

(Communication présentée le 24 février 1973.)

LA CNIDOGENÈSE

J. BOUILLOU et C. MASSIN (*)

Collectif de bio-écologie — Unité d'histophysiologie

Université Libre de Bruxelles (U.L.B.)

50, av. F.-D. Roosevelt — 1050 Bruxelles

RÉSUMÉ

Cet article traite de l'évolution du cnidoblaste en cnidocyte chez les cnidaires. La nomenclature des différents types de cnidocystes est donnée puis l'on envisage successivement les variations morphologiques et chimiques du cnidocyte et de son cnidocyste.

1) *Variations morphologiques* : les étapes de la cnidogenèse sont décrites d'après nos observations sur *Craspedacusta sowerbii* et d'après les données de la littérature. Les différents points de controverse sont discutés et une nouvelle hypothèse est proposée pour l'absorption du tube externe dans la capsule.

2) *Variations chimiques* : dans ce chapitre nous envisageons brièvement l'évolution chimique du cnidocyste.

INTRODUCTION

La genèse du cnidocyte avec toutes les différenciations intracellulaires que cette cellule comporte est un des exemples les plus remarquables de la cytomorphogenèse que l'on puisse trouver dans le règne animal.

Depuis TREMBLEY (1744), qui fut le premier à observer des cnidocystes sur les tentacules d'un hydre, de nombreuses recherches ont été consacrées au développement de ces cellules. Ces études étaient l'objet de controverses au siècle dernier et au début de ce siècle. C'est WEILL (1934) qui s'est attaché à faire une mise au point générale des données de son époque, étudiant

(*) Stagiaire de recherche au Fonds National de la Recherche Scientifique.

tant la morphologie, la physiologie et le développement des cnidocystes que leur importance taxonomique. HYMAN (1940, 1959) dans son traité a résumé les travaux plus récents. Cependant, toutes les observations concernant la cnidogenèse n'ont plus guère qu'une valeur historique depuis l'avènement des techniques de la microscopie électronique.

Les résultats, concernant l'évolution morphologique, décrits ci-dessous proviennent principalement des recherches effectuées à l'aide de ces techniques par SLAUTTERBACK et FAWCETT, 1959; CHAPMAN et TILNEY, 1959; SLAUTTERBACK, 1961, 1963; REISINGER, 1964; LENTZ, 1965, 1966; WESTFALL, 1965, 1966 a et b ainsi que de nos propres observations sur *Craspedacusta sowerbii* (Limnopolype). Cet hydroïde a, contrairement aux autres formes étudiées, un seul type de cnidocyste (urytèle microbasique hétérotrochique) ce qui simplifie et clarifie très nettement l'interprétation et la filiation des images électroniques.

La nomenclature utilisée pour désigner les différents types de cnidocystes est réunie dans le tableau suivant :

TABLEAU SYSTÉMATIQUE DES CNIDOCYSTES

A. Tube clos : ASTOMOCNIDES

I. Tube inerme en forme de massue : RHOPALONEMES

- 1) Sans appendice apical : ANACROPHORES
- 2) Avec appendice apical : ACROPHORES

II. Tube plus ou moins armé différencié ou non en hampe et filament hélicoïdal : SPIRONEMES.

- 1) Pas de hampe, filament enroulé en hélice :

HAPLONEMOIDES

Un seul type décrit : DESMONEMES

- 2) Une hampe bien définie : HETERONEMOIDES

Hampe d'urytèle microbasique armée :
EURYTELOIDES

- a) Filament enroulé en hélice : SPIROTELES

- b) Pas de filament : ASPIROTELES

B. Tube ouvert à son sommet : STOMOCNIDES

I. Sans hampe bien définie : HAPLONEMES

- 1) Tube parfaitement isodiamétrique : ISORHIZES
 - a) Complètement inermes : ATRICHES
 - b) Armé à sa base seulement : BASITRICHES
 - c) Armé seulement dans son tiers inférieur : MEROTRICHES
 - d) Armé sur toute sa longueur : HOLOTRICHES
- 2) Tube légèrement dilaté à sa racine : ANISORHIZES
 - a) Épines toutes identiques : HOMOTRICHES
 - b) Épines plus développées à la base du tube : HETEROTRICHES

II. Avec une hampe bien définie : HETERONEMES

- 1) Hampe anisodiamétrique : RABDOIDES
 - a) Prolongé par un tube terminal : MASTIGOPHORES
 - α) Hampe au plus 3 fois aussi longue que la capsule : MICROBASIQUES
 - β) Hampe au moins 4 fois plus longue que la capsule : MACROBASIQUES
 - b) Non prolongé par un tube terminal :

AMASTIGOPHORES
 - α) Hampe au plus 3 fois aussi longue que la capsule : MICROBASIQUES
 - β) Hampe au moins 4 fois plus longue que la capsule : MACROBASIQUES
- 2) Hampe anisodiamétrique avec renflement :

RHOPALOIDES
 - a) Hampe dilatée à son sommet : EURYTELES
 - α) Hampe au plus 3 fois aussi longue que la capsule : MICROBASIQUES
 1. Épines toutes identiques sur la hampe : HOMOTRICHES

2. Épines inégalement développées sur la hampe : **HETEROTRICHES**

a. tube droit : **NORMAUX**

b. tube coudé avec une en écaille au coude :
SEMIOPHORES

β) Hampe au moins 4 fois plus longue que la capsule : **MACROBASIQUES**

1. Hampe armée dans toute sa partie distale :
TELOTRICHES

2. Hampe armée seulement dans sa partie moyenne : **MEROTRICHES**

b) Hampe dilatée à sa base : **STENOTELES**

3) Hampe anisodiamétrique avec 2 renflements (forme d'haltère) : **BIRHOPALOIDES**

A l'exception des amastigophores et des semiophores toutes les catégories d'hétéronèmes peuvent encore être subdivisés en :

HAPLOTELES : tube terminal armé

ANOPLOTELES : tube terminal inerme

L'idée originale de cette classification basée sur les caractéristiques morphologiques des capsules dévaginées est due à WEILL (1934) qui avait établi 18 catégories différentes plus une 19^e (les birhopaloïdes) hypothétiquement d'après les travaux d'IWANZOFF (1896). Cette dernière n'a pu être établie définitivement qu'en 1964 par WEILL.

En 1965, WERNER a confirmé la présence de *birhopaloïdes* et a ajouté les *merotriches* au niveau des *Haplonèmes isorhizes*. Il les définit comme n'étant armés que sur le tiers inférieur de leur tube. DEROUX en 1966 a ajouté une subdivision dans les *eurystèles microbasiques hétérotriches*. En plus de ce type décrit par WEILL, il ajoute des *semiophores* qui ont la particularité d'avoir un tube coudé avec une épine en forme d'écaille au niveau de ce coude.

Enfin en 1968, LACASSAGNE a complété la classification des *astomocnides* de WEILL. LACASSAGNE ne modifie pas les *rhopalonèmes*, mais au lieu de leur opposer les *desmonèmes*, leur

oppose les *spironèmes*. Ces derniers sont subdivisés en *desmonèmes*, *spirotèles* et *aspirotèles*.

Cette clef systématique est une aide précieuse pour la détermination des Coelentérés. La possession de certains types capsulaires peut même permettre de trancher des cas litigieux entre deux espèces. Les types de capsules sont un signe positif mais relatif et limité selon le niveau taxonomique envisagé. Cette classification ne remplace donc en aucun cas les systèmes précédents basés sur d'autres critères morphologiques mais au contraire, les confirme et leur apporte une argumentation supplémentaire.

Dans ce qui suit, nous désignerons sous le terme de cnidoblaste, la cellule en voie de différentiation, réservant l'expression cnidoctye pour les éléments contenant une capsule urticante ou enidocyste arrivé au terme de son développement, mis en place et fonctionnel. Lorsque le tube interne du enidocyste sera entièrement élaboré nous le désignerons sous le terme de filament à l'exception de sa partie basale plus renflée qui portera le nom de hampe.

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE

La majorité des auteurs sont à l'heure actuelle d'accord pour admettre que chez les hydroïdes-hydroméduses les cnidoblastes dérivent soit des cellules interstitielles, soit de cellules epithelio-musculaires banales qui réacquièrent des caractères embryonnaires (morphalaxis) chez les formes dépourvues de telles cellules. Chez les organismes adultes la différentiation des enidocystes se fait généralement au sein du feuillet ectodermique, plus rarement dans l'endoderme à partir de cellules banales; par exemple les tentacules de *Cladonema*. Les cellules interstitielles ont été les mieux étudiées, aussi commencerons-nous par rappeler la structure fine des cellules interstitielles, afin de pouvoir en suivre les modifications ultérieures liées à la cnidogenèse.

Ces cellules sont caractérisées par l'extraordinaire développement des formations ribosomiales qui envahissent tout le volume cytoplasmique. Par contre, elles ne renferment pas ou

très rarement des structures dépendant du reticulum endoplasmique, ni surface lisse, ni rugueuse (ergastoplasme).

