

ANATOMIE, HISTOLOGIE ET HISTOCHIMIE DES CAECUMS RECTAUX D'*ASTERIAS RUBENS* L. (ÉCHINODERME, ASTÉROIDE).

par

Jean Bouillon et Michel Jangoux (1)

Laboratoire d'Anatomie comparée, Université libre de Bruxelles.

Résumé

Les caecums rectaux d'*Asterias rubens* L. présentent quatre couches de tissu : un épithélium interne composé de cellules banales et de cellules glandulaires, une couche conjonctive, une ou plusieurs strates de muscles d'orientation variable et un fin épithélium péritonéal.

L'histochemie de l'épithélium interne montre que les cellules glandulaires sont des mucocytes vrais renfermant un mélange de polysaccharides et de mucopolysaccharides acides. Les cellules banales de cet épithélium présentent une bordure en brosse caractéristique, des grains lipoprotéiques associés à des mucopolysaccharides neutres, des granules d'aminopeptidases ainsi qu'une forte concentration en phosphatases alcalines (zone apicale) et en phosphatases acides (zone basale). Quant à l'épithélium péritonéal, il s'avère riche en triglycérides et en phosphatases acides.

INTRODUCTION

I. - Généralités.

Jusqu'à ces dernières années, il semblait bien établi que le mode de nutrition des Astéroïdes était typiquement macrophage. Des recherches récentes, dues principalement à des auteurs anglo-saxons, ont mis en évidence d'autres mécanismes nutritifs chez les Astéroïdes qui s'avèrent être très complexes du point de vue mode d'alimentation. C'est ainsi que Rasmussen (1965) a pu montrer qu'*Henricia sanguinolenta* était principalement microphage et que Ferguson (1967) observa une « digestion épidermique » chez *Asterias forbesi* et *Henricia sanguinolenta*.

C'est à Gemmil (1915) que l'on doit le premier travail expérimental traitant de l'éventualité de la microphagie chez les Astéroïdes. Dans son article, l'auteur nous parle de l'importante ciliature épithéliale de plusieurs espèces d'Etoiles de mer : (*Asterias rubens*, *Solaster papposus*, *Porania pulvillus* et *Astropecten irregularis*) ainsi que de la possibilité d'une nutrition particulière chez *Porania pulvillus*. Cette importante ciliature, qui d'ailleurs recouvre les épithéliums de tous

(1) Travail partiellement subventionné par le Fonds de la Recherche Fondamentale Collective (F.R.F.C.).

les Echinodermes Astéroïdes, détermine, comme nous le dit Gemmil (1915) des courants ciliaires d'orientation particulière tant à l'intérieur qu'à l'extérieur du corps de l'animal. Chez *Porania pulvillus*, les courants créés par les cils de la face orale externe du corps, convergent tous vers la bouche. Les caecums rectaux sont de grande taille chez cette espèce et ils présentent des contractions régulières leur conférant un rôle de pompe à eau (la systole provoque une expulsion d'eau par l'anus et la diastole amène une entrée d'eau par la bouche). De plus, l'abondante sécrétion de mucus ainsi que la survie prolongée de *P. pulvillus* lorsqu'on la nourrit de microparticules l'amènent à penser qu'une microphagie au moins partielle caractérise cet animal. Il suppose qu'il y a nutrition particulière par « ciliary-mucous mechanism », c'est-à-dire que les particules seraient enrobées de mucus pour être ensuite véhiculées vers les sites digestifs par les courants ciliaires.

Cet important travail amena certains auteurs à déterminer les courants ciliaires d'autres espèces d'Astéroïdes. Irving (1924) étudia dans ce sens l'Etoile de mer *Patiria miniata*. Pour lui, la ciliature épithéliale jouerait un rôle primordial dans la circulation des liquides et des particules qu'ils transportent, remplissant en fait une fonction dévolue à des muscles chez les animaux supérieurs. Budington (1942), examinant le revêtement ciliaire des épithéliums d'*Asterias forbesi*, pense que les fonctions classiques du sang à savoir la nutrition, la respiration et l'excrétion, seraient remplies chez les Astéroïdes par des « canaux ciliaires ». Il met en évidence des courants centripètes et centrifuges qu'il assimile, les premiers à des veines et les seconds à des artères.

De telles données, combinées aux observations éthologiques de certains auteurs, ont permis aux chercheurs actuels de parachever les expérimentations pour finir par mettre en évidence le phénomène de microphagie.

Anderson (1959, 1960) n'exclut pas la possibilité d'une nutrition particulière chez la vorace *Patiria miniata*. Le même auteur (1960, 1961) tente de prouver anatomiquement et histologiquement la microphagie d'*Henricia sanguinolenta* et de *Porania pulvillus*. Rappelons ici que certains Astéroïdes sont caractérisés par la présence, à la face orale de chaque caecum pylorique, d'un petit appendice bien visible et en forme de sac, appelé poche de Tiedemann. Selon Anderson (1960, 1961, 1966), il semble que l'apparition et l'évolution des poches de Tiedemann, d'une part, et l'hypertrophie des caecums rectaux, d'autre part, seraient deux conditions nécessaires pour que s'installe la microphagie. D'après cet auteur, le rôle de ces deux formations digestives serait à chaque fois une fonction de pompage mais à des niveaux différents :

Poches de Tiedemann. Elles agiraient par un mécanisme déjà esquissé par Gemmil (1915) et explicité par Anderson (1960). Les microparticules seraient amenées dans les poches de Tiedemann par les courants ciliaires de l'estomac cardiaque et elles seraient enrobées de mucus à la fois dans le cardia et dans les poches de Tiedemann. Le puissant courant créé par les cellules flagellées et par les contractions musculaires de ce nouvel organe les projetterait vers les sites digestifs absorbants. Un tel mécanisme éviterait la dispersion des microparticules dans les différentes parties du

tube digestif en les orientant et en les projetant rapidement vers les cellules digestives.

Caecums rectaux. Nous avons déjà exposé précédemment la fonction de pompage de ces organes. Ils permettraient, après chacune de leur contraction, une entrée active d'eau par la bouche. Notons également que ce mécanisme de pompage ne se déclencherait qu'en présence d'une concentration seuil de microparticules dans le milieu (Ferguson 1967). Pour Anderson, la taille des caecums rectaux est d'autant plus grande que la microphagie est mieux développée.

Cependant, et malgré ces intéressants travaux, de nombreuses questions relatives au problème de la microphagie chez les Astéroïdes et, plus particulièrement, au rôle exact des caecums rectaux, restent encore sans réponses. En effet, si l'important développement de ces organes est une condition nécessaire pour que s'installe une nutrition particulière chez les Etoiles de mer, comment expliquer alors la détritiphagie de certains Porcellanasteridae qui en sont totalement dépourvus ? De même, quel serait leur rôle chez les Astropectenidae, reconnus par tous les spécialistes comme de voraces macrophages ? Nous sommes donc en droit de leur supposer d'autre(s) fonction(s), sinon supérieure(s), du moins d'importance égale. C'est dans cette optique que nous nous sommes proposés, comme premier objectif, d'étudier l'anatomie, l'histologie et l'histochimie des caecums rectaux d'*Asterias rubens* L.

II. - Les caecums rectaux des Astéroïdes.

1. Synonymie.

- Blindarmchen (Tiedemann 1816).
- Mastdarmblinddärme (Müller et Troschel 1840, Ludwig et Hamann 1899).
- Pinnate caeca (Forbes 1841).
- Caecums épigastriques (Milne-Edwards 1859).
- Rectal sac (Brooks 1882, Hayashi 1935 a et b).
- Blindsacken (Hamann 1885).
- Coecums stomacaux (Cuénot 1887).
- Rectal caeca (MacBride 1906, Gemmil 1915, Budington 1927, Aldrich 1954, Anderson 1966).
- Interradiale caeca (Gemmil 1915).
- Caecums glandulaires (Lameere 1931).
- Caecums aboraux (Cuénot 1948).
- Intestinal caeca (Hyman 1955, Araki 1964).
- Glandes rectales (Brien 1961).

2. Généralités sur les caecums rectaux.

Décrits pour la première fois par Konrad (1814, cité par Ludwig et Hamann, 1899), les caecums rectaux sont de petits diverticules du tube digestif, reposant sur la face aborale de l'estomac pylorique (Fig. 1). Ils sont rattachés à l'estomac sous-jacent par un court intestin proximal ou intestin proprement dit et ils communiquent avec l'anus par un intestin distal, encore appelé rectum, très court. Les caecums rectaux sont suspendus dans la cavité générale par des mésentères les reliant à la paroi aborale du disque ; le nombre de mésentères varie avec le nombre de caecums (ou de lobes pour un même caecum). Notons aussi que les caecums rectaux ne sont pas des formations constantes chez tous les Astéroïdes, certains en sont démunis (*Porcellanaster*, *Ctenodiscus*, *Luidia*, etc.), d'autres les possèdent, bien qu'étant dépourvus d'anus (*Astropecten*, etc.). Signalons enfin que, dans la

famille des Asteriidae, on remarque toujours la présence des caecums rectaux mais jamais celle des poches de Tiedemann.

