

FORMATION, MIGRATION ET MATURATION DES NÉMATOBLASTES ET DES NÉMATOCYSTES CHEZ LES SIPHONOPHORES

I - Mise en évidence et formation des clones de nématocystes.

par Danièle CARRÉ

Station zoologique, C.N.R.S., Université de Paris-VI, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

RÉSUMÉ - Les nématocystes, lorsqu'ils se forment dans le bourrelet urticant des gastrozoïdes de Siphonophores, sont associés en clones. Un clone est constitué par des cellules urticantes d'une même catégorie, à un même stade de développement et provenant de la division d'une même cellule primordiale.

La composition numérique des clones, pour une catégorie de nématocyste donnée, est définie chez chaque espèce de Siphonophore.

Chez une même espèce, les nématocystes de taille différente mais appartenant à une même catégorie morphologique ont, entre autres caractères communs, celui de former des clones de même composition numérique. Toutefois l'auteur montre que le nombre de divisions de la cellule primordiale n'est pas le seul facteur déterminant la différenciation d'une catégorie de nématocyste.

La régulation de la production des nématocystes ne semble pas s'effectuer par une variation du nombre des mitoses au moment de la formation des clones, mais doit résulter de l'activation d'un nombre plus ou moins grand de cellules interstitielles.

Quelques observations et expériences simples montrent qu'il existe une relation entre la formation des nématocystes dans les massifs cnidogènes et les besoins spécifiques en cellules urticantes des organes récepteurs voisins.

SUMMARY - When forming in the gastrozoïd cnidogenous clump of Siphonophores, the nematoblasts are associated in clones. A clone is constituted of stinging cells of the same category, at the same stage of development and coming from the same primordial cell.

The numerical composition of the clones, for a given category of nematocyst, is determined in every species of Siphonophores.

In the same species, nematocysts of different sizes, but belonging to the same morphological category have, among other common characteristics, the characteristic of forming clones of the same numerical composition. However, the author shows that the number of divisions of the primordial cell is not the only factor determining the differentiation of a nematocyst category.

The regulation of the production of nematocysts does not appear to be accomplished by a variation of the number of mitosis at the moment of the formation of the clones. But it must result from activation of a number more or less large of interstitial cells.

A few observations and simple experiments show that there exists a relation between the formation of nematocysts in the cnidogenous clumps and the specific needs of the neighbouring receptor organs in stinging cells.

INTRODUCTION

Les nématocystes (ou cnidocystes) des *Cnidaires* sont parmi les organites cellulaires les plus complexes et les plus énigmatiques du règne animal. Ils sont contenus dans une cellule appelée nématoblaste (ou cnidoblaste) et sont constitués par une capsule renfermant un long filament capable de se dévaginer sous certaines influences. Après avoir fonctionné, pour la capture d'une proie, par

exemple, les nématocystes et leurs nématoblastes disparaissent et sont remplacés par de nouvelles cellules urticantes. La cnidogenèse est, de ce fait, un processus ininterrompu pendant toute la vie d'un Cnidaire.

Très tôt, les zoologistes ont cherché à comprendre le processus de la différenciation des nématocystes. Dans deux publications précédentes (Carré, D. 1972; Carré, C et Carré, D. 1973) nous avons rappelé les différentes théories avancées par les auteurs

et montré, après une étude ultrastructurale et une étude *in vivo* chez *Muggiaeae kochi* (Siphonophore calycophore) et chez *Apolemia uvaria* (Siphonophore physonecte), que la différenciation du nématocyste à l'intérieur du nématoblaste présente trois phases successives : formation de la capsule par fusion de vésicules golgiennes, sécrétion d'un tube externe par l'appareil de Golgi, invagination de ce tube dans la capsule. La planche I illustre ces conclusions à partir d'observations faites chez une autre espèce, *Hippopodius hippocampus* (Siphonophore calycophore). Les figures 1 et 2 représentent des mastigophores différents. Par contre, les différentes étapes de l'invagination du filament dans la capsule ont été photographiées sur un même mastigophore.