On observe toutefois des éléments golgiens mais ceux-ci sont faiblement organisés et presque dépourvus de vésicules, il existe de plus, de nombreuses mitochondries ainsi que des microtubules espacés répartis dans tout le cytoplasme. Le noyau est de grande taille, pourvu d'un nucléole très dense (cf. fig. 1). Chez l'hydre où ces cellules ont été le mieux étudiées, elles sont initialement disposées par deux ou par quatre, mais peu avant de se différencier en cnidoblastes, elles présentent des activités mitotiques qui aboutissent à la formation de petits amas cellulaires allant jusqu'à 14 ou 18 cellules (2^n). Le microscope électronique a révélé qu'il existe des ponts cytoplasmiques intercellulaires mettant en communication le cytoplasme des cellules interstitielles d'un même amas (HESS et al., 1957; FAWCETT, 1961; SLAUTTERBACK, 1961). On attribue à ces ponts intercytoplasmiques un rôle important dans la synchronisation de la différentiation des cnidoblastes d'un même amas, qui seraient toujours à un stade identique de la cnidogenèse et atteindraient leur maturité en même temps. Certains auteurs considèrent que ces amas donnent toujours naissance à des cnidocystes d'un même type.

D'après LEHN (1951), chez l'*Hydra attenuata*, les nids cnidoblastiques qui n'excèdent pas le nombre de 8 cellules donneraient naissance à de grands stenotèles; de 8 à 16 cellules on assisterait à la formation de petits stenotèles; ceux de 16 cellules aboutiraient à des holotriches et de 16 à 32 cellules on aurait des desmonèmes.

Ces observations sont toutefois infirmées par RICH et TARDENT (1969) pour qui il n'existerait pas de corrélation entre le nombre de cellules d'un amas et le type de cnidocystes représentés dans celui-ci.

D'après LEHN (1951), le nombre de divisions cellulaires au sein d'un amas dépendrait de la position de celui-ci, le long de l'axe antéro-postérieur, les grands cnidocystes issus de peu de divisions se développeraient dans la moitié antérieure, les petits dans la moitié postérieure.

Les rapports et la taille de ces éléments urticants seraient susceptibles d'altérations expérimentales au cours d'expériences de greffe ou de régénération par exemple.

RICH et TARDENT (1969), confirment l'existence d'un gradient antéro-postérieur décroissant dans la taille des sténotèles chez la même espèce, *Hydra attenuata*.

Cependant les nids de 2ⁿ cnidoblastes synchrones n'apparaissent pas toujours. Les mitoses abondantes de la zone bourgeonnante que nous avons observées chez *Craspedacusta sowerbii* peuvent aussi donner des groupes de 3, 4, 5, 6 cnidoblastes mais, à des stades différents de la cnidogenèse. Ces cellules embryonnaires non synchrones ne sont pas en communication par des ponts cytoplasmiques comme les nids cnidoblastiques. Elles sont seulement profondément imbriquées les unes aux autres et reliées par des desmosomes.

Dans certaines conditions anormales, des cnidoblastes bien individualisés, même à capsule bien apparente sont capables de se diviser (MARTIN et TARDENT, 1963; TARDENT, 1965; DAVIS, 1968, 1970).

La première indication de l'orientation, de la différenciation d'une cellule interstitielle en cnidoblaste est évidemment l'apparition de l'ébauche du cnidocyste qui est représenté par une petite vacuole entourée par des saccules et vésicules golgiens et contenant une masse de substance homogène. Cette vacuole primordiale se formerait à partir de l'appareil de Golgi par coalescence de petites vésicules golgiennes libérées par les saccules (SLAUTTERBACK et al., 1959; LENTZ, 1965, 1966; WESTFALL, 1965, 1966 a et b).

REISINGER (1964) considère toutefois que cette vacuole initiale est issue de l'ergastoplasmme. Cette hypothèse paraît peu probable car lorsque la vacuole initiale apparaît, le réticulum endoplasmique est quasi inexistant au sein du cytoplasme.

Pour MATTERN et al. (1965), la formation des cnidocystes serait induite par des éléments d'origine centriolaire.

Nos observations ne nous ont pas permis de voir la vacuole primordiale mais une structure plus élaborée. Nous avons cependant constaté que cette ébauche présente des rapports étroits avec le golgi et les éléments centriolaires (cf. fig. 2). Or

le premier de ces deux organelles à être bien développé est la paire de centrioles. Il est donc fort possible, comme le pense MATTERN et al. (1965), que la différenciation des cnidocystes soit induite par des éléments centriolaires. L'induction se ferait sur le golgi qui, lui, secrèterait la vésicule initiale. Cette relation entre le golgi et l'appareil centriolaire se retrouve chez d'autres types de cellules qui ont un rôle sécrétoire, les leukocytes de mammifères par exemple.

En même temps qu'apparaît la première ébauche de la vésicule cnidocystique, le cytoplasme présente des modifications importantes caractérisées par le grand développement des surfaces lisses et rugueuses du réticulum endoplasmique ainsi que du golgi.

La vacuole initiale va s'accroître, prendre l'aspect d'une vésicule piriforme ouverte à son sommet (cf. fig. 3), vésicule dont la paroi, déjà faite de deux couches floues mais distinctes, donnera ultérieurement la capsule, tandis qu'au sein de son contenu finement granuleux apparaîtra le tube cnidocystique.

Au fur et à mesure que le jeune cnidoblaste évolue, le réticulum endoplasmique principalement représenté par sa forme rugueuse, ergastoplasmique, envahit la cellule (cf. fig. 4 et 6). L'on peut dire que cette structure est tout autant que la vésicule cnidocystique, caractéristique de la transformation de la cellule interstitielle en cnidoblaste. Ce dernier poursuivant sa différenciation, on assiste au développement des formations golgiennes qui se concentrent à hauteur de l'ouverture (futur opercule) de la vésicule cnidocystique, qu'elle coiffe d'une calotte de saccules et de vésicules (cf. fig. 6). C'est à cet endroit que va se situer la zone de croissance de la capsule et que se déposera le matériel responsable de la formation ultérieure du tube du cnidocyste. L'extrémité ouverte de l'ébauche capsulaire présente en effet un contact intime avec l'appareil golgien dont les vésicules particulièrement abondantes à ce niveau, renferment un matériel de densité très similaire à celui constituant l'esquisse du tube. Nous avons pu observer la confluence de certaines de ces vésicules avec l'extrémité du futur tube, suggérant que la croissance de celui-ci se ferait par l'apport de matériaux provenant des vési-

cules golgiennes. Ceci confirme les observations faites par SLAUTERBACK et FAWCETT (1959) et LENTZ (1965).

Dès son apparition, le cnidocyste est entouré par de nombreux microtubules qui sont orientés parallèlement au grand axe de l'ébauche capsulaire (cf. fig. 2).

Au fur et à mesure que la capsule augmente de taille, les deux strates de la paroi prennent un contour net. L'on peut distinguer : une couche interne très mince ($1/4$ de l'épaisseur totale) transparente aux électrons (paroi blanche interne) ainsi qu'une couche externe importante ($3/4$ de l'épaisseur totale) plus ou moins opaque aux électrons (paroi grise externe) (cf. fig. 3, 4, 5, 6). Les microtubules parallèles à la capsule forment une 3^e couche (cf. fig. 3, 4, 5, 6) qui tend à disparaître lors de la résorption du tube externe (cf. fig. 11, 12, 14, 16).

La paire de centrioles qui était localisée près de l'ouverture de l'ébauche capsulaire est toujours présente (cf. fig. 5) et ne semble pas subir de modifications tout au long de la cnidogenèse.

Pendant que se déroulent ces phénomènes, l'ergastoplasme à continué à se développer, occupant tout le volume cytoplasmique. Ces cisternes largement développées contiennent un matériel finement granulaire ou fibrilleux. On sait qu'une telle disposition est très caractéristique des cellules sécrétrices des substances protéiques, aussi peut-on interpréter l'ensemble de ces processus comme étant un cycle sécrétoire classique; les matériaux protéiques nécessaires à l'édification du cnidocyste seraient sécrétés au niveau de l'ergastoplasme, puis se condenserait, s'amalgameraient à d'autres matériaux au niveau des vésicules golgiennes qui serviraient de moyen de transport vers l'ébauche cnidocystique initiale.

Les structures golgiennes continuant d'accumuler leur produits de condensation au niveau de l'apex du tube cnidocystique, celui-ci s'accroît et finit par dépasser l'ouverture capsulaire faisant extrusion dans le cytoplasme, il se constitue ainsi un long tube contourné (pouvant dépasser de beaucoup la longueur de la capsule) dont seule l'extrémité est recouverte de la calotte d'éléments golgiens (cf. fig. 8, 9). Ce tube externe est fait d'une matrice absolument identique à celle du contenu capsulaire, c'est-à-dire une substance opaque aux électrons, plus ou moins

homogène avec une ponctuation de petites masses plus sombres (cf. fig. 8, 9, 10), ou plus rarement une grosse masse dense.