Avant d'aborder la revue des travaux et hypothèses des différents auteurs qui se sont intéressés à ces organes, il convient, devant la nombreuse terminologie ayant trait aux diverticules aboraux, de justifier l'appellation de « caecums rectaux ». Le terme caecum est généralement utilisé pour désigner les diverticules du tube digestif des Invertébrés et donc des Astéroïdes, ainsi l'on parle de caeca (caecums) pyloriques, de même la majorité des auteurs anglo-saxons parlent de « rectal caeca » ou « intestinal caeca ». Dès lors, par souci d'uniformité et par le fait que ces diverticules sont, embryologiquement et anatomiquement, de réelles dépendances du tractus digestif, il nous semble souhaitable de les dénommer caecums. Le qualificatif « rectal » convient parfaitement, en ce sens qu'il montre clairement que les caecums sont situés à la partie la plus postérieure du tube digestif.

L'anatomie externe des caecums rectaux est relativement bien connue et la grande variabilité de leur nombre et de leur forme chez les différents groupes d'Astéroïdes a été soulignée par plusieurs auteurs. Un premier recensement des données sur la morphologie des caecums rectaux est dû à Ludwig et Hamann (1899). D'autres auteurs (Mac Bride 1906, Hayashi 1935 a et b, Aldrich 1954, Hyman 1955, Anderson 1966) soulignent les aspects divers de ces organes dans un certain nombre de familles, genres et espèces d'Etoiles de mer. L'importante variation de la taille, de la forme et du nombre des caecums rectaux ne suit en rien l'évolution systématique des Astéroïdes telle qu'elle est conçue actuellement. Mais, bien que relativement peu d'espèces aient été expérimentées, rappelons que certains auteurs ont déjà mis en parallèle l'accroissement de la complexité des organes rectaux et l'apparition de structures digestives nouvelles (poches de Tiedemann), phénomène qui serait en relation directe avec une modification partielle ou totale du mode de nutrition (apparition de la microphagie).

3. Histologie des caecums rectaux.

Cuénot (1887) décrit cinq couches tissulaires aux caecums rectaux d'*Astropecten aurantiacus* : un épithélium interne glandulaire, composé de cellules granuleuses et dépourvu de cellules à mucus, une fine couche nerveuse, une zone conjonctive, une couche musculaire faite uniquement de fibres circulaires et enfin un épithélium péritonéal.

Selon Lang (1898), les caecums rectaux possèdent une couche musculaire d'épaisseur moyenne.

Hayashi (1935 a et b) confirme la stratification tissulaire observée par Cuénot (1887) tout en la complétant. Chez *Henricia sanguinolenta*, il remarque une fine ciliature à l'épithélium interne, cet épithélium contient un certain nombre de mucocytes avec une concentration maximum au niveau de l'intestin. Il ne distingue pas de strate nerveuse et la zone musculaire présente, selon lui, deux couches : une couche interne dont les fibres sont d'orientation longitudinale à oblique et une couche externe d'orientation oblique à circulaire. Toujours d'après Hayashi, *Asterina batheri* et *Patiria pectinifera* ont des caecums rectaux de même structure histologique. Aldrich (1954), étudiant le tube digestif d'*Asterias forbesi*, nous dit que la couche musculaire des

caecums rectaux de cette espèce est d'orientation circulaire. En fait les données concernant l'histologie de ces organes sont fort incomplètes et très éparses. Aucun chercheur ne semble s'être attelé à une description relativement détaillée de la stratification histologique des diverticules rectaux.

4. Fonctions physiologiques des caecums rectaux.

La méconnaissance de la structure fine de ces organes étonnamment variables n'empêcha nullement de nombreux auteurs de formuler diverses hypothèses quant à leur fonction physiologique.

A. ROLE RESPIRATOIRE.

Forbes (1841), le premier, suppose une fonction respiratoire aux caecums rectaux et il les considère de plus comme les homologues des poumons (« respiratory trees ») des Holothuries. Brooks (1882) appuie la théorie de Forbes. Bather, Grégory et Goodricht (1900), plus nuancés, estiment qu'il est possible que ces diverticules aient un rôle respiratoire. Gemmil (1915) rapporte la grande contractibilité des muscles des caecums rectaux de *Porania pulvillus*, *Asterias rubens*, *Asterias glacialis* et *Solaster papposus*, il y observe des pulsations rythmiques. Budington (1927, 1936) fait la même observation chez *Asterias forbesi*, il arguë de ces faits pour renforcer la théorie de Forbes et suppose que ces diverticules sont des organes respiratoires vestigiaux vraisemblablement homologues des organes arborescents holothuriens. Cette hypothèse ancienne, conférant un rôle respiratoire aux caecums rectaux et les disant homologues des poumons des Holothuries, est actuellement abandonnée par les auteurs, bien qu'aucun fait ne vienne l'infirmier.

B. ROLE EXCRÉTEUR.

Le contenu des caecums rectaux et sa couleur intriguèrent les premiers expérimentateurs. Ludwig et Hamann (1899) rapportent que Tiedemann, Müller et Troschel, et Hoffmann, respectivement, caractérisaient le contenu des couleurs blanche, brune et jaune. Milne-Edwards (1859) nous dit avoir mis en évidence une certaine quantité d'acide urique dans le liquide jaunâtre que contiennent les caecums rectaux. Cuénot (1887) répéta l'expérience mais n'y décela jamais d'acide ; aussi ne formule-t-il pas d'hypothèses, disant simplement que le contenu des caecums est dû à une sécrétion de l'épithélium interne. Coe (1912, cité par Aldrich 1954) suppose un rôle excréteur aux caecums rectaux. Gemmil (1915) n'exclut pas que la grande contractibilité des caecums rectaux aide à l'évacuation des fèces. Andrew (1959) reprend l'hypothèse de Coe et nous dit que les cellules bordantes diffusent un matériel brunâtre dans la lumière du caecum ; ce matériel serait selon lui un produit d'excrétion dérivé du liquide coelomique et éliminé par l'anus.

C. ROLE DIGESTIF

Van Der Heyde et Oomen (1924) montrent que si l'on injecte de l'encre de Chine dans l'estomac d'*Asterias rubens*, il y a une absorption sélective des grains d'encre par l'épithélium interne des caecums rectaux. Sawano (1935), expérimentant des broyats d'organes rectaux de *Distolasterias nipon*, y mit en évidence une cathepsine. Araki (1964),

nourrissant *Patiria miniata* avec un mélange d'azoalbumine et de gélatine, a pu observer une couleur rouge dans l'épithélium interne des caecums pyloriques et des caecums rectaux, mettant ainsi en évidence une absorption de nourriture dans les organes rectaux. Araki leur attribue un rôle digestif et suppose qu'il s'y déroule une digestion intracellulaire.

D. ROLE DE « POMPE A EAU ».

Gemmil (1915), rappelons-le, observe des pulsations rythmiques des caecums rectaux chez différentes espèces. S'intéressant particulièrement à *Porania pulvillus*, il remarque que les contractions n'affectent pas spécialement tous les caecums mais le plus souvent l'un ou l'autre. Il remarque, de plus, que les diverticules rectaux sont démunis de courant ciliaire sortant et que le liquide qui s'y trouve ne peut en être chassé que par l'action des muscles. Plaçant *P. pulvillus* dans de l'eau de mer contenant des microparticules de carmin en solution, Gemmil vit qu'à chaque contraction, séparée de la suivante par quelques secondes à peine, l'animal expulsait de l'eau par l'anus, et, qu'après chaque contraction, il absorbait activement de l'eau par la bouche. L'eau expulsée proviendrait de la lumière des caecums rectaux et permettrait, par son départ, l'absorption d'une nouvelle quantité d'eau. Le rôle de « pompe à eau » des caecums rectaux de *P. pulvillus* est un des arguments développés par Gemmil pour tenter de démontrer la microphagie, au moins partielle, de cette espèce.

Anderson (1966) estime qu'il y a une correspondance entre l'important développement des caecums rectaux de quelques Astéroïdes et l'apparition d'organes particuliers du tractus digestif (poches de Tiedemann), organes permettant le développement d'une microphagie partielle, voire totale, chez certaines espèces. Il attribue aux caecums rectaux un rôle de « pompe à eau », eau qui serait envoyée dans tout le tube digestif et, particulièrement, dans les caecums pyloriques. L'action de cette pompe, additionnée à celle des courants ciliaires, favoriserait et accélérerait la véhiculation de microparticules ingérées vers les sites digestifs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les exemplaires d'*Asterias rubens* étudiés proviennent de la région Nord-Est de la côte belge (Knokke-le-Zoute). Ils furent prélevés à plusieurs reprises sur les brise-lames à marée basse et disséqués au laboratoire.