Les principaux aspects morphologiques de la différenciation d'un nématocyste à l'intérieur d'un nématoblaste pouvant être considérés comme connus, nous nous sommes intéressés à la répartition des nématocystes dans les foyers cnidogènes. Des observations *in vivo* permettent de constater que chaque nématocyste, lorsqu'il se développe, fait partie d'un ensemble de cellules urticantes de même type, et au même stade de développement formant un clone (Planche III, fig. 1). Nous avons étudié chez diverses espèces de Siphonophores, la composition numérique des clones de chacune des catégories de nématocystes présentes. Dans un second temps, nous avons recherché si la distribution des différents clones dans les foyers cnidogènes était fortuite ou déterminée. Enfin, nous nous sommes intéressée aux clones issus de la division des cellules interstitielles et nous les avons comparés aux clones de nématocystes pour savoir si on pouvait considérer les seconds comme résultant directement de la différenciation des premiers.

En préalable à ce travail, l'ultrastructure des cellules primordiales des nématoblastes a été étudiée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Siphonophores ont été récoltés dans la rade de Villefranche-sur-Mer soit par des pêches au filet, soit, pour les grandes formes, en surface à l'aide de sacs en plastique. Nous avons souvent travaillé sur des larves calyconula et siphonula obtenues par élevage à partir de fécondations artificielles.

Pour les observations sur le vivant, des larves ou des fragments de colonies ont été placés dans de petites chambres de culture à circulation d'eau. Ces montages, observés au microscope à contraste de phase interférentiel, ont permis de suivre un même phénomène de façon prolongée (3 à 4 heures), *de visu* et par des photos.

L'étude en microscopie électronique a été faite sur des spécimens fixés à la glutaraldéhyde et au tétr oxyde d'osmium tamponnés, et inclus suivant la méthode de Spurr. Les sections ultrafines, contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb suivant Reynolds, ont été observées sur un microscope électronique Hitachi HU IIC.

RÉSULTATS

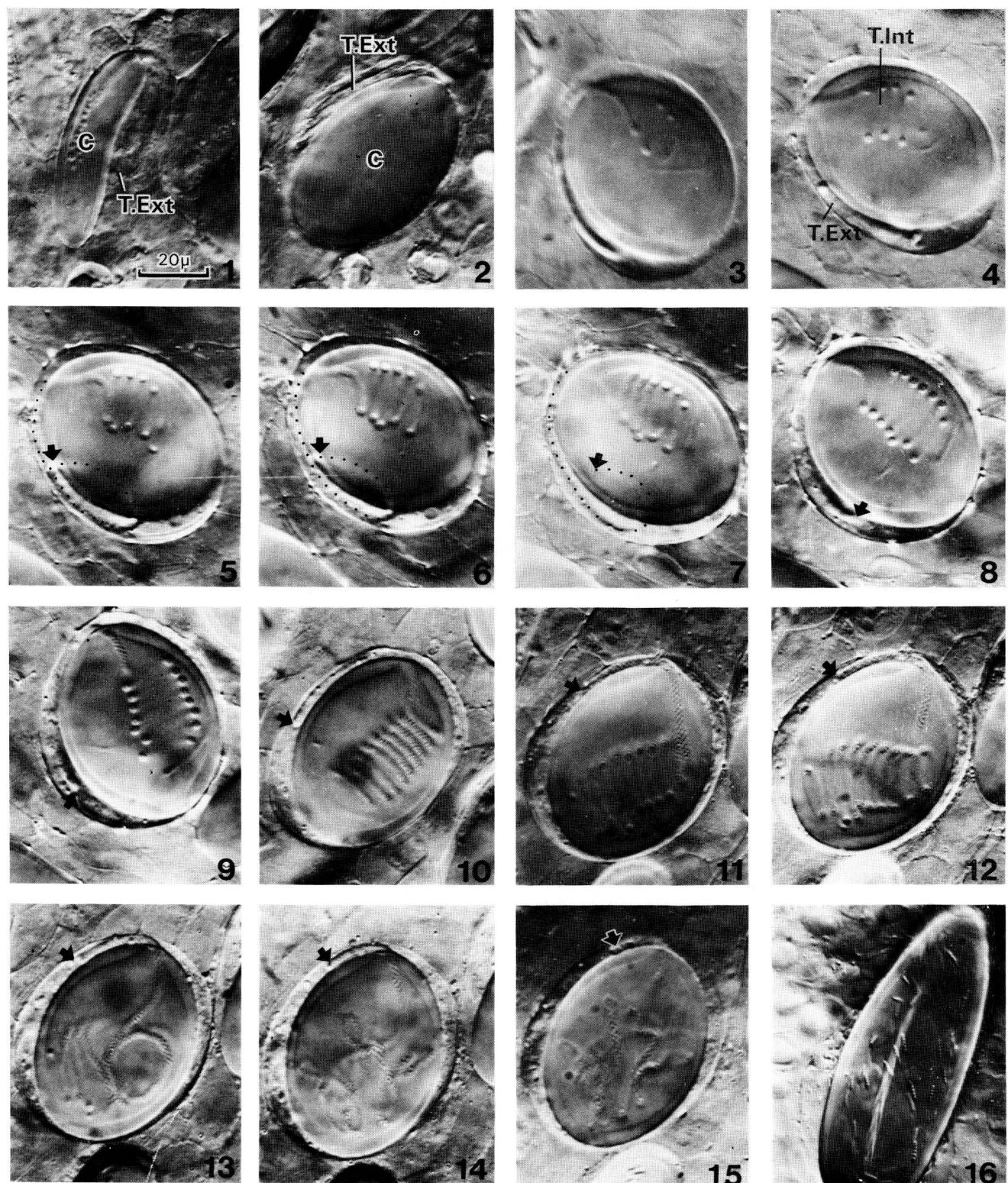
I - Ultrastructure des cellules interstitielles du bourrelet urticant.