Il semble donc que la synthèse d'une partie des éléments cnidocystiques se fasse à l'extérieur de la capsule, au sein du cytoplasme cnidoblastique et qu'il y ait ce qu'on appelle : un tube externe. A ce niveau de différentiation les microtubules entourent toujours la paroi externe de la capsule, mais sont surtout abondants autour de l'ébauche du tube externe (cf. fig. 10) (SLAUTTERBACK, 1961, 1963; LENTZ, 1965, 1966; WESTFALL, 1965, 1966a et b).

Ces microtubules apparaissent d'une part en connexion avec la paroi capsulaire et d'autre part en relation avec certaines vésicules du golgi. D'après SLAUTTERBACK (1959) et LENTZ (1966) elles représenteraient les voies par lesquelles le matériel élaboré au niveau de l'appareil de golgi, pourrait atteindre la capsule maintenant très éloignée de l'extrémité du tube, et lui amener ainsi les substances nécessaires à sa croissance. D'après WESTFALL (1966) ces microtubules (240 Å) serviraient plutôt de support au tube externe et empêcheraient la fusion des vacuoles de golgi au niveau des parois latérales de ce dernier. Ils serviraient à supporter l'élongation du tube jusqu'à ce que sa paroi soit suffisamment épaisse pour maintenir sa forme cylindrique.

A ce stade, la capsule atteint une taille considérable occupant la majeure partie de la cellule et à partir de ce moment, la synthèse des protéines paraît d'ailleurs s'achever ou du moins fortement diminuer et corrélativement, on assiste à une régression des éléments ergastoplasmiques.

La paroi de la capsule s'est aussi peu à peu modifiée : son épaisseur totale n'a guère varié, mais les proportions et la forme des différentes couches ont évolué. La couche interne blanche est devenue plus épaisse et présente de nombreuses indentations (cf. fig. 7, 8). La couche grise externe diminue d'épaisseur et ne semble être en fait qu'un état plus condensé de la matière constituant la couche interne (cf. fig. 7, 8).

Pendant que l'ensemble de ces phénomènes se produisent, on observe au sein de la masse granulaire de la vésicule et du tube externe, une concentration, une aggrégation de grains denses qui précédemment étaient peu apparents car dispersés uniformément.

C'est à partir de ces éléments que se constitueront le filament cnidocystique, les stylets et les épines lorsque le cnidocyste en possède (SLAUTTERBACK et al., 1959; SLAUTTERBACK, 1961, 1963; LENTZ, 1965, 1966; WESTFALL, 1965, 1966 a et b).

En effet, ces phénomènes de condensation de la matrice cnidocystique et du tube externe vont aboutir à la formation de baguettes de tailles variables (cf. fig. 11, 12) qui vont rapidement s'organiser et former des alignements plus ou moins régulier mais relativement lâche. Au sein de ces alignements, les baguettes, qui sont les futures épines du filament, seront disposées comme les branches d'un sapin (cf. fig. 13, 16) et vont être entourées d'une matière plus dense que le contenu capsulaire (cf. fig. 12, 13, 14, 16). Ces transformations progressives se déroulent soit en quasi totalité dans la matrice capsulaire (ex. : eurytèles microbasiques de *Craspedacusta sowerbii*) soit dans la capsule et le tube externe (ex. : basitriches et mastigophores de *Metridium senile*).

Enfin, le tube externe s'invaginerait à l'intérieur de la capsule formant le tube interne qui se met en communication avec les ébauches cnidocystiques contenues dans la capsule pour former une structure unique (SLAUTTERBACK, 1959, 1961; REISINGER, 1964; LENTZ, 1965, 1966; CARRE, 1972).

D'après WESTFALL (1966 a et b), le tube externe ne s'invaginerait pas, mais serait incorporé au sein de la capsule au fur et à mesure de la croissance de celle-ci. Dans certains cnidoblastes, sa longueur est toutefois telle que l'on imagine mal ces phénomènes; mais d'autre part il est difficile de comprendre comment un tel filament débordant d'une capsule remplie pourrait rentrer dans celle-ci. A moins que la paroi de la capsule ne soit élastique et permette à la totalité du tube externe d'être absorbé.

Cette absorption complète est d'ailleurs compatible avec les variations volumétriques observées. En effet, si l'on assimile le cnidocyste à un ellipsoïde de révolution, l'augmentation de taille (résultant de l'incorporation du tube externe) correspond à un allongement des axes de l'ordre de 50 à 75 %. Soit *a* le 1/2 grand axe et *b* le 1/2 petit axe d'une ellipse qui tourne autour de son

axe a . L'ellipsoïde de révolution engendré par cette surface aura pour volume : $v = 4/3 \pi ab^2$.

Si les axes s'allongent de 75 % nous aurons :

$$\begin{aligned} A \text{ (1/2 grand axe du nouvel ellipsoïde)} &= a + 3/4a = 7/4a \\ B \text{ (1/2 petit axe du nouvel ellipsoïde)} &= b + 3/4b = 7/4b \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{avec : } V &= 4/3 \pi AB^2 = 4/3 \pi (7/4a)(49/16b^2) = \\ &4/3 \pi ab^2 (343/64) \simeq 5v. \end{aligned}$$

L'augmentation du volume est donc de 5 fois ce qu'il était avant. Si l'allongement n'est que de 50 %, par le même raisonnement l'on trouve que $V = 3v$. Or la masse du tube externe peut être jusqu'à 4 fois aussi importante que la capsule. Ce calcul nous montre donc qu'il est possible que tout le tube externe se retrouve dans la capsule.

De plus nos propres observations montrent un amincissement de la paroi après absorption, celle-ci passe de 2.500 Å à 1.600 Å, et surtout un déplissage de la couche interne de la paroi du cnidocyste qui entraîne une disparition complète des indentations et une considérable augmentation de volume. Les proportions des deux strates capsulaires sont maintenant de 3/4 pour la couche blanche interne et de 1/4 pour la couche grise externe qui devient de plus en plus opaque aux électrons. Nous la désignerons maintenant sous le terme de paroi noire externe (cf. fig. 18, 20).

Ce pouvoir d'allongement de la paroi capsulaire avait déjà été présumé par GÜNZL (1968) qui en travaillant en microscopie optique sur les sténotèles de *Dipurena reesi* a pu montrer qu'au moment de l'absorption du tube externe, la paroi capsulaire est encore élastique. Elle ne se durcit qu'une fois le cnidocyste entièrement formé et refermé par l'opercule.

Les eurytèles microbasiques de *Craspedacusta sowerbii* réabsorberaient donc tout le tube externe au sein de la capsule et ce dès que les baguettes apparaissent. La hampe se synthétiserait alors dans la capsule à partir des matériaux de la matrice capsulaire et des éléments apportés par le tube externe. L'ébauche de la hampe apparaît donc un peu après l'ébauche du filament que nous avons décrite précédemment. Cette jeune hampe se présente en vue

transversale comme un paquet d'épines. Ces dernières sont serrées les unes contre les autres, réparties en trois masses et parallèles entre elles au sein de ces agrégats (cf. fig. 14). Cet amas d'épines n'est pas encore séparé de la matrice capsulaire par une quelque paroi. En vue longitudinale les épines de la hampe sont disposées en chevron. A ce stade l'on peut apercevoir une accumulation de gros grains le long de la couche blanche interne. Ces grains forment une paroi mince, discontinue (cf. fig. 13, 15, 16) qui tend à disparaître assez rapidement et que nous avons appelée pour cette raison couche intermittente.

Au cours de l'évolution du cnidocyste, la disposition en chevron des épines se maintient, mais l'on peut voir apparaître autour de la hampe et du filament une zone grise, de même aspect que la matrice capsulaire et bordée par une limitante dense aux électrons (cf. fig. 15). Petit à petit cette zone va devenir plus homogène et transparente aux électrons et présentera la même structure que la paroi interne blanche (cf. fig. 17, 18, 20, 21). Ainsi, la hampe et le filament qui se sont formés séparément vont se joindre et former une suite. De plus cette paroi blanche qui apparaît au sein de la matrice cnidocystique va se mettre en contact avec la paroi blanche capsulaire comme nous le verrons plus loin. Cette nouvelle paroi n'est pas toujours étroitement appliquée contre la hampe et le filament, mais forme des replis très caractéristiques. En vue transversale elle aura l'aspect d'un triangle équilatéral ayant à chacun de ses sommets un prolongement en forme de virgule, de goutte d'eau plus ou moins allongée (cf. fig. 17, 21). Au niveau de la hampe l'on peut toujours voir les trois blocs d'épines (cf. fig. 17) tandis que le filament ne montre que 2 ou 3 épines (cf. fig. 17).