1. Fixations.

Bouin acétique, Cétyle Pyridinium chloride, Formol 10 p. 100 et liquide de Baker.

2. Enrobages et coupes.

Les pièces, enrobées à la paraffine, sont coupées à 7 μ . Certaines techniques ont nécessité des coupes à congélation dont l'épaisseur était de 15 μ .

3. Colorations.

A. Colorations topographiques.

- Hématoxyline-Phloxine-Vert lumière Gabe 1968
- Picro-indigocarmin Gabe 1968

B. Colorations histochimiques.

a. Composés glucidiques.

- Bleu de Toluidine pH 4 Lison 1960
- Bleu alcian non oxydé pH 3 (BANO pH 3) Mowry 1963
- BANO pH 1 et pH 2,5 Spicer 1960 a
- BANO pH 3 + méthylation Lison 1960
- BANO pH 3 + méthylation + saponification Lison 1960
- Aldéhyde fuchsine non oxydée/BANO pH 2,5 Spicer et Meyer 1960
- Bleu alcian pH 3/Jaune alcian Ravetto 1964 a
- Extinction bleu de méthylène pH 0,5 ; 1,5 ; 2 ; 3 ; 4 et 5 Pearse 1961
- Extinction Azur A pH 0,5 ; 1,5 ; 2 ; 3 ; 4 et 5 Spicer 1960 a et b
- Acriflavine Spicer et Jarrels 1961
- Acide periodique Schiff (PAS) Takeuchi 1962
- BANO pH 3/PAS Lison 1960
- PAS + dimédon Mowry 1963
- PAS + amylase Lison 1960
- PAS + salive Lison 1960
- PAS + glycogénase Lillie 1965
- BANO pH 3 + hyaluronidase, type I Barka et Anderson 1963
- BANO pH 3 + hyaluronidase, type II Barka et Anderson 1963
- NN-Diméthyl-p-phénylènediamine Gurr 1958
- BANO pH 3 + sialidase (= neuraminidase) Warren et Spicer 1961
- Bial pour l'acide sialique (= neuraminique) Ravetto 1964 b

b. Lipides.

- Luxol fast blue McManus et Mowry 1963
- Alun de chrome Pearse 1961
- Test de Schmorl Pearse 1961
- Méthode de Ziehl-Neelsen Pearse 1961
- Test de Baker à l'hématéine acide Lison 1960
- Soudan noir B Lillie 1965
- Oil red O Lillie 1965
- Nil bleu sulfate Lison 1960

c. Protéines.

- Benzidine tétrazotée Pearse 1961
- Tétrazoréaction au fast blue B salt Martoja 1967
- Chloramine T Schiff Lison 1960
- Sakaguchi Lison 1960

d. Enzymes.

- Phosphatases alcalines Lison 1960
- Phosphatases acides Pearse 1961
- Aminopeptidases Burstone 1962
- Lipases Lison 1960
- Estérases Pearse 1961

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Afin d'éviter tout contresens, nous appellerons caecums rectaux l'ensemble des lobes principaux formant les diverticules rectaux, chaque lobe étant donc un caecum rectal. De plus ces lobes peuvent présenter des lobules qui seront dits primaires ou secondaires selon le niveau auquel ils se rattachent : les lobules primaires seront ceux qui s'insèrent directement sur le caecum tandis que les secondaires seront les excroissances des primaires.

I. - Observations macroscopiques (Fig. 1).

Apparemment, l'anatomie externe des caecums rectaux d'*Asterias rubens* ne correspond à aucun plan de structure et montre de très grandes variations individuelles. Ces organes présentent, selon les individus, un, deux ou trois lobes principaux, chacun d'eux pouvant développer ou non des lobulations primaires et même secondaires.

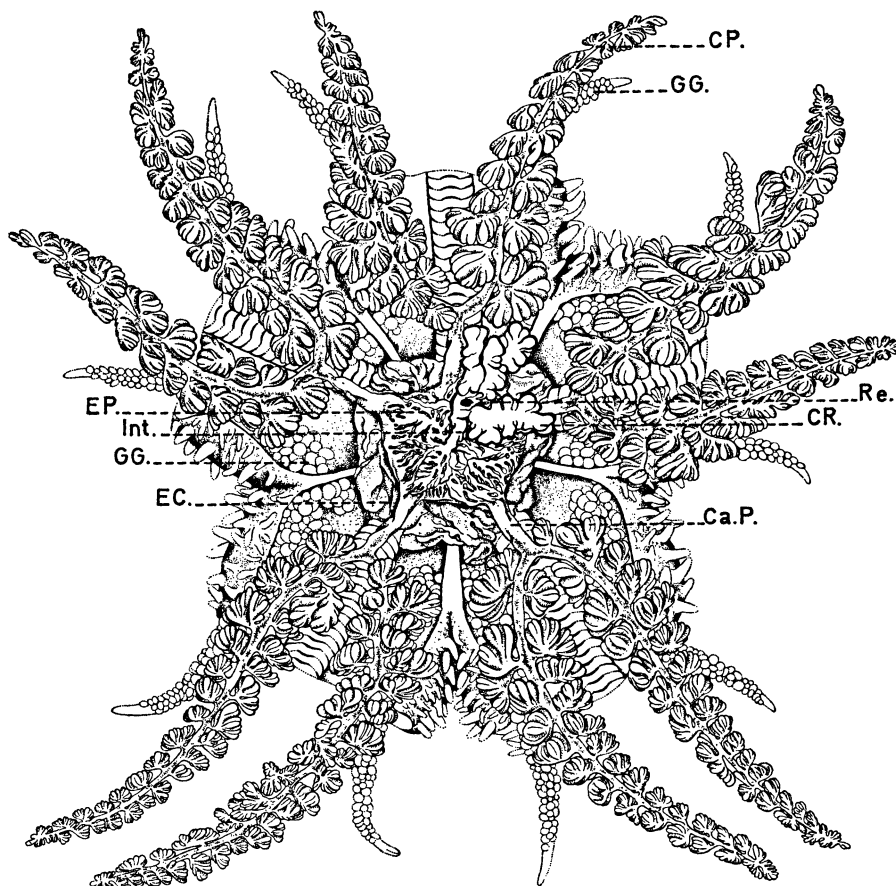


FIG. 1

Vue aborale d'une dissection d'*Asterias rubens* montrant la position des caecums rectaux par rapport aux autres organes digestifs ($\times 000$).

Ca.P. : canal pylorique ; CP. : caecum pylorique ; CR. : caecums rectaux ; EC. : estomac cardiaque ; EP. : estomac pylorique ; GC. : glandes génitales ; Int. : intestin ; Re. : rectum sectionné.

C'est ainsi qu'aux deux extrêmes de la variation, nous pourrions observer des animaux à un caecum rectal dont les parois externes sont lisses, ou des individus munis de trois lobes rectaux à parois externes très tourmentées. De plus, les lobulations primaires et secondaires d'un même caecum rectal ou de deux caecums voisins peuvent présenter entre elles des anastomoses qui se feront, soit sur toute la hauteur des lobules, soit sur une partie de celle-ci seulement. Si la soudure

se fait par la partie inférieure des lobulations, elle formera comme une invagination de la paroi extérieure de l'organe. Par contre, si ce sont les parties supérieures des lobules qui fusionnent, cela délimitera un petit canal externe, rempli de liquide coelomique, qui traverse le caecum.

Les caecums rectaux sont suspendus à la paroi aborale du disque par des mésentères dont le nombre varie avec le nombre de lobes. On en note deux à trois chez *Asterias rubens*.

L'anatomie interne de ces organes montre des formations particulières. La lumière des lobes est envahie par un grand nombre de lamelles issues de la paroi interne et qui lui sont plus ou moins perpendiculaires. Ces structures augmentent considérablement la surface de contact des caecums, surface encore accrue dans certains cas par le développement de lobules primaires et secondaires. C'est à ces lamelles que l'on doit l'aspect acineux des caecums rectaux en préparation histologique.

La couleur de ces diverticules chez les animaux vivants est également très variable : elle passe du brun-noir au jaune pâle, présentant toute la gamme intermédiaire de coloration. La teinte la plus fréquente est d'un brun-beige, dénominateur commun des deux extrêmes précités. Les couleurs variées de ces organes semblent être dues, comme nous le verrons, au contenu qu'ils détiennent. Ce contenu de consistance muqueuse qui, selon Andrew (1959), serait sécrété par les cellules bordantes de la paroi interne, se retrouve également dans d'autres structures digestives, tel l'estomac cardiaque, mais atteint une concentration maximum à l'intérieur des caecums rectaux.