Les Siphonophores possèdent des polypes nourriciers, ou gastrozoïdes, pourvus d'un long filament pêcheur portant des ramifications ou tentilles. La quasi-totalité des nématocystes matures de la colonie est localisée dans le bouton urticant et le filament terminal de ces tentilles. Par contre, tous les némato-

PLANCHE I

Mastigophores d'*Hippopodius hippocampus*.

- Formation du tube externe ; microscope à contraste de phase, *in vivo*. $\times 750$.
- Fin de la différenciation du tube externe. $\times 750$; fig. 3-14, diverses étapes de l'invagination du tube nématocystique dans la capsule photographiées sur un même mastigophore aux temps suivants : 2, t = 0 ; 3, t = 5 mn ; 4, t = 24 mn ; 5, t = 27 mn ; 6, t = 29 mn ; 7, t = 41 mn ; 8, t = 59 mn ; 9, t = 1 h 16 mn ; 10, t = 1 h 30 mn ; 11, t = 1 h 35 mn ; 12, t = 1 h 44 mn ; 13, t = 1 h 52 mn ; 14, t = 1 h 57 mn. $\times 750$; 15, stade migrant. $\times 750$.



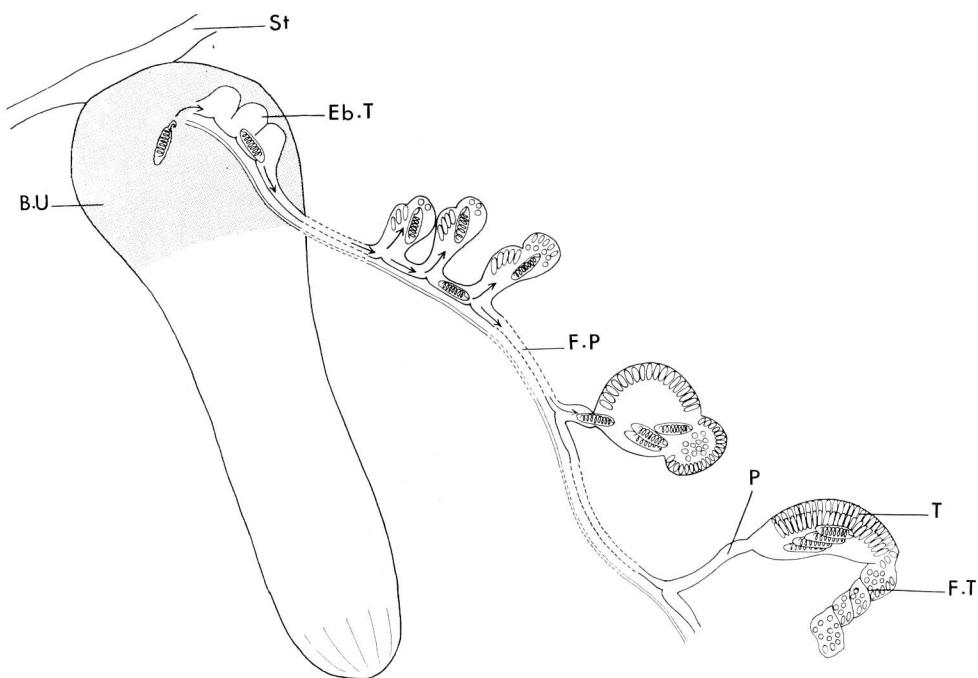


Fig. 1. — Schéma d'un gastrozoïde de Siphonophore et de son filament pêcheur.

cystes en cours de différenciation sont situés à la base des gastrozoïdes dans des foyers enidogènes ectodermiques appelés bourrelets urticants (Fig. 1).