En vue longitudinale, elle présente des replis qui sont parallèles à l'axe de la hampe (cf. fig. 20) ou du filament. A ce stade, les épines, tant de la hampe que du filament vont reposer par leur base sur cette paroi claire tandis que leur pointe sera dirigée vers l'intérieur. L'ancre de l'épine est assuré par ses nombreuses « microvillosités » basales qui pénètrent dans la couche blanche. Cette structure est à rapprocher de ce qui avait déjà été décrit par SKAER et PICKEN (1963) à propos des holotriches isorhizes de *Corynactis viridis*. Ces auteurs ont pu distinguer que l'in-

sertion des épines est marquée par une cicatrice avec une structure à double striation. Une striation avec une périodicité de 190 Å qui est perpendiculaire à l'axe le plus long du filament et une striation plus fine de 90 Å de périodicité qui est perpendiculaire à cette première striation. Les bandes de 190 Å sont probablement les microvillosités observées. Les bandes de 90 Å n'ont pu être aperçues en raison de la taille des eurytèles microbasiques de *Craspedacusta* qui sont environ 10 fois plus petits que les holotriches isorhizes de *Corynactis*.

La structure triangulaire aperçue en coupe transversale, et qui se retrouve chez presque tous les cnidocystes a été particulièrement étudiée par SKAER et PICKEN (1963, 1966). En travaillant sur *Corynactis viridis*, ces deux auteurs ont pu reconstruire en trois dimensions la forme d'un filament non dévaginé (cf. fig. 19). Les différents replis observés jouent un rôle important lors de la dévagination du cnidocyste. Le passage à l'état déchargé est du à l'étalement des replis de la paroi du filament et ce semble-t-il grâce à un important apport d'eau qui gonfle et distend la paroi. Après dévagation, les replis ont disparu, et la hampe et le filament auront l'aspect d'un cylindre sur la paroi duquel les épines seront dressées vers l'extérieur.

Dans le cnidoblaste ainsi arrivé quasiment à maturité, l'ergastoplasme à presque complètement disparu, outre le cnidocyste, le cytoplasme ne contient plus que des ribosomes et des mitochondries; le système golgien, tout comme le reticulum endoplasmique est réduit et a tendance à disparaître (cf. fig. 20). Par contre il y a apparition au sein du cytoplasme de paquets de fibres parfois relativement parallèles entre elles, parfois sans direction précise et formant un écheveau plus ou moins complexe. Ces fibres ne présentent pas de périodicité et semblent disposées au hasard, bien que parfois elles se placent plus ou moins autour de la capsule sans toutefois avoir de relation directe avec celle-ci (cf. fig. 18, 20, 21).

Si nous confrontons ces observations avec les données classiques, nous voyons que l'existence d'un tube externe au sein des cnidoblastes a été décrit par de nombreux auteurs, mais que ceux-ci ont interprété différemment cette structure : pour les uns, il s'agissait d'une phase, d'une étape normale de la cnidogenèse

(JONES, 1941, 1947; SLAUTTERBACK et al., 1959; SLAUTTERBACK, 1961; MERGNER, 1964; LENTZ, 1965, 1966; WESTFALL, 1965, 1966 a et b; BOUILLOU, 1970; CARRE, 1972) pour les autres (WEILL, 1934; HYMAN, 1959, CHAPMAN et TILNEY, 1959 a et b, HOVASSE, 1965), cette formation ne serait que le résultat d'un accident, d'une dévagination précoce du cnidoblaste ou d'une mauvaise fixation. Il semble toutefois qu'au stade où l'on observe la présence de ce tube, le terme de dévagination n'ait guère de sens, ni la hampe, ni le filament n'étant constitué. On ne peut guère imputer sa présence aux méthodes de fixation étant donné la variété de fixateurs utilisés. De plus, comme le fait remarquer WESTFALL (1966 a et b), ce tube est parfaitement organisé, étant entouré d'un faisceau de microtubules et coiffé dans chaque cas d'une calotte golgienne. De plus, l'ébauche des épines se trouve dans la matrice du tube et non pas à l'extérieur comme ce serait le cas s'il y avait dévagination. Il apparaît donc bien comme une structure liée à la cnidogenèse et non comme un artéfact.

Récemment une troisième hypothèse a été émise par SUTTON et BURNETT J. W. (1969). Ces auteurs considèrent deux types de tube externe : d'une part un tube externe qui va s'invaginer dans la capsule pour former la hampe, et d'autre part un tube externe inerme terminé par un renflement. Ce type de tube ne s'invaginerait pas et serait le filament terminal du cnidocyste. Son extrusion dans le milieu externe se ferait « *in toto* ». Cette interprétation des faits se base essentiellement sur des arguments négatifs et d'après les photos publiées il semble plutôt que ces deux types de tube soient en fait des stades différents d'un même type de cnidocyste.

Après invagination et absorption, l'ouverture apicale du cnidocyste est fermée par un opercule. Celui-ci peut être pluristratifié et d'origine cytoplasmique. Alors il se différencie déjà à l'extrémité du tube externe (CHAPMAN et al., 1959 a et b, observations personnelles) (cf. fig. 12). Chez *Craspedacusta sowerbii*, au moment de l'absorption du tube externe, l'extrémité de la capsule est coiffée par l'opercule qui forme une excroissance tout en restant en contact avec la matrice capsulaire (cf. fig. 13). Ensuite cet opercule, jouant le rôle de bouchon, va s'enfoncer

dans le cnidocyste qui prendra son aspect ovoïde final. Ce faisant, il repousse le contenu capsulaire et refoule devant lui la couche blanche interne (PBI). Celle-ci va alors présenter un prolongement ayant la forme d'une indentation très profonde (cf. fig. 18) qui viendra se mettre en contact avec l'extrémité de la hampe, et de ce fait, la paroi interne du cnidocyste, la paroi de la hampe et du filament forment une continuité parfaite. L'opercule aura alors la forme d'un cône tronqué pluristratifié dont le sommet est occupé par une masse dense et homogène (cf. fig. 18). Il est séparé du cytoplasme cnidoblastique par une membrane qui a même aspect que la couche externe du cnidocyste (cf. fig. 18).

L'opercule peut aussi se présenter comme une différenciation de la paroi capsulaire (LENTZ, 1965; WESTFALL, 1966 a et b). Il y a alors une structure triple : trois clapets triangulaires disposés comme les faces d'une pyramide. En fait, ce n'est pas un véritable opercule mais plutôt trois lignes de moindre résistance dans la paroi capsulaire à l'extrémité du cnidocyste.

Arrivé à ce stade le cnidocyste est morphologiquement complet. Il ne lui reste plus qu'à gagner sa région fonctionnelle.

Parallèlement à cette maturation, le cytoplasme cnidoblastique peut voir se développer des structures dites péri-cnidocystiques, à savoir, le cnidocil, l'appareil cnidociliaire, les éléments fibrillaires longeant la paroi du cnidocyste, et le cnidopode. Ces organites ne sont pas des composants constants des cnidocystes et chez certains ils ne sont pas tous présents ou font totalement défaut comme chez les anémones de mer.

L'existence de ces formations intra-cnidocytiques est connue depuis longtemps et l'on trouve la description des données classiques et la bibliographie les concernant dans l'ouvrage de WEILL (1934). HYMAN (1940, 1959) a résumé nos connaissances en optique à leur sujet. Depuis, l'apport de la microscopie électronique a permis de mieux comprendre la structure et les relations entre ces éléments qui sont à la limite de la définition de la microscopie optique (BOUILLOU et al., 1958, 1967).

Le cnidocil apparaît comme une gaine cytoplasmique limitée par la membrane du cnidocyte et contenant un faisceau central de fibrilles. Le nombre et la disposition de ces fibres ont été peu à peu précisés. Il semble qu'il y ait 9 doublets de fibres périphé-

riques, reliées entre elles, et un nombre variable (3 à 18) de fibres internes non reliées entre elles. Cette disposition a de grandes affinités avec les structures flagellées et ciliées et il semble que le cnidocil soit un cil modifié.

Le cnidocil peut aussi être entouré d'une matrice fibrillaire dont la périodicité est de 88 ou 300 Å.

Chez *Craspedacusta sowerbii*, il possède ces 9 doublets et 8 à 9 fibres internes qui ne sont ni soudées ni reliées entre elles. Il y a aussi une matrice fibrillaire qui a une périodicité de 90 Å et une épaisseur moyenne de 900 Å. Elle n'est pas limitée au cnidocil mais se prolonge vers l'appareil péri-cnidocystique qu'elle entoure complètement (cf. fig. 22).

L'appareil cnidociliaire est fait en général de 9 baguettes ou racines dites primaires et disposées en demi-cercle autour de la racine du cnidocil. Mais ce nombre peut varier de 9 à 22 suivant l'animal ou le type de cnidocyste envisagé. Nos observations sur *Craspedacusta sowerbii* nous ont permis de dénombrer 9 baguettes primaires.