Tout comme Gemmil (1915) et Budington (1927, 1936), nous avons remarqué que ces organes étaient susceptibles d'importantes contractions musculaires. Toutefois, l'impossibilité où nous étions de pouvoir faire des observations répétées sur des animaux vivants, ne nous a pas permis de pousser plus loin ces constatations et, entre autre, de voir si ces contractions étaient rythmiques.

L'intestin se termine au niveau de la face orale des caecums rectaux (Planche 1). Si ceux-ci sont constitués par plusieurs lobes, il s'abouchera à l'endroit où les lobes se touchent. Chez tous les spécimens étudiés, l'intestin observé au binoculaire ne semble être qu'une prolongation de l'estomac pylorique : il présente une coloration blanchâtre identique à celle du deuxième estomac et n'en est séparé que par un étranglement. On pourrait, anatomiquement, l'assimiler à une protubérance conique centrale du sommet du pylore. Notons en plus qu'il n'y a jamais de contact entre l'intestin et les canaux pyloriques, ces différents conduits naissant indépendamment à partir du pylore. Le rectum est très court et presque microscopique ; d'une couleur différente de celle de l'intestin, il n'est pas situé dans son prolongement.

II. - Histologie (Fig. 2).

La stratification tissulaire des caecums rectaux correspond, dans ses grandes lignes, à celle décrite par Hayashi (1935 a et b) à savoir un épithélium interne, une couche conjonctive, une à deux couches musculaires et un épithélium coelomique (la couche nerveuse n'est

visible sur aucune préparation). Cette description vaut pour la paroi proprement dite de l'organe car au niveau des lamelles on n'observe généralement que l'épithélium interne et une fine couche conjonctive. Quelquefois elles présentent à leur base et dans la zone conjonctive, de minces fibres musculaires. Au moment où deux lobules s'anastomosent et avant qu'il ne s'opère une continuité entre eux, l'histologie générale de l'organe se modifie également en ce sens que la couche musculaire prend une importance très grande. Cette même modification se remarque aussi, mais pas de façon constante, au niveau des invaginations ou des canaux résultant de la fusion de ces lobules.

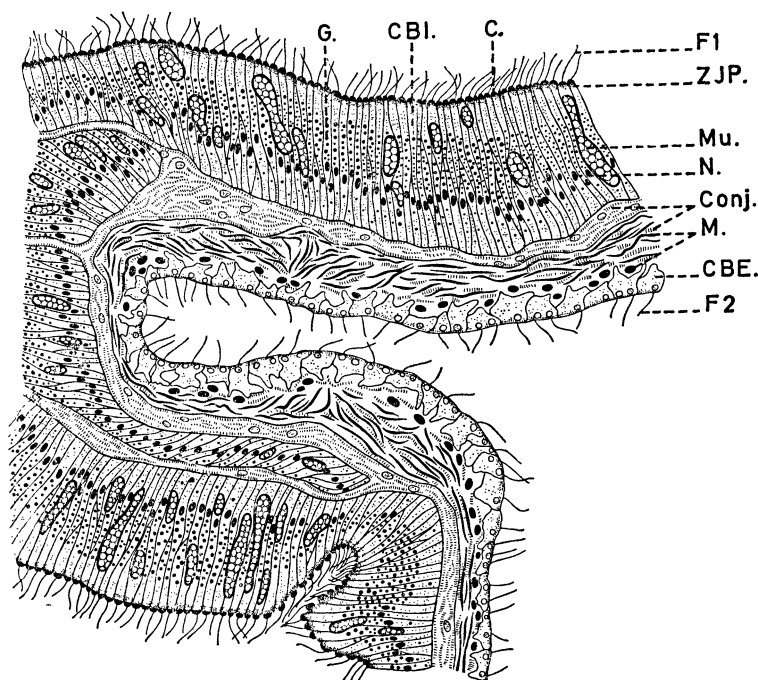


FIG. 2

Représentation schématique d'une coupe dans un lobe des caecums rectaux d'*Asterias rubens* L. (x240).

C. : cône cellulaire ; CBE. : cellules banales de l'épithélium externe ; CBI. : cellules banales de l'épithélium interne ; Conj. : conjonctif ; F1 : flagelles de l'épithélium interne ; F2 : flagelles de l'épithélium externe ; G. : granules ; M. : muscles ; Mu. : mucocytes ; N. : noyaux ; ZJP. : zone juxta-proximale.

I. Épithélium interne.

C'est la couche tissulaire la plus développée et elle occupe à elle seule entre la moitié et les deux tiers de l'épaisseur des caecums. C'est un épithélium simple, fait de cellules hautes et étroites à section hexagonale. La grande densité cellulaire de ce tissu lui donne, à faible grossissement, l'aspect d'une palissade. De plus il est pourvu de nombreux flagelles et de ce qu'on pourrait appeler, *sensu lato*, une bordure en brosse et il repose sur une basale très fine.

L'épithélium interne des caecums rectaux présente fondamenta-

lement deux types cellulaires différents : des cellules banales flagellées et des cellules glandulaires.

A. LES CELLULES BANALES.

Ce sont, comme nous venons de le voir, des cellules hautes et étroites. Le noyau est ovale et possède un gros nucléole ainsi que de nombreux grains de chromatine. Il repose dans la partie supérieure du tiers inférieur des cellules, son grand axe dirigé dans le sens longitudinale de la cellule. Le petit axe du noyau occupe toute la largeur.

Le cytoplasme présente une zonation caractéristique. On remarque d'abord une zone juxta-proximale dense et granuleuse. Vient ensuite une partie fortement granuleuse s'étendant entre la zone précédente et le noyau, où l'on note une décroissance du nombre de granules dans le sens proximal-distal. Les grains observés sont massifs et l'héματοxyline-phloxine-vert lumière nous en montre deux types : des grains noirs (sécrétion acidophile ?) et des grains grisâtres. Le diamètre de ces formations n'est pas constant. La couche cytoplasmique infranucléaire est faiblement granuleuse.

Les limites cellulaires, régulières et bien visibles dans la partie proximale, ont un aspect plus tourmenté par la suite pour disparaître dans la zone nucléaire très dense (étant donné la finesse des cellules, il y a superposition de noyaux appartenant à des plans cellulaires différents).

Le pôle distal repose sur une fine membrane basale et ne présente pas de particularités en microscopie optique.

Le pôle proximal, par contre, est très complexe. A la limite supérieure de la région cytoplasmique juxta-proximale déjà décrite débute une formation conique particulière à laquelle nous devons l'aspect d'une bordure en brosse. En fait, les limites cellulaires droite et gauche semblent se prolonger, changer d'orientation et converger l'une vers l'autre pour se rejoindre en formant un cône coiffant l'extrémité supérieure de la cellule. Du sommet de ce cône se détache un flagelle relativement long baignant dans la lumière de l'organe : on n'observe jamais plus d'un flagelle par cellule. Ce flagelle s'insère sur un blépharoplaste de position typique déjà décrite par Anderson (1953) dans l'épithélium interne des caecums pyloriques d'*Asterias forbesi*. Il est situé, en effet, à la limite de la zone juxta-proximale et du départ du cône cellulaire et semble littéralement collé contre la membrane intercellulaire.

B. LES CELLULES GLANDULAIRES.

Morphologiquement, elles apparaissent de tous les types. Parfois très minces et allongées, elles parcourent toute la hauteur de l'épithélium. On peut aussi en observer de courtes et trapues, limitées au pôle proximal et dont la hauteur est $1/5^{\circ}$ à $1/10^{\circ}$ de celle des cellules banales. Nous verrons par la suite qu'à cette grande variation de forme ne correspond qu'un seul type cellulaire.

La densité de cellules glandulaires dans les caecums rectaux est extrêmement variable d'un individu à l'autre mais elle reste remarquablement constante dans les différents lobes et lobules rectaux d'un même individu.

L'aspect de la sécrétion est spumeux et le noyau, plus ou moins écrasé, occupe le pôle basal des cellules.

2. Le conjonctif.

La couche conjonctive est de structure banale et la densité des fibrocytes y est remarquablement constante. L'orientation des travées n'est pas semblable sur toute la hauteur du tissu et les plus internes suivent très régulièrement la basale de l'épithélium, s'enfonçant avec lui dans la lumière de l'organe pour y former les lamelles. Les travées centrales présentent une organisation anarchique tandis que les plus externes suivent les sinuosités des muscles en développant çà et là des bandes conjonctives enserrant ces derniers. L'épaisseur de cette couche tissulaire varie également et elle atteint une importance maximum au niveau de l'insertion des lamelles. Le tissu conjonctif se termine au contact de l'épithélium péritonéal, voire de ses prolongements cellulaires.