Le bourrelet urticant est un massif non stratifié formé par des cellules interstitielles et par des nénatoblastes contenant des nénatocystes à divers stades de développement (Planche II, fig. 1). Les cellules interstitielles sont toutes identiques et présentent les caractères des cellules embryonnaires : le noyau est volumineux, le cytoplasme contient peu d'éléments figurés à l'exception de quelques mitochondries et de nombreux granules nucléoprotéiques (Planche II, fig. 2). Il est fréquent d'observer des stades de mitose de ces cellules.

Fawcett et Slauterback (1959) ont signalé la présence de ponts intercellulaires entre les nénatoblastes de l'*Hydre*. Cette continuité protoplasmique les conduit à assimiler les nénatoblastes jointifs et communicants à un syncytium. Chez les Siphonophores nous n'avons jamais observé d'interruption de la

membrane ni entre les cellules interstitielles du bourrelet urticant, ni entre les nénatoblastes en cours de différenciation.

II - Les clones de nénatoblastes et de nénatocystes.

La mise en évidence et l'étude des clones de nénatoblastes et de nénatocystes chez les Siphonophores a été basée essentiellement sur des observations *in vivo*.

A - APOLEMIA UVARIA.

1 - Clones de nénatocystes (Planche III et Planche IV, fig. 1 à 4).

Apolemia uvaria possède quatre catégories de nénatocystes, trois de ces catégories étant de deux tailles : microbirhopaloïdes et macrobirhopaloïdes, microsténotèles et macrosténotèles, microïsorhizes et macroïsorhizes, mastigophores. Toutes les étapes du développement de ces nénatocystes ont été décrites (Carré, C et Carré, D. (1973) ce qui nous a permis

TABLEAU I.

Catégories de nématocystes	Nombre de clones comptés	Clones de 4 nématocystes	Clones de 8 nématocystes	Clones de 16 nématocystes	Clones particuliers
Microbirhopaloïdes	26			26	
Macrobirhopaloïdes	30	1		29	
Microsténotèles	14		14		
Macrosténotèles	19	1	16	1	1 clone de 24
Microïsorhizes	23			21	2 clones de 15
Macroïsorhizes	21	1	1	19	
Mastigophores	18	3	15		

d'identifier et de compter les cellules de clones très jeunes, ayant peu de chances d'avoir été dissociés par des interactions cellulaires. Nous avons étudié la composition de 151 clones.

Le tableau I montre que chez *Apolemia uvaria* les microbirhopaloïdes ainsi que les macrobirhopaloïdes forment, lorsqu'ils se différencient, des clones de 16 nématocystes (Planche III, fig. 2 et 3). Il en est de même pour les microïsorhizes et les macroïsorhizes (Planche IV, fig. 3 et 4). Par contre les microsténotèles, les macrosténotèles et les mastigophores sont associés par groupes de huit (Planche III, fig. 1 ; Planche IV, fig. 1 et 2).

Sur les 151 clones étudiés seulement 11 présentent une composition autre que de 8 ou 16 cellules. L'homogénéité de ces résultats s'explique, en partie, par le fait que chez *Apolemia uvaria* nous avons travaillé non pas sur les bourrelets urticants des gastrozoïdes mais sur des foyers cnidogènes particuliers, spécifiques à cette espèce, situés à la base des dactylozoïdes, ou palpons, et formés par une seule assise de cellules ectodermiques.

Ceci facilite les observations et, surtout, limite dans un plan les interactions cellulaires tendant à disjoindre les cellules d'un clone. Par ailleurs, il existe entre les nématoblastes d'*Apolemia*, des cellules glandulaires (caractère original retrouvé seulement chez une autre espèce) qui contribuent aussi à l'isolement et au maintien des clones de nématocystes.

