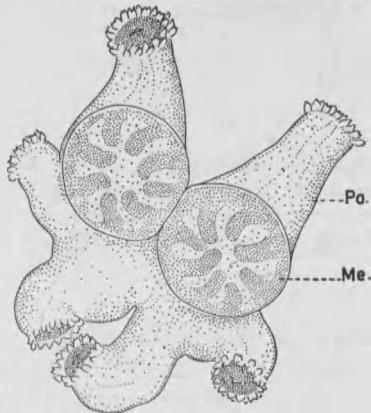


Fig. 100

Colonne de *Limnecnida* composée de six individus et présentant deux bourgeons médusaires.

C. Bourgeonnement de propagation ou frustulation.

Le phénomène de frustulation est connu depuis longtemps chez les Hydroïdes : *Obelia*, *Campanularia*, *Corymorphida*, *Craspedacusta*, *Gonionemus*, etc.

Il a notamment été étudié par ALLMAN (1881), SCHAUDIN (1894) ; BILLARD (1904), PAYNE (1924), JOSEPH (1925), MOSER (1930), PERSCH (1933), DEJDAR (1934) et KUHL (1947 a et b, 1949).

La frustulation s'effectue chez *Limnocnida* suivant des processus identiques à ceux décrits pour *Craspedacusta* par PERSCH (1933), DEJDAR (1934) et surtout par KUHL (1947-1949).

a) *Formation.*

Les premiers stades du bourgeonnement de propagation sont identiques à ceux du bourgeonnement d'accroissement. La frustule apparaît en effet comme une légère boursouflure sombre au niveau de la zone bourgeonnante du polype. Cette proéminence s'accroît et forme une hernie latérale. La croissance de cette hernie blastogénétique n'est pas symétrique, le bourgeon n'est pas orienté perpendiculairement à la paroi du polype comme c'est le cas des bourgeons d'accroissement, mais dirigé vers la région apicale de celui-ci (fig. 101 à 104). Au point de vue histologique, le développement de la frustule est identique à celui d'un bourgeon d'accroissement.

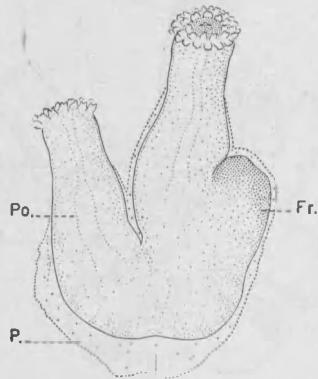


Fig. 101

Colonne de deux polypes de *Limnocnida tanganyicae*, celui de droite présente une hernie assymétrique caractéristique des premiers stades de la frustulation.

Fr. : frustule ; P. : périderm ; Po. : polype.

L'ectoderme et l'endoderme conservent la structure caractéristique de la zone bourgeonnante (fig. 102). On distingue l'accumulation des éléments de réserve endodermique, leur migration vers l'ectoderme, le passage de néoblastes vers l'endoderme et le périderme périphérique commun (fig. 102). La cavité gastrique est par contre fortement réduite dans les premiers stades du bourgeonnement de propagation.

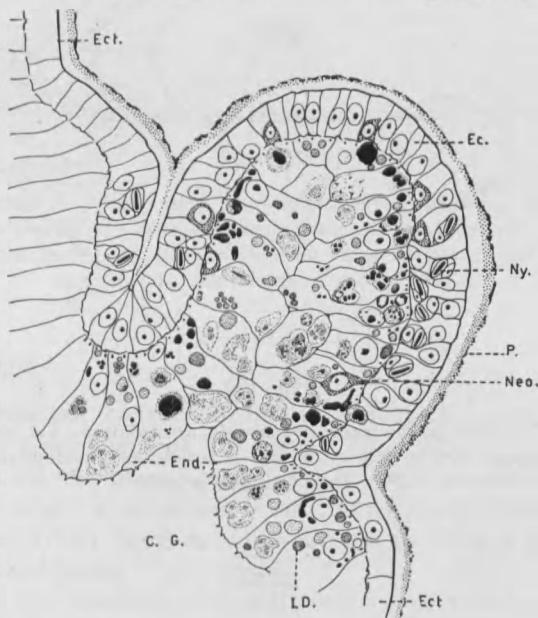


Fig. 102

Coupe longitudinale au travers de la portion blastogénétique de la colonie figurée ci-dessus. — C.G. : cavité gastrique ; Ec. : ectoderme de la zone bourgeonnante ; Ect. : ectoderme ; End. : endoderme ; I.D. : inclusions digestives ; Neo. : néoblastes ; Ny. : nématocystes ; P. : périderme.

La frustule en voie de différenciation s'allonge, acquiert une forme cylindrique, le périderme qui l'entoure se déchire et la portion antérieure du bourgeon se dégage, libre (fig. 103).

Histologiquement semblables, les premiers stades de la frustulation se distinguent morphologiquement de ceux du bourgeonnement d'accroissement par leur orientation et par le fait qu'ils sont dégagés de l'enveloppe péridermique commune.

La région antérieure libre de la frustule s'écarte du polype souche tandis que l'extrémité postérieure qui la relie au polype se pédonculise tout en restant constituée des deux feuillets typiques (fig. 104).

Ce pédoncule s'allonge, s'amincit de plus en plus au fur et à mesure de la croissance du bourgeon et finit par se rompre, libérant la frustule. Celle-ci est complètement débarrassée de

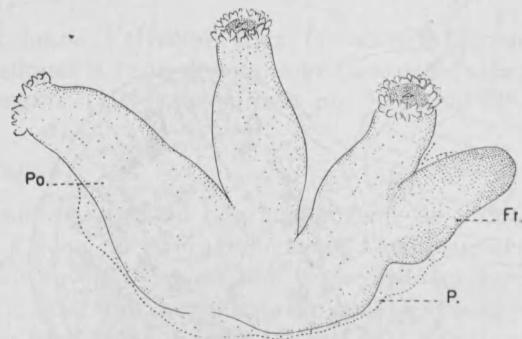


Fig. 103

Stade plus avancé du bourgeonnement de frustulation. La jeune frustule croît obliquement vers le haut et déchire le périderme enveloppant la colonie.

Fr. : frustule ; P. : polype.

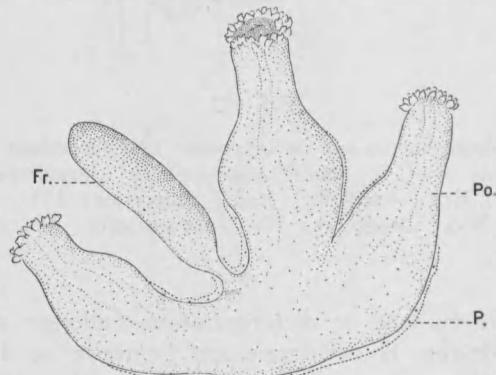


Fig. 104

Le pédoncule rattachant la frustule à la colonie se rétrécit, le bourgeon est à ce stade prêt à se détacher et complètement dégagé du périderme de la colonie souche. — Fr. : frustule ; P. : périderme ; Po. : polype.

l'enveloppe péridermique commune (fig. 106). L'extrémité correspondant au pédoncule s'arrondit tandis que les tissus du polype souche se cicatrisent.

La frustule a ainsi acquis son aspect définitif, elle possède la forme d'une planula arrondie aux deux extrémités. La région antérieure plus évasée forme une calotte.



Fig. 105

Figure illustrant le rythme des mouvements d'une frustule. A la grande poussée vers l'avant du bourgeon (peu ponctué) succède un léger retrait (fortement ponctué). Les flèches montrent les directions successives des mouvements (empruntés à Kuhl, 1947).

b) Histologie.

La frustule est constituée des deux feuillets caractéristiques de la zone bourgeonnante du polype (fig. 106).

L'ectoderme est formé de cellules épithélio-musculaires assez claires, les fibres musculaires y sont lisses, longitudinales.

Intercalés à leur base, on distingue des néoblastes et de nombreux nématoblastes.

L'endoderme monostratifié, est constitué de cellules épithélio-musculaires absorbantes, la musculature de ce feuillet est circulaire.

Ces cellules sont bourrées d'inclusions digestives et l'on distingue de-ci de-là, éparses entre elles, quelques cellules glandulaires sphéruleuses et spumeuses colonnaires.

La cavité gastrique est comprimée et presque virtuelle.

L'extrémité postérieure plus étroite que l'antérieure, est généralement plus riche en nématoblastes. La frustule mesure environ 0,40 mm de longueur ; 0,10 mm de largeur.

c) Musculatures et mouvements.

PERSCH (1933) étudiant les frustules de *Craspedacusta*, a signalé l'existence de trainées cytoplasmiques longitudinales parallèles dans l'endoderme. KUHL (1947) les interprète en tant

que muscles longitudinaux. Nous n'avons pu observer une telle musculature dans les frustules de *Limnocnida*. D'après KUHL (1947) la durée totale du processus de frustulation varie de 6 à 12 heures et le bourgeon présente de 50 à 60 contractions pendant l'ensemble du phénomène, ce rythme ne variant d'ailleurs pas d'une façon sensible après sa libération.

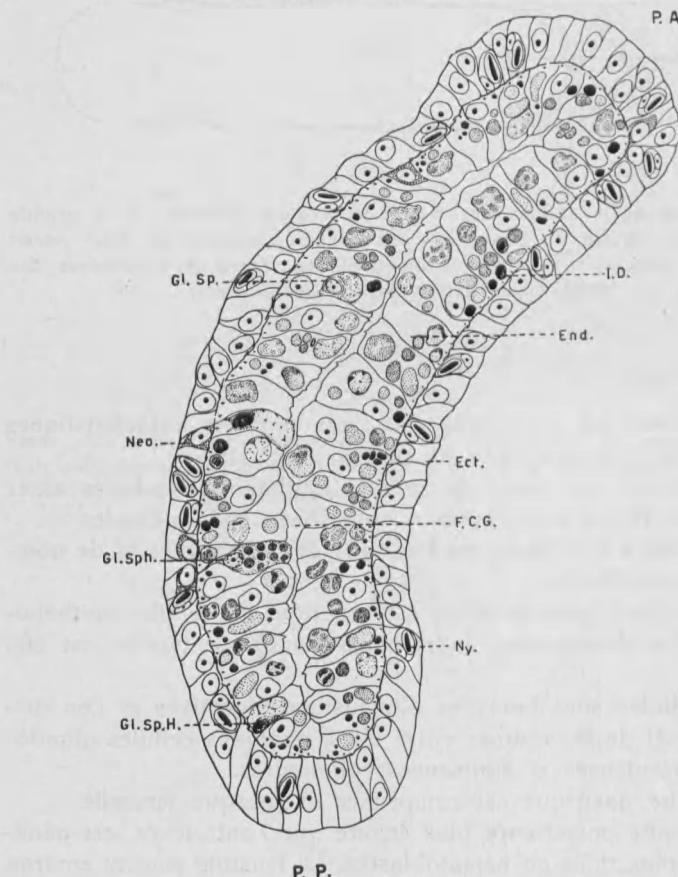


Fig. 106

Coupe longitudinale d'une frustule libre. — P.A. : pôle antérieur ; P.P. : pôle postérieur ; Ect. : ectoderme ; End. : endoderme ; F.C.G. : future cavité gastrique ; Gl.Sph. : cellules glandulaires sphéruleuses ; Gl.Sp. : cellules glandulaires spumeuses ; Gl.Sp.H. : cellules spumeuses en hystolise ; I.D. : inclusions digestives ; Neo. : néoblastes ; Ny. : nématocystes.

Nous voyons donc que les processus de frustulation sont rapides par rapport aux autres formes de bourgeonnement (la durée du bourgeonnement médusaire est de 4 à 13 jours). Il se pourrait que la réduction de l'espace gastrique de la frustule soit liée à la rapidité du phénomène, les tissus étant comprimés, retenus par le périderme qui finit par se déchirer.

Plusieurs auteurs, POTTS (1885), PAYNE (1924), PERSCH (1933), DEJDAR (1934), KUHL (1947) ont montré que les frustules de *Craspedacusta* sont capables de mouvements. Il est vraisemblable qu'étant donné la similitude des processus de formation et leur structure histologique identiques, les frustules de *Limnocnida* sont également capables de glissement sur leur support.

KUHL (1947) a fait une étude très poussée du mouvement frustulaire chez *Craspedacusta*. D'après cet auteur, le mouvement de la frustule doit être compris comme une reptation, dont l'impulsion se localise dans la moitié antérieure du bourgeon et résulte de l'activité des cellules épithélio-musculaires des deux feuillets.

Si l'on examine une frustule de *Craspedacusta* immédiatement après une période de repos, la première phase du mouvement consiste en l'élévation de la région antérieure immédiatement suivie d'une extension de cette même région due à la contraction des muscles annulaires. La partie antérieure fortement allongée s'abaisse ensuite et se colle au support à l'aide de sécrétion muqueuse. Pendant ce temps, une onde de contraction (due à la musculature longitudinale) s'étend vers l'arrière du bourgeon et presse les parties lâches de l'endoderme vers l'avant, la partie postérieure de la frustule est ainsi lentement remorquée. L'extrême antérieure recule ensuite quelque peu par détente musculaire. La fig. 105 empruntée à KUHL montre les modalités d'un tel mouvement. La frustule s'étend en moyenne ainsi toutes les 7 minutes, elle est capable de parcourir sa propre longueur soit environ 0,50 mm (*Craspedacusta*) en une heure. Toujours d'après KUHL (1947), le bourgeon de propagation peut se mouvoir sans règle apparente pendant 2 ou 3 jours, il ne montre pas de direction privilégiée. La distance totale parcourue par la frustule avant de se fixer varie de 1,56 à 6,0 cm, la majorité des individus couvrant de 4 à 6 cm. Des expériences ont montré (KUHL, 1947) qu'une frustule mobile est capable de surmonter des obstacles égaux à sa propre épaisseur.

KUHL (1947) a également étudié l'action de la température sur le mouvement frustulaire de *Craspedacusta*, et a pu montrer que l'abaissement de la température de 22° à 13°, soit de 9° pendant 2 heures, diminue de moitié la vitesse de la frustule. Un nouveau séjour de 2 heures à 22° ramène celle-ci à sa valeur initiale. La fréquence du mouvement est également réduite par abaissement de la température.

Signalons enfin que les frustules de *Craspedacusta* sont détruites par dessication.

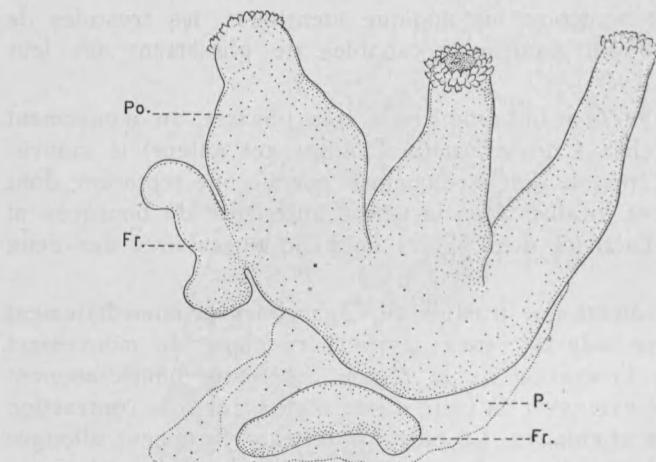


Fig. 107

Colonie de *Limnocnida tanganyicae* formée de trois individus. A la base de la colonie on remarque une frustule enroulée dans le périderme basilaire.

A gauche une frustule en formation.

Fr. : frustule ; P. : périderme ; Po. : polype.

d) Fixation et différenciation de la frustule.

Après avoir erré de deux à quatre jours, la frustule se fixe par son extrémité antérieure (MOSER, 1930; DEJDAR, 1939; KUHL, 1947) tandis que l'extrémité postérieure, généralement plus riche en éléments urticants se différencie en tête. Le polype ainsi constitué s'entoure de périderme, grandit et bourgeonne à son tour. La durée de différenciation des frustules en polypes varie de deux à trois jours (KUHL, 1947). Certaines frustules peuvent donner naissance immédiatement à des polypes doubles.

Lorsque les conditions de milieu sont favorables, la formation de frustules paraît continue et ce type de bourgeonnement est certes le mode le plus actif de multiplication végétative. Cette frustulation intense des polypes de *Limnocnida* permet le peuplement rapide d'un biotope et explique l'abondance des méduses dans un lac tel que le Mohasi où la forme pélagique ne présente pas de bourgeonnement médusaire.

Bien que la distance parcourue par les frustules soit faible (4 à 6 cm), une colonisation trop dense du fond est cependant évitée, compte tenu de la taille minime des colonies et la propagation des polypes assurée. DE LARAMBERGUE (1945) signale de plus que les frustules de *Craspedacusta* peuvent « être entraînées passivement par phorésie ». KUHL (1947) a pu en observer flottant librement dans le milieu ambiant.

e) *Frustule par rétraction.*

Décrit chez *Craspedacusta* par PERSCH (1933) et DEJDAR (1934) sous le nom de division transversale, ce mode de frustulation consiste en une refonte complète d'un individu ou de la colonie entière qui se contracte en une frustule présentant des caractères identiques à celles décrites précédemment. KUHL (1947), signale que lorsque s'établit la mauvaise saison ou des conditions défavorables à l'espèce, la majorité des polypes se transforment de cette façon en frustules. Ce mode de frustulation semble correspondre davantage à un rajeunissement de la colonie par des processus de morphallaxis plutôt qu'à un phénomène de propagation.

f) *Frustule interne.*

PERSCH (1933) a décrit la formation de frustules internes chez *Craspedacusta*. Ce phénomène n'a toutefois pas été observé par les autres auteurs. La frustule est dans un pareil cas formée dans l'espace gastral et est expulsée par l'ouverture buccale élargie.

g) *Division d'une colonie de polypes.*

La division d'une colonie de polypes en plusieurs fragments a été décrite à plusieurs reprises, notamment par GOETTE (1920) et par DEJDAR (1934) chez *Craspedacusta*.

Nous avons pu faire des constatations identiques chez *Limnocnida*, ces stades sont cependant exceptionnels (fig. 108 et 109).

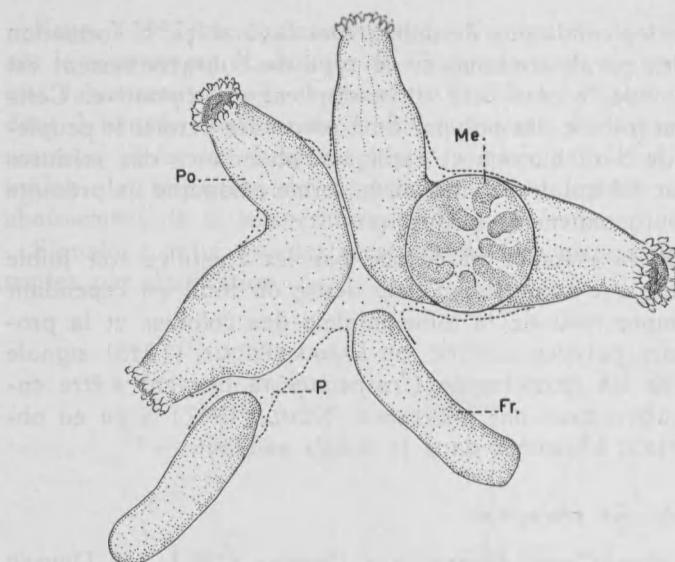


Fig. 108

Colonie de polypes se divisant en deux fragments, l'un d'eux présente un bourgeon médusaire. A la base de la colonie on distingue deux frustules.

Fr. : frustule ; Me. : bourgeon médusaire ; P. : périderme ; Po. : polype.