L'appareil péri-cnidocystique est constitué d'une série (15 à 23) de baguettes longitudinales ou secondaires qui longent la capsule sur toute son étendue. Ces baguettes, disposées en cercle autour de la capsule, englobent aussi le cnidocil. Elles sont reliées entre elles par des anneaux apicaux; de plus, elles sont en connection avec les baguettes primaires et les fibres du cnidopode. *Craspedacusta sowerbii* possède un grand nombre de baguettes secondaires (30). Chaque baguette est isolée de la matrice par la membrane cnidocytique bien nette. Sous cette limite, l'on peut voir une couche grise de 60 Å, puis une couche noire de 110 Å et enfin au centre un anneau clair de 120 Å de diamètre (cf. fig. 22).

Ces trois structures intra-cnidocytique ainsi que le cnidopode apparaîtraient très tôt au cours de la cnidogenèse et auraient comme origine (à l'exception du cnidopode) le système centrio-laire apical situé près de l'extrémité operculaire de la capsule.

ÉVOLUTION CHIMIQUE

Parallèlement à l'évolution morphologique que nous venons

d'envisager, le cnidoblaste et sa capsule subissent une évolution chimique. Peu d'auteurs se sont intéressés à cette dernière en raison de la quasi impossibilité d'isoler un cnidoblaste jeune. Seules quelques analyses histo-chimiques ont été faites : BURNETT, A. L. (1959); LENTZ et BARRNETT (1961, 1962); GUNZL (1968). BURNETT constate un accroissement d'acidité des sténotèles de *Pelmatohydra oligactis* depuis la colonne jusqu'à l'extrémité des tentacules. Cette acidité croissante indique une maturation chimique qui serait fonction de l'environnement du cnidocyste, c'est-à-dire de sa position dans l'animal. GUNZL en travaillant sur les sténotèles de *Dipurena reesi* observe un durcissement des parois capsulaires au cours de la maturation. Ce durcissement se ferait par perte d'eau et acquisition de ponts disulfures; en même temps apparaît un hydrate de carbone (sulfomucopolysaccharide) au sein du contenu capsulaire qui contient aussi des acides aminés (histidine, arginine, lysine). L'apparition de ces acides aminés basiques va d'ailleurs déterminer une basophilie prononcée et croissante.

LENTZ et BARRNETT ont pu voir une spécialisation enzymatique des cnidocystes de deux espèces d'*Hydra*. Au niveau de la zone de croissance les cnidocytes de ces deux animaux sont enzymatiquement non spécialisés. On y trouve une succinodéhydrogenase (S.D.H.) dans les granules cytoplasmiques du cnidoblaste, des esterases non spécifiques (acetylcholine-esterase) et des aminopeptidases. Après migration vers la région tentaculaire et du pied, il y a spécialisation : la membrane du cnidoblaste est positive aux tests des phosphatasées alcalines et acides, la capsule du cnidocyste est positive aux tests des phosphatasées acides, du glucose-6-phosphate, de l'adenosine triphosphatasé (ATPase) et de la 5-nucléotidase. Toutes ces enzymes, à l'exception de S.D.H. sont associées à la surface cellulaire.

Nos propres observations sur les eurytèles microbasiques de *Craspedacusta sowerbii* nous ont permis de voir que dans les très jeunes cnidoblastes, apparaissent au niveau du contenu capsulaire et en faible quantité des mucopolysaccharides acides carboxylés et neutres. Une fois présents, ils ne semblent pas se modifier. La paroi capsulaire s'est caractérisée surtout par sa grande inertie vis-à-vis des colorants.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Ces quelques données résument nos connaissances actuelles sur le développement des cnidoblastes en cnidocytes. Nous voyons qu'il reste de nombreux points de controverse et d'interrogation. Ceci résulte en partie de la complexité du problème et en partie de la variété d'animaux et de cnidocystes sur lesquels les différents travaux ont été menés.

Néanmoins, certaines lignes générales d'évolution se dégagent de l'ensemble.

a) *Morphologique*

- Il semble acquis maintenant que
- le cnidocyste soit d'origine golgienne et que sa croissance se fasse à partir de matériaux concentrés au niveau de cet organelle.
 - le tube externe soit bien une étape de la cnidogenèse.
 - les variations cytoplasmiques des cnidoblastes se déroulent toujours suivant le schéma décrit.

Le tube externe et l'opercule auraient toutefois suivant les cas une évolution différente.

1. *Le tube externe.* La disparition du tube externe au sein du cnidocyste se ferait d'une manière active

- par invagination à partir de l'extrémité libre du tube externe qui devient le tube interne et se met en contact avec le filament (SLAUTTERBACK, 1959, 1961; REISINGER, 1964; LENTZ, 1965, 1966; CARRE, 1972).
- par absorption du tube externe qui apporte des matériaux pour l'édification de la hampe et du filament. Cette incorporation serait rendue possible par étirement et déplissage de la paroi capsulaire existante (BOUILLOU et MASSIN).
- d'une manière passive, c'est-à-dire que le tube serait incorporé au sein de la capsule au fur et à mesure de la croissance de la paroi de celle-ci par l'apport de matériaux nouveaux (WESTFALL, 1966 a et b).

2. *L'opercule.* L'opercule serait

- soit d'origine cytoplasmique et pluristratifié
- soit une simple différentiation de la paroi capsulaire.

Enfin la genèse des structures péri-cnidocystiques nous est quasi inconnue. Elles apparaîtraient très tôt au cours de la cnidogenèse; le cnidocil et l'appareil cnidociliaire seraient en relation avec l'appareil centriolaire.

b) *Chimique*

Les diverses phases d'évolution chimique du cnidoblaste sont très difficile à suivre. Les résultats obtenus sont souvent contradictoires même s'il s'agit d'un même type de cnidocyste. Par exemple, les stenotèles de *Pelmatohydra oligactis* (BURNETT, 1960) montrent une acidité croissante au cours de la cnidogenèse, tandis que les stenotèles de *Dipurena reesi* (GUNZL, 1968) acquièrent une basicité croissante lors de leur évolution.

D'autre part GUNZL constate l'apparition de mucopolysaccharides acides sulfatés dans la capsule tandis que nous avons pu observer chez *Craspedacusta sowerbii* l'apparition de mucopolysaccharides acides carboxylés.

SUMMARY

This paper deals with the evolution of the cnidoblast into a cnidocyt of the cnidaria. The nomenclature of the different kinds of cnidocysts is given. The morphological and chemical variations of the cnidocyt and its cnidocyst are examined successively.

1. *Morphological variations* : The cnidogenesis' stages are described according to our observations on *Craspedacusta sowerbii* and compared with the descriptions of the literature. The different controversy points are discussed and a new hypothesis is proposed about the absorption of the external tubule in the capsule.

2. *Chemical variations* : The chemical evolution of the cnidocyst is briefly examined.

ZUSAMMENFASSUNG

Dieser Artikel befasst sich mit der Entwicklung des Cnidocyte bei den Cnidaria. Das Namensverzeichnis der verschiedenen Arten der Cnidocysten ist angegeben, ferner werden nacheinander die morphologischen und chemischen Veränderungen des Cnidocytes und seinem Cnidocyste in Betracht gezogen.

1. *Morphologische Veränderungen* : Die Fortschritte der Cnidenbildung werden bei unseren Beobachtungen bei *Craspedacusta sowerbii* und nach Literaturangaben beschrieben. Die verschiedenen Streitpunkte werden erörtert und eine neue Hypothese wird für das Verschwinden der äusseren Röhre in die Kapsel vorgeschlagen.

2. *Chemische Veränderungen* : In diesem Kapitel behandeln wir kurz die chemische Entwicklung der Cnidocyste.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUILLON, J., CASTIAUX, P., VANDERMEERSSCHE, G. (1958). — Structure submicroscopique des cnidocils. *Bull. Micr. Appl.*, 8-59-63.
- BOUILLON, J. (1972). — Communication personnelle.
- BOUILLON, J., LEVI, C. (1967). — Ultrastructure du cnidocil, de l'appareil cnidociliaire, de l'appareil périnématocystique et du cnidopode des nématocystes d'hydroïdes. *Annales des Sci. Nat. : Zoologie et Biochimie animale*, 12^e série, tome IX, fasc. 3, pp. 425-456.
- BOUILLON, J., DEROUX, G. (1967). — Remarques sur les cnidaires du type *Microhydrula pontica* (Volkanov) trouvés à Roscoff. *Extrait des Cahiers de Biologie Marine*, tome VIII, pp. 253-272.
- BURNETT, A. L. (1959, 1960). — The maturation of nematocysts in *Hydra*. *Annales de la Soc. Roy. Zool. de Belg.*, tome 90, pp. 269-280.
- CARRE, D. (1972). — Étude du développement des cnidocystes dans le gastrozoïde de *Muggiae kochi* (WILL 1844) — Syphonophore calyco-phore. *C. r. Acad. Sci. Paris*, tome 275, série D, pp. 1263-1266.
- CHAPMAN, G. B., TILNEY, L. G. (1959). — Cytological studies of the nematocysts of *Hydra*. I. Desmonèmes, Isorhizas-Cnidocils and supporting structures. II. The stenoteles. *J. biophys. biochem. Cytol.*, vol. 5, n° 1, pp. 69-78, 79-84.
- DAVIS, L. E. (1968). — Ultrastructural evidence for division of cnidoblasts in *Hydra*. *Expl. Cell Res.*, vol. 52, pp. 602-607.
- DAVIS, L. E. (1970). — Further observations on dividing and non dividing cnidoblasts in the regenerating isolated gastrodermis of *Hydra*. *Z. Zellforsch.*, vol. 105, pp. 526-537.