3. Les muscles.

Tous les spécimens que nous avons étudiés présentaient une à plusieurs couches musculaires nettement visibles. Il est en fait très difficile de figer une description de cette partie des caecums rectaux pour la simple raison qu'elle varie très fort d'un endroit à l'autre du même organe. Tantôt disposés en couche unique d'orientation longitudinale, circulaire ou oblique, les muscles peuvent également s'hyperdévelopper et présenter de nombreuses strates d'orientation tout aussi diverse. L'hypertrophie de la couche musculaire se remarque aux endroits déjà mentionnés précédemment et, entre autre, au niveau des invaginations et des canaux extérieurs créés par la soudure des lobules. Les muscles sont logés dans des alvéoles conjonctives situées dans le conjonctif lui-même, juste au-dessus de l'épithélium péritonéal.

4. L'épithélium coelomique.

De structure uniforme et d'aspect pavimenteux, l'épithélium externe se compose de cellules larges et très basses. Sa hauteur ne varie guère qu'en certains endroits et, particulièrement, au niveau des invaginations déjà décrites précédemment. Le pôle coelomique de ce tissu possède des flagelles, rarement conservés en préparation histologique et on y distingue également une zone juxta-proximale très dense. Les noyaux sont situés dans la partie proximale des cellules. Disons enfin que ces cellules présentent parfois des expansions distales sous forme de piliers qui les relient à la strate conjonctive. Entre ces piliers, on décèle de larges alvéoles extracellulaires. Ces formations incluaient fort probablement, à l'état frais, les fibres musculaires, car, par endroit, on voit les alvéoles entièrement entourées d'une fine couche conjonctive.

III. - Histochimie.

Nous entrerons d'emblée dans le vif du sujet en présentant immédiatement au lecteur un tableau résumant l'ensemble des résultats obtenus par l'application des différents tests histochimiques. Nous

envisagerons pour cela trois types cellulaires fondamentaux de caecums rectaux, à savoir les cellules banales (CELL. BAN. INT.) et les cellules glandulaires (CELL. GLAND.) de l'épithélium interne ainsi que les cellules formant l'épithélium pavimenteux péritonéal (CELL. BAN. EXT.)

1. Les cellules glandulaires de l'épithélium interne.

De toutes les expérimentations histochimiques effectuées, il ressort que l'ensemble des cellules glandulaires ne constitue qu'un seul type cellulaire. De plus, la composition chimique de leur contenu est, comme nous allons le voir, très complexe.

Si nous examinons le tableau I, nous remarquons que les tests 1 à 6 révèlent un contenu en mucopolysaccharides acides. Parmi ces tests, les numéros 4 et 6, mettant en évidence des composés très acides, décèlent vraisemblablement des mucopolysaccharides de type sulfaté. En fait, si nous poursuivons la lecture du tableau, nous voyons que le contenu de ces cellules est caractérisé par la présence d'un mélange de mucopolysaccharides acides de type carboxylé et sulfaté : les techniques 8 et 11 révèlent une fraction carboxylée tandis que les tests 9 à 12 indiquent une fraction sulfatée, ce qui était déjà soupçonné par les résultats des colorations 4 et 6.

Comme l'indiquent les réponses aux techniques 18 et 19, on ne trouve pas d'acide hyaluronique ni de chondroïtine-sulfate dans les cellules glandulaires des caecums rectaux. Un tel résultat est à rapprocher de celui de Defretin (1952 a et b) qui ne put mettre en évidence de l'acide hyaluronique dans les mucocytes des podia de divers Astéroïdes dont l'*Asterias rubens*. Par contre, les tests 20, 21 et 22 nous ont permis d'établir la présence sialique. Assez paradoxalement, ce composé ne se trouve de façon constante dans aucun groupe d'Invertébrés, exception faite des Echinodermes (Warren 1963).

La réaction du PAS (13) est également très positive et une coloration Magenta intense caractérise alors les cellules. Si on couple le PAS au dimédon (14) l'intensité de coloration diminue à peine, ce qui nous fait supposer la présence de glycogène. Cette hypothèse s'est vue confirmée par les techniques permettant la digestion de ce haut polymère par la salive, l'amylase et la glycogénase (15, 16 et 17). Toutefois, après l'action enzymatique, il subsiste une certaine quantité de secreta PAS-positifs. La réaction tinctorielle qui subsiste est vraisemblablement liée au fait que les mucopolysaccharides acides sont périodates réactifs, c'est-à-dire se colorent au PAS. On pourrait cependant envisager la présence de mucopolysaccharides neutres mais cela semble exclu par la réaction du BANO pH 3 / PAS qui colore les secreta en bleu turquoise.

La faiblesse et généralement l'absence de réactivité de ces cellules aux tests des lipides et des protéines nous fait supposer que leur sécrétion est démunie de tels constituants.

En conclusion, nous pouvons dire qu'il s'agit ici de mucocytes typiques. Le contenu des cellules à mucus des caecums rectaux d'*Asterias rubens* s'avère être essentiellement glucidique : les secreta renferment à la fois du glycogène et des mucopolysaccharides acides. Ces derniers contiennent des groupes sulfatés et carboxylés ; ils se composent en partie d'acide sialique.

TABLE I

TESTS RÉALISÉS	CELL. GLAND.	CELL. BAN. INT.	CELL. BAN. INT.
A) COMPOSÉS GLUCIDIQUES :			
1. Bleu de Toluidine pH 4	++ (métachro- masie)	—	—
2. BANO pH 3	++	—	—
3. BANO pH 2,5	++	—	—
4. BANO pH 1	++	—	—
5. BANO pH 3/PAS	bleu	grains mauves	—
6. Extinction Azur A	métachromasie aux pH 0,5; 1,5; 2 et 3 orthochromasie aux pH 4 et 5	—	—
7. Extinction bleu de méthylène	++ aux pH 0,5; 1,5; 2; 3; 4 et 5	—	—
8. Aldéhyde fuchsine non oxydée/BANO pH 2,5	bleu	—	—
9. BANO pH 3/Jaune alcian	vert	—	—
10. BANO pH 3 + méthylation	—	—	—
11. BANO pH 3 + méthylation + saponification	+	—	—
12. Acriflavine	++	—	—
13. PAS	++	grains +	—
14. PAS + dimédon	++	—	—
15. PAS + amylase	+	grains +	—
16. PAS + salive	+	grains +	—
17. PAS + glycogénase	+	grains +	—
18. BANO pH 3 + hyaluronidase type I	++	—	—
19. BANO pH 3 + hyaluronidase type II	++	—	—
20. NN-diméthyl-p-phénylène- diamine	+	—	—
21. BANO pH 3 + sialidase	+	—	—
22. Bial pour l'acide sialique	mailles +	—	—
B) LIPIDES :			
23. Alun de chrome	—	—	—
23. Test de Schmorl	—	—	—
25. Test de Ziehl-Neelsen	—	—	—
26. Test de Baker à l'hématéine acide	±	grains ±	—
27. Luxol fast blue	±	grains +	—
28. Soudan noir B	±	1/4 proximal ++	+
29. Oil red O	—	—	++
30. Nil bleu sulfate	—	coloration diffuse du cytoplasme	
C) PROTÉINES :			
31. Benzidine tétrazotée	mailles ±	zone proximale et granules ++	zone proximale ++
32. Tétrazoréaction au fast blue B salt	—	d°	d°
33. Chloramine T Schiff	—	d°	+
34. Sakaguchi	—	zone proximale ++	+
D) ENZYMES :			
35. Phosphatases alcalines	—	zone proximale ++	—
36. Phosphatases acides	—	zone distale ++	++
37. Aminopeptidases	—	granules ++	—
38. Lipases	—	—	—
39. Estérases	—	+	±

2. Les cellules banales de l'épithélium interne.

Des granules, compris principalement entre la zone proximale et le noyau des cellules banales, prennent certaines colorations du mucus. Ils sont PAS-positifs (13) et résistent à une digestion par la salive, l'amylase et la glycogénase (15, 16, 17). Par contre, ils disparaissent sous l'action du dimédon et ne contiennent donc pas de glycogène. Outre ces colorations, les grains cytoplasmiques des cellules banales internes réagissent également au test du Luxol fast blue pour les lipides (27) ainsi qu'aux tests 31 à 33 de mise en évidence des protéines. L'ensemble de ces résultats indique que ces grains contiennent vraisemblablement des lipoprotéines associées à des mucopolysaccharides neutres.

Le test du Soudan noir B (28) colore dans la masse tout l'épithélium interne avec une intensité maximum au niveau du quart apical des cellules, zone qui inclut grosso modo les granules précités. La partie supérieure de ces cellules est également mise en évidence par les techniques 31 à 34 pour les protéines ; cela correspond au résultat de l'expérience 35 qui décèle la présence de phosphatases alcalines à ce niveau. Signalons aussi que nous avons observé des grains d'aminopeptidase sur toute la hauteur de cet épithélium (37) et que le pôle basal des cellules présente une certaine activité en phosphatases acides. Enfin, nous n'avons pas détecté d'activité lipasique (38) dans ces diverticules et le test des estérases (39) s'est révélé positif, montrant une activité en estérases non spécifiques.