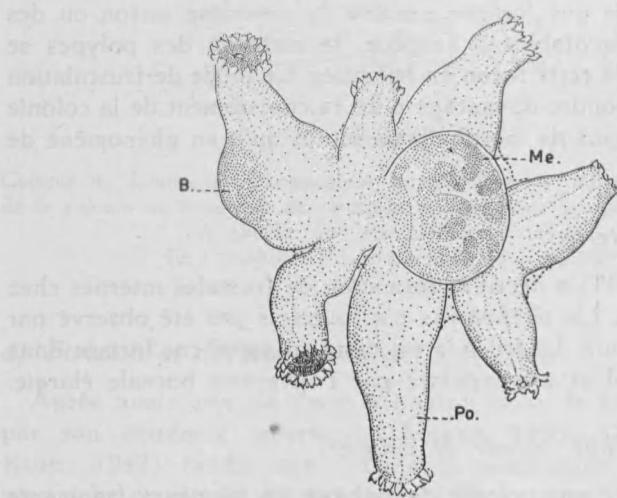


Fig. 109

Colonie de polypes de *Limnocnida* composée de sept individus. Les deux polypes de droite se séparent de l'ensemble de la colonie. On observe également l'existence simultanée d'un bourgeon d'accroissement et d'un bourgeon médusaire. — B. : bourgeon d'accroissement ; Me. : bourgeon médusaire ; Po. : polype.

*D. Stades de Repos ou Bourgeons résistants. Régénération.
Durée de Vie.*

a) Bourgeons résistants.

GOETTE (1908, 1909, 1920, 1921) a signalé en premier lieu l'existence de la reproduction du polype de *Craspedacusta* par fragmentation. D'autres auteurs ont par la suite observé des phénomènes identiques, notamment MOSER (1930), PERSCH (1933), KUHL (1947) chez *Craspedacusta* et KORSCHELT (1927) chez *Obelia*.

En 1931, RAO signalait l'existence de formes résistantes (Resting stages) chez *Limnocnida indica*. Après des essais d'élevage, l'auteur observe toutefois (RAO, 1932) que ces formes n'ont aucun rapport avec le cycle de la méduse.

Nous avons pu retrouver des stades de fragmentation chez les polypes de *Limnocnida tanganyicae*. La figure 110 nous montre une colonie de quatre polypes dont le médian se strobilise en six morceaux de tailles différentes. La structure histologique de l'un d'entre eux nous est révélée par la figure 111.

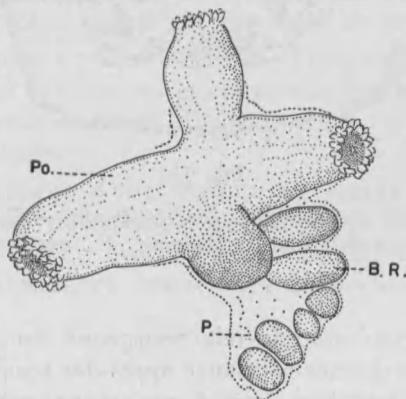


Fig. 110

Colonie de 4 polypes dont un se strobilise en fragments plus ou moins sphériques, ou bourgeons de résistance. — B.R. : bourgeons de résistance ; P. : périderme ; Po. : polype.

Ces bourgeons se présentent sous l'aspect d'une petite vésicule close, dépourvue de région hypostomiale et dont les parois sont formées des deux feuillets fondamentaux ectodermique et endo-

dermique. D'après PERSCH (1933) ces tissus auraient réacquis des caractères embryonnaires par morphallaxis.

L'endoderme est bourré d'inclusions digestives. On y observe pas de trace de cellule glandulaire, l'ectoderme est de structure uniforme ; dépourvu de néoblastes, il contient néanmoins quelques nématocystes. L'ensemble de la vésicule est entouré d'un périderme plus ou moins lâche.

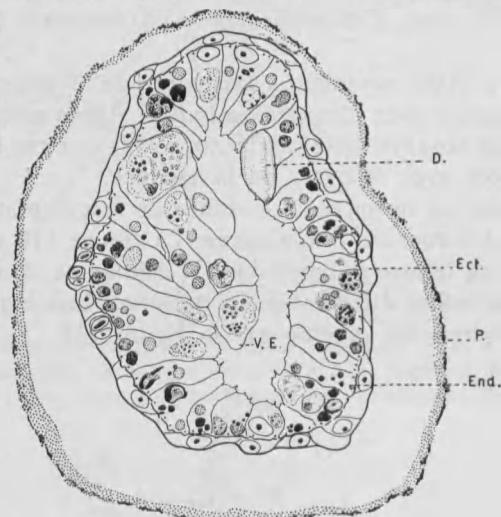


Fig. 111

Détails histologiques d'un bourgeon de résistance. — D. : diatomée ; Ect. : ectoderme ; End. : endoderme ; P. : périderme.

Chez *Craspedacusta*, de tels bourgeons sont susceptibles de s'accroître et de donner naissance après des temps de vie ralenties plus ou moins variables, soit à un polype soit à une frustule mobile (PERSCH, 1933 ; KUHL, 1947).

PERSCH et KUHL ont également pu montrer qu'après lésion ou lorsque les conditions de vie sont particulièrement défavorables, les polypes de *Craspedacusta* peuvent se transformer partiellement ou totalement en stades de repos. Ceux-ci semblent alors assurer la conservation de l'espèce. Transportés passivement dans d'autres milieux, ils offrent des possibilités de dispersion considérable.

D'après MOSER (1930) ces bourgeons résisteraient à une température de + 50° C. KUHL (1947) n'a par contre pu obtenir de développement à partir de stades identiques desséchés par chauffage.

b) *Régénération.*

PERSCH (1933) a été le premier à étudier la régénération du polype de *Craspedacusta*. Comme l'a par la suite démontré KUHL (1947), les polypes et les frustules de *Craspedacusta* présentent de grandes possibilités de régénération. Ce phénomène est d'ailleurs général à la plupart des Hydrozoaires.

KUHL a pu montrer que si l'on sépare un frustule en deux parties, la portion antérieure continue à se mouvoir normalement et régénère la partie distale. La portion postérieure par contre ne présente plus que des mouvements désordonnés et passe généralement par un stade de repos avant de se transformer soit en une frustule soit immédiatement en polype.

Si l'on sépare un polype en deux portions, la partie apicale régénérée reforme un petit polype ; dans certains cas, il peut y avoir d'abord transformation en frustule. La partie basale par contre passe nécessairement par un stade de repos.

Si l'on décapite un des individus d'une colonie, la portion restante peut soit se cicatriser et rester telle quelle, soit régénérer un nouvel hypostome. Après 10 jours, celui-ci ne peut plus être distingué des autres.

La trentième partie d'une frustule est encore capable de régénération. Il est vraisemblable que le polype possède le même pouvoir (KUHL, 1947). Aucune expérience de régénération n'a été, à notre connaissance, tentée chez *Limnocnida*.

c) *Durée de vie.*

Peu de renseignements sont connus sur la durée de vie des polypes dulcicoles, la culture individuelle n'ayant jamais été pratiquée. KUHL (1947-'49) signale leur grande résistance, des colonies de *Craspedacusta* pouvant survivre de 2 à 3 mois dans des chambres microscopiques humides.

Cet auteur a pu conserver des colonies de *Craspedacusta* pendant quatre ans et demi dans des aquarium sans que les polypes n'aient toutefois bourgeonné de méduses (conditions de milieu défavorables).

Rappelons également qu'en ce qui concerne *Gonianemus*, Limnoméduses marines proches de *Craspedacusta* et de *Limnocnida*, JOSEPH (1925) a observé l'apparition de méduses dans un aquarium où aucun apport d'eau ni de matière n'avait été effectué depuis plus de dix ans.

E. Conclusions.

La formation de polypes spécifiquement identiques à partir de l'œuf fécondé, d'une frustule, d'un stade de résistance ou même de régénérat, s'effectue suivant des processus organogénétiques totalement différents et nous montre que l'ontogénèse chez *Limnocnida tanganyicae* « n'est pas une mais multiple » selon l'expression de P. BRIEN (1954-1955).

Nous avons vu au cours de cette étude que les polypes, les frustules et les méduses sont les bourgeons d'un même individu ; que la forme méduse de *Limnocnida tanganyicae* peut dans certaines conditions du milieu se propager également par bourgeonnement. Or, ces bourgeons donnent exclusivement naissance à des méduses.

La méduse issue du polype a donc acquis des caractères propres (médusaires) apparus au cours du bourgeonnement polypodial et qui sont transmissibles asexuellement (mutation somatique). Les divers types de bourgeonnement nous montrent que les cellules blastogénétiques ont la possibilité d'édifier un nouvel organisme représentatif de l'espèce et mettent une fois de plus en évidence l'hérédité, « la pérennité somatique (BRIEN, 1953, 1955).

CYCLE BIOLOGIQUE DES LIMNOCNIDA

La figure 112 résume de façon schématique les différentes phases du cycle biologique de *Limnocnida tanganyicae*, *victoriae* et *congoensis*.

Ce cycle se superpose étonnamment à celui de *Craspedacusta sowerbii*, autre Limnoméduse dulcicole. Le polype dont dérive la méduse de *Limnocnida* a la même structure que celui de *Craspedacusta*. Il présente les mêmes phases de reproduction asexuée, le bourgeonnement d'accroissement réalisant de petites colonies comme chez *Craspedacusta*. Il se propage asexuellement par

frustules ayant le même comportement, la même destinée que celles émises par *Craspedacusta*. Enfin, il engendre des méduses sexuées de même organisation que les méduses de *Craspedacusta*.

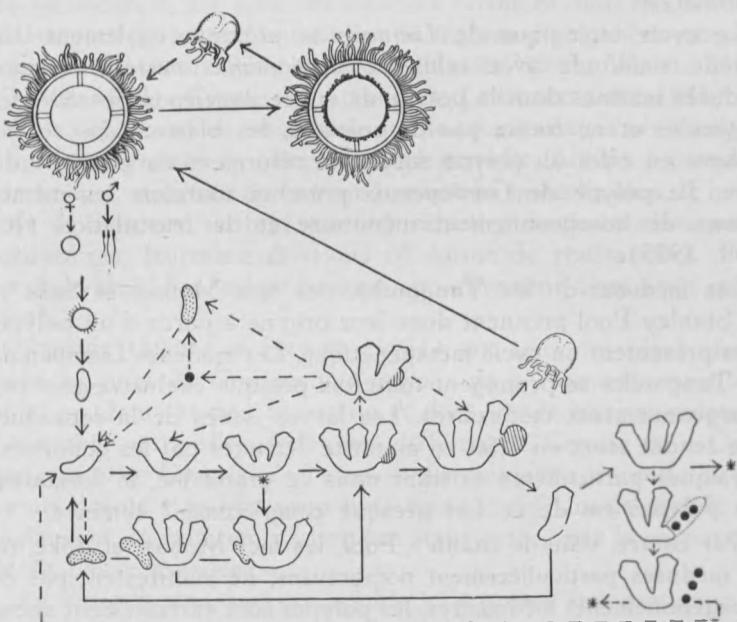


Fig. 112

Schéma du cycle évolutif de *Limnocnida tanganyicae*, *victoriae* et *congoensis*. — Les traits pointillés indiquent les parties du cycle qui se déclenchent dans de mauvaises conditions écologiques. — Le bourgeonnement médusaire manubrial caractérise uniquement les *Limnocnida* du lac Tanganyika.

Le genre *Limnocnida* diffère cependant de *Craspedacusta* par les caractères suivants :

- Chez la méduse, la position des gonades sur le manubrium de *Limnocnida*, tandis qu'elles sont situées sur les canaux radiaires chez *Craspedacusta*.

La structure des organes des sens endodermiques différente dans les deux genres ; la morphologie de leur manubrium. Rappelons également que les méduses *Limnocnida* du Tanganyika présentent des bourgeons manubriaux qui n'existent pas chez *Craspedacusta*.

- b) Hormis la taille, le polype de *Limnocnida* est identique à celui de *Craspedacusta sowerbii*. Le stade fixé de *Limnocnida* mesure en effet de 0,10 à 0,50 mm de longueur, ceux de *Craspedacusta* atteignent jusqu'à 2 mm (GOETTE, 1909 ; PAYNE, 1924).

Le cycle biologique de *Limnocnida* présente également une grande similitude avec celui de *Gonianemus vertens*, Limnoméduses marines dont le polype de même dimension possède des tentacules et ne forme pas de colonies, les blastozoïdes se détachent en effet du polype souche et reforment un nouvel individu. Le polype de *Gonianemus* présente toutefois les mêmes phases de bourgeonnement médusaire et de frustulation (JOSEPH, 1925).

Les méduses du lac Tanganika, des lacs Mohasi et Saké et du Stanley Pool prennent donc leur origine à partir d'un polype, elles présentent un cycle métagénétique. Les méduses *Limnocnida* du Tanganika se propagent toutefois presque exclusivement par bourgeonnements médusaires. Les larves issues de la reproduction sexuée étant en effet en majorité détruites par les conditions physiques particulières existant dans ce grand lac, la formation des polypes est de ce fait presque complètement éliminée.

Par contre, dans le Stanley Pool, les lacs Mohasi et Saké, où les méduses particulièrement nombreuses, ne manifestent pas de bourgeonnements médusaires, les polypes sont extrêmement abondants et présentent une reproduction asexuelle massive par frustulation, division ou fragmentation.

Les méduses de *Limnocnida* sont liés à des conditions écologiques beaucoup plus strictes que le polype, elles ne peuvent en effet subsister que dans des eaux calmes, dépourvues de courant (lacs, mares) conditions réalisées par exemple aux lacs Mohasi, Saké et Tanganika où on les observe durant toute l'année. Au Stanley Pool et à Inga les méduses n'apparaissent que dans les mares isolées pendant la saison sèche, aux hautes eaux elles sont entraînées par le courant au fur et à mesure de leur formation. Le polype fixé sur des pierres ou tout autre support au fond de l'eau subsiste lui pendant toute l'année assurant le maintien et la dissémination de l'espèce.

La reproduction asexuée, soit par bourgeonnements médusaires, soit par multiplication des stades fixés tend donc chez *Limnocnida* à supplanter la reproduction sexuée.

Rappelons à ce sujet que chez *Craspedacusta* et *Gonianemus* autres Limnoméduses, la méduse sexuée ne semble également

jouer qu'un rôle négligeable. En effet, on sait que dans nos régions l'apparition des méduses de *Craspedacusta* est toujours sporadique, massive et capricieuse, que les individus peuplant un même biotope sont généralement de même sexe, d'où impossibilité de fécondation. De plus, les méduses récoltées dans des stations différentes présentent entre elles de légères divergences morphologiques (PAYNE, 1924; DE LARAMBERGUE, 1945; WEILL, 1949; KRAMP, 1950). Comme le signale DE LARAMBERGUE (1945) ces faits s'expliquent en admettant que le peuplement a pour origine un ou des germes de même polarité sexuelle (polype à potentiel unique, masculin ou féminin) et que la multiplication, le maintien de l'espèce se font par reproduction asexuée (bourgeons médusaires, frustules, divisions ou forme de résistances). Tous les individus d'un même biotope appartiennent ainsi à un même clone.

TESSIER (1950) et PICARD (1951) ont émis des idées identiques au sujet de *Gonionemus vertens* dont l'apparition est, elle aussi soudaine et peu constante et dont les diverses populations présentent entre elles de légères différences. Comme pour *Craspedacusta* et *Limnocnida* l'aire de dissémination de cette espèce paraît devoir être beaucoup plus étendue qu'il ne le semble actuellement, le maintien de l'espèce étant assuré par la persistance de la phase asexuée.

La reproduction asexuée semble ici encore s'être pratiquement substituée à reproduction sexuée qui ne joue plus dans ces formes, à l'encontre de ce que l'on observe généralement, qu'un rôle secondaire. Chez certains Bryozoaires Phylactolémates, la gamétogénèse peut également se développer inutilement et même être supprimée (BRIEN et MORDANT, 1955).

SYSTEMATIQUE, PHYLOGENÈSE ET DISPERSION GÉOGRAPHIQUE

Quatre espèces de *Limnocnida* ont été décrites jusqu'à présent :

- *Limnocnida tanganyicae* GUNTHER (1893);
- *Limnocnida indica* ANNANDALE (1912);
- *Limnocnida rhodesiae* BOULENGER (1912);
- *Limnocnida cymodoce* JORDAAN (1934).

D'après LELOUP (1951) « Les descriptions morphologiques des quatre espèces de *Limnocnida* ne font ressortir que des différences secondaires, telles que le nombre total ou relatif des ten-

tacules et des lithocystes ainsi que la présence de bulbes tentaculaires et de festons ombrellaire marginaux. Par contre les principaux caractères anatomiques se révèlent identiques ».

Toujours selon cet auteur « le nombre plus ou moins élevé de tentacules et de lithocystes dépend surtout de l'âge de l'animal ; les festons ombrellaire et les bulbes tentaculaires se marquent plus ou moins selon l'état de contraction ou d'extension des individus ». En conséquence, LELoup pense que les diverses espèces de *Limnocnida* sont les formes d'une espèce unique *Limnocnida tanganyicae* GUNTHER (1893). KRAMP (1954) ramène également les trois espèces africaines à une seule *Limnocnida tanganyicae*, toutefois distincte de la forme indienne *Limnocnida indica* ANNANDALE.

L'examen des nombreuses méduses que nous avons pu récolter tant dans les lacs Tanganika, Mohasi, Saké qu'au Stanley Pool et à Inga, nous porte à distinguer trois espèces de *Limnocnida* en Afrique, distinctes de l'espèce indienne *Limnocnida indica* ANNANDALE (1912).

Une première espèce *Limnocnida tanganyicae* GUNTHER (1893), propre au lac Tanganika, est caractérisée par un intense bourgeonnement médusaire et un nombre relativement restreint de tentacules (300) (¹⁶). Les plus longs de ceux-ci (perradiaux, interradiaux, adradiaux) peuvent mesurer jusqu'à 2,0 cm (1,5 à 2,0 cm). Le nombre de statocystes est légèrement inférieur à celui des tentacules, leur rapport moyen étant de 0,80. Les plus grands individus atteignent une taille supérieure à 2,5 cm (tentacules non compris), la forme de l'ombrelle est discoïdale, le manubrium occupe les $\frac{2}{3}$ de la cavité sous-ombrellaire (¹⁷).

Une seconde espèce groupe des formes répandues dans les divers bassins de l'Afrique, hormis le Congo. Elle ne présente pas de bourgeonnement médusaire, possède un nombre de tentacules plus élevé (400), mais ceux-ci sont plus courts, leur longueur maximale ne dépasse pas 1,6 cm (1,2 à 1,6 cm).

Le nombre de statocystes est proche de celui des tentacules, le rapport moyen étant de 0,93. La forme et la taille de ces animaux sont semblables à ceux de *Limnocnida tanganyicae*.

(16) Ces chiffres indiquent les valeurs maximales que nous avons pu observer chez les plus grands individus fixés.

(17) Les polypes étant morphologiquement semblables quelle que soit l'espèce envisagée nous n'en tiendrons pas compte dans la diagnose des espèces.

Pour des raisons de nomenclature et de priorité cette espèce doit s'appeler *Limnocnida victoriae* GUNTHER du nom de la variété signalée pour la première fois dans le lac Victoria en 1907.

C'est à cette espèce que doivent être assimilés *Limnocnida rhodesiae* BOULENGER (1912) et *Limnocnida cymodoce* JORDAAN (1934). Nous ne pouvons que confirmer LELOUP (1951) et KRAMP (1954) au sujet de la non validité de ces deux espèces. Les critères employés pour les caractériser tiennent en effet à de légères et vagues différences dues soit à l'âge des spécimens considérés soit au degré de contraction ou de décontraction de la méduse, soit encore au méthodes de fixation utilisées. Contrairement aux deux auteurs précités nous la distinguons toutefois de *Limnocnida tanganicae* GUNTHER (1893).

Limnocnida victoriae a été observée : dans le bassin du Niger ; dans le bassin du Zambèze ; dans les lacs Victoria, Mohasi, Saké et Bilila ; dans le bassin du Limpopo ; au Transvaal aux environs de Pretoria et de Johannesburg.

La troisième espèce que nous dénommerons *Limnocnida congoensis* n.sp. est celle que nous avons découverte dans le bassin du fleuve Congo (à Kinsuka en aval du Stanley Pool et dans les rapides d'Inga).

Tout comme *Limnocnida victoriae* elle est dépourvue de phase blastogénétique, elle se distingue aisément des deux autres espèces par un nombre beaucoup plus élevé de tentacules (jusqu'à 850) et par la taille réduite de ceux-ci.