- DEROUX, G. (1966). — Un nouveau type de nematocystes rhopaloïdes : les eurytèles microbasiques (hétérotriches) sémiophores. *C. r. Acad. Sci. Paris*, tome **263** (10), pp. 760-763.
- FAWCETT, D. W. (1961). — Discussion comment in : « *The Biology of Hydra* » (Lenhoff H. & Loomis W. eds.). Univ. of Miami Press.
- GÜNZL, H. (1968). — Über die Reifung des Nesselkapseln bei *Dipurena reesi* Vannucci (Hydrozoa). *Z. Zellforsch.*, vol. **89**, pp. 509-518.
- HESS, A. et al. (1957). — Observations on the structure of *Hydra* as seen with the electron and light microscopes. *Q. J. microsc. Sci.* **98**, p. 315-326.
- HOVASSE, R. (1965). — Trichocystes, corps trichocystoïdes, cnidocystes et colloblastes. *Protoplasma*, **3**, p. 1-57.
- HYMAN, L. (1940). — *The invertebrates*, vol. I, Mac Graw Hill Cy. N.Y.
- HYMAN, L. (1959). — *The invertebrates*, vol. V, Mac Graw Hill Cy. N.Y.
- IWANZOFF (1896). — Neber den Bau, die Wirkungweise und die Entwicklung der Nesselkapseln des Coelenteraten. *Bull. Soc. natn. moscou*, **19**, pp. 95-161, 323-355.
- JONES, C. S. (1941). — The place of origin and the transportation of cnidoblasts in *Pelmatohydra oligactis*. *J. exp. Zool.*, **87**, pp. 457-475.
- JONES, C. S. (1947). — The control and discharge of nematocysts in *Hydra*. *J. exp. Zool.*, **105**, p. 2561.
- JOHNSON, F. B., LENHOFF, A. B. (1958). — Histochemical study of purified *Hydra* nematocysts. *J. histochem. cytochem.*, **6**, p. 394.
- LACASSAGNE, M. (1968). — Deux nouveaux types de nématocytes astomocnides chez les actinulides (Hydrozoaires) : les eurytèles spiro-tèles et aspirotèles. *C. r. Acad. Sci. Paris*, tome **266**, pp. 892-894.
- LEHN, H. (1951). — Teilungsfolgen und Determination von I-zellen für die Cnidenbildung bei *Hydra*. *Z. Naturforsch.*, **6b**, pp. 388-391.
- LENTZ, T. L. (1965). — The fine structure of differentiating interstitial cells in *Hydra*. *Z. Zellforsch.*, **67**, pp. 547-560.
- LENTZ, T. L. (1966). — *The cell biology of Hydra*. North Holland Publ. Co. Amsterdam.
- LENTZ, T. L., BARRNETT, R. J. (1961). — Enzyme histochemistry of *Hydra*. *J. exp. Zool.*, **147**, pp. 125-149.
- LENTZ, T. L., BARRNETT, R. J. (1962). — The effect of enzyme substrates and pharmacological agents on nematocyst discharge. *J. exp. Zool.*, **149**, n° 1, pp. 33-38.
- MARTIN, R., TARDENT, P. (1963). — Kultur von Hydroïden-Zellen in vitro. *Rev. Suisse Zool.*, **70**, pp. 312-316.
- MATTERN, C. F. T., PARK, H. D. (1965). — Electron microscope observations on the structure and discharge of the stenotele of *Hydra*. *J. Cell Biol.*, **27**, n° 3, pp. 621-638.

- MERGNER, H. (1964). — Unsere Kenntnisse über Bau und Funktion der Nesselzellen bei Hydroïden. *Natur und Museum*, **94**, pp. 15-32.
- PICKEN, L. E. R., SKAER, R. J. (1966). — A review of researches on nematocysts. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, n° **16**, pp. 19-50.
- REISINGER, E. (1964). — Das integument der Coelenteraten acölomaten und pseudocölomaten Würmer. *Studium gen.*, **17**, pp. 125-142.
- RICH, F. (1969). — Untersuchungen zur Nematocyten Differenzierung bei *Hydra attenuata* Pall. *Rev. suisse Zool.*, tome **76**, pp. 779-787.
- SKAER, R. J., PICKEN, L. E. R. (1963). — The structure of the nematocyst thread and the geometry of discharge in *Corynactis viridis* Allman. *Philosophical transactions of the royal society of London*, **250**, n° 764, pp. 131-164.
- SKAER, R. J., PICKEN, L. E. R. (1966). — The pleated surface of the undischarged thread of a nematocyst and its simulation by models. *J. exp. Biol.*, **45**, pp. 173-176.
- SLAUTTERBACK, D. (1961). — Nematocyst development in « *The Biology of Hydra* » (Lenhoff H. & Loomis W. eds.), Univ. Miami Press.
- SLAUTTERBACK, D. (1963). — Cytoplasmic microtubules I. *Hydra*. *J. Cell Biol.*, **18**, pp. 367-388.
- SLAUTTERBACK, D. (1967). — The enidoblast — Musculoepithelial cell complex in the tentacles of *Hydra*. *Z. Zellforsch.*, **79**, pp. 296-318.
- SLAUTTERBAK, D., FAWCETT, D. W. (1959). — The development of the enidoblasts of *Hydra* : an electron microscope study of cell differentiation. *J. biophys. biochem. Cytol.*, **5**, n° 3, pp. 441-452.
- SUTTON, S. S., BURNETT, J. W. (1969). — A light and electron microscopic study of nematocytes of *Chrysaora quinquecirrha*. *J. ultrastructure Res.*, **28**, pp. 214-234.
- TARDENT, P. (1965). — In vitro culture of coelenterate cells in « *Proc. regeneration in animals* ». North Holland Publ. Co. Amsterdam.
- TREMBLEY (1744). — *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polype d'eau douce*. Leide.
- WEILL, R. (1934). — Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes : I. Recherches sur les nématocystes (morphologie, physiologie et développement). II. Valeur taxonomique du cnidome. *Travaux de la station zoologique de Wimereux*, tome X-XI, pp. 1-347, 349-701.
- WERNER, B. (1965). — Die Nesselkapseln der Cnidarie mit besondere Berücksichtigung der Hydroïda.
- WESTFALL, J. A. (1965). — Nematocysts of the sea anemone *Metridium*. *Amer. Zool.*, **5**, n° 3, pp. 377-393.

- WESTFALL, J. A. (1965). — Development of nematocysts in the cnidaria. *Amer. Zool.*, **5**, n° 4, p. 665.
- WESTFALL, J. A. (1966). — a. The differentiation of nematocysts and associated structures in the cnidaria. *Z. Zellforsch.*, **75**, pp. 381-403.
- WESTFALL, J. A. (1966). — b. Electron microscopy of the basitrich and its associated structures in *Obelia*. *Amer. Zool.*, **6**, p. 554.

LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES

A	: Alternance des couches claires et sombres de l'opercule.
Ag	: Aggrégations.
B ₁	: Baguette primaire.
B ₂	: Baguette secondaire.
C	: Centriole.
CF	: Centre du filament.
CI	: Couche intermitante.
Cn	: Cnidocil.
Cp	: Capsule.
CSO	: Cytoplasme sus-operculaire.
Ct	: Cicatrice extérieure marquant l'emplacement d'une épine.
DP	: Doublets périphériques du cnidocil.
EB	: Ebauche des baguettes.
EC	: Extrémité de la capsule.
EF	: Ebauche du filament.
Ep	: Épines.
EPB	: Ebauche de la paroi blanche.
Er	: Ergastoplasmé.
F	: Filament.
FC	: Filaments centraux.
FCyt	: Fibres cytoplasmiques.
G	: Golgi.
GC	: Gaine cytoplasmique.
H	: Hampe.
Id	: Indentations.
M	: Mitochondrie.
Ma	: Matrice reliant les baguettes.
MC	: Matrice capsulaire.
Mt	: Microtubules.
N	: Noyau.
Nu	: Nucléole.
O	: Opercule.
P	: Paroi capsulaire.
PB	: Paroi blanche.
PEG	: Paroi externe grise.
PEN	: Paroi externe noire.
PF	: Paroi du filament.
PIB	: Paroi interne blanche.
R	: Ribosomes.
RF	: Replis du filament.
RH	: Replis de la hampe.
SH	: Sommet de la hampe qui est en continuité avec la paroi interne blanche.

- TE : Tube externe.
 VG : Vésicules golgiennes.