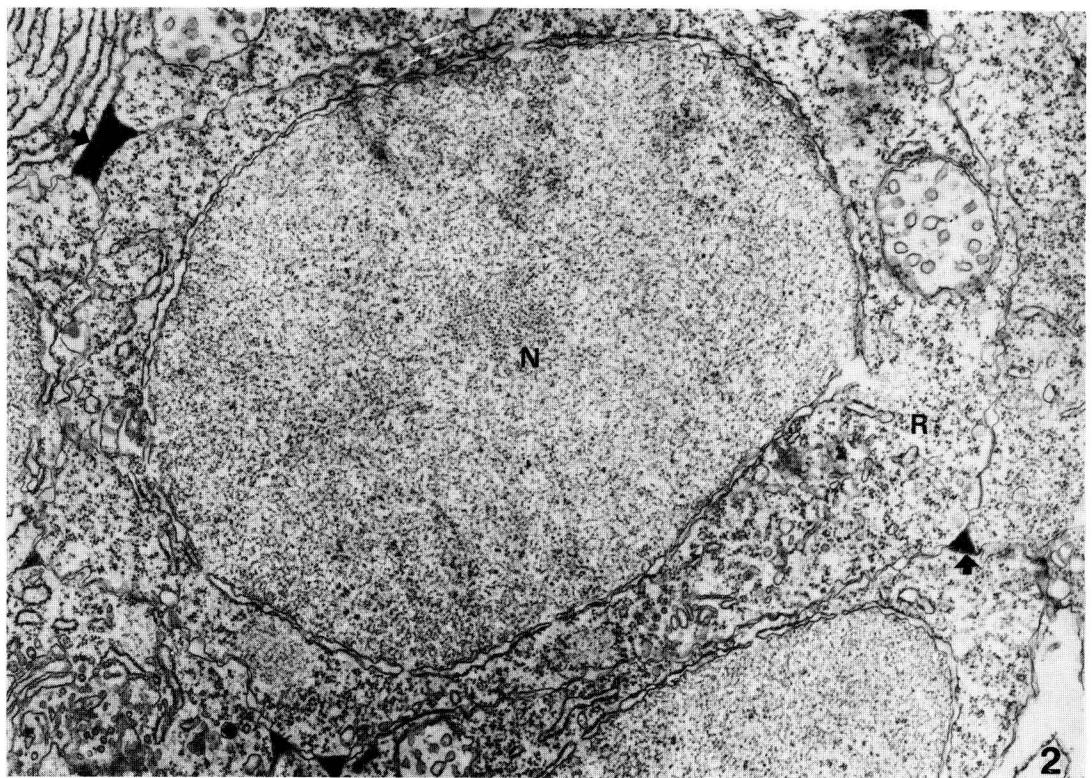
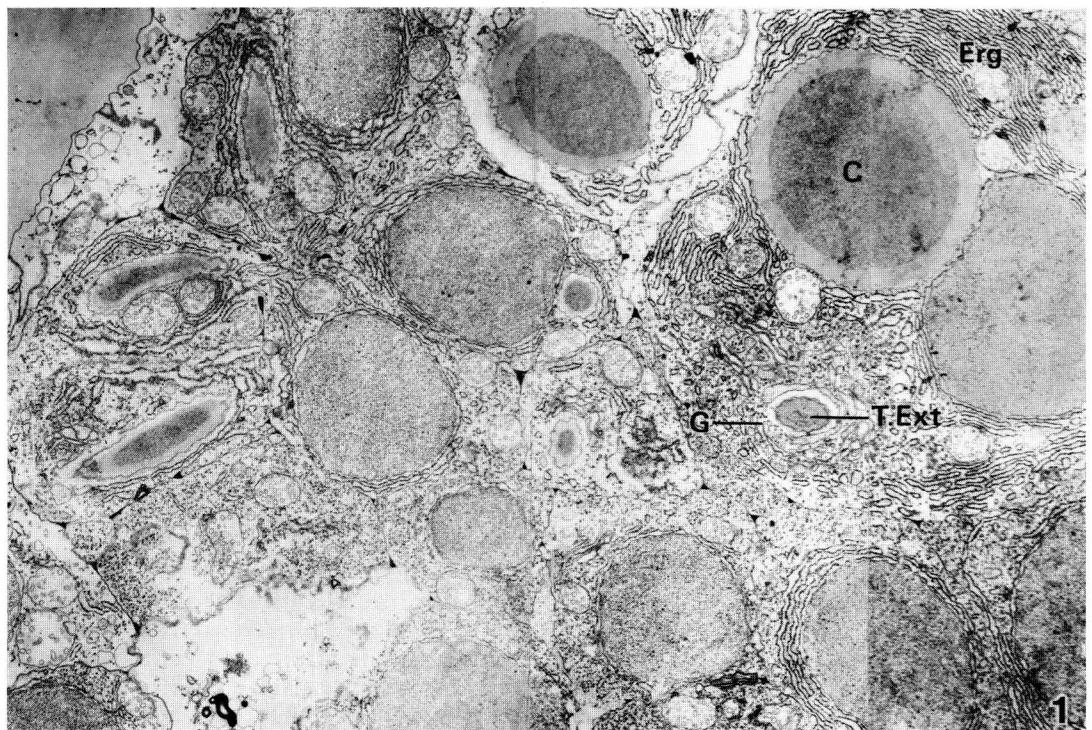
La répartition des différents clones dans le massif cnidogène semble anarchique. Cependant, il est fréquent, mais non obligatoire, d'observer des ensembles de clones d'une même catégorie de nématocystes mais à des stades de développement différents.