Les plus grands tentacules ne dépassent qu'exceptionnellement 1,0 cm de longueur (0,5 à 1,2 cm). Les statocystes sont moins nombreux que les tentacules, leur rapport moyen est de 0,48.

Cette espèce se caractérise également par la forme beaucoup plus bombée de l'ombrelle et par la largeur du manubrium qui occupe les 4/5 de la cavité sous-ombrellaire. La taille de l'animal est identique à celle des espèces précédentes.

Rappelons que l'espèce indienne *Limnocnida indica* ANNANDALE (1912) n'atteint que 15 cm de diamètre, présente jusqu'à 384 tentacules, 128 statocystes et est également dépourvue de toute blastogénèse.

Le genre *Limnocnida* comprend donc quatre espèces que l'on peut séparer par les critères suivants :

A) Méduses bourgeonnantes.

Limnocnida tanganyicae GUNTHER (1893) (fig. 1).

- Tentacules : 300.
- Longueur maximale des tentacules : 2,0 cm.
- Rapport statocystes / tentacules : 0,80.

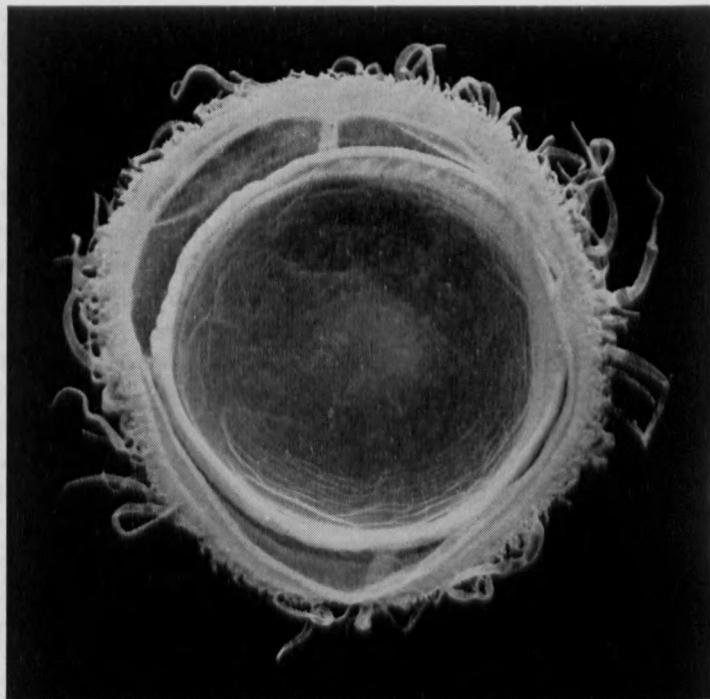


Fig. 113

Limnocnida congensis nv. sp. provenant des mares de Kinsuka (Stanley Pool). Les tentacules sont beaucoup plus nombreux et moins longs que ceux de *Limnocnida tanganyicae* et *victoriae*. (Fig. 1 et 2)

B) Méduses non bourgeonnantes.

1) 400 tentacules ou moins.

a) Rapport statocystes / tentacules : 0,93.

Longueur maximale des tentacules : 1,6 cm.

Limnocnida victoriae GUNTHER (1907) (Afrique)(= *Limnocnida rhodesiae* BOULENGER (1912) et*Limnocnida cymodoce* JORDAAN (1934) (fig. 2).

b) Rapport statocystes / tentacules : 0,33.

Limnocnida indica ANNANDALE (1912) (Inde).

2) 800 tentacules.

Limnocnida congoensis nv. sp. (fig. 113).

Rapport statocystes / tentacules : 0,48.

Longueur maximale des tentacules : 1,2 cm.

*

* * *

Voyons maintenant quelle est la position systématique du genre *Limnocnida*.

GUNTHER (1894) se basant sur la position des gonades et l'origine endodermique des organes des sens, classa *Limnocnida* dans les Narcoméduses. En 1903, GOTO prétextant l'origine ectodermique des statocystes les inclut dans les Leptoméduses. GUNTHER dans un nouveau travail en 1907, les classa dans le groupe des Trachyméduses, Olindiidae.

Pour MAYER (1910), *Limnocnida* appartient également aux Trachyméduses mais à la famille des Limnocnididae.

Enfin, KRAMP, en 1938 et 1954, les classe très judicieusement dans un sous-ordre nouveau des Leptolines, les LIMNOMÉDUSES dont la plupart des représentants sont dulcicoles ou saumâtres.

Cette position systématique est également accordée par KRAMP (1950) et RUSSELL (1953) à *Craspedacusta sowerbii*, autre forme dulcicole proche de *Limnocnida*.

Selon KRAMP (1938, 1950 et 1954) les Limnoméduses qui occupent un rang égal à celui des Anthoméduses et des Leptoméduses sont caractérisées par ce qui suit :

- l'alternance d'une génération sexuée et asexuée ;
- le polype (lorsqu'il est connu) est sessile et pourvu ou non de tentacules ; l'endoderme de ces derniers est toujours en continuité avec celui de la cavité gastrique ;

- les gonades de la méduse sont disposées soit sur le manubrium, soit simultanément sur ce dernier et les canaux radiaires soit totalement sur ceux-ci ;
- les tentacules médusaires sont creux, leur feuillett endodermique est en continuation directe avec celui de la cavité gastrique ;
- les statocystes, lorsqu'ils existent, sont toujours internes et pourvus d'un axe d'origine endodermique.

Le sous-ordre des Limnoméduses ainsi défini contient selon KRAMP (1938-1939) les familles des Moerisiidae, des Olindiidae, des Limnocnidae et des Proboscidactylidae. Signalons cependant que PICARD (1951 b) émet des doutes sur la validité de l'incorporation de cette dernière famille.

Ce sous-ordre des Limnoméduses réunit donc des hydro-méduses dont la position systématique a été de tous temps difficilement définissable et fortement discutée. En effet, suivant la position des gonades, l'absence ou la présence de statocystes, ces méduses peuvent être classées dans les Anthoméduses (Proboscidactylidae, Moerisiidae), tantôt dans les Leptoméduses (Proboscidactylidae) ou enfin dans les Trachyméduses (Moerisiidae, Olindiidae).

En ce qui concerne le genre *Limnocnida*, nous avons vu que GUNTHER (1907) l'inclut dans la famille des Olindiidae tandis que MAYER (1910) et KRAMP (1954) le classent dans la famille des Limnocnididae qu'il constitue à lui seul. *Craspedacusta sowerbii*, très proche de *Limnocnida* est, par contre, maintenu par KRAMP (1950) et RUSSELL (1953) dans la famille des Olindiidae.

Ces deux familles diffèrent principalement par la position des gonades : celles-ci sont situées sur le manubrium chez les Limnocnidae ; sur les canaux radiaires ou partiellement sur ceux-ci et partiellement sur le manubrium chez les Olindiidae.

Les différences morphologiques existant entre *Craspedacusta* et *Limnocnida* justifient-elles une pareille séparation ? BOULENGER et FLOWER (1928) ont déjà attiré l'attention sur les affinités existant entre les deux genres. Ces auteurs écrivent en effet : « As a matter of fact, the more we study *Craspedacusta* and *Limnocnida*, the more we are struck with the close affinities between the two genera ».

Il faut noter en premier lieu que la position systématique de *Limnocnida* est à l'heure actuelle basée exclusivement sur l'étude de la méduse qui seule nous était connue jusqu'à présent. Or, nous avons vu au cours de cette étude que le polype de *Limno-*

cnida est absolument identique à celui de *Craspedacusta* ; seules les formes méduses présentent quelques particularités les différenciant l'une de l'autre. Mais on sait que ces organismes sont considérés par la plupart des auteurs comme étant susceptibles de modifications morphologiques, adaptatives en relation avec leur vie pélagique. Afin d'établir les affinités phylogénétiques de ces hydropolypes dulcicoles, analysons l'importance systématique qu'il faut accorder aux caractères morphologiques distinguant les formes médusaires.

Outre la position des gonades les deux genres se différencient par la structure des statocystes et la morphologie du manubrium. Le bourgeonnement manubrial présenté par les méduses de *Limnocnida* n'étant pas caractéristique de l'ensemble des populations, ne peut revêtir de signification systématique. Il n'en sera pas tenu compte.

En ce qui concerne la structure des organes des sens, on sait que les vésicules statocystes de *Craspedacusta* sont d'une forme particulière allongée et tubulaire ; elles s'étendent d'une manière centripète à l'intérieur du vélum. Leur portion marginale ombrellaire est dilatée et contient le batant sensoriel.

Les statocystes de *Limnocnida* présentent une forme plus classique, sphérique ; elles correspondent à la portion élargie des vésicules sensorielles de *Craspedacusta*. Signalons cependant immédiatement que *Craspedacusta isoanum* du Japon (OKA et HORA, 1922) possède des statocystes de forme sphérique semblables à ceux de *Limnocnida*. La structure des organes des sens est d'ailleurs admise comme étant variable.

Considérons maintenant les différences existant dans l'aspect, la forme du manubrium des deux genres. Celui de *Craspedacusta* est de section carrée, étroit et allongé. Il se prolonge au-delà du bord ombrellaire par 4 lèvres buccales perradiées simples ou plus ou moins plissées. Le manubrium de *Limnocnida* est par contre largement béant et court. Rappelons que ces deux formes présentent un mode de nutrition très différent. *Craspedacusta* est presque exclusivement macrophage carnassière, elle est capable de capturer des proies de grande taille, grâce à ses lèvres buccales mobiles, souples et vigoureuses. *Limnocnida*, par contre, est planctonophage et sa cavité buccale toujours largement béante n'intervient pas dans la capture active des particules nutritives.

Ces différences morphologiques sont certes caractéristiques, susceptibles de distinguer les deux genres, mais ne nous semblent pas de nature à justifier leur séparation en deux familles.

Les jeunes méduses de *Limnocnida* et de *Craspedacusta* venant de se former présentent d'ailleurs un manubrium de forme identique. Ce n'est qu'ultérieurement que celui-ci se différencie et acquiert sa structure caractéristique.

Limnocnida a donc au début de son développement le même manubrium que la méduse *Craspedacusta*. Ce n'est qu'au cours de la croissance que chez la première le manubrium s'élargit ; il s'agit donc là d'un caractère secondaire.

En dernier lieu, examinons la signification systématique de la position des gonades. Ce caractère est généralement considéré comme primordial dans la distinction entre les différents sous-ordres des Leptolina ; quelle importance revêt-il en ce qui concerne la phylogénèse de *Limnocnida* et de *Craspedacusta* ?

La plupart des auteurs s'accordent pour signaler que les gonades de *Craspedacusta* se développent au niveau du manubrium et que ce n'est qu'au cours de la croissance qu'elles s'étendent d'une façon centrifuge le long des canaux radiaires, repoussées par les quatre poches stomacales perradielles.

Rappelons également que PICARD (1951) a pu observer chez divers autres Olindiidae une extension centrifuge des gonades, celles-ci commençant à se différencier au niveau du manubrium puis s'étendant progressivement à la quasi totalité des canaux radiaires.

On pourrait de même alléguer, et nous rejoignons ici des idées émises par BOULENGER et FLOWER (1928) que chez *Limnocnida* le manubrium envahit la cavité sous-ombrelleaire dont il occupe les deux tiers et s'étend ainsi sur l'aire des canaux radiaires, c'est-à-dire dans l'espace réservé aux gonades. *Limnocnida* incorpore ainsi en son seul manubrium la zone germinale qui chez *Craspedacusta*, s'étend du manubrium aux canaux gastro-vasculaires.

La position des gonades au niveau du manubrium ne peut être considérée chez *Limnocnida* comme un caractère systématique strict, mais doit être envisagée comme une acquisition secondaire découlant de processus morphogénétiques déjà visibles chez *Craspedacusta*.

Tous ces faits semblent confirmer que la position des gonades n'a pas toujours la signification systématique qu'on lui accorde généralement (certainement pas en ce qui concerne la famille des Olindiidae) et que dans de nombreux cas elle n'est que l'expression de processus adaptatifs.

Au terme de cette étude nous considérons que le genre *Limnocnida* ne peut être séparé du genre *Craspedacusta* et qu'il appartient au même titre que ce dernier à la famille des Olindiidae. KRAMP (1954) signale d'ailleurs l'étrōite parenté existant entre le genre *Limnocnida* et les Olindiidae, tout en maintenant *Limnocnida* dans une famille distincte.

Afin d'y inclure *Limnocnida*, quelques mots doivent être ajoutés à la définition des Olindiidae qui devient ainsi « Limnoméduse avec ou sans pédoncule ; avec quatre, six ou SEPT canaux radiaires simples ou ramifiés ; avec ou sans canal centripède ; avec les gonades sur les canaux radiaires, sur les canaux radiaires et sur le manubrium, OU UNIQUEMENT SUR LE MANUBRIUM ; avec un ou deux types de tentacules marginaux ; avec un ou sans organes d'adhésion ; avec des vésicules sensorielles closes ».

Restent à examiner maintenant les relations existant entre ces Limnoméduses Olindiidae et les autres Hydroméduses.

L'étude de la littérature (principalement MAYER, 1910 ; KRAMP, 1938 a et b, 1939, 1954 ; PICARD, 1951 a et b ; RUSSELL, 1953), nous permet de considérer les Limnoméduses comme des formes de transition entre les Anthoméduses « Capitata » (Tubulariidae - Corynidae (18) d'une part et les Trachyméduses proprement dites (Trachynemidae et Geryoniidae) d'autre part.

Le rapprochement avec les Tubulariidae-Corynidae se comprend par l'intermédiaire de la famille des Moerisiidae dont les formes les plus évoluées sont proches du type structural des Olindiidae (PICARD, 1951) et concrétisant la tendance évolutive vers cette famille. Les Olindiidae ont été longtemps considérés comme des Trachyméduses dont ils ont été très justement séparés par KRAMP (1938 a et b).

Les Limnoméduses présentent, nous l'avons vu, une ontogénèse métagénétique proche de celles des Anthoméduses et des Leptoméduses et par conséquent différente du cycle hypogénétique des Trachyméduses.

Toutefois, nous assistons à partir des Limnoméduses à la régression de la phase fixée asexuelle (polype généralement rabougrí, sessile) pour aboutir à la suppression pure et simple de cette phase chez les Trachyméduses où la forme sexuée seule subsiste.

(18) Dans un récent article REES (1957) signale également les affinités existant entre les Limnoméduses *Annulella* et *Ostromovia* et les Anthoméduses « Capitata ».

Il est dès lors curieux de constater que malgré cette tendance évolutive marquée, certaines Olindiidae (*Gonianemus*, *Craspedacusta*, *Limnocnida*) présentent cependant secondairement une prédominance de la phase asexuée à un tel point que dans certaines conditions écologiques elle seule assure le maintien, la dissémination et la reproduction de l'espèce, la phase sexuée étant réduite, inutile ou même supprimée.

L'étude du cnidôme semble à première vue confirmer l'existence d'une ligne phylétique issue des Anthoméduses (Tubulariidae-Corynidae) et aboutissant au travers des Limnoméduses aux Trachyméduses (Voir tableau).

En effet, le cnidôme de Moerisiidae comprend des desmonèmes et des sténotèles, ce qui les rapproche des Tubulariidae-Corynidae, ainsi qu'un troisième type de nématocystes qui peut être un atriche ou un eurytèle microbasique (A. VALKANOV, 1937-'38).

Or, d'après R. WEILL (1934) les nématocystes des Olindiidae sont « probablement des eurytèles microbasiques ou des mastigophores microbasiques ».

Grâce à l'obligeance de Monsieur G. TREGOUBOFF, que nous tenons à remercier ici, nous avons pu étudier le cnidôme d'*Olindias phosphorica* Delle Chiaje — (= *Olindias mulleri* Haeckel) où nous avons pu constater la présence non pas d'eurytèle mais de mastigophores microbasiques.

Le cnidôme des Olindiidae ne semble donc pas homogène, puisque certaines formes telles que *Craspedacusta*, *Gonianemus* et *Limnocnida* possèdent des eurytèles microbasiques hétérotriches et d'autres, comme *Olindias*, des mastigophores microbasiques.

Pour WEILL (1934) les eurytèles microbasiques représentent le seul type connu chez les Trachyméduses. Toutefois RUSSELL (1940) a pu observer l'existence dans ce groupe de sténotèles et de formes de transition entre ces derniers et les eurytèles microbasiques.

Cette possibilité d'évolution de sténotèles en eurytèles renforce l'idée d'une relation évolutive entre le cnidôme des Moerisiidae et celui des Olindiidae. Mais d'autre part, la présence de sténotèles dans le cnidôme des Trachyméduses — alors qu'à l'heure actuelle on ne les a pas observés chez les Olindiidae — semble apporter un argument en faveur de l'origine polyphylétique de ces animaux.

Nos connaissances actuelles sur le cnidôme des Olindiidae ne sont donc pas défavorables à leur position intermédiaire entre les Moerisiidae et les Trachyméduses.

Des recherches plus poussées seraient toutefois souhaitables afin de préciser la nature du cnidôme des Limnoméduses et des Trachyméduses et de vérifier sa valeur systématique tant au point de vue spécifique que phylogénétique.

Le tableau ci-dessous résume les affinités des Limnoméduses avec les autres Hydroméduses. Etant donné les réserves formulées par PICARD (1951) en ce qui concerne la famille des Proboscidactylidae, seules les Moerisiidae et les Olindiidae seront considérées comme représentatives des Limnoméduses.

SOUS-ORDRE	FAMILLES	CNIDOME
ANTHOMÉDUSES	Tubulariidae Corynidae	Desmonèmes Sténotèles + (¹) + Desmonèmes Sténotèles — —
LIMNOMÉDUSES	Moerisiidae Olindiidae	Desmonèmes Sténotèles Eurytèles — ou Atriches — — Eurytèles — — — Eurytèles ou Mastigo- phores
TRACHYMÉDUSES	Trachynemidae Geryonidae	— Sténotèles Eurytèles — — — Eurytèles —

(¹) Les Tubularidés possèdent un tétracnidôme qui comprend toujours des Sténotèles et des Desmonèmes ; les deux autres catégories de nématocystes appartenant à des types variables suivant les espèces de Tubulaires envisagées.

Le nombre de Coelenterés dulcicoles ou d'eau saumâtre est relativement restreint. Il est intéressant de noter qu'à part quelques Gymnoblastes (notamment toutes les espèces cosmopolites d'hydres (Hydridae), *Cordilophora caspia*, PALLAS 1771, seul hydropolype dulcicole colonial (Clavidae), *Archaeocenania tournierii*, PICARD et RAHM 1954, de la lagune d'Ebrié Côte d'Ivoire

(Oceanidae) : quelques formes aberrantes, telles que *Protohydra leuckarti*, GREEF 1869, vivant dans les eaux plus ou moins saumâtres de nos côtes et *Calpasoma dactyloptera* observé par FUHRMANN (1939) dans un aquarium de Neufchâtel (Suisse) dont la position systématique est d'ailleurs peu claire) ainsi que la Narcoméduse *Polypodium hydriforme*, Ussow 1885, de la Volga, mer Caspienne et mer Noire ; la majorité des formes dulcicoles et d'eau saumâtre appartiennent aux Limnoméduses. En effet, outre *Craspedacusta* et *Limnocnida* les Olindiidae comprennent *Maeotias inexpectata*, OSTROUMOFF 1896, de l'estuaire du Don et du Kuban.

Les Moerisiidae de loin les plus nombreuses sont représentées par : *Odessa (Thaumantias) moeotica*, OSTROUMOFF 1896, de la mer d'Azov, mer Noire, étangs littoraux de Sète et de Laval-duc en France ; *Halmomises (Moerisia) lacustris*, VON KENNEL 1891, des Antilles ; *Halmomises (Moerisia) pallasi*, DERZHAVIN 1912, mer Caspienne, baie d'Astrakan, embouchure du Terek, île Tsherny ; *Halmomises (Moerisia) lyonsi*, BOULENGER 1908, lac Qurum en el Fayum (lac Moeris des anciens) en Egypte. *Moerisia alberti*, décrit par LELOUP en 1938, appartient en réalité au genre *Hydra* espèce *vulgaris* PALLAS (BOUILLON et SEMAL-VAN GANSEN) 1956.