LÉGENDE DES FIGURES

- Fig. 1 : Cellule embryonnaire.
 Fig. 2 : Très jeune cnidoblaste : première ébauche de la capsule.
 Fig. 3 : Jeune cnidoblaste : coupe longitudinale d'une capsule en voie d'élargissement.
 Fig. 4 : Jeune cnidoblaste : coupe longitudinale d'une capsule en voie d'élargissement.
 Fig. 5 : Jeune cnidoblaste : coupe longitudinale; remarquez un des centrioles près de l'ouverture apicale de la capsule.
 Fig. 6 : Extrémité ouverte de la capsule d'un jeune cnidoblaste; coupe longitudinale.
 Fig. 7 : Jeune cnidoblaste en coupe longitudinale; apparition des indentations de la couche blanche interne. Le tube externe est présent.
 Fig. 8 : Cnidoblaste avec un tube externe bien formé; capsule en coupe tangentielle.
 Fig. 9 : Vue d'ensemble d'un cnidoblaste plus avancé avec son tube externe bien développé.
 Fig. 10 : Tube externe en coupe transversale.
 Fig. 11 : Cnidoblaste dont le tube externe est en voie d'absorption dans la capsule.
 Fig. 12 : Idem fig. 11 mais en plus, il y a apparition de l'opercule au bout du tube externe.
 Fig. 13 : Mise en place de l'opercule lorsque tout le tube externe a été absorbé au sein de la capsule.
 Fig. 14 : Cnidoblaste plus avancé dont la capsule contient une ébauche de hampe; coupe transversale.
 Fig. 15 : Hampe en voie d'élaboration; coupe longitudinale.
 Fig. 16 : Ébauche de filament avec épines déjà bien différencierées.
 Fig. 17 : Hampe et filament d'un enidocyste en coupe transversale.
 Fig. 18 : Enidocyste montrant les circonvolutions du filament et l'opercule en place.
 Fig. 19 : Stéréogramme d'une portion de filament non dévaginé de *Corynactis viridis* (d'après SKAER et PICKEN, 1963).
 Fig. 20 : Vue générale d'un enidocyte et de son enidocyste; coupe longitudinale.
 Fig. 21 : Vue générale d'un enidocyste; coupe transversale.
 Fig. 22 : Cheminée cnidociliaire et enidocil.

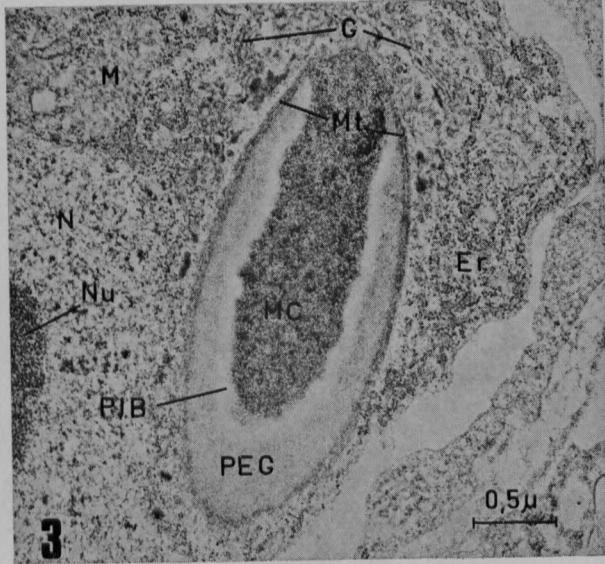
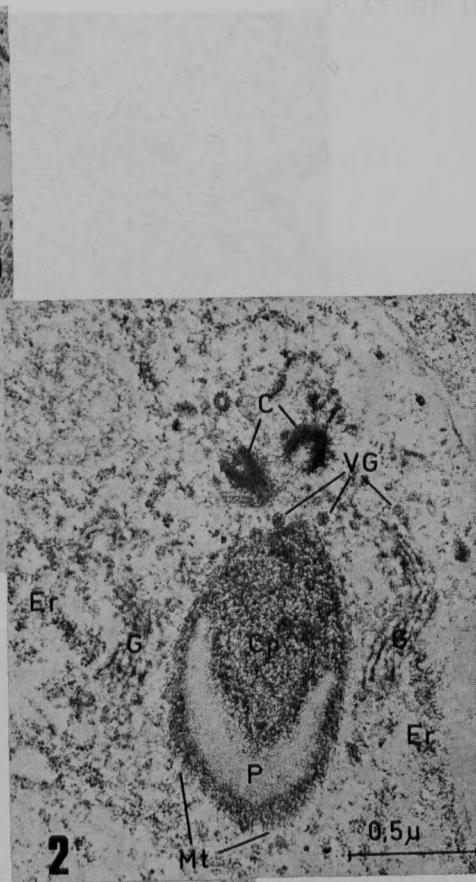
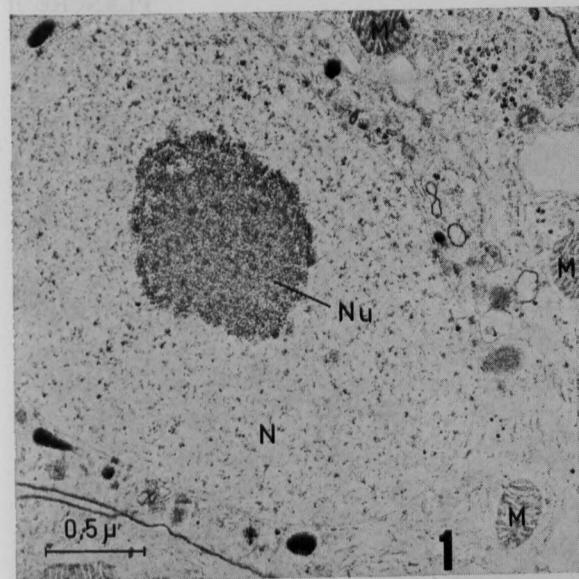