Les techniques de mise en évidence des chromolipoïdes, toutes négatives, renforcent l'idée déjà émise que la couleur des caecums rectaux est principalement due à celle de leur contenu.

En conclusion, les cellules banales de l'épithélium interne présentent des granules de lipoprotéines associées à des mucopolysaccharides neutres ainsi que des grains d'aminopeptidases. Leur pôle apical montre une activité en estérases non spécifiques.

3. Les cellules de l'épithélium externe.

Elles ne prennent aucune des colorations du mucus. Le soudan noir B (28) y révèle des lipides, ce résultat est confirmé par le test de l'oil red O qui y met en évidence des triglycérides.

Positives aux techniques des protéines, ces cellules montrent une activité en phosphatases acides (36). Cette activité est supérieure à celle décelée au pôle distal des cellules banales de l'épithélium interne.

L'épithélium coelomique est donc riche en triglycérides ainsi qu'en phosphomonoestérases acides.

CONCLUSIONS

L'étude des caecums rectaux d'*Asterias rubens* L. nous a permis de constater que ces organes étaient fondamentalement composés de quatre couches tissulaires. Ces couches sont, du dedans au dehors :

un épithélium interne comprenant des cellules banales et des cellules glandulaires, une strate conjonctive, une ou plusieurs couches musculaires et un épithélium péritonéal.

L'étude histochimique des principaux types cellulaires de ces organes nous montre :

- que les cellules glandulaires des caecums rectaux d'*Asterias rubens* sont de véritables cellules à mucus. Ces mucocytes renferment un mélange de polysaccharides et de mucopolysaccharides acides carboxylés et sulfatés. Ils sont totalement dépourvus de fractions lipidiques et protéiques ;
- que les cellules banales de l'épithélium interne présentent des granules de nature lipoprotéique associés à des mucopolysaccharides neutres ainsi que des grains d'aminopeptidases. Leur pôle basal montre une activité en phosphatases acides et leur pôle apical une activité en phosphatases alcalines ;
- que les cellules de l'épithélium externe sont riches en triglycérides et présentent également une activité en phosphatases acides.

DISCUSSION

Des quatre hypothèses concernant la fonction physiologique des caecums rectaux des Astéroïdes, à savoir fonction respiratoire, excrétrice, digestive et rôle de pompe à eau mécanique, seules les deux dernières ont une base expérimentale.

L'hypothèse du rôle respiratoire des caecums rectaux, supposition théorique s'appuyant sur les seules contractions rythmiques de ces organes, n'a qu'un intérêt historique et l'on admet actuellement que la respiration est dévolue aux pieds ambulacraires et aux papules branchiales qui recouvrent le corps de l'animal.

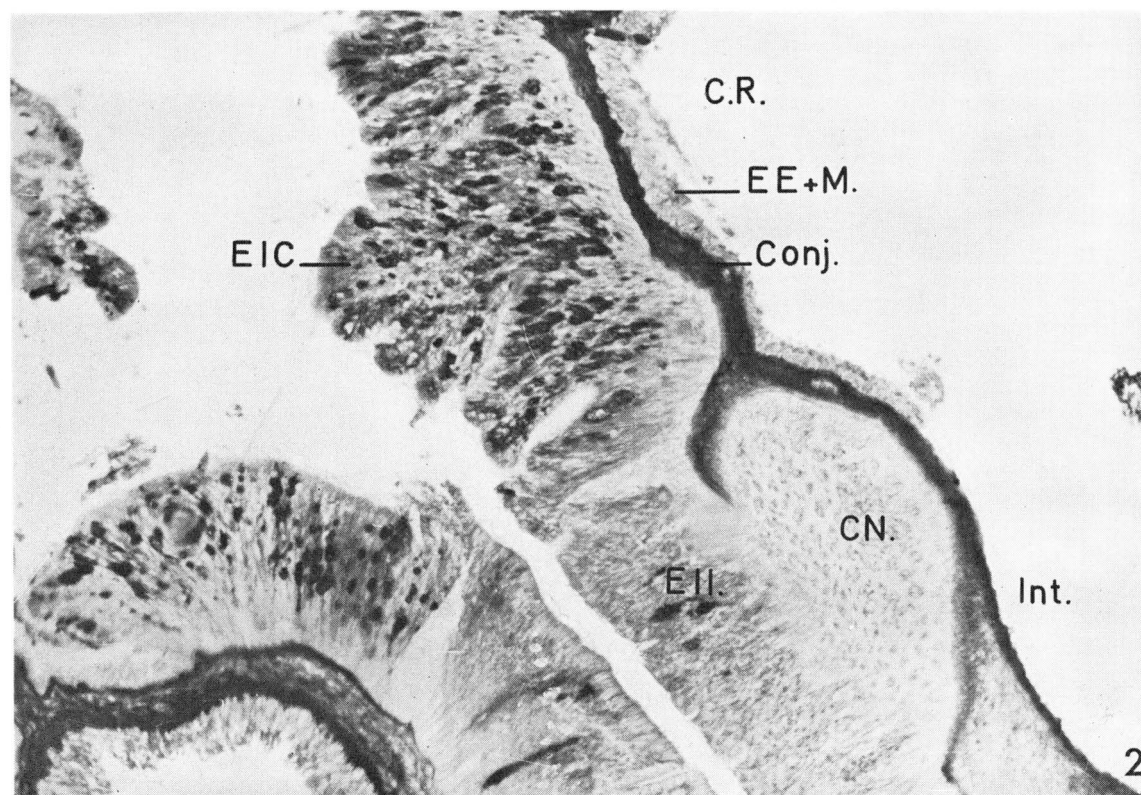
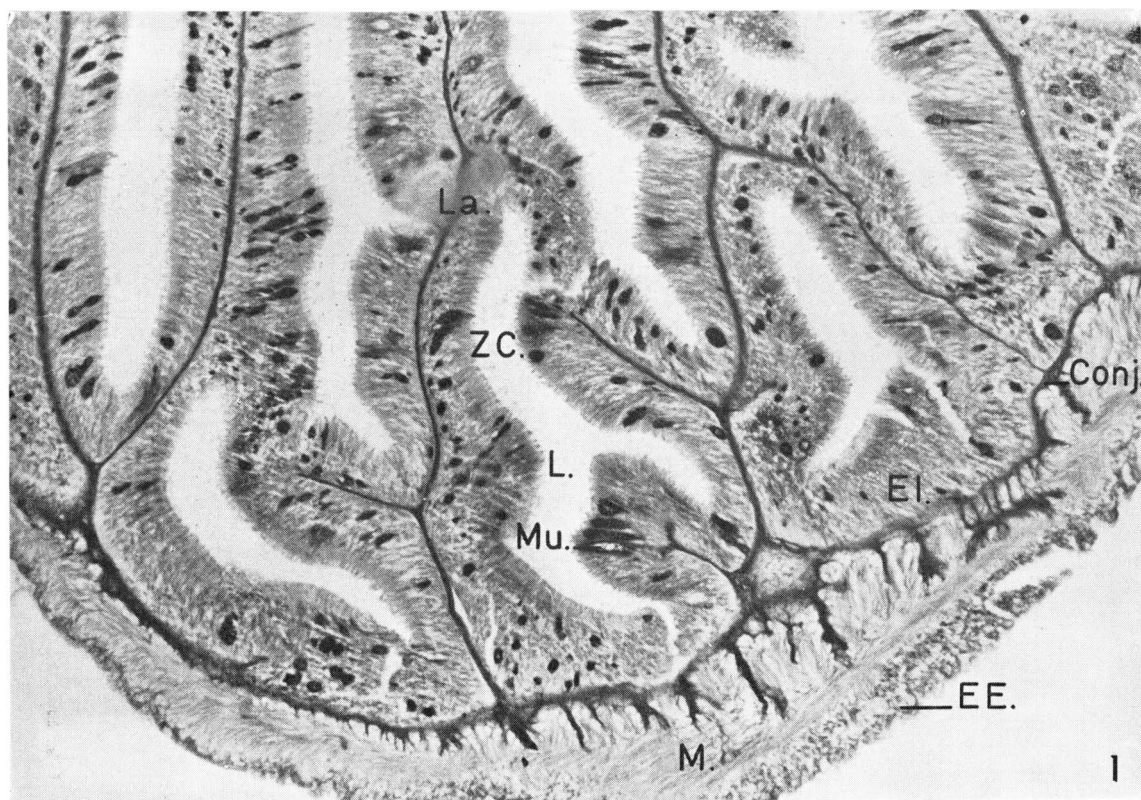
La fonction excrétrice de ces organes supposée par Andrew (1959) trouve l'appui des observations de Gemmil (1915) lorsque celui-ci nous parle du rôle éventuel des muscles des caecums rectaux dans l'évacuation des fèces. Toutefois, rien ne prouve que le matériel brunâtre qui semble issu de l'épithélium interne des caecums rectaux soit un produit d'excrétion dérivé du coelome ; nous n'avons pas pu en effet, mettre en évidence la présence de chromolipoïdes. Il serait plus logique, à notre avis, de penser qu'il s'agit là de mucus enrobant soit des produits d'une digestion partielle soit des fèces à rejeter et en provenance d'une autre région du tube digestif de l'animal.