KRAMP (1938) a de plus signalé une espèce du genre *Halmomises*, non décrite à l'heure actuelle et provenant du Gange.

Signalons également, toujours parmi les Moerisiidae, *Annulella gemmata* RITCHIE 1915, de la côte du Bengale et des côtes ibériques, *Laccocoryne horri* UCHIDA 1930, du Japon Kahoku-Gata et Ochi Gata et enfin, la seule espèce du genre *Ostroumovia*, *Ostroumovia Inkermanica* PALTSHIKOVA-OSTROUMOWA 1925 des eaux dessalées du littoral de la mer Noire.

Nous voyons donc que les formes dulcicoles ou saumâtres appartiennent soit aux Gymnoblastiques soit aux Limnoméduses ; une seule étant intégrée aux Narcoméduses. Les Leptomeduses en semblent par contre dépourvues.

Or la morphologie comparée nous a montré la filiation allant des Gymnoblastiques aux Trachyméduses par l'intermédiaire des Limnoméduses.

L'adaptation à la vie dulcicole semble avoir suivi les mêmes voies évolutives.

La carte ci-dessous (fig. 114) résume l'aire de dispersion des genres *Limnocnida* et *Craspedacusta*.

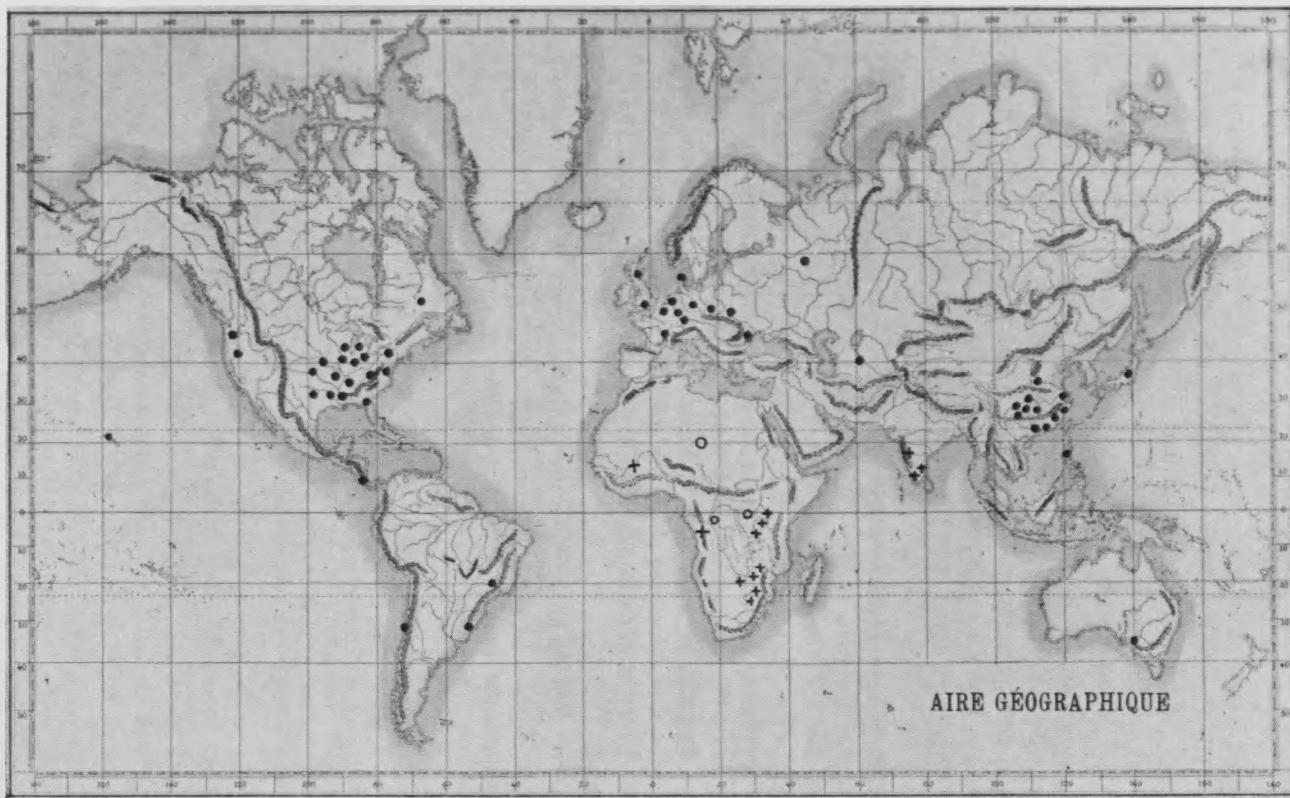


Fig. 114

Répartition géographique des genres *Craspedacusta* et *Limnocnida*.
 • *Craspedacusta*. + *Limnocnida* récoltées. O *Limnocnida* observées.

On s'aperçoit immédiatement que le genre *Limnocnida* est localisé uniquement dans les zones tropicales africaines et indiennes.

Une telle distribution se superpose à celle de certains poissons dulcicoles (notamment des Bagridae, Schilbeidae, Clariidae, Notopteridae, Channidae = Ophiocephalidae, Mastacembelidae) également répandus en Afrique et aux Indes.

Craspedacusta a par contre une répartition beaucoup plus étendue. Circumterrestre, elle est répandue dans les régions tempérées et principalement dans celles de l'hémisphère nord. Cette méduse n'a jusqu'à présent pas été signalée ni aux Indes, ni sur le continent africain. L'aire de répartition des deux genres ne se recouvre donc pas.

Comme le signale KRAMP (1950) dans la plupart des localités européennes ou américaines, le polype et la méduse de *Craspedacusta* ont été observés dans des étendues d'eaux artificielles. Il en est ainsi également de certains des biotopes situés dans la région tropicale, notamment pour les spécimens récoltés aux îles Hawaï, aux Philippines et au Brésil. Les exemplaires de la région de Panama et du Chili ont toutefois été recueillis dans des eaux naturelles. L'origine de *Craspedacusta* doit être recherchée dans la vallée du Yang tse Kiang (A. DE C. SOWERBYI, 1941, et KRAMP, 1950).

Celle de *Limnocnida* reste une énigme, mais il est probable que, tout comme *Craspedacusta*, *Limnocnida* soit une forme initialement fluviatile.

- Université Libre de Bruxelles (Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale) (Directeur : Prof. P. Brien).
- Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale (I.R.S.A.C.).

BIBLIOGRAPHIE

1) AUTEURS CITÉS.

- AGASSIZ, A.: Contributions to the Natural History of the United States. Vol. 4; *Little, Browne and C°, Boston*, 1862.
- AGASSIZ, A. & MAYER, A.: Acalephs from the Fiji Islands. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, Vol. XXXII, n° 9, pp. 157-189, 1899.
- ALLMAN, G.J.: A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. *Ray Society*, 1871-1872.
— On *Limnocodium victoria* a hydroid medusa of fresh water. *Nature, London*, Vol. XXII, pp. 178-179, 1880.
— The fresh water medusa. *Nature, London*, Vol. XXII, pp. 218-220, 1880.
— On *Limnocodium victoria* a new hydroid medusa of fresh water. *Journ. Linn. Soc. London*, Vol. XV, n° 82, pp. 131-137, 1880.
- ALLUAUD, Ch.: Sur la découverte de la méduse dans le Victoria-Nyanza. *Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale. (Résultats scientifiques 1911-1912. Plancton du Lac Victoria-Nyanza, 1913)*.
- ALVARADO, S.: Contribution al conocimiento histológico de las medusas. I Los epitelios y la musculatura. *Tra. Mus. Cien. Nat. Madrid. Ser. Zool.*, 47, 1923.
— Sobre la estructura de la substancia fundamental de la mesoglea de las hidromedusas. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid*, 23, 1923.
- ANNANDALE, N.: The occurrence of a freshwater Medusa. *Limnocoidea* in Indian streams. *Nature*, Vol. XXXVII, pp. 144, 1911.
— Preliminary description of a Freshwater Medusa from the Bombay Presidency. *Rec. Ind. Mus.*, XII, pp. 253, 1912.
— The fauna of small streams in the Bombay Presidency. *Rec. Ind. Mus. Calcutta*, 16, 1919.
- ARNOLD, G. & BOULENGER, C.L.: On a Freshwater Medusa of the Limpopo River System. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 75, 1915.
- ASHWORTH, J.H.: The Stomodaeum Mesenterial Filaments and Endoderm of *Xenia*. *Proc. Roy. Soc.*, Vol. IXIII, 1898.
- ASTBURY, W.T.: The Molecular Structure of the Fibres of the Collagen Group. *J. Inter. Soc. of Leather Trades Chemists*, Vol. XXIV, 1940.
— Molecular Structures of the Collagen Fibres. *Nature*, 145, 1940.

- Adventures in Molecular Biology. *Harvey Lecture*, Vol. 46, pp. 3-44, 1950-1951.
 — Symposium of the society for experimental biology. Number IX. Cambridge, 1955.
- ASTBURY, W.T. & BELL, F.O.: X-ray Data on the Structure of Natural Fibres and other Bodies of High Molecular Weight. *Tabul. biol. Hague*, 17, 90, 1939.
- BADE, E.: Das Süßwasser Aquarium, pp. 1100-1109, 5te auflage, Berlin.
- BAHR, G.F.: Über die Feinstruktur elastischer Fasern. *Zeit f. Anat.*, Vol. 166, pp. 134-138, 1951.
- BAITSELL, G.A.: On the Origin of the Connective tissue groundsubstance in the chick Embryo. *Quart. J. Micr. Sci.*, Vol. 69, pp. 571-589, 1925.
- BASCHLIN, K.: Histologische Untersuchungen über Rückbildungsscheinungen an Süßwasser und Meereshydroïden. *Zool. Jahr.*, B. 52, H. 2, 1932.
- BATEMAN, J.B.: The Osmotic Properties of Medusae. *J. Exp. Biol.*, 9, pp. 124, 1932.
- BATHAM, E. & PANTIN, C.: The organisation of the muscular system of *Metridium Senile*. *J. Exp. Biol.*, Vol. 27, pp. 264, 1950. *Quart. J. of Micr. Sci.*, Vol. 92, pp. 27, 1951.
- BAUER, V.: Die Schwimmbewegung der Quallen und ihre reflectorische Regulierung. *Z. vergl. Physiol.*, Vol. 5, pp. 37, 1927.
- BEADLE, L.C. & THOMAS, I.F.: The African Freshwater Jellyfish *Limnocnida tanganyicae*. *Nature*, sous presse.
- BEAUCHAMP, R.S.A.: Hydrology of Lake Tanganyika. *Intern. Rev. Hydrobiol.*, Vol. XXXIX, pp. 316-353, 1939.
 — Chemistry and Hydrography of Lakes Tanganyika and Nyassa. *Nature*, Vol. CXLVI, pp. 253-256, 1940.
 — Lake Tanganyika. *Nature*, Vol. 157, pp. 183, 1946.
 — Sulphates in African Inland Waters. *E.A.F.R.O. Jinja. Nature*, Vol. 171, n° 4357, 1953.
- BELL, F.O.: X-ray and related studies of the structure of the proteins and nucleic acids. *Ph. D. Thesis, Leeds University*, pp. 80-81, 1939.
- BENOIT, P.: L'ovogénèse et les premiers stades du développement chez la *Myriothèle* et le *Tubulaire*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, T. 64, 1925.
- BERNARD, F.: Note sur des Méduses rapportées par Foa du Lac Tanganyka et dénommées *Limnocnida tanganyicae*. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, pp. 62, 1898.
- BERNHARD, W.: Problèmes de la cytologie électronique de haute résolution. *Bull. Micr. Appl.*, 2 Ser., T. 5, n° 1 et 2, 1955.
- BERNHARD, W.; GAUTIER, A. & OBERLING, Ch.: Elements fibrillaires de nature probablement ergastoplasmique dans le cytoplasme de la cellule hépatique révélés au microscope électronique. *C.R. Soc. Biol.*, Vol. 145, pp. 566, 1951.

- BERRILL, N.J.: Development and Medusa-Bud. Formation in the Hydro-medusae. *Quart. Rev. Biol. Balt.*, Vol. 25, pp. 292, 1950.
- BERRILL, N.J. & LIU, C.K.: Germ plasm, Weismann and Hydrozoa. *Quart. Rev. Biol. Balt.*, Vol. XXIII, n° 2, pp. 124-132, 1948.
- BERRY EDNEY, E.: Report of the Assistant Zoologist. *Rep. Trust. Mus. S. Rhod.*, for 1938-1939.
— Notes on the Behaviour and Reactions to certain Stimulies of the freshwater Jellyfish *Limnocnida rhodesiae*. *B.-Occ. Pap. Nat. Mus. S. Rhod.*, Vol. 8, pp. I-II, 1939.
- BETHE, A.: Algemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. *Leipzig*, 1903.
- BIGELOW, H.: Studies on the nuclear cycle of *Gonionemus murbachii*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, Vol. XLVIII, n° 4, pp. 287-399, 1907.
— Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer Albatros. The Medusae — *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard*, Vol. XXXVII, pp. 1-243, 1909.
- BILLARD, A.: Contribution à l'étude des hydroïdes. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, T. 20, pp. 1-244, 1904.
- BODANSKY, M.: Comparative studies of digestion. III Further observation on digestion in Coelenterates. *Am. J. Physiol.*, Vol. 67, pp. 347, 1924.
- BODANSKY, M. & ROSE, W.C.: Comparative studies of digestion. I The digestive enzymes of coelenterates. *Amer. Journ. of Physiol.*, Vol. 62, pp. 473-481, 1922.
- BOECKER, E.: Über Süßwassermedusen. *Wochenschrift für Aquarien und Terrarienkunde*, n° 16, 1908.
- BOHM, R.: Lettre à E. von Martens. *Sctz. Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin*, pp. 197, 1883.
- BOISSEAU, J.P.: Recherches sur l'histochimie des cnidaires et de leurs nématocystes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, Vol. 77, pp. 151, 1952.
- BOSE, S.R.: On plant vacuoles functioning as storehouse of various enzymes. *La cellule*, Vol. 53, pp. 153, 1949.
- BOUILLOU, J.: A Hydropolyp in the Biological Cycle of Freshwater Jellyfish *Limnocnida tanganyicae*. *Nature*, Vol. 174, 1954.
— Le cycle biologique de *Limnocnida tanganyicae* *C.R. Acad. Sc. Paris*, T. 240, pp. 353-355, 1955.
— Le cycle biologique de *Limnocnida tanganyicae*. *Bull. Acad. Roy. Sci. Col.*, T. I, Fasc. 2, 1955.
— Le bourgeonnement manubrial de la méduse *Limnocnida tanganyicae*. *Bull. Acad. Roy. Sci. Col.*, T. I, Fasc. 6, 1956.
- BOUILLOU, J. & SEMAL-VAN GANSEN, P.: Sur quelques hydres africaines. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, T. LIV, Fasc. 1-2, 1956.

- BOUILLOU, J. & VANDERMEERSCHE, G.: Structure et nature de la mésoglée des Hydro- et Scyphoméduses. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* LXXXVII, fasc. 1, 1956-57.
- BOULENGER, C.L.: On the origin and migration of the stinging-cells in *Craspedote medusae*. *Quart. J. Micr. Sci. London*, Vol. LV, pp. 763-793, 1910.
 — On some points in the anatomy and bud formation of *Limnocnida tanganyicae*. *Quart. J. Micr. Sci. London*, Vol. LVII, pp. 83-106, 1911.
 — On a freshwater medusa from Rhodesia. *Quart. J. Micr. Sci. London*, Vol. LVII, pp. 427, 1912.
- BOULENGER, C.L. & FLOWER, W.V.: The Regent's Park Medusa *Craspedacusta sowerbii* and its identity with *Craspedacusta (Microhydra) ryderi*. *Proc. Zool. Soc. London*, n° LXVI, pp. 1005-1015, 1928.
- BOURNE, A.G.: On a hydriform phase of *Limnocodium sowerbii*. *Nature. London*, Vol. XXXI, pp. 107, 1884.
 — On the occurrence of a hydroid phase of *Limnocodium sowerbii*. *Proc. Roy. Soc.*, Vol. XXXVIII, pp. 9-14, 1885.
- BOZLER, E.: Sinnes und nervenphysiologische Untersuchungen an Scyphomedusen. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. IV, pp. 37, 1926.
 — Weitere Untersuchungen zur Sinnes und Nervenphysiologie der Medusen. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. IV, pp. 799, 1926.
 — Untersuchungen über das Nervensystem der Coelenteraten I Teil Kontinuität oder Kontakt zwischen den Nervenzellen. *Zeit. Zellf. Mikr. Anat. Berlin*, Bd. V, H. 1-2, pp. 244-262, 1927.
- BRADLEY, D.E.: Evaporated Carbon films for use in electron microscope. *Brit. Journ. Appl. Phys.*, Vol. 5, pp. 65, 1954.
 — An evaporated Carbon replica technique for use with the electron microscope and its application to the study of photographic grains. *Brit. J. Appl. Phys.*, Vol. 5, pp. 96, 1954.
- BRETSCHNEIDER, L.H.: Die elektroneoptische Feinstruktur von organischen Kolloiden und dem Grundcytoplasma. *Proc. Kon. Ned. Akad. V. Wetens. Amsterdam*, 54, 1951.
- BRIEN, P.: Remarques au sujet des conceptions relatives à l'existence à la perennité chez les Hydriodes, d'une réserve embryonnaire. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, T. LXXII, 1941.
 — Etudes sur deux Hydriodes gymnblastiques, *Cladonema radiatum* D. et *Clava squamata* M. - Acad. Roy. Belgique, Cl. Sci., T. XX Fasc. I, pp. 1-116, 1942.
 — Etudes de la Régénération et de la Rénovation de l'appareil sexuel chez les Hydriodes. *Arch. de Biol.*, T. LIV, Fasc. 4, pp. 410-475, 1943.
 — Contribution à l'étude des Hydres d'eau douce (*Hydra fusca*, *Hydra viridis*, *Hydra attenuata*) Croissance et Reproduction. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, T. 76, pp. 277-296, 1951.
 — La perennité somatique. *Biol. Rev.*, Vol. 28, pp. 308-349, 1953.

- A propos des Bryozoaires phylactolémates. Processus épigénétique de l'évolution. Ontogénèse multiples. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, T. LXXIX, pp. 203, 1954.
- Etude sur les Phylactolémates. Ontogénèse multiple. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, T. 84, pp. 301-440, 1955.
- BRIEN, P. & MORDANT, C.: Relations entre les reproductions sexuée et asexuée à propos des Phylactolémates. *Ann. Soc. Roy. Zool.* T. 86, Fasc. 2, 1955.
- BRIEN, P. & RENIERS, M.: La croissance, la blastogénèse, l'ovogénèse chez *Hydra fusca* (P.). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, T. 83, pp. 1-94, 1949.
- La gametogénèse et l'intersexualité chez *Hydra attenuata* (P.). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, T. 82, pp. 285-327, 1951.
- Etude d'*Hydra viridis* (L.). La blastogénèse, la spermatogénèse, l'ovogénèse. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, T. 81, pp. 3-110, 1950.
- Apparition de la stonolisation chez l'hydre verte et sa transmissibilité. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, T. LXXXVI, Fasc. 4, 1952.
- La signification des cellules interstitielles des Hydres d'eau douce et le problème de la réserve embryonnaire. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, T. LXXXIX, pp. 258-325, 1955.
- BROCH, H.: Karte der Verbreitung einiger Trachylinen und der Süßwassermedusen. *Kükenthal, Handbuch der Zoologie*, I., pp. 474-475. Berlin, Leipzig, 1925.
- BROOKS, J.L.: Speciation in ancient lakes. *Quart. Rev. Biol.*, Vol. 25, pp. 30-60, 131-176, 1950.
- BROOKS, W.K.: Budding in Free medusae. *Amer. Nat.*, pp. 670, 1880.
- The life history of the Hydromedusae. *Mem. Bost. Nat. Hist. Soc.*, Vol. III, 1880.
- The life history of the Hydromedusae. A discussion of the origin of the medusae and the significance of metagenesis. *Mem. Bost. Bat. Hist. Soc.*, Vol. III, pp. 359-430, 1886.
- BROWN, C.H.: Keratin in Invertebrates. *Nature. London*, Vol. 166, 439, 1950.
- BROWNE, E.T.: Hydromedusae. Fauna and geography of the Maldivian and Lacadive Archipelagoes. Vol. II, pp. 722-749, 1904.
- On the freshwater medusa liberated by *Microhydra ryderi* (Potts) and a comparison with *Limnocodium*. *Quart. J. Micr. Sc.* Vol. L, pp. 635-645, 1906.
- On the freshwater Medusa *Limnecnida tanganicae* and its occurrence in the River Niger. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Vol. XVII, pp. 304, 1906.
- On the freshwater Medusa *Limnecnida tanganicae* discovered in the River Niger by the late J.S. Budgett. *The work of J.S. Budgett. Cambridge*, 1907.
- BROWNE, E.T. & FOWLER, G.H.: Biscayan Plankton, The Medusae. *Trans. Linn. Soc. London*, Vol. 10, pp. 163-187, 1906.
- BUDDENBROCH, W.: Vergleichende Physiologie. B. 2. Nervenphysiologie, Coelenteraten, pp. 81-105. Basel, 1953.