2 - Clones issus de la division des cellules interstitielles (Planche V, fig. 2 à 7).

La première manifestation visible de la cnidogenèse est la multiplication de certaines cellules interstitielles. Les chomosomes d'*Apolemia* étant trapus et peu nombreux, nous avons pu suivre ce processus. Les cellules en mitose du bourrelet urticant sont groupées en îlots de une, deux, quatre ou huit cellules

PLANCHE II

1. Ultrastructure du bourrelet urticant de *Muggiae kochi*. $\times 7\,000$.
2. Détail d'une cellule interstitielle du bourrelet urticant de *Muggiae kochi*. $\times 17\,000$.



qui forment, une fois la division achevée, des groupes de deux, quatre, huit et seize cellules (Planche V, fig. 2 à 7). L'observation prolongée de ces cellules montre qu'après une phase de repos, les groupes de quatre cellules amorcent toujours une nouvelle division ; ceci n'est pas obligatoire pour les groupes de deux et de huit cellules et ne se produit jamais pour les groupes de seize cellules. Il semble donc que, chez cette espèce, la division d'une cellule primordiale aboutisse à la formation de groupes de deux cellules filles, ou bien à celle de clones de huit ou de seize cellules. Les mitoses isolées, donnant des groupes de deux cellules, peuvent être considérées comme des divisions assurant la maintenance du stock de cellules interstitielles. Pour les autres mitoses, il y a concordance parfaite, au point de vue numérique, entre les clones de cellules interstitielles et les clones de nématocystes. On peut donc considérer les seconds comme résultant directement de la différenciation des premiers.

B - RHIZOPHYSA FILIFORMIS (SIPHONOPHORE CYSTONECTE).

1 - Clones de nématocystes (Planche IV, fig. 5 et 6).

Le cnidome de *Rhizophysa filiformis* est composé par des sténotèles (capsule de 24 μ de diamètre) et des isorhizes de deux tailles : microisorhizes (10 μ de diamètre), et macroisorhizes (25 μ de diamètre). Nous avons pu identifier ces trois catégories dès les premiers stades de leur formation : leur petite taille différencie nettement les microisorhizes des autres nématocystes tandis que la forme du tube nématocystique, dès le début de sa sécrétion, distingue les sténotèles (tube dilaté dans sa région basale) des macroisorhizes (tube isodiamétrique sur toute sa longueur).

Cette diagnose précoce a permis des comptages sur des clones très jeunes : les sténotèles, les microisorhizes et les macroisorhizes forment toujours des groupes de quatre nématocystes dans les premiers stades de leur développement (Planche IV, fig. 5 et 6). Ensuite ces clones sont le plus souvent dissociés, avant même la fin de l'invagination du tube nématocystique. Comme chez *Apolemia uvaria*, il existe des cellules glandulaires parmi les nématoblastes, qui contribuent à l'isolement des clones.

2 - Clones issus de la division des cellules interstitielles.