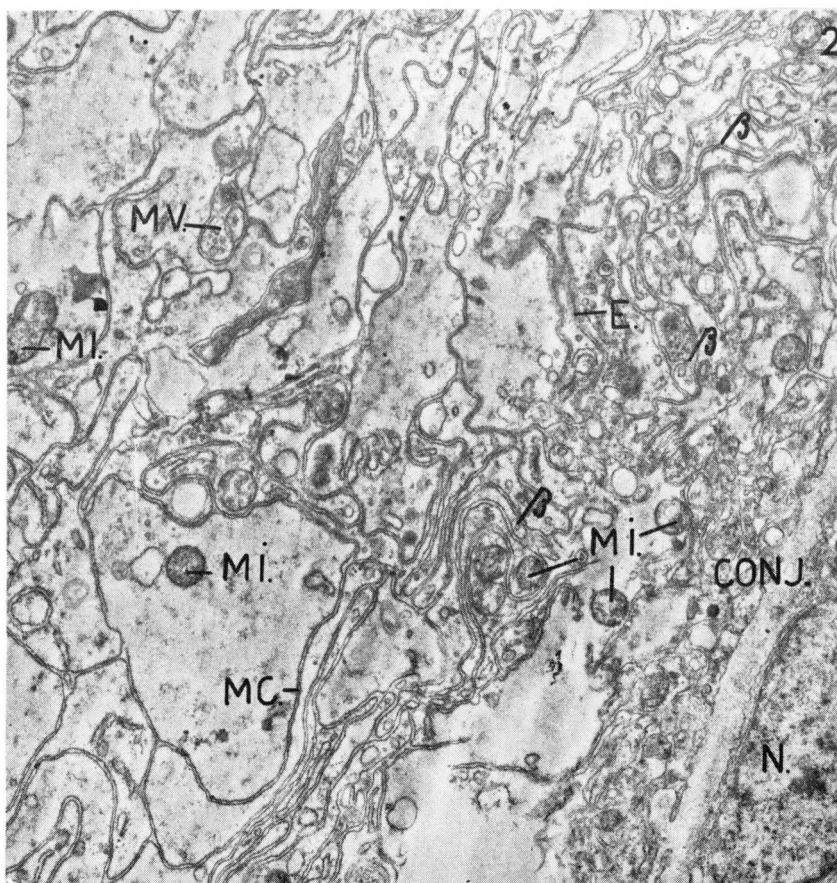
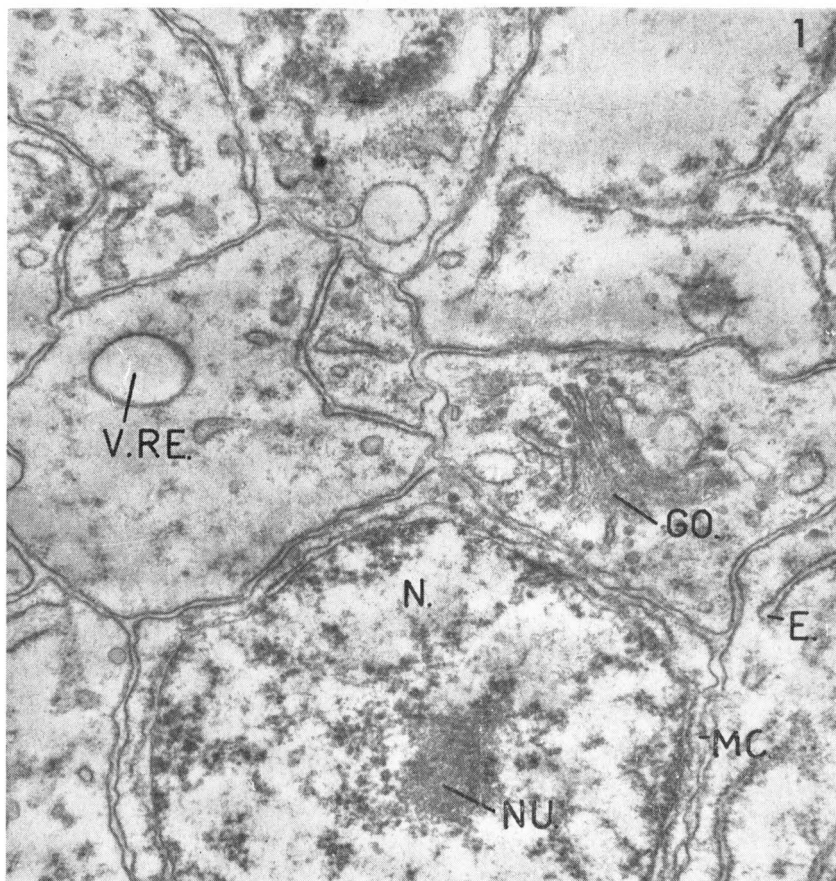
PLANCHE I

1. Coupe transversale d'un lobe des caecums rectaux d'*Asterias rubens* L.
2. Coupe longitudinale de la zone de contact entre l'intestin et les caecums rectaux d'*Asterias rubens* L.

coloration BANO pH/3PAS, objectif 10.

CN. : couche nerveuse de l'intestin ; Conj. : conjonctif ; C.R. : caecums rectaux ; EE. : épithélium externe ; EI. : épithélium interne ; EII : épithélium interne de l'intestin ; EE+M : épithélium externe et muscles des caecums rectaux ; Int. : intestin ; L. : lumière de l'organe ; La. : lamelle ; M. : muscles ; Mu. : mucocytes ; ZC. : zone des cônes cellulaires.





Le rôle de pompe à eau mécanique (Gemmil 1915, Anderson 1966) des diverticules rectaux semble bien établi pour certains Astéroïdes, toutefois nous ne pouvons en rien l'infirmier ni le confirmer par manque d'observations « in vivo ».

La seule hypothèse que nous pouvons partiellement renforcer est celle d'Araki (1964) qui suppose une fonction digestive aux caecums rectaux. Nous avons en effet observé histochimiquement la présence d'aminopeptidases. Signalons que les phosphatases, également observées, sont aussi des enzymes pouvant intervenir dans la digestion au niveau de la dégradation des acides nucléiques.

La présence d'une bordure en brosse, la grande concentration de ces organes en phosphatases et la zonation caractéristique de celles-ci nous amènent à formuler une cinquième hypothèse relative à la fonction de ces diverticules. En effet, ils pourraient, de plus, remplir un rôle de régulateur du liquide coelomique. Des observations ultra-structurelles préliminaires (Planche II, 1 et 2) nous permettent déjà d'étayer cette hypothèse par une observation supplémentaire : le pôle basal des cellules banales de l'épithélium interne est extrêmement tourmenté et montre un grand développement de β -cytomembranes (Planche II, 2), structures caractéristiques de ces fonctions de régulation. Des observations supplémentaires s'imposent cependant, aussi est-ce par une étude ultrastructurale approfondie et par l'application de diverses techniques physiologiques que, dans l'immédiat, nous poursuivrons ce travail.

Summary

Anatomy, histology and histochemistry of the rectal caeca of *Asterias rubens* L. (Echinodermata, Asteroidea).

The rectal caeca of *Asterias rubens* L. have four tissue layers: an internal epithelium with banal and glandular cells, a connective layer, one or more muscle layers with variable bearings and a thin external epithelium.

The histochemistry of the internal epithelium shows that glandular cells are mucous cells containing mixed polysaccharids and acidic mucopolysaccharids. The banal cells of this epithelium present typical brush border, lipoproteic granules associated to neutral mucopolysaccharids, aminopeptidase granules and high concentration in alkaline phosphatases (apical region) and in acid phosphatases (basal region). The external epithelium contains both triglycerids and acid phosphatases.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. Littérature citée.

- ALDRICH, F.A., 1954. — On the functional morphology of the alimentary canal of the sea star *Asterias forbesi* Desor. *Doctoral dissertation*, Rutgers University.
 ANDERSON, J.M., 1953. — Structure and function in the pyloric caeca of *Asterias forbesi*. *Biol. Bull.*, 105, pp. 47-61.

PLANCHE II

1. Coupe transversale des cellules banales de l'épithélium interne ($\times 50400$).
2. Vue du pôle basal des cellules banales de l'épithélium interne ($\times 25200$).

β : zone des β cytomembranes ; CONJ. : limite interne de la couche conjonctive ; E. : ergastoplasme ; GO. : appareil de Golgi ; MC. : membrane cellulaire ; MI. : mitochondries ; MV. : grains multivésiculaires ; N. : noyau de fibrocyte ; NU. : nucléole ; VRE. : vésicule du reticulum endoplasmique.