- BULLOCH, T.: Neuromuscular facilitation in Medusae. *J. Cell. Comp. Physiol.*, Vol. 22, pp. 251, 1943.
- BURCH, P.: Endodernal flagella of *Hydra oligactis* (P.). *Biol. Bull.* Vol. 54, pp. 520-523, 1928.
- CALLAN, H.G.: Recent work on the structure of cell nuclei. Symposium on Fine Structure of Cells. *Groningen*, 1955.
- CALLAN, H.G. & TOMLIN, S.G.: Experimental Studies on Amphibian Oocyte Nuclei. *Proc. Roy. Soc.*, 137, pp. 367, 1950.
- CAPART, A.: Le milieu géographique et géophysique. Expl. Hydr. Lac Tanganyika, 1940-1947. *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, Vol. I, 1952.
- CARLGREN, O.: Anthozoa. *Bronn's Tier-reichs*, 1903.
- CAULLERY, M.: Parasitisme et Symbiose. *Doin Edit.*, 1922.
- CHAMPETIER, G. & FAURE-FREMIET, E.: Etude roentgenographique de quelques collagènes. *J. de Chimie Physique*, Vol. 35, 1938.
— Etude roentgenographique de quelques cornéines d'Anthozoaires. *C.R. Acad. Sci.*, T. 215, pp. 94, 1942.
- CHAPEAUX: Contribution à l'appareil de relation des Hydromeduses. *Arch. de Biol.*, Vol. XIII, pp. 647, 1892.
- CHAPMAN, G.: Studies of the Mesoglea of Coelenterates.
I) Histology and Chemical Properties. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 94, pp. 155-176, 1953.
II) Physical Properties. *J. Exp. Biol.*, pp. 440-451, 1953.
- CHATTON, E. & LWOFF, A.: Note préliminaire sur la systématique des Ciliés Apostomea. *Bull. Soc. Zool. Fr.* Vol. LV, pp. 296-327, 1930.
— Ciliés Apostomes. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, Vol. LXXVII, pp. 1-453, 1935.
- CHUN, C.: Coelenterata in Bronn's Tier-reichs, 1894-1902. Zweiter Absch., 1914.
- CIAMICIAN, J.: Ueber den feineren Bau und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum* (All.). *Z. f. wiss. Zool.*, Vol. 32, pp. 323-347, 1879.
- CLARCK: Applied X-Ray's. *Mc. Graw Hill N.Y.*, 1955.
- CLAUDE, A.: Fine Structure of Cytoplasm. Symposium on fine Structure of Cells. *Groningen*, 1955.
- CLAUS, C.: Studien über Polypen und Quallen der Adria. I Acalephen (Discomedusen). *Denksch. Math. Natur. Klasse Kais. Akad. Wien.*, Bd. XXXVIII, 1878.
— Die Entwicklung des Aequoriden Eies. *Zool. Anz.*, Vol. 5, pp. 284-288, 1882.
- COVAN, P. - STEWART, M. & NORTH, C.T.: The polypeptide chain configuration of collagen. *Nature. London*, Vol. 176, 1955.
- CREMER, M.: Ueber das Elektrogramm der Medusen. *Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München*, Bd. XXII, pp. 41-45, 1907.

- CUNNINGTON, W.A.: The third Tanganyika Expedition. *Nature*. London, Vol. LXXIII, pp. 310-, 1906.
 — The fauna of the African Lakes: a study in comparative Limnology with special reference to Tanganyika. *Proc. Zool. Soc. London*, 1920.
- DAGET, J.: Une méduse dans le Niger. *Notes Afr. Dakar*, n° 48, pp. 132, 1950.
- DALCQ, A.: L'œuf des Mammifères comme objet cytologique. *Bull. Acad. Roy. Méd. Belg.*, T. XVII, n° 5, pp. 236, 1952.
- DALTON, A.J.: Electron Microphotography of Epithelial Cells of the Gastro-Intestinal tract and Pancreas. *Am. J. Anat.*, Vol. 89, pp. 109, 1951.
- DALTON, A.J. & FELIX, M.D.: Further Electron Microscopic Studies of the Epidymis and Pancreas of the Mouse. *J. Appl. Phys.*, Vol. 24, 1425, 1953.
 — A Study of the Gogli substance and ergastoplasm in a series of mammalian cell types. Symposium on fine Structure of Cells. Groningen, 1955.
- DALTON, A.J. - KAHLER, M. - STRIEBICH & LLOYD, B.: Finer structure of hepatic intestinal and renal cells of the mouse as revealed by the electron microscope. *J. Nat. Cancer Inst.*, Vol. II, pp. 439-461, 1950.
- DAMAS, H.: Sur la présence dans la Meuse belge de *Branchiura sowerbyi*, *Craspedacusta sowerbyi* et *Urnatella gracilis*. *Ann. Soc. Zool. Belg.*, T. LXIX ; pp. 293-310, 1938.
 — Les lacs du Ruanda et leurs problèmes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, T. 84, fasc. I, 1953.
 Etude limnologique de quelques lacs ruandais.
 I) Le cadre géographique. *Inst. Roy. Sc. Col. Belg. Mem.*, T. XXIV, fasc. 2, 1954.
 II) Etude thermique et chimique. *Inst. Roy. Col. Belg. Mem.*, T. XXIV, fasc. 4, 1954.
 III) Le plancton. *Acad. Roy. Sc. Col.*, T. I, fasc. 3, 1955.
- DARLING, P.S.: Occurrence of *Limnocalanus* in the Periyar lake, Travancore. *Nature*. London, Vol. 135, pp. 151, 1935.
- DARTEVELLE, E.: Les invertébrés des environs de Léopoldville, Éponges, Hydrozoaires, Bryozoaires. *Bull. Soc. Bot. Zool. Cong. Léopoldville*. N.S., pp. 7, 1949.
- DE BEER, C.R. & HUXLEY, J.S.: Studies in Dedifferentiation, (5) Dedifferentiation and Reduction in *Aurelia*. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 68, pp. 471, 1924.
- DEJDAR, E.: Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbyi*. *Naturwiss.*, Vol. XX, 1932.
 — Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbyi* (L.) in monographischer Darstellung. *Z. Morph. Okol. Tiere*. Berlin, Bd. XXVIII, H. 5, pp. 595-691, 1934.

- DELAGE & HEROUARD: Coelenterés. *Traité de Zoologie Concète*, 1901.
- DEMPSEY, E.W. - VIAL, J.D. - LUCAS, R.V. & LANSING, A.: Characterization of the reaction between orcein and the elastic fibres of the ligamentum nuchae of the horse. *Anat. Rec.*, 1952.
- DETTMER, N.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen der elastischen Fasern im Flügelbrend der Taube. *Zeit. f. Zellf. Mikr. Anat.*, Bd. 37, pp. 89-100, 1952.
- DOWNING, E.: Ingestion and Digestion in *Hydra*. *Science*, Vol. 15, pp. 523, 1902.
- DOUGLAS: Zur Frage der systematischen Stellung von *Limnocodium sowerbyi*. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, Vol. CII, H. I, pp. 92-110, 1912.
- DRZEWINA, A. & BOHN, G.: Modifications rapides de la forme sous l'influence de la privation d'oxygène chez une méduse *Eleutheria dichotoma*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, T. XLIII, pp. 1030, 1911.
— Variations et anomalies chez une méduse *Eleutheria dichotoma*. *C.R. Soc. Biol. Paris*, T. LXXII, pp. 1027-29, 1912.
Observation sur l'*Eleutheria claparedei* H. et son polype. *C.R. Soc. Biol. Paris*, T. LXII, pp. 393.
— Observations biologiques sur *Eleutheria dichotoma* et *Eleutheria claparedei*. *Arch. Zool. Exp. Gen. Paris*, T. LII, pp. 15-50, 1913.
- DUNHAM, D.W.: Studies on the ecology and physiology of the fresh-water jellyfish *Craspedacusta sowerbii*. *Abstr. Doctors Diss. Ohio State Univ.*, Vol. 36, pp. 57-62, 1942.
— The water content of the fresh-water Jellyfish *Craspedacusta*. *Amer. Midl. Nat. Notre-Dame*, Vol. XXVIII, pp. 52, 1942.
- DURKEN, B.: Lehrbuch der Experimentalzoologie. 2 Aufl. Berlin, 1928.
- EDMONSON, C.H.: Fresh water Jellyfish in Hawai. *Science*, Vol. XCI, pp. 313-314, 1940.
- EIMER, Th.: Über künstliche Theilbarkeit und über das Nervensystem der medusen. *Arch. mikr. Anat. Bonn*, Bd. XV, pp. 16, 1877.
— Die Medusen physiologische und morphologische auf ihr Nervensystem untersucht. *Tübingen*, 1878.
- EWALD, A.: Über den Bau, die Entladung und die Entwicklung der Nesselkapseln von *Hydra* und *Porpita mediterranea*. *Verhdl. natur. med. Ver. Heidelberg*, Vol. XIII, pp. 303-354, 1915.
- FANTHAM, H.B. & PORTER, A.: *Limnocnida rhodesiae* and its distribution. *Nature*, Vol. CXXXII, 1933.
— Occurrence of the freshwater medusa *Craspedacusta sowerbii* in Eastern Canada. *Nature. London*, Vol. 141, pp. 515-516, 1938.
- FAURE-FREMIET, E. & GARRAULT, H.: Propriétés physiques de l'Ascarocollagène. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, T. 78, 1944.

- FEULGEN, R. & VÖIT, K.: Über einen weit verbreiteten festen Aldehyd. *Pflüger's Archiv. f. Physiol.*, Vol. CCVI, 1924.
- FEYTAUD & CADENAT: Une méduse d'eau douce dans le Dropt. *Rev. Zool. Agr. Appl.*, 8-10, 1930.
- FOWLER, G.H.: Notes on the hydroid phase of *Limnocodium sowerbyi*. *Quart. J. Micr. Sci. London*, Vol. XXX, pp. 507-514, 1890.
- 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.*, Vol. 2, pp. 877-904, 1950.
- FRANCHI, C.M. & DE ROBERTIS, E.: Electronmicroscope observations on elastic Fibres. *Proc. Soc. Exp. Med.*, Vol. 76, pp. 515, 1951.
- FREY-WISSLING, A. & FREY, A.: La tunicine au microscope électronique. *Protoplasma Oestr.*, Vol. 39, 1950.
- FUJIWARA, Ts.: Notes on a fresh-water medusa found in China. *F. Sc. Hiroshima Univ. Zool.*, Vol. I, pp. 155-168, 1930-32.
- FUHRMANN, O.: Les Hydres et les Méduses d'eau douce. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat.*, Vol. 64, pp. 95-96, 1939.
— Sur *Craspedacusta sowerbyi* et un nouveau Coelenteré d'eau douce *Calpasoma dactyloptera* n.g. n. sp. *R. Suisse Zool. Genève*, Vol. XLVI, pp. 363-8, 1939.
- FULTON, J.F.: *Trichodina pediculus* and a closely related species. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, Vol. XXXVII, 1923.
- GARMAN, H.: The sudden appearance of great numbers of freshwater medusae in a Kentucky creek. *Science N.Y.*, Vol. XLIV, pp. 856-860, 1916.
Fresh-water Coelenterata in Kentucky. *Science N.Y.*, Vol. LVI, pp. 664, 1922.
— The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* in Kentucky again. *Science N.Y.*, Vol. LX, pp. 477-8, 1924.
- GEMMILL, J.F.: The ciliation of the Leptomedusan *Melicertium octostatum*. *S. Proc. Zool. Soc. London*, pp. 459-461, 1919.
- GERSH, I. & CATCHPOLE, H.: The organization of ground substance and basement membrane and its significance in tissue injury, disease and growth. *Amer. J. Anat.*, Vol. 85, pp. 457, 1949.
- GILBERT, O.: Studies of the histology of the mid gut of the Cheneth or pseudo-scorpions. *Quart. J. of Micr. Sc.*, Vol. 93, pp. 31-45, 1952.
- GLASER, O.C. & SARROW, C.M.: The Physiology of Nematocysts. *J. Exp. Zool.*, Vol. VI, pp. 361-382, 1909.
- GOETTE, A.: Verzeichnis der Medusen welche von Dr. Sander-Stabzarzt auf S.M.S. Prinz Adalbert gesammelt wurden. *Math. Naturw. Mitt. K. Pr. Akad. Wiss. Berlin*, pp. 597-603, 1886.

- Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechte individuen der Hydropolyphen. *Z. wiss. Zool. Leipzig.* Bd. LXXXVII, H. 1-2, pp. 1-335, 1907.
- *Microhydra ryderi* in Deutschland. *Zool. Anz.*, Bd. XXXIV, 1909.
- *Microhydra ryderi* ein seltener Hydropolyp in Strassburg. *Mitt. Philomath. Ges. in Elsass-Lothringen*, Bd. IV, pp. 35-43, 1909.
- Über die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Microhydra ryderi*. *Zool. Anz. Leipzig*, Bd. LI, 1920.
- GOTO, S.: The Craspedote Medusa *Olindias* and some of its Natural Allies. *Mark Anniversary Volume*, pp. 1-22, 1903.
- GRASSÉ, P.P.: Protozoaires. *Traité de Zoologie*, T. I., Fasc. II, 1952.
- GRAVELY, F.A. & AGHARKER, S.P.: Note on the habits and distribution of *Limnocnida indica* Annandale. *Rec. Indian Mus.*, Vol. VII, pp. 399, 1912.
- GRAVIER, C.: Sur la méduse du Victoria-Nyanza et la faune des grands lacs Africains. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Vol. IX, pp. 347, 1903.
 — Sur la Méduse du Victoria Nyanza. *C.R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXXVII, pp. 867-869, 1903.
 — La méduse du Tanganyika et du Victoria Nyanza, sa dispersion en Afrique. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Vol. XII, pp. 218, 1907.
- GREEN, E.W.: Observations on the distribution of mitochondries in the cells of *Hydra fusca*. *Wash. Univ. Stud. St Louis*, Vol. 10, pp. 49-65, 1923.
- GREENWOOD: On digestion in *Hydra*, with some observations on the structure of the endoderm. *J. of Physiol.*, Vol. 9, pp. 317, 1884.
- GROBBEN, C.: Arbeiten aus dem zoologisch-vergleichend-anatomischen Institut der Universität Wien. II. Über *Podocoryne carnea* (S.). *Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat.*, Bd. LXXII, pp. 453-486, 1875.
- GROSS, J.: The structure of Elastic tissue as studied with the Electron Microscope. *J. Exp. Med.*, Vol. 89, 1949.
 — Connective tissue fine structure and some methods of its analysis. *J. Ger. U.S.A.*, Vol. 5, pp. 343-360, 1950.
 — Fiber formation in trypsinogen solutions. An electron optical study. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, Vol. 78, 1951.
- GUERNE, J. DE: Méduses d'eau douce et d'eau saumâtre. *Bull. Sci. Dep. Nord.*, Vol. II, pp. 417-424, 1880.
 — La méduse du Lac Tanganika. *La Nature*, T. XXI, pp. 51, 1893.
 — À propos d'une méduse observée par le Dr. Tautain dans le Niger à Bamakou (Soudan français). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, Vol. I, pp. 225, 1893.
 — On a Medusa observed by Dr. Tautain in the river Niger at Bamakou. (French Soudan). *Ann. Mag. Nat.*, Vol. XIV, pp. 29-34, 1894.

- GUNTHER, R.T.: Preliminary Account of the Freshwater Medusa of lake Tanganyika. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Vol. XI, pp. 269, 1893.
 — Further contribution to the Anatomy of *Limnocoidea tanganyicae*. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. XXXVI, pp. 271-293, 1894.
 — Some further Contributions to our Knowledge of the Minute Anatomy of *Limnocodium*. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 35, pp. 539-550, 1894.
 — (Présentation de *Limnocoidea tanganyicae* du lac tanganyika). *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 179, 1906.
 — Report on *Limnocoidea tanganyicae* with a note on the subspecies from the Victoria-Nyanza. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 643, 1907.
- GURNEY, R.: The origin and conditions of existence of the fauna of freshwater. *Trans. of Norfolk Nat. Soc.*, Vol. 9, 1913.
- GUSTAVSON: The chemistry and reactivity of collagen. *Acad. Press N.Y.*, 1956.
- HADZI, J.: Über das Nervensystem *Hydra*. *Arb. Zool. Inst. Wien*, Vol. XVII, pp. 225-268, 1909.
 — Jos o ontogenzi i filogenzi hidromeduze. *Rad. Jugosl. Akad. Zagreb*, Bd. CXC, 1912.
 — Die Entstehung der Knopse bei *Hydra*. *Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. XVIII, 1919.
 — An Attempt to Reconstruct the System of Animal Classification. *Syst. Zool.*, Vol. 24, pp. 145-154, 1953.
- HAECKEL, E.: Das System der Medusen. *Jena*, 1879-1880.
- HAGENAU & LACOUR: Cytologie électronique de tumeurs hypophysaires expérimentales, leur appareil de Golgi. Symposium on Fine Structure of Cells. *Groningen*, 1955.
- HALL, D.A. - REED, R. & TURNBRIDGE, R.E.: Structure of Elastic Tissue. *Nature*, Vol. 170, 1952.
- HAMMANN, O.: Beiträge Zur Kenntnis der Medusen. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, Bd. XXXVIII, pp. 419-428, 1883.
- HAMON, M.: Cytochemical research on Coelenterata nematocysts. *Nature*, Vol. 176, pp. 357, 1955.
- HANSTROM, B.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere. 1928.
- HARGITT, C.W.: Occurrence of the fresh water medusa *Limnocodium* in the United States. *Science N.Y.*, Vol. XXVI, pp. 638-9, 1907.
Biol. Bull Woods Hole, Vol. XIV, 1908.
 — Distribution of the fresh water medusa *Craspedacusta* in the United States. *Science N.Y.*, Vol. L, pp. 413, 1919.
 — A further note on the fresh-water medusa. *Science N.Y.*, Vol. LVII, pp. 478-480, 1923.
- HARGITT, G.T.: Notes on the regeneration of *Gonionemus*. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. IV, pp. 1-12, 1902.
 — Germ cells of Coelenterates. *J. Morph. Phil.*, Vol. 24, 1913.
 idem Vol. 28, 1916, 1917.
 idem Vol. 33, 1920.