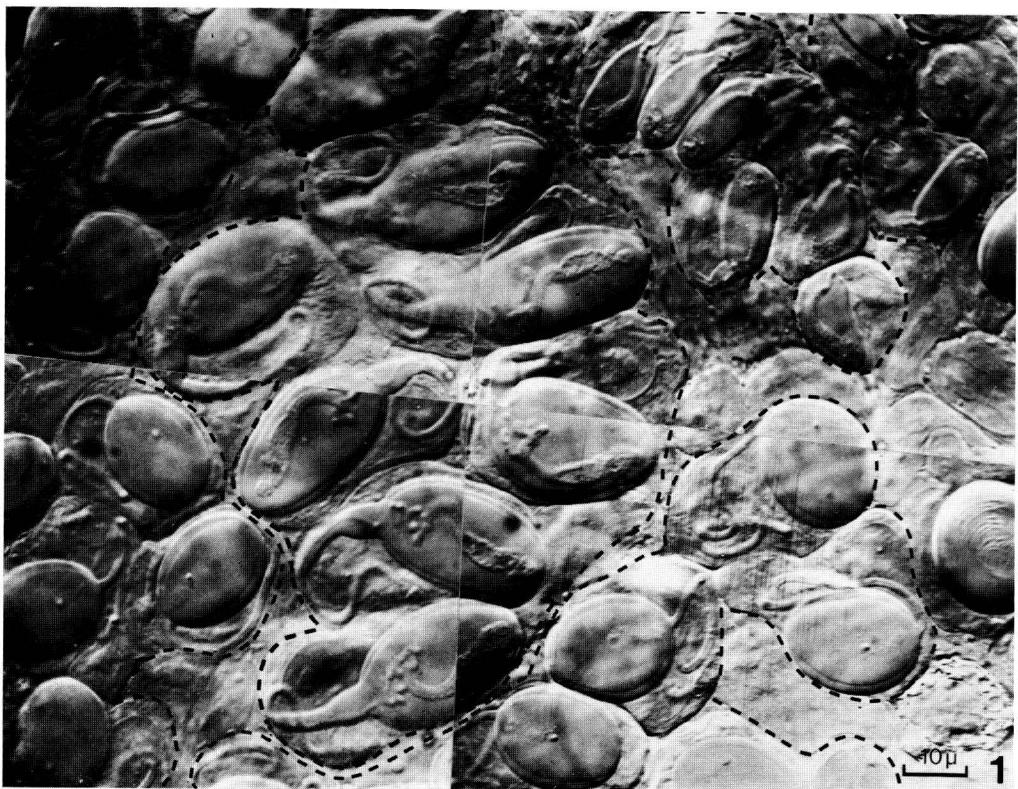
Les cellules interstitielles en mitose, dans le bourrelet urticant de *Rhizophysa* sont isolées ou groupées par deux et donnent, une fois la division achevée, des groupes de deux et quatre cellules. Après une phase de repos, certains des groupes de deux cellules amorcent une seconde division, tandis que ceux formés par quatre cellules ne se divisent plus. Nous pouvons donc conclure, comme chez *Apolemia* que chaque clone de nématocyste provient de la multiplication et de la différenciation d'une cellule interstitielle particulière.

C - AUTRES ESPÈCES DE SIPHONOPHORES (Planche V, fig. 1).

Nous avons entrepris l'étude numérique des groupes de nématocystes chez la plupart des autres Siphonophores présents à Villefranche-sur-Mer : *Sphaeronectes gracilis*, *Abylopsis tetragona*, *Hippopodius hippopus*, *Lensis subtilis*, *Muggiae kochi*, *Rosacea cymbiformis*, *Vogtia pentacantha*, *Eudoxioïdes spiralis*, *Lilyopsis rosea*, *Halistemma rubra*, *Nanomia bijuga*, *Physophora hydrostatica*, *Forskalia edwardsi*. Dans le bourrelet urticant de toutes ces espèces il existe des plages formées par des clones de nématocystes de même catégorie mais à divers stades de développe-

PLANCHE III

1. Bourrelet urticant d'un dactylozoïde du siphosome d'*Apolemia uvaria*; microscope à contraste de phase, *in vivo*. $\times 1000$.
2. Clone de macrobirhopaloïdes chez *Apolemia uvaria*. $\times 1\,000$.
3. Clone de microbirhopaloïdes chez *Apolemia uvaria*. $\times 800$.



ment (Planche V, fig. 1). Il est possible de reconnaître et de séparer les différents stades du développement des mastigophores (chez les Siphonophores calycophores) et des sténotèles (chez les Siphonophores physonectes), qui sont de grandes cellules urticantes. Par contre, pour chacune des autres catégories de nématocystes, il est presque impossible, chez les espèces examinées de distinguer les uns des autres, sur le vivant, les stades de développement proches et, de ce fait, de limiter et de dénombrer les clones de façon sûre.

Toutefois, l'existence des clones a pu être confirmée en suivant les divisions