PLANCHE II

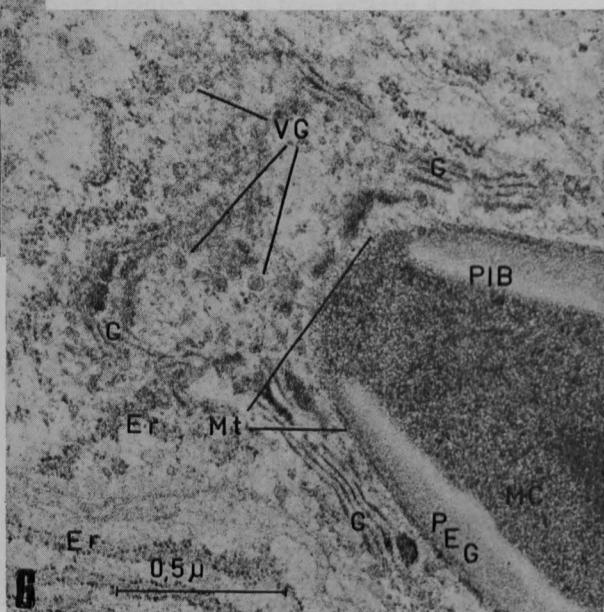
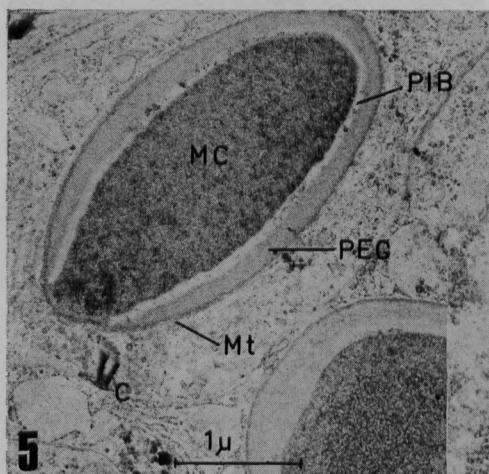
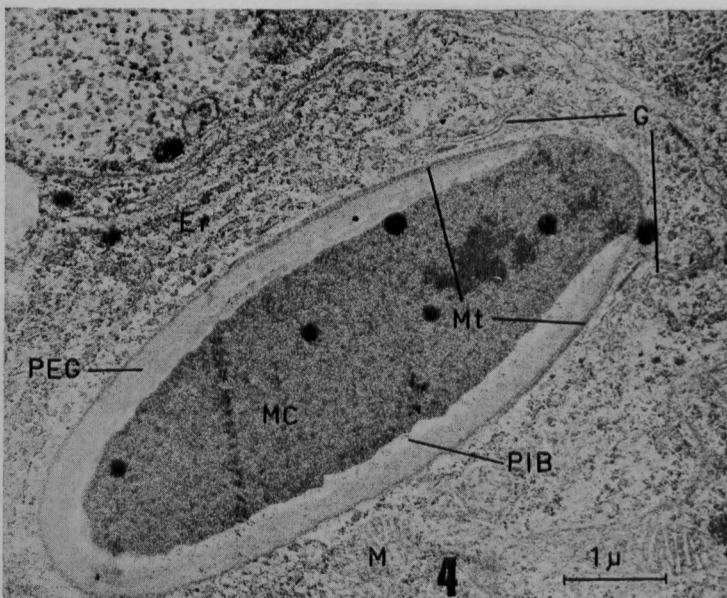
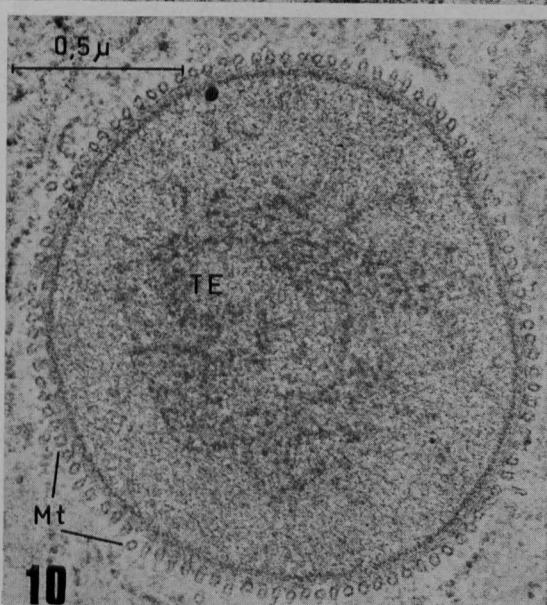
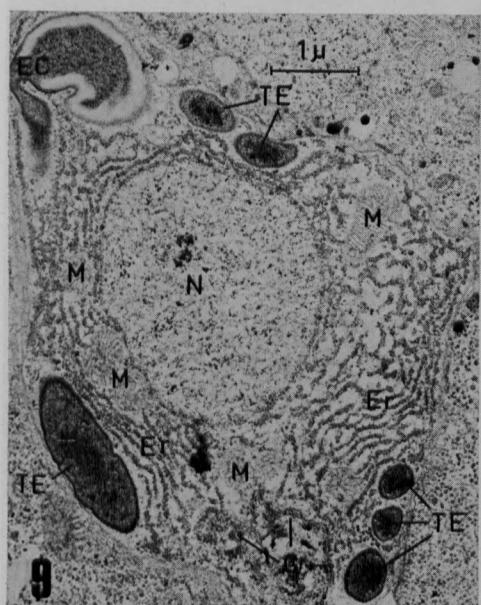
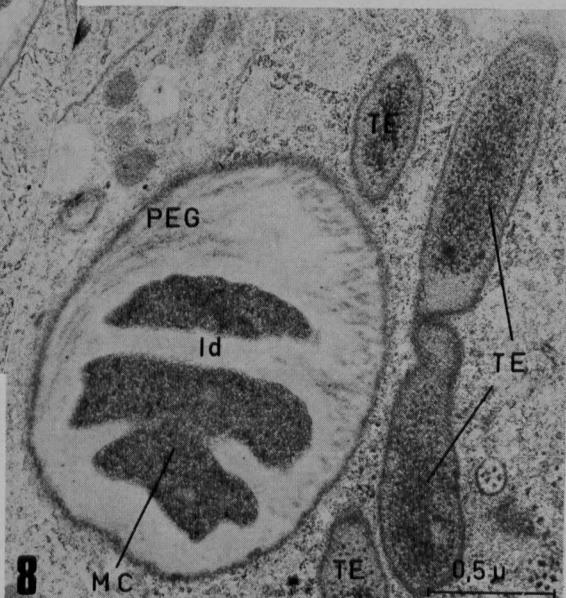
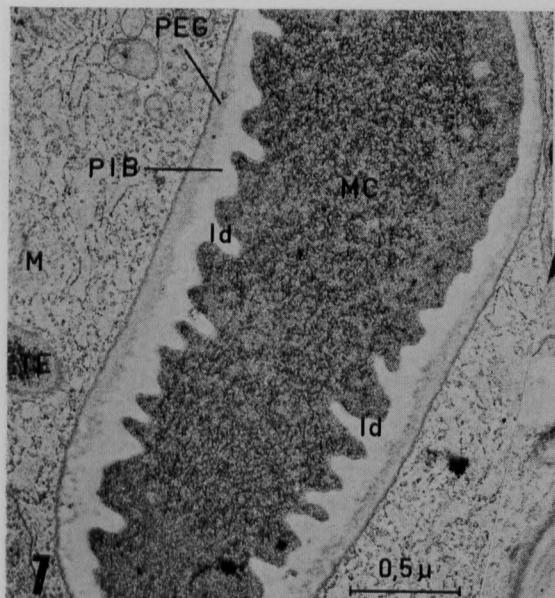


PLANCHE III



U.B.

PLANCHE IV

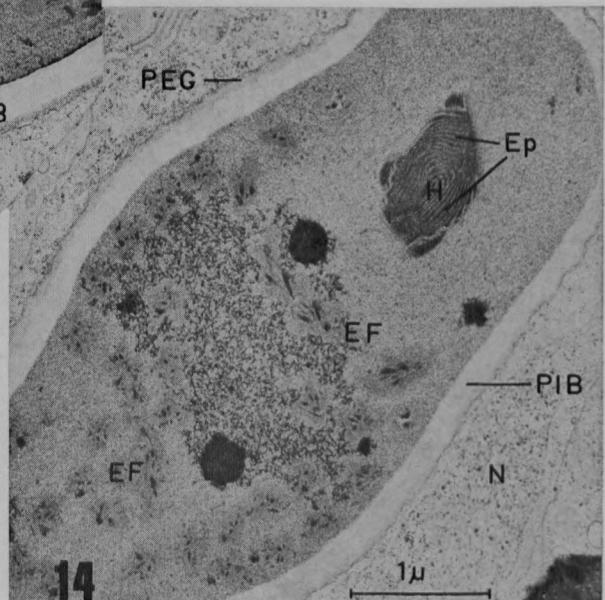
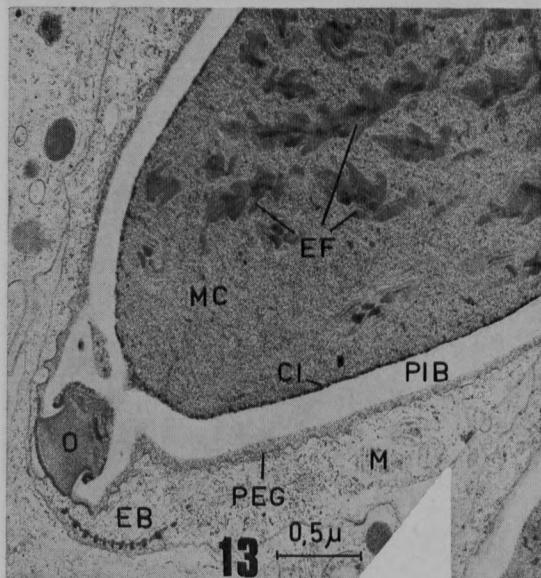
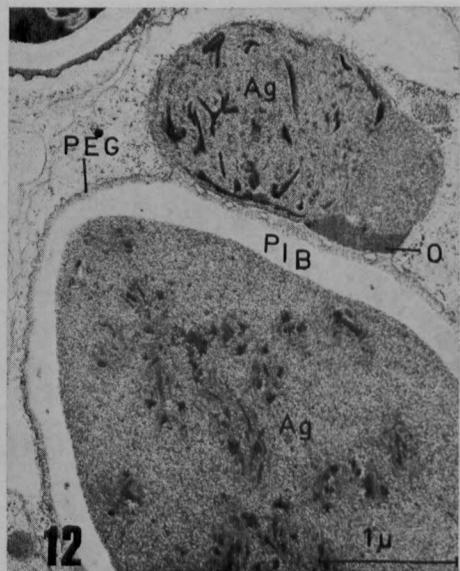
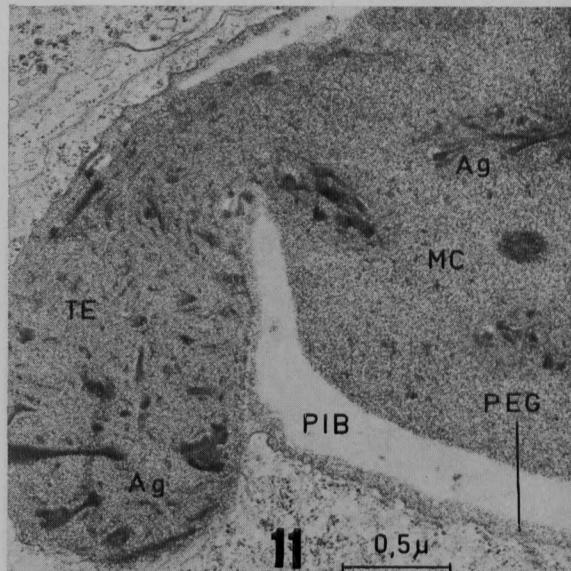


PLANCHE V