- 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.*, Vol. 41, pp. 349, 1925.
- HARTLAUB, C.: Craspedote Medusen. Nordisches Plankton; Codoniden und Cladonemiden. VI pt., pp. 1-479. *Kiel und Leipzig*, 1907 (1933).
- HARVEY, E.N.: Studies on bioluminescence in the Coelenterates *Biol. Bull.*, Vol. 41, pp. 280-287, 1921.
- HATAI, G.: On the composition of *Cassiopeia xamachama* and the changes in it after starvation. *Carnegie Inst.*, n° 251, 1917.
- HENSCHEL, J.: Untersuchungen über den chemischen Sinn der Scyphomedusen *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata* und der Hydro-meduse *Sarsia tubulosa*. *Wiss. Meeresuntersuchungen*, Bd. XXII, pp. 25-42, 1935.
- HERBST, C.: Über die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganischen Stoff, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. III Rolle der nothwendigen anorganischen Stoffe. *Arch. Entw. Mech. Org. Berlin*, Bd. XVII, H. 2/3, pp. 306-520, 1904.
- HERTWIG, O. & R.: Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen 1878. *Leipzig*.
 — Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystem untersucht. *J. Zeit. für Natur.*, Bd. 13, 1879.
 — Studien zur Blattertheorie die Actinien. *Jena*, 1879.
 — Der Organismus der medusen und seine Stellung zur Keim-blattertheorie. *Leipzig*, 1880.
- HESSE, R.: Ueber das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Rhizostoma Cuvieri*. *Z. f. wiss. Zool.*, Bd. LX, 1895.
- HINCKS, T.: History of British Hydroid Zoophytes. *London*, 1868.
- HOBLEY, G.W.: (Découverte de *Limnocnida tanganyicae* au Victoria-Nyanza). *Geogr. J.*, Vol. LXXIV, pp. 132, 1929.
- HOLMES, W.: The Mesoglea and Muscle-fibres of *Chlorohydra viridissima*. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 91, pp. 419-428, 1950.
- HORA, S.L.: On some interesting Features of the Fauna of the Western Ghats. *J. Bombay Nat. Hist.*, Vol. XXXI, pp. 449, 1926.
- HORRIDGE, A.: An action potential from the motor nerves of the Jellyfish *Aurelia aurita* L. *Nature*, London, Vol. 171, pp. 400, 1953.
 — The nerves and muscles of medusae.
 I. Conduction in the nervous system of *Aurelia aurita* L. *J. Exp. Biol.*, Vol. 31, pp. 594-600, 1954.
 II. *Geryonia proboscidalis* E. *J. Exp. Biol.*, Vol. 32, pp. 555-568, 1955.
 III. A decrease in the refractory period following repeated stimulation of the muscle of *Rhizostomas pulmo*. *J. Exp. Biol.*, Vol. 32, pp. 636-641, 1955.
 IV. Inhibition in *Aequorea forskalea*. *J. Exp. Biol.*, Vol. 32, pp. 642-648, 1955.

- HORRIDGE, A.: Observations on the nerve fibres of *Aurelia aurita*. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 95, pp. 85, 1954.
 — The Nervous System of the Ephyra Larva of *Aurelia aurita*. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 97, pp. 59-74, 1956.
- HUBERT, H.: A propos des Méduses du lac Tanganika. *Bull. Cer. Zool. Cong.*, Vol. XI, fasc. 3, pp. 67, 1934.
- 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.
- HYDE, I.: The nervous system of *Gonionemus murbachii*. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. IV, pp. 40-45, 1902.
- HYMAN, L.: The water content of medusae, *Science*, Vol. 87, pp. 166-167, 1938.
 — Observations and Experiments on the Physiology of Medusae. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. LXXIX, pp. 282, 1940.
 — The Invertebrates, Volume I, 1940.
- ISSIDORIDES, MARIELTA, BEANS, SEDAN, EVANS: Electron micrographs of the nematocysts of *Hydra*. *Proc. Iowa Acad. Sc.*, Vol. 59, pp. 461-466, 1952.
- IZQUIERDO, L.: Méthode de fixation de la coloration vitale au bleu de Toluidine, quelques résultats concernant l'œuf de Rat. *C.R. St. Biol.*, Vol. 148, 1954.
 — Fixation des œufs de Rat colorés vitalement par le bleu de Toluidine. Techniques et observations cytologiques. *Ext. Arch. Biol.*, T. LXVI, 1955.
- JENKINS, H.: The occurrence of the fresh-water medusa *Craspedacusta sowerbii* L. in Monmouthshire. *Trans. Cardiff. Nat. Soc.*, Vol. LXVIII, pp. 39-45, 1935.
- JICKELI, C.F.: Über den histologischen Bau von *Eudendrium und Hydra*. *Morph. Jahrb.*, Vol. 8, pp. 373-416, 1882.
- JONES, S.: On the occurrence of the freshwater medusae *Limnocnida indica* Annandale in the western drainage of the Sahyadris. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Vol. 49, pp. 799-801, 1951.
- JORDAAN, J.: A fresh-water medusa from South Africa. *Zool. Anz. Leipzig*, Bd. CV, pp. 185-8, 1937.
 — *Limnocnida tangayicae* from the Chobe River. *Ann. Transv. Mus.*, Vol. XVI, pp. 493, 1935.
 — The early stages of the fresh-water medusa *Limnocnida cymodoce* Jordaan. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 597-600, 1937.
- JOSEPH, H.: Über einen mutmasslichen Primitivzustand eines Schweresinnes Organes. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, Bd. LXIX, pp. 27-34, 1920.
 — Über *Haleremita*, *Gonionemus* und den Begriff der Trachomedusen. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, Bd. XXIX, pp. 129-133,

- Zur morphologie und Entwicklungsgeschichte von *Haleremita* und *Gonianemus*. Ein Beitrag zur systematischen Beurteilung der Trachymedusen. *Z. f. wiss. Zool.*, Bd. 125, pp. 374-434, 1925.
- KANAJEW, J.: Einige histologische Beobachtungen über das Entoderma der *Pelmatohydra oligactis* Pall. bei der Regeneration. *Zool. Anz.*, Vol. 67, pp. 228-234, 1926.
- Über der histologischen Bau des Entoderm im Mundkegel von *Pelmatohydra oligactis* Pall. *Zool. Anz.*, Vol. 67, pp. 305-308, 1926.
- KEECH, K. & REED, R.: Further observations on the transformation of collagen fibrilles into «elastin» an electron microscopic study. First European Regional Conference on Electron Microscopic. Stockholm, 1956.
- KELLER: Untersuchungen über neue Medusen aus dem roten Meere. *Z. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXVIII, 1883.
- KENNEL VON: Über eine Süsswassermeduse. *S.B. Nat. Ges. Dorp.*, Bd. IX, pp. 282, 1890.
- KOLLIKER, A.: Die Bindessubstanz der Coelenteraten. *Icones Histologicae oder Atlas der vergleichende Gewebelehre*. Abt. II. Der feinere Bau der höheren Thiere, H. I. pp. 93-181, 1865.
- KORSCHELT, E.: Regeneration und Transplantation. Berlin, 1927.
- KORSCHELT & HEIDER: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere (Neu bearbeitet von E. Korschelt). Jena G. Fischer, 1936.
- KRAMP, P.: A Revision of the Medusae belonging to the Family Mitronidae. *Videnssk. Medd. Naturh. Foren. København*, Bd. XCII, pp. 305-83, 1932.
- Die Meduse von Ostroumovia inkermanica und die Systematische Stellung der Olindiiden. *Zool. Anz. Leipzig*, Bd. 122, pp. 103-108, 1938.
- Die Meduse von Ostroumovia inkermanica und die systematische Stellung der Moerisiiden und Olindiiden. *Arb. Biol. Meerestat Varna. Bulgarien*, n° 7, 1938.
- Occasional notes on Coelenterata. II. *Vidensk Medd. Naturh. Foren. København*, Bd. CIII, pp. 503-516, 1939.
- Freshwater Medusae in China. *Proc. Zool. Soc. London*, Vol. CXX, pp. 165-184, 1950.
- On the freshwater Medusa *Limnocnida tanganyicae* and its occurrence in African lakes. *Miscellanea Zoologica* H. Schouteden. *Ann. Mus. Roy. Congo Belg. Sc. Zool.*, Vol. I, 1954.
- KRASINKA, S.: Beiträge zur Histologie der Medusen. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, Vol. CIX, H. 2, pp. 256-348, 1914.
- KRISHNAMURTHY, D.R.: On the occurrence of the freshwater Medusa in the Krishnarajasagar on the Cauvery. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Vol. 50, pp. 4, 1952.

- KRUKENBERG: Über den Wassergehalt der Medusen. *Zool. Anz.*, Vol. 3, pp. 306, 1880.
- KUFFERATH, J.: Le milieu biochimique. Exploration Hydrobiologique du lac Tanganika. 1946-47, Vol. I. *Inst. R. Sc. Nat. Belg.* 1952.
- KUHL, G.: Ein Seltener Süßwasser-Polyp Ohne Fangarme (*Craspedacusta sowerbii*). *Natur und Volk*, Vol. 77, H. 4/6, 1947.
 — Die Kriechbenegung der Wanderfrustel des Süßwasser-Polyp *Craspedacusta sowerbii*. *Z. Natur. W.*, Bd. 2, 1947.
 — Zeitrafferfilm-Untersuchungen über den Polypen von *Craspedacusta sowerbii*. *Abhandlungen der Sencken. Natur. Gesel.* Bd. 473, pp. 1-72, 1947.
 — Vorführung eines Mikr. über die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Craspedacusta sowerbii*. *Herr. Verh. Deut. Zool. in Mainz*, 1949.
- KUHN, A.: Die Entwicklung des Geschlechtindividuen der Hydromedusen. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog.*, Bd. 30, 1910.
 — Entwicklungsgeschichte und Vervandschaftsbeziehung der Hydrozoen. *Erge. und Fortsch. Zool.*, Vol. IV, pp. 1-284, 1914.
- KUKENTHAL, W.: Coelenterata. *Handbuch der Zoologie*, I. Band., 1923-1925.
- LAMEERE, A.: Evolution des Coelenterés. *Trans. Sté. Zool. Wimereux*, Vol. 13, pp. 399-406, 1939.
- LANG: Ueber die Knopspung bei «*Hydra*» und einigen Hydropolypen. *Z. f. wiss. Zool.*, Vol. LIV, 1892.
- LANGERON, M.: Précis de microscopie. *Masson et Cie*, 1949.
- LANKASTER, E.: On a new jelly-fish of the order Trachomedusae living in fresh-water. *Nature London*, Vol. XXII, pp. 147-48, 1880.
 — The fresh-water medusa. *Nature. London*, Vol. XXII, pp. 177-188, 1880.
 — The fresh-water medusa. *Nature. London*, vol. XXII, pp. 190-191; 241; 316, 1880.
 — On *Limnocodium* (*Craspedacusta*) *sowerbii* a new Trachomedusa inhabiting fresh-water. *Quart. J. Micr. Sc. London*, Vol. XX, pp. 351-71, 1880.
 — Medusae and Hydroid Polyps living in fresh-water. *Quart. J. Micr. Sc. London*, Vol. XX, pp. 483-485, 1880.
 — On the Intra-cellular Digestion and Endoderm of *Limnocodium*. *Quart. Micr. Sc. London*, Vol. XXI, 1891.
 — Coelenterata. *Treatise on Zoology. London*, 1900.
 — Exhibition of specimens of Medusae from the Victoria-Nyanza. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 346, 1903.
- LANSING, A.I. - ROSENTHAL, T.B. - ALEX, M. & DEMPSEY, E.W.: The structure and chemical characterization of elastic Fibres as revealed by elastase and by Electron microscopy. *A. Rec.*, Vol. 114, pp. 555, 1952.
- LARAMBERGUE de, M.: Remarques sur la biologie de *Craspedacusta sowerbii*. A propos de l'apparition de méduses dans l'aquarium à Lyon. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon.*, Vol. II, pp. 13-18, 1945.

- LELOUP, E. : *Moerisia Alberti*, nov. spec. *Exploration du Parc National Albert. Mission Damas*, n° 4, pp. 1-7, 1938.
 — Méduses. *Exploration du Lac Tanganika 1946-47. Inst. R. Sc. Nat. Belg.*, 1951.
- LENDENFELD VON, R. : Über Coelenteraten der Südsee. IV. *Eucopella, Campanularia*. *Z. wiss. Zool.*, Bd. XXXVIII, 1883.
 — Über Coelenteraten der Südsee. VII Mitteilung. Die Australischen rizostomen Medusen. *Z. f. wiss. Zool.*, Bd. XLVI, 1888.
- LINKO, A. : Observations sur les méduses de la mer Blanche. *Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersbourg*, T. XXIX, 1899.
 — Über den Bau der Augen bei den Hydromedusen. *Mem. Acad. Imp. Sc. St. Petersbourg*, Vol. X, pp. 1-23, 1900.
- LISON, L. : Histochemistry animale. *Coll. Actual. Biol. Gauthier-Villar*. Ed., 1936.
- LOWNDES, A.G. : Percentage of Water in Jelly-Fish. *Nature London*, Vol. 150, pp. 234, 1942.
- LOWRY, O.H. - GILLIGAN, D.R. & KATERSKY, E.M. : Determination of collagen and elastin in tissues, with results obtained in various normal tissues for different species. *J. Biol. Chem.*, Vol. 139, pp. 795-804, 1941.
- MAAS, O. : Reizversuche an Süsswassermedusen. *Z. Allg. Physiol.*, Bd. VII, pp. 1-15, 1907.
- MAC CONNELL, C.H. : Apparent relation between peristomeal gland cells and endodermal secretory cells of *Pelmatohydra*. *Anat. Rec.*, Vol. 4, pp. 34, 1928.
 — Experimental observations upon the endodermal glands of *Pelmatohydra oligactis*. *Biol. Bull.*, Vol. 56, pp. 341-346, 1929.
- MANSOUR, K. : Food and digestive organs of lamellibranchs. *Nature, London*, Vol. 158, pp. 378, 1946.
- MARKS, M. - BEAR, R. & BLAKE, C. : X-Ray diffraction evidence of collagen-type protein fibers in the Echinodermata, Coelenterata and Porifera. *J. Exp. Zool.*, Vol. III, 1949.
- MAYER, A.G. : Rhythical pulsation in Scyphomedusae. *Pub. Carn. Inst. Wash.*, n° 47, 1906.
 — Medusae of the World. II vol. *Pub. Carn. Inst. Wash.*, n° 109, 1910.
- METTEY, M. & HAMON, M. : Contribution à l'étude histologique du Gastérozoïde d'*Abylopsis tetragona*. *Otto. Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, Vol. 38, 1949.
- MEYER, K.H. & FERRI, C. : Die Elastichen Eigenschaften der Elastischen und Kollagen Fasern und ihre molekulare Deutung. *Pflüger's Arch. f. Physiol.*, Bd. 238, pp. 78-90, 1936.
- MEYER, K.H. - PALMER, W. & SMYTH, E. : Protein Complexes of Chondroitin Sulfuric Acid. *J. Biol. Chem.*, Vol. 119, pp. 501-506, 1937.

- MILLOT, J.: Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. 8, 1926.
- MILNE, L.J.: Some Aspects of the Behavior of the freshwater Jelly-fish *Craspedacusta* Sp. *Amer. Nat.*, Vol. 72, pp. 464-472, 1938.
- MONOD, Th.: Notes biogéographiques sur l'Afrique de l'Ouest. *Portugaliae Acta Biologica*; Ser. B, Vol. II, pp. 208, 1947.
- MOORE, J.E.: The freshwater Fauna of lake Tanganyika. *Nature*. London, Vol. LVI, pp. 198-200, 1897.
 — Exhibition of specimens of the freshwater Jelly-fish *Limnocnida tanganyicae*. *Proc. Zool. Soc.*, Vol. XX, pp. 291-292, 1899.
 — To the mountains of the Moon. London, 1901.
 — The Tanganyika Problem. London, 1903.
 — The Victoria Nyanza Jelly-fish. *Nature*. London, Vol. LXIX, pp. 365, 1904.
- MORGAN, T.H.: Regeneration in the Hydromedusa *Gonionemus vertens*. *Amer. Nat.*, Vol. XXXIII, pp. 939-951, 1899.
 — Regeneration in *Antennularia*. *Biol. Bull.*, Vol. II, 1901.
 — Regeneration, Kap. XVI, 1901.
- MORGAN-MOSZKOWSKI: Regeneration, 1907.
- MORSE, M.: Notes on the behavior of *Gonionemus*. *J. Comp. Neurol.*, Vol. 16, pp. 450-456, 1907.
 — Further notes on the behavior of *Gonionemus*. *Am. Nat.*, Vol. 41, pp. 683-688, 1907.
- MORTON, J.E.: The ecology and digestive system of Struthiolariidae (Gasteropoda). *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 92, pp. 1-26, 1951.
- MOSER, J.: *Microhydra* E. potts. *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin*, pp. 283-303, 1930.
 — Die weiblichen Gonaden der Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbyi* L. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, Bd. XIX, pp. 590-592, 1933.
- MULLER, F.: Über die Randbläschen der Hydroïdenquallen. *Arch. Mikr. Anat.*, Bd. I, pp. 143-147, 1865.
- MULLER, H.C.: Die Regeneration der Gonophore bei den Hydroïden und anschliessende biologische Beobachtungen. Teil. I. Athecata. *Arch. Entw. Mech. Org. Berlin*, Bd. XXXVII, pp. 288-330, 1914.
- MURBACH, L.: The static function in *Gonionemus*. *Amer. Journ. Physiol.*, Vol. X, 1903.
 — On the light-receptive function of the marginal papillae of *Gonionemus*. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. XIV, pp. 1-8, 1907.
- NAGEL, W.: Versuch zur Sinnenphysiologie von *Beroë ovata* und *Carmatina hastata*. *Arch. gesamt. Physiol.*, Bd. LIV, pp. 165-188, 1893.

- Experimentelle sinnenphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten. *Arch. gesamt. Physiol.*, Bd. LVII, pp. 495-552, 1894.
- NASSE, O.: Zur Anatomie und Physiologie der Quergestreiften Muskelsubstanz. *Leipzig*, 1882.
- NEUMAN, R.E.: Amino-acid Composition of Gelatins, Collagens and Elastins from different Sources. *Arch. Bioch.*, Vol. 24, pp. 289-298, 1949.
- NEUMAN, R.E. & LOGAN, M.A.: Determination of Collagen and Elastin in tissues. *J. Biol. Chem.*, Vol. 186, pp. 549-556, 1950.
- NEURATH, H. & BAILEY, K.: The Proteins. 4 volumes. *Acad. Press N.Y.*, 1954.
- NYHOLM, K.C.: A contribution to the study of sexual phase of *Protohydra leukarti*. *Arkiv. f. Zool.*, Vol. 2, pp. 529-530, 1951.
- ODOR, D.L. & BLANDAU, R.J.: Observations on fertilization and the first segmentation division in Rat ova. *Amer. J. Anat.*, Vol. 89, pp. 29-61, 1951.
- OKA, ASAJIRO & HARA: On a new species of *Limnocodium* from Japan *Annot. Zool. Jap.*, Vol. X, pp. 83-87, 1922.
- OOKAWA, M.: Water Content of Fresh-Water Medusa *Craspedacusta sowerbii*. *Zool. Mag. Tokyo*, Vol. 61, 1952.
- ORTENBURGER, A.I. & PHILLIPS, G.: Freshwater medusae in Oklahoma. *Science N.Y.*, Vol. XXXIV, 1931.
- PALADE, G.E.: A Small Particulate Component of the Cytoplasm. *J. Applied Phys.*, Vol. 24, 1953.
— The fine structure of mitochondria. *Anat. Rec.*, Vol. 114, pp. 1952.
- PALADE, G.E. & PORTER, K.R.: The endoplasmic reticulum of cells in situ. *Anat. Rec.*, Vol. 112, pp. 370, 1952.
- PANTIN, C.: The nerve net of the Actinozoa. II Plan of the nerve net. *J. Exp. Biol.*, Vol. 12, pp. 119, 1935.
— Behavior patterns in lower invertebrates. *Symposia of the Society for Experimental Biology*. Vol. IV, pp. 175-195, 1950.
- PANTIN, C. & VIANNA DIAS, M.: Rhythm and after-discharge in Medusae. *An. Acad. Bras. Cienc.*, Vol. 24, pp. 351, 1952.
- PARKER, G.H.: The Elementary Nervous System, 1918. *Philadelphia*.
- PASTEELS, J.: Scissiparité sporadique chez l'Hydroméduse *Cladonema radiatum*. *Dyp. Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, T. XV, n° 6, pp. 1-7, 1939.
- PAYNE, F.: A study of the fresh-water medusa *Craspedacusta ryderi*. *J. Morph. Phil.*, Vol. XXXVIII, pp. 387-430, 1924.
— The hydroid of *Craspedacusta ryderi* in Kentucky. *Science N.Y.*, Vol. LXII, pp. 421, 1925.