- ANDERSON, J.M., 1959. — Studies on the cardiac stomach of the starfish *Patiria miniata* Brandt. *Biol. Bull.*, 117, pp. 185-201.
- ANDERSON, J.M., 1960. — Histological studies of the digestive system of *Henricia* with notes on Tiedemann pouches in starfishes. *Biol. Bull.*, 119, pp. 371-398.
- ANDERSON, J.M., 1961. — Structural peculiarities of the pyloric caeca in a particle-feeding sea star *Porania pulvillus*. *Amer. Zool.*, 1, pp. 338-339.
- ANDERSON, J.M., 1966. — Aspect on nutritional physiology in Echinoderma. in *Physiology of Echinodermata* R.A. Boolotian (Ed.), Intersc. Publ.
- ANDREW, W., 1959. — *Textbook of Comparative Histology*. Oxford Univ. Press. N.Y.
- ARAKI, S., 1964. — Physiology of feeding and digestion in *Patiria miniata*. *Dissert. Abstr.*, 25 (7), p. 4306.
- BATHER, F.A., GREGORY, J.W. et GOODRICH, S.N., 1900. — *The Echinodermata*. E. Ray Lancaster's Treatise on Zoology, Part. 3, Black, London.
- BRIEN, P., 1961. — *Éléments de Zoologie et notions d'Anatomie comparée*. Tome II, Desoer (Ed.), Liège.
- BUDINGTON, R.A., 1927. — Intestinal caeca in *Asterias*. *Anat. Record*, 37, p. 121.
- BUDINGTON, R.A., 1936. — On the persistence of uselessness. *Scient. Monthly*, 42, pp. 179-183.
- BUDINGTON, R.A., 1942. — The ciliary transport system of *Asterias forbesi*. *Biol. Bull.*, 83, pp. 438-450.
- CUÉNOT, L., 1887. — Contribution à l'étude anatomique des Astérides. *Arch. Zool. exp. gén.*, Sér. 2 (V bis), pp. 1-144.
- CUÉNOT, L., 1948. — *Anatomie, Systématique et Ethologie des Echinodermes*, in *Traité de Zoologie* (Grassé), vol. 11, Masson et Cie (Eds.), Paris.
- DEFRETIN, R., 1952 a. — Sur les mucocytes des podia de quelques Echinodermes ; comparaison de leur sécrétion avec d'autres mucoprotides. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 234, pp. 1806-1808.
- DEFRETIN, R., 1952 b. — Etude histochimique des mucocytes des pieds ambulacraires de quelques Echinodermes. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 6, pp. 31-33.
- FERGUSON, J.C., 1967. — Utilization of dissolved exogenous nutrient by the starfishes *Asterias forbesi* and *Henricia sanguinolenta*. *Biol. Bull.*, 132, pp. 161-173.
- FORBES, E., 1841. — *A history of British starfishes and other animals of the class Echinodermata*. J. Van Voorst, London.
- GEMMIL, J.F., 1915. — On the ciliation of Asteroids, and on the question of ciliary nutrition in certain species. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1, pp. 1-19.
- HAYASHI, R., 1935 a. — Studies on the morphology of Japanese sea star. I. Anatomy of *Henricia sanguinolenta* var. *ohshimai*. *Journ. Fac. Sc. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool. IV, 1, pp. 1-26.
- HAYASHI, R., 1935 b. — Studies on the morphology of Japanese sea star. II. Anatomy of *Asterina batheri* and *Patiria pectinifera*. *Journ. Fac. Sc. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool. IV, 4, pp. 197-212.
- HYMAN, L.H., 1955. — *The Echinodermata*. in *The Invertebrates*, vol. IV, Macgraw-Hill, N.Y.
- IRVING, L., 1924. — Ciliary currents in starfish. *Journ. Exp. Zool.*, 41, pp. 115-124.
- LAMEERE, A., 1931. — *Les Echinodermes*. in *Précis de Zoologie* (Tome II), G. Doin et Cie (Eds.), Paris.
- LANG, A., 1898. — *Traité d'Anatomie Comparée et de Zoologie*. Tome II, Carré et Naud (Eds.), Paris.
- LUDWIG, H. und HAMANN, O., 1899. — *Echinodermata*. II Buch. *Die Seesterne*. in Bronn's Thier-Reichs, C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.
- MAC BRIDE, E.W., 1906. — *Echinodermata*. in *Cambridge Natural History*, Tome I, Macmillan and Co. Ltd., London.
- MILNE-EDWARDS, 1859. — *Leçons de Physiologie*, Tome IV. Paris.
- RASMUSSEN, B., 1965. — On taxonomy and biology of the North Atlantic species of the Asteroid genus *Henricia sanguinolenta* Gray. *Medd. Danm. Fisk. Havunders.*, 4, pp. 157-213.
- SAWANO, E., 1936. — Contribution to the knowledge on the Digestive Enzymes in Marine Invertebrates. II. Proteolytic Enzymes in the starfish *Distolasterias nipon* Döderlein. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku*, Sec. B, 2, pp. 26-43.
- VAN DER HEYDE, H.C. et OOMEN, H., 1924. — Sur l'existence chez les étoiles de mer d'une digestion intracellulaire. *Arch. Int. Physiol.*, 24, pp. 41-53.
- WARREN, L., 1963. — The distribution of sialic acids in nature. *Comp. Bioch. Physiol.*, 10, pp. 153-171.

2. Techniques et interprétation des résultats.

- BARKA, T., and ANDERSON, P., 1963. — *Histochemistry. Theory, Practice and Bibliography*. Harper and Row Publ. Hoeber Medical Division, N.Y.
- BURSTONE, M., 1962. — *Enzyme Histochemistry and its Application in the study of Neoplasm*. Academic Press, N.Y.
- GABE, M., 1968. — *Techniques histologiques*. Masson et Cie (Eds.), Paris.
- GURR, E., 1958. — *Methods of analytical Histology and Histochemistry*. Leonard Hill (Books) Ltd., London.
- LILLIE, R.D., 1965. — *Histopathologic technic and practical Histochemistry*. McGraw-Hill Book Co., N.Y.-London.
- LISON, L., 1960. — *Histologie et Cytologie animale : principes et méthodes*. Tomes I et II, Gauthier-Villars (Ed.), Paris.
- MARTOJA, R. et MARTOJA, M., 1967. — *Initiation aux techniques de l'Histologie animale*. Masson et Cie (Ed.), Paris.
- MCMANUS, J. and MOWRY, R., 1963. — *Staining Methods. Histologic and Histochemical*. Harper and Row Publ., Hoeber Medical Division, N.Y.
- MOWRY, R., 1963. — The special value of methods that color both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins. With revised directions for the colloidal iron stain, the use of alcian blue G 8X and their combinations with the periodic acid-Schiff reaction. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 106, pp. 402-423.
- PEARSE, A.G., 1961. — *Histochemistry. Theoretical and applied*. J. and A. Churchill Ltd., London.
- RAVETTO, C., 1964 a. — Alcian blue, Alcian yellow a new method for identification of different acidic groups. *J. Hist. Cytoch.*, 8, 44.
- RAVETTO, C., 1964 b. — Histochemical identification of sialic (neuraminic) acids. *J. Hist. Cytoch.*, 12, 306.
- SPICER, S.S., 1960 a. — A correlative study of the histochemical properties of rodent acid mucopolysaccharides. *J. Hist. Cytochem.*, 8, pp. 18-36.
- SPICER, S.S., 1960 b. — Histochemical differentiation of sulfated rodent mucins. *Histochem. Ann.* 7, pp. 23-28.
- SPICER, S.S. and HENSON, J.G., 1967. — Methods for localizing mucosubstances in epithelial and connective tissues. *Meth. Achievm. Exp. Path.*, 2, pp. 78-112.
- SPICER, S.S. and JARRELS, M., 1961. — Histochemical reaction of an aromatic diamine with acid groups and periodate engendered aldehydes in mucopolysaccharides. *J. Hist. Cytoch.*, 9, pp. 368-379.
- SPICER, S.S. and MEYER, D., 1960. — Histochemical differentiation of acid mucopolysaccharides by means of combined aldehyde fuchsin/Alcian blue staining. *Ann. J. Clin. Path.*, 33, pp. 453-460.
- SPICER, S.S. and SUN, D.G., 1967. — Carbohydrate histochemistry of gastric epithelial in dog. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 140, pp. 762-783.
- TAKEUCHI, J., 1962. — Staining sulfated mucopolysaccharides in sections by means of Acriflavine. *Stain Tech.*, 37, pp. 105-107.
- WARREN, L. and SPICER, S.S., 1961. — Biochemical and histochemical identification of sialic acid containing mucins of rodent vagina and salivary gland. *J. Hist. Cytochem.*, 9, pp. 400-408.