- Further studies on the life history of *Craspedacusta ryderi* a fresh-water hydromedusan. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. L, pp. 433-43, 1926.
- PAX : Anthozoa. *Broon's Tier-reichs*, 1940.
- PEARSE, E. : Histochemistry. Theoretical and Applied. *London*, 1954.
- PELOSSE, J. : Etude biologique sur la Méduse d'eau douce *Limnociodium sowerbyi* L. du Parc de la Tête-d'Or de Lyon. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, T. LXV, pp. 52-62, 1918.
- PELSENEER, P. : Notice sur les mollusques recueillis par M. le Capitaine Storms dans la région du Tanganyika. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belge*, Vol. IV, pp. 101, 1886.
— L'origine des animaux d'eau douce. *Acad. Roy. Belg.*, n° 12, 1905.
- PERKINS, H.F. : The Development of *Gonionemus murbachii*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.*, Vol. 54, pp. 750-790, 1903.
- PERSCH, H. : Untersuchungen über *Microhydra germanica* R. *Z. wiss. Zool. Leipzig*, Bd. CXLIV, H. 2, pp. 163-210, 1933.
- PHILLIPS, J. : Isolation of Active Nematocysts of *Metridium senile* and their Chemical Composition. *Nature. London*, Vol. 178, pp. 932, 1956.
- PICARD, J. : Contribution à l'étude des méduses de la famille Moerisiidae. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, n° 994, 1951.
— Notes sur les hydroméduses méditerranéennes de la famille des Olindiadiidae. *Arch. Zool. Exp. Génér.*, T. 88, n° 39-48, 1951.
— Notes sur la trachyméduse *Persa incolorata* Mc. Grady et signification de la *Quadralaria pyramidalis* R. et M.L. WEILL. *Arch. de Zool. Exp. et Génér.*, T. 88, pp. 20-23, 1951.
— Nouvelle contribution à l'étude des Moerisiidae *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume*, fasc. 4, n° I, pp. 53, 1952.
- PICARD, J. & RAHM, U. : *Archaeoceania n. g. tournieri n. sp.* Une nouvelle Anthoméduse de la famille des Oceaniiidae provenant de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) *Acta Tropica*, Vol. II, n° 3, 1954.
- PICKEN, L. : Note on the nematocysts of *Corynactis viridis*. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 94, pp. 203, 1953.
- PICKEN, L. - PRYOR, M. & SWANN, M. : Orientation of fibrils in Natural Membranes. *Nature London*, Vol. 159, pp. 434, 1947.
- POLICARD, A. - COLLET, A. & GILTAIRE-RALYTE, L. : Recherches au microscope électronique sur les fibres élastiques du poumon. *Bull. Micr. Appl.*, Vol. 4, n° 11-12, pp. 139-143, 1954.
— Observations au microscope électronique sur la structure inframicroscopique des artéries des mammifères. *Bull. Micr. Appl.*, Vol. 5, n° 162, pp. 3-6, 1955.
- POLL, M. : Histoire du peuplement et origine des espèces de la faune ichtiologique du lac Tanganyika. *Ann. Soc. Zool. Belge*, T. 81, pp. III, 1950.

- PORTER, C.E. & SCHMITT, W.L.: The first free-living fresh-water jellyfish from South America. *Science N.Y.*, Vol. XCVI, pp. 515, 1942.
- PORTER, K.R. & VANAMEE, P.: Observations on the Formation of Connective Tissue Fibers. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, Vol. 71, pp. 513-516, 1949.
- POTTS, E.: *Microhydra ryderi*. *Science N.Y.*, Vol. V, 1885.
 — A North American freshwater jellyfish. *Amer. Nat.*, Vol. XXXI, pp. 1032-1035, 1897.
 — On the medusa of *Microhydra ryderi* and on the known forms of medusae inhabiting fresh-water. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. L, pp. 623-633, 1906.
 — *Microhydra* during 1907. *Proc. Delaware Co. Inst. Sci.*, Vol. III, pp. 89-108, 1908.
- PRENANT - BOUIN & MAILLARD: Traité d'histologie I Cytologie Générale et Spéciale. Paris, 1904.
- RANSON, G.: Méduses provenant des campagnes du Pr. Albert. Ier de Monaco. *Res. camp. Sci. Monaco*, fasc. XCII, pp. 1-239, 1936.
- RAO, H.: The supposed resting stage of *Limnocnida indica* Annandale *Nature, London*, Vol. 127, 1931.
 — Further observations of the Freshwater Medusa *Limnocnida indica* Annandale. *J. Bombay Nat. Hist.*, Vol. XXXVI, pp. 210-217, 1932-33.
- REED, R. & RUDALL, K.M.: Electron microscope studies on the structure of earthworm cuticles. *Bioch. et Bioph. Acta*, Vol. 2, pp. 7, 1948.
- REES, W.J.: Evolutionary trends in the classification of Capitate hydroids medusae. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, Vol. n° 9, pp. 455-534, 1957.
- RHODIN, J. & DALHAM, T.: Electron microscopy of collagen and elastin in lamina propria of the tracheal mucosa of rat. *Exp. Cell Res.*, Vol. 9, pp. 371, 1955.
- RINGUELET, R.: La medusa de agua dulce *Craspedacusta sowerbyi* L. en la Argentina. *Notas Mus. La Plata. Zool.*, T. XV, pp. 135-150, 1950.
- RIO HORTEGA DEL: Contribution al conocimiento de las epiteliofibrillas. *Tab. Lab. In. Biol. Univ. de Madrid*, T. XV, 1917.
- ROBSON, E.: Nematocysts of *Corynactis*. The Activity of the Filament during Discharge. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 94, 1953.
- ROESLER, R.: Histologische, physiologische und serologische Untersuchungen über die Verdauung bei der Zeckengattung *Ixodes* Lats. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, Vol. 28, pp. 297, 1934.
- ROMANES, G.J.: Preliminary observations on the locomotion system of medusae. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. CLXVI, pp. 269-313, 1876.

- The physiology of the nervous system of medusae. *Proc. Roy. Inst. Great. Brit.*, Vol. VIII, pp. 166-177, 1876.
- Further observations on the locomotor system of medusae. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. CLXVII, pp. 659-752, 1877.
- Evolution of nerves and nervo-systems. *Proc. Roy. Inst. Great. Brit.*, Vol. VIII, pp. 427-448, 1877.
- Physiology of the fresh-water medusa. *Nature London*, Vol. XXII, pp. 179-181, 1880.
- Medusae and hydroid polyps living in fresh-water. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. XXI, pp. 162-163, 1881.
- Jelly-fish, Star-fish and Sea urchins. *Int. Scient. Series*, Vol. L, pp. 1-123, London, 1885.

ROSKIN, G.: Über den feineren Bau der Epithel-Muskelzellen von *Hydra grisea* und *fusca*. *Anat. Anz.*, Vol. 56, pp. 158, 1922-23.

RUDALL, K.M.: The distribution of Collagen and Chitin. *Symposia on Fibrous Proteins and their Biological Significance*. Cambridge Univ. Press., 1955.

RUGH, R.: Egg-laying habits of *Gonionemus murbachi* in relation to light. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. LVII, pp. 261-266, 1929.

RUSSELL, F.: The vertical distribution of marine macroplankton
 1) An observation on diurnal changes. *J. Mar. Biol. Ass.*, Vol. XIII, pp. 769-809, 1925.
 2) The distribution of animals caught in the ring trawl in the daytime in the Plymouth area. *J. Mar. Biol. Ass.*, Vol. XIV, pp. 557-608, 1927.
 3) Further observations on dirunal changes. *J. Mar. Biol. Ass.*, Vol. XV, pp. 81-103, 1928.
 4) Further observations on diurnal changes. *J. Mar. Biol. Ass.*, Vol. XVII, pp. 767-784, 1931.
 — On the nematocysts of Hydromedusae. *J. Mar. Biol. Ass.*, Vol. XXII, pp. 145-165, 1938.
 — On the nematocysts of Hydromedusae. II. *J. Mar. Biol. Ass.*, Vol. XXIII, pp. 347-359, 1939.
 — On the nematocysts of Hydromedusae. III. *J. Mar. Biol. Ass.*, Vol. XXIV, pp. 515-523, 1940.
 — The medusae of the British Isles. Anthomedusae, Leptomedusae, Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae. Cambridge Univ. Press., 1953.

RYDER, T.: The development and structure of *Microhydra ryderi*. *Amer. Nat.*, Vol. XIX, pp. 1232, 1885.

SARS: Fauna littoralis Norvegiae oder Beschreibung und Abbildungen neuer oder wenig bekannten Seethiere nebst Beobachtungen über die Organisation, Lebensweise und Entwicklung derselben. H. I, pp. 1-94. *Christiania*, 1846.

SCHAFFER, E.: Observations on the nervous system of *Aurelia aurita*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, pt. II, pp. 563-575, 1878.

- SCHAUDIN, F.: *Haleremita cumulans* n.g. N. sp. ein neuer mariner Hydroidpolyp. *Sitz. Ber. Ges. Natur. Freunde Berlin*, 1894.
- SCHLÖTTKE, E.: — Darm und Verdauung bei Pantopoden. *Z. Mikr. Anat. Forsch.*, Vol. 32, pp. 633, 1933.
— Unterschiede in der Entwicklung des phagozytierenden und des resorbierenden Darmepithels. *Biol. Zb.*, Vol. 54, pp. 51, 1934.
— Biologische, physiologische und histologische Untersuchungen über die Verdauung von *Limulus*. *Z. vergl. Physiol.*, Vol. 22, pp. 359, 1935.
- SCHMITT, F.-HALL, C. & JAKUS, A.: Electron microscope investigations of the structure of collagen. *J. Cell and Comp. Physiol.*, Vol. 20, pp. 11-33, 1942.
- SCHNEIDER, K.: Histologie von *Hydra fusca* mit besonderen Berücksichtigungen des Nervensystem der Hydropolyphen, 1890.
— Untersuchungen über die Zellen. *Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. IX, 1890.
— Einige histologische Befunde an Coelenteraten. *Jen. Zeit. Natur.*, Bd. XXVII, 1893.
— Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. *Jena Fischer*, 1902.
- SCHOUTEDEN, H.: Les méduses d'eau douce au Congo. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, Vol. XII. *Bull. C. Zool. Cong.* I, pp. 48, 1924.
— Les méduses du Tanganyika. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, Vol. XXVI. *Bull. C. Zool. Cong.* II, pp. 67, 1935.
— Une méduse d'eau douce du Ruanda. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, Vol. XVI. *Bull. C. Zool. Cong.* 4, 1939.
- SCHULZE, F.: Ueber die Cuninen-Knospenähren im Magen von Geronien. *Natur. Ver. Stiermark*, 48 vers. *Natur. Ärzte als Festgabe*, pp. 125-157, 1875.
- SCHULZE, P.: Der Bau und die Entladung der Penetranten von *Hydra attenuata* Pall. *Arch. Zellf.*, Vol. XVI, pp. 383-438, 1922.
- SCLATER, P.: The Jellyfish of lake Urumiab. *Nature. London*, Vol. XIVIII, pp. 294, 1893.
- SEELIGER, O.: Ueber das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Coelenteraten. *Z. f. w. Zool.*, Vol. LVIII, 1894.
- SELIGO, A.: Untersuchungen in den Stuhmer Seen. *Engelmann. Leipzig*, 1900.
- SEMAL-VAN GANSEN, P.: Le cnidosôme de l'hydre et le bouton urticant. *Bull. Acad. Roy. Belg.*, Vol. 37, pp. 650-664, 1950.
— Etude du système musculaire chez *Hydra attenuata* P. *Bull. Acad. Belg.*, Vol. 38, pp. 642-651, 1952.
— Note sur le système nerveux de l'Hydre. *Bull. Acad. Roy. Belg.*, Vol. 38, pp. 718-735, 1952.
— Structure des nématocystes de l'Hydre d'eau douce. *Bull. Acad. Roy. Belge*, Vol. 40, pp. 269-287, 1954.

- Étude d'une espèce *Hydra attenuata* Pallas. L'histophysiology de l'endoderme de l'Hydre d'eau douce. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, T. LXXXV, pp. 187-278, 1954.
- SJÖSTRAND, F.: Electron microscopy of mitochondria and cytoplasmic double membranes. *Nature, London*, Vol. 171, pp. 30, 1953.
 — The organization of the cytoplasm of excretory cells of the Mouse pancreas. *J. Appl. Phys.*, Vol. 24, pp. 116, 1953.
 — The ultrastructure of mitochondria. Symposium on fine structure of cells. *Groningen*, 1955.
 — The ultrastructure of the ground substance of the cytoplasm Symposium on fine structure of cells. *Groningen*, 1955.
- SJÖSTRAND, F. & HANZON, V.: Membrane Structures of Cytoplasm and Mitochondria in exocrine cells of Mouse Pancreas as revealed by high resolution Electron microscopy. *Exp. Cell. Research*, Vol. 7, pp. 393, 1954.
 — Ultrastructures of Golgi Apparatus of Exocrine Cells of Mouse Pancreas. *Exp. Cell Research*, Vol. 7, pp. 415, 1954.
- SMITH, H.G.: Contribution to the anatomy and physiology of *Cassiopea frondosa* (Rhizostome) *Pap. Tortugas Lab.*, 1936-37.
- SOWERBY, A. de C.: The romance of the chinese fresh-water Jelly-fish. *Hong-Kong. Nat.*, Vol. 10, pp. 186-189, 1941.
- STAPPERS: La pêche dans les grands lacs africains. *Bruxelles*, 1914.
- STAUB, W.: Sur la valeur fonctionnelle des cartilages élastiques. *Acta Anat.*, Vol. 9, n° 4, pp. 309-329, 1950.
- STEPHENSON, T.A.: The British sea anemones. Vol. I. *London. Roy. Society*, 1928.
- SYMOENS, J.J.: Sur la formation de « fleurs d'eau » à Cyanophicées (*Anabaena flos-aquae*) dans le bassin nord du lac Tanganyika. *Bull. Acad. Roy. Sc. Colon.*, 1956, sous presse.
 — Communication personnelle.
- TCHEOU TAI CHUIN: La digestion chez le scyphystome de *Chrysaora*. *Comp. Rend. Sc. Soc. Biol.*, T. CII, pp. 521, 1929.
 — Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire chez le Scyphistome de *Chrysaora*. *Comp. Rend. Sc. Soc. Biol.*, T. CII, pp. 557, 1929.
 — Sur les vacuoles digestives chez le Scyphistome. *Comp. Rend. Sc. Soc. Biol.*, T. CII, pp. 825, 1929.
- TEISSIER, G.: Sur le développement et la valeur morphologique du Gonophore de *Dynamena Pulima*. *L. Bull. Soc. Zool. Fr.*, T. XLVII, pp. 259-263, 1922.
 — Notes sur quelques Hydrozoaires de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. et Gen.*, T. 87, pp. 1-10, 1950.
- THIEL, M.E.: Scyphomedusae. *Bronn's Tier-reichs*, 1936-38.
- THILL, H.: Beitrag zur Kenntnis der *Aurelia aurita* L. *Z. wiss. Zool.*, Vol. 150, 1937.

- THOMAS, I.M. : The medusa *Craspedacusta* in Australia. *Nature. London.* Vol. CLXVI, pp. 312-313, 1950.
- THOMAS, L.J. : Morphology and orientation of the otocysts of *Gonianemus*. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. 40, 1921.
- TORELLI : Su alcuni particolari aspetti della istologia di *Cerianthus*. *Publ. Stat. Zool. Napl.*, Vol. 23, pp. 141, 1952.
- TRINZI : Notizie sulla gemmazione della «*Dysmorphosa minuta*». A.G. Mayer e sulla biologica della Margelidae in generale. *Monit. Zool. Ital.*, Vol. XV, pp. 304-310, 1904.
- TUZET, O. : Le spermatozoïde dans la série animale. *Rev. Suisse Zool.* Vol. 57, 433, 1950.
- UCHIDA, T. & KIMURA, S. : Notes on freshwater medusae in Asia. *Ann. Zool. Jap.*, Vol. 14, pp. 123-126, 1933.
- VALKANOV, A. : Übersicht der Hydrozoenfamilie Moerisiidae. *Jahrb. Univ. Sofia Phys. Math.*, Vol. 34, 1937-38.
- VANEY, C. & CONTE, A. : Sur le *Limnocnodium sowerbii*, R.L. *Zool. Anz. Leipzig*, Bd. XXIV, pp. 533-534, 1901.
- VELASQUEZ, A. : Observaciones sobre la nutricion de la hidra. *Bol. Soc. Exp. Hist. Nat. Madrid*, Vol. 40, pp. 217-219, 1942.
- VERNE, J. : Recherche sur la réaction de Schiff en histochimie. *C.R. Assoc. Anat.*, Vol. 23, pp. 465-470, 1928.
— Etude histochimique des substances aldéhyques formées au cours du métabolisme des corps gras. *Ann. Physiol. et de Physico-chimie Biol.*, Vol. 5, 1929.
- VON MARTENS : Ueber eine Qualle im Tanganyika See mit Bemerkungen. *Sitz. naturf. Fr. Berlin*, pp. 179-200, 1883.
- WEENE, A.S. & TOWSEND, M.T. : Some reactions of the jellyfish *Aequoria*. *Publ. Pug. Sound. Biol. ST.*, Vol. 3, pp. 117-128, 1921.
- WEILL, R. : Une technique permettant d'obtenir la dévagination des nématocystes au ralenti d'une quantité préalablement déterminée et fractionnée. *C.R. Soc. Biol. Paris*, Vol. 94, pp. 1328-1329, 1926.
— Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. I Recherches sur les nématocystes, Morphologie, Physiologie, Développement. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, T. X, pp. 1-347, 1934. — II Valeur Taxonomique du cnidome. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, T. XI, pp. 349-701, 1934.
— Revue des Protistes commensaux ou parasites des Cnidaires. *Arch. Zool. Exp. et Génér.*, T. 77, 1935.
— Le cnidome des Cladonemides, *Eleutheria dichotoma* et *Cladonema radiatum*, son cycle et son interprétation. *C. R. Acad. Sci. Paris*, T. 203, pp. 816-818, 1936.
— Existence de larves polypoides dans le cycle de la Trachyméduse *Olindias phosphorica* D. Ch. *C.R. Acad. Paris*, T. 203, n° 20, pp. 1018, 1936.
— Sur les *Craspedacusta* (Méduses dulcaquicoles) du Dropt et un problème de leur sexualité. *Bull. Soc. Zool. France*, T. LXXIV, n° 6, pp. 349-350, 1949.

- WEISMANN, A.: Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensortheimungen dieser Gruppe, pp. 1-295. Jena, 1883.
- WEISS, J.M.: Its Fine Structure and Relation to Protein Synthesis as Studied with the Electron Microscope in the Pancreas of the Swiss Albino Mouse. *J. Exp. Med.*, Vol. 98, pp. 607-1953.
- WELTNER, W.: Die Coelenteraten und Schwämme des süßen Wassers Ost-Afrikas. Möbius, Deutsch-Ost-Afrika. IV. Wirbellose Thiere, Vol. 17, pp. 1, 1998.
- WESENBERG-LUND, C.: Biologie der Süßwassertiere. Wirbellose Tiere. Wien, 1939.
- WETZEL, A.: Beiträge zur Kenntnis der *Trichodina pediculus* Ehrb. *Z. Morph. Oekol.*, Vol. IX, pp. 719-737, 1927.
- WHITE, W.E.: The occurrence of a fresh-water medusa in Stallworth Lake, Tuscaloosa, Alabama. *Anat. Rec.*, Vol. 44, pp. 246, 1929.
— Notes on a fresh-water medusa found in Stallworth Lake, Tuscaloosa, Alabama. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. LIX, pp. 222-232, 1930.
- WILL: Über das Vorkommen kontraktiler Elemente in den Nesselzellen der Cnidaria. *Sitz. Abh. natur. Ges. Rostock*, N.F., pp. 1-20, 1909.
— Die Volumreduktion der Nesselkapseln bei der Explosion und infolge « Alterns ». *Anat. Hefte*, LVII, pp. 485-546, 1919.
- WILLIER, HYMAN & RUFENBUGH: A histochemical study of intracellular digestion in Triclad flatworms. *J. Morph.*, Vol. 40, pp. 299, 1925.
- WISSMANN, VON: — From the Congo to the Zambèse. London, 1891.
Meine Zweite Durchquerung Aequatorial Afrikas. Neue Ausgabe. Globus verlag, 1907.
- WOLBACH, S.B.: Controlled formation of collagen and reticulum. A study of the source of intracellular substance in recovery from experimental scorbutus. *Amer. J. Path.*, Vol. 9, pp. 689, 1933.
- WOLF, E.: Temperature characteristics for pulsation frequency in *Gonionemus*. *J. Gen. Physiol.*, Vol. XI, pp. 547-562.
- WOLFF, M.: Das Nervensystem der polypoiden Scyphozoa und Hydrozoa. *Z. f. allg. Physiol.*, 1903.
- WOLPERS, C.: Elektronenmikroskopische Darstellung elastischer Gewebelemente. *Klin. Woch.*, Vol. 23, pp. 169, 1944.
- WOOLLARD, H. & HARPMAN, J.: Discontinuity in the nervous system of Coelenterates. *J. Anat. London*, Vol. LXXIII, pp. 559-562, 1939.
- WORTHINGTON, E.: The life of Lake Albert and Lake Kioga. *Geogr. J. London*, Vol. 74, 1929.

- YERKES, R.: A contribution to the physiology of the nervous system of the medusa *Gonionemus murbachii*. Part I The sensory reactions of *Gonionemus*. *Amer. J. Physiol.*, VI, pp. 181-198, 1902. Part II The physiology of the central nervous system. *Amer. J. Physiol.*, Vol. VI, pp. 434-449, 1902.
 — Reactions and reaction time of *Gonionema*. *Amer. J. Physiol.*, Vol. 9, 1903.
 — The reaction-time of *Gonionema murbachii* to electric and photic stimuli. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. VI, pp. 84-95, 1904.
 — Concerning the behavior of *Gonionemus*. *J. Comp. Neur.*, Vol. 16, pp. 457-463, 1906.
- YERKES, R. & AYER, J.: A study of the reactions and reaction time of the medusa *Gonionema murbachii* to photic stimuli. *Amer. J. Phys.*, Vol. IX, pp. 279-307, 1903.
- YANAGITA, T. & WADA, T.: Effects of trypsin and Thioglycollate upon the Nematocysts of the Sea Anemone. *Nature*, Vol. 173, pp. 171, 1954.
- YODER, M.: The occurrence, storage and distribution of glycogen in *Hydra fusca*. *J. Exp. Zool. Philad.*, Vol. 44, pp. 475-481, 1926.
- YONGE, C.M.: Evolution and adaptation in the digestive system of the Metazoa. *Biol. Rev.*, Vol. 12, pp. 87-115, 1937.
- ZACHARIAS, O.: *Trichodina pediculus* als Mitglied des Planktons der Binnenseen. *Biol. Zbl.*, Vol. XX, pp. 463, 1900.

2) INDEX SYSTÉMATIQUE.

A. — MEDUSE

1) Anatomie et histologie générale.

Alvarado, 1923 ; *Boulenger*, 1911 ; *Browne*, 1907 ; *Carlgren*, 1903 ; *Chun*, 1889, 1892, 1914 ; *Dejdar*, 1934 ; *Delage et Herouard*, 1901 ; *Gunther*, 1893, 1894 ; *Hyman*, 1940 ; *Joseph*, 1925 ; *Kolliker*, 1865 ; *Krasinka*, 1914 ; *Kuenthal*, 1923-25 ; *Lankaster*, 1900 ; *Moore*, 1903 ; *Payne*, 1924 ; *Pax*, 1940 ; *Schneider*, 1902 ; *Smith*, 1936 ; *Thiel*, 1936-38 ; *Torelli*, 1952.

2) Bourgeonnement.

Agassiz, 1862 ; *Berrill*, 1950 ; *Bouillon*, 1954, 1955 ; *Boulenger*, 1910, 1911 ; *Brien*, 1941, 1942, 1953 ; *Brien et Reniers*, 1955 ; *Brooks*, 1880, 1886 ; *Browne*, 1906, 1907 ; *Ciamician*, 1879 ; *Claus*, 1882 ; *Dejdar*, 1934 ; *Goette*, 1907 ; *Grobben*, 1875 ; *Gunther*, 1894 ; 1907 ; *Hadji*, 1912, 1919 ; *Hamman*, 1883 ; *Hartlaub*, 1907 ; *Hertwig*, 1878 ; *Hyman*, 1940 ; *Joseph*, 1925 ; *Korschelt et Heider*, 1936 ; *Kuhn*, 1910, 1914 ; *Lang*, 1892 ; *Leloup*, 1951 ; *Moore*, 1903 ; *Morgan*, 1901 ; *Pasteels*, 1939 ; *Payne*, 1924 ; *Schulze*, 1875 ; *Seeliger*, 1894 ; *Semal*, 1955 ; *Teissier*, 1922 ; *Weismann*, 1883.

3) Ecologie. Ethologie. Biologie.

Arnold et Boulenger, 1915 ; Beauchamp, 1946 ; Berry Edney, 1939 ; Boulenger et Flower, 1928 ; Capart, 1952 ; Cremer, 1907 ; Damas, 1953, 1954, 1955 ; Drzewina et Bohm, 1911, 1913 ; Dunham, 1942 ; Feytaud et Cadenat, 1930 ; Garman, 1924 ; Hargitt, 1902 ; Hargitt, 1907 ; Harvey, 1921 ; Herbst, 1904 ; Henschel, 1935 ; Hyman, 1940 ; Jenkins, 1935 ; Jordaan, 1934 ; Kufferath, 1952 ; Leloup, 1951 ; Maas, 1908 ; Muller, 1913, 1914 ; Milne, 1938 ; Morgan, 1899 ; Morse, 1906, 1907 ; Moser, 1930 ; Murbach, 1903, 1909 ; Nagel, 1894 ; Ortenburger et Phillips, 1931 ; Payne, 1924 ; Romanes, 1880, 1885 ; Rugh, 1929 ; Russell 1925, 1926, 1928, 1931 ; Schouteden, 1939 ; Smith, 1936 ; Townsend, 1921 ; Wolf, 1928 ; Yerkes, 1903, 1904, 1906 ; Yerkes et Ayer, 1903.

4) Epizoaires et Parasites.

Annandale, 1912 ; Arnold et Boulenger, 1915 ; Caulery, 1922 ; Chatton et Lwoff, 1930, 1935 ; Fulton, 1923 ; Grassé, 1952, 1953 ; Hyman, 1940 ; Mayer, 1910 ; Russell, 1953 ; Seligo, 1900 ; Weill, 1935 ; Wetzel, 1927 ; Zacharias, 1900.

5) Manubrium et Système gastro-vasculaire.

Allman, 1871 ; Bernhard, 1955 ; Bernhard, Gauthier et Oberling, 1951 ; Bodansky, 1922, 1924 ; Bose, 1949 ; Boulenger, 1911 ; Brien, 1942, 1943, 1951 ; Brien et Reniers, 1949, 1950, 1951 ; Browne, 1904, 1907 ; Burch, 1928 ; Callan, 1955 ; Callan et Tomlin, 1950 ; Claude, 1954, 1955 ; Dalton, 1951 ; Dalton et Felix, 1953, 1955 ; Dalton, Kahler, Striebich et Lloyd, 1950 ; Dejdar, 1934 ; Downing, 1902 ; Douglas, 1912 ; Gemmill, 1919 ; Gilbert, 1952 ; Green, 1923 ; Greenwood, 1884 ; Gunther, 1893, 1894 ; Hadji, 1919 ; Hagenau et Lacour, 1955 ; Hyman, 1940 (a et b) ; Jickeli, 1882 ; Kanajew, 1926 (a et b) ; Kramp, 1954 ; Krasinka, 1914 ; Lang, 1892 ; Lankaster, 1881 ; Mc Connel, 1928, 1929, 1931 ; Mansour, 1946 ; Metfey et Hamon, 1949 ; Millot, 1926 ; Morton, 1951 ; Palade, 1952, 1953 ; Palade et Porter, 1952 ; Roesler, 1934 ; Schkottke, 1933, 1934, 1935 ; Semal-Van Gansen, 1954 ; Sjostrand, 1953 (a, b, c), 1955 (a et b) ; Sjostrand et Hanzon, 1954 ; Sjostrand et Rhodin, 1953 ; Smith, 1937 ; Symoens, 1956, communication personnelle ; Tcheou Tai Chuin, 1929 (a, b et c) ; Velasquez, 1942 ; Weiss, 1953 ; White, 1930 ; Willier, Hyman et Rufenburgh, 1925 ; Yoder, 1926 ; Yonge, 1937.

6) Mésoglée.

Alvarado, 1923 (a et b) ; Astbury, 1940 (a et b) ; 1950-51, 1955 ; Astbury et Bell, 1939 ; Bahr, 1951 ; Baitsell, 1925 ; Bateman, 1932 ; Bell, 1939 ; Bouillon et Vandermeersche, 1956 ; Bradley, 1954 ; Bretschneider, 1951 ; Champetier et Faure-Fremiet, 1938, 1942 ; Champan, 1953 (a et b) ; Clarck, 1955 ; Covan, Stewart et North, 1955 ; De Beer et Huxley, 1924 ; Dempsey, Vial, Lucas et Lansing, 1952 ; Dettmer, 1952 ; Dunham, 1942 (a et b) ; Faure-Fremiet, 1944 ; Feulgen et Voit, 1924 ; Franceschini, 1950 ; Franchi et De Robertis, 1951 ; Frey Wissling et Frey, 1950 ; Gersh et Catchpole, 1949 ; Gross, 1949, 1950, 1951 ; Gustavson, 1956 ; Hall,

Reed et Turnbridge, 1952; *Harrison*, 1925; *Hatai*, 1917; *Hertwig*, 1879 (a et b); *Holmes*, 1950; *Hughes*, 1956; *Hyman*, 1938, 1940 (a et b); *Keech et Reed*, 1956; *Krukenberg*, 1880; *Langeron*, 1949; *Lansing*; *Rosenthal*, *Alex et Dempsey*, 1952; *Lison*, 1936; *Lowndes*, 1942; *Lowry*, *Gilligan et Katersky*, 1941; *Marks*, *Bear et Blake*, 1949; *Mayer*, 1910; *Meyer et Ferri*, 1936; *Meyer*, *Palmer et Smyth*, 1937; *Neuman*, 1949; *Neuman et Logan*, 1950; *Neurath et Bailey*, 1953-54; *Ookawa*, 1952; *Pearse*, 1954; *Picken*, *Pryor et Swann*, 1947; *Policard*, *Collet et Giltaire-Ralyte*, 1954, 1955; *Porter et Vanamee*, 1949; *Reed et Rudall*, 1948; *Rhodin et Dalham*, 1955; *Rudall*, 1955; *Schmitt*, *Hall et Jakus*, 1942; *Staub*, 1950; *Stephenson*, 1928; *Thill*, 1937; *Verne*, 1928, 1929; *Wolbach*, 1933; *Wolpers*, 1944.

7) Musculature et mouvements.

Alvarado, 1923; *Batham et Pantin*, 1950, 1951; *Berry Edney*, 1939; *Chapeaux*, 1892; *Claus*, 1878; *Dejdar*, 1934; *Eimer*, 1878; *Hertwig*, 1880; *Hesse*, 1895; *Horridge*, 1954-1955; *Hyman*, 1940; *Keller*, 1883; *Krasinka*, 1914; *Lendenfeld von*, 1888; *Mayer*, 1910; *Milne*, 1938; *Murbach*, 1903; *Nasse*, 1882; *Ortenburger et Phillips*, 1931; *Perkins*, 1903; *Prenant*, *Bouin et Maillard*, 1904; *Rio Hortega del*, 1917; *Romanes*, 1876, 1877; *Roskin*, 1922-23; *Schneider*, 1890 (a et b), 1893, 1902; *Semal-Van Gansen*, 1952; *Torelli*, 1952; *Yerkes et Ayer*, 1903.

8) Nématocystes.

Boisseau, 1952; *Brown*, 1950; *Dejdar*, 1934; *Ewald*, 1915; *Glaser et Sparrow*, 1909; *Hadjı*, 1909; *Hamon*, 1956; *Issidorides*, *Marielta*, *Bcans*, *Sedan et Evans*, 1952; *Joseph*, 1925; *Neurath et Bailey*, 1953-54; *Phillips*, 1956; *Picken*, 1953; *Robson*, 1953; *Schneider*, 1902; *Schulze*, 1922 (a et b); *Semal-Van Gansen*, 1954; *Russell*, 1940; *Weill*, 1934 (a et b); *Will*, 1909, 1919; *Yanagita et Wada*, 1954.

9) Organes des sens.

Agassiz et Mayer, 1899; *Allman*, 1880; *Arnold et Boulenger*, 1915; *Boulenger et Flower*, 1928; *Browne*, 1907; *Chun*, 1914; *Dejdar*, 1934; *Douglas*, 1912; *Dunham*, 1942; *Fujiwara*, 1932; *Goto*, 1903; *Gunther*, 1893, 1904-1905, 1907; *Hertwig*, 1878; *Hesse*, 1895; *Horridge*, 1955; *Hyman*, 1940; *Joseph*, 1919, 1925; *Kramp*, 1932, 1954; *Lankaster*, 1880; *Leloup*, 1951; *Linko*, 1900; *Mayer*, 1910; *Muller*, 1865; *Murbach*, 1903; *Nagel*, 1894; *Payne*, 1924; *Thomas*, 1921; *Yerkes*, 1902.

10) Organes sexuels et Développement embryonnaire.

Allman, 1880; *Beadle et Thomas*, 1956; *Benoit*, 1925; *Berrill et Liu*, 1948; *Bigelow*, 1907; *Bouillon*, 1954; *Brien*, 1951, 1952; *Brien et Reniers*, 1949, 1950, 1951; *Brooks*, 1886; *Dalcq*, 1952; *Dejdar*, 1934; *Fujiwara*, 1930-32; *Goetze*, 1907; *Gravely et Agharker*, 1912; *Gunther*, 1893, 1894; *Hargitt*, 1913, 1916, 1917, 1920; *Izquierdo*, 1954, 1955; *Kuhn*, 1910; *Leloup*, 1951; *Moser*, 1933; *Odor et Blandau*, 1951; *Payne*, 1924, 1926; *Rao*, 1931, 1932; *Tuzet*, 1950; *Vaney et Conte*, 1901; *White*, 1930.

11) *Système nerveux.*

Allman, 1880; *Bauer*, 1903; *Bethe*, 1903; *Boulenger*, 1911; *Bozler*, 1926 (a et b), 1927; *Buddenbroch*, 1953; *Bullock*, 1943; *Dejdar*, 1934; *Eimer*, 1874, 1878; *Fujiwara*, 1932; *Gunther*, 1893, 1894 (a et b); *Hamstrom*, 1928; *Hertwig*, 1878; *Horridge*, 1953, 1954 (a et b), 1955 (a, b et c), 1956; *Hyde*, 1902; *Hyman*, 1940; *Krasinka*, 1914; *Mayer*, 1906; *Nagel*, 1894; *Pantin*, 1935, 1950; *Pantin et Vianna Dias*, 1952; *Parker*, 1918; *Romanes*, 1876 (a et b), 1877 (a et b); *Schafer*, 1878; *Schneider*, 1890, 1902; *Semal-Van Gansen*, 1952; *Woolard et Harzman*, 1939; *Yerkes*, 1902 (a et b); *Yerkes et Ayer*, 1903.

B. — LE POLYPE

1) *Bourgeonnement.*

Allman, 1880 (a, b et c); *Billard*, 1904; *Bouillon*, 1955 (a et b); *Boulenger*, 1911, 1912; *Brien*, 1941, 1942, 1943, 1953, 1954, 1955; *Brien et Mordant*, 1955; *Brien et Reniers*, 1952, 1955; *Browne*, 1906; *Durkens*, 1928; *Fowler*, 1890; *Goette*, 1907, 1909 (a et b), 1920, 1921; *Joseph*, 1925; *Korschelt*, 1927; *Kuhl*, 1947 (a et b), 1949 (a et b); *Kuhn*, 1910, 1914; *Larambergue de*, 1945; *Morgan*, 1901, 1907; *Moser*, 1930; *Payne*, 1924, 1926; *Perkins*, 1903; *Persch*, 1933; *Potts*, 1885; *Ryder*, 1885; *Schaudin*, 1894; *Seeliger*, 1894.

2) *Histologie.*

Boisseau, 1952; *Bourne*, 1885; *Damas*, 1939; *Dejdar*, 1934; *Fowler*, 1890; *Kuhl*, 1947 (a et b); *Lendenfeld von*, 1883; *Mettey et Hamon*, 1949; *Moser*, 1930; *Payne*, 1924; *Persch*, 1933; *Potts*, 1907; *Ruddall*, 1955; *Schneider*, 1890; *Semal-Van Gansen*, 1952, 1954.

C. — CYCLE BIOLOGIQUE

Alluaud, 1911-12; *Annandale*, 1912; *Arnold et Boulenger*, 1915; *Beauchamp*, 1939, 1940, 1946, 1953; *Berrill*, 1950; *Boulenger*, 1911, 1912; *Brien et Mordant*, 1955; *Browne*, 1906, 1907; *Browne et Fowler*, 1906; *Chun*, 1889, 1914; *Damas*, 1954; *Fantham et Porter*, 1933; *Goette*, 1909; *Gravier*, 1903, 1907; *Guerne de*, 1893 (a et b), 1894; *Gunther*, 1893, 1894, 1907; *Haeckel*, 1879-80; *Hartlaub*, 1907; *Hincks*, 1868; *Jordaan*, 1934, 1935; *Joseph*, 1925; *Kramp*, 1950, 1954; *Kufferath*, 1952; *Larambergue de*, 1945; *Leloup*, 1951; *Mayer*, 1910; *Moore*, 1897, 1903; *Payne*, 1924; *Picard*, 1951 (a et b); *Rao*, 1931, 1932; *Sars*, 1846; *Teissier*, 1950; *Trinzi*, 1904; *Verhulst (Schouteden)*, 1939; *Weill*, 1949.

D. — SYSTEMATIQUE, PHYLOGENIE ET REPARTITION GEOGRAPHIQUE

1) *Systématique et phylogénie.*

Annandale, 1912; *Bohm*, 1883; *Bouillon*, 1955; *Boulenger*, 1912; *Boulenger et Flower*, 1928; *Goto*, 1903; *Gunther*, 1893, 1894, 1907; *Heackel*,

1879; *Jordaan*, 1934; *Kramp*, 1938 (a et b), 1939, 1950, 1954; *Leloup*, 1951; *Mayer*, 1910; *Picard*, 1951 (a et b), 1952; *Picard et Rahm*, 1954; *Oka et Hara*, 1922; *Ranson*, 1936; *Rees*, 1957; *Russell*, 1940, 1953; *Valkanov*, 1937-38; *Weill*, 1934, 1936.

2) Répartition géographique.

Alluaud, 1913; *Annandale*, 1912; *Arnold et Boulenger*, 1915; *Beauchamp*, 1946; *Bernard*, 1898; *Berry Edney*, 1939; *Bouillon*, 1955; *Bouillon et Semal*, 1956; *Boulenger*, 1912; *Broch*, 1925; *Browne*, 1906-1907; *Cunnington*, 1906, 1920; *Daget*, 1950; *Damas*, 1953; *Darling*, 1935; *Darteville*, 1949; *Fantham et Porter*, 1933; *Gravely et Agharker*, 1912; *Gravier*, 1903, 1907; *Guerne de*, 1893, 1894; *Gunther*, 1906-1907; *Hobley*, 1929; *Hora*, 1926; *Hubert*, 1934; *Jones*, 1951; *Jordaan*, 1934, 1935; *Kramp*, 1950, 1954; *Krisnamurthy*, 1952; *Leloup*, 1938, 1951; *Monod*, 1947; *Moore*, 1899, 1903-1904; *Rao*, 1931, 1932; *Ringuelet*, 1950; *Schouteden*, 1924, 1934, 1939; *Sowerby A de C*, 1941; *Stappers*, 1914; *Thomas*, 1950; *Russel*, 1953; *von Martens*, 1883; *von Wissmann*, 1891, 1907; *Weltner*, 1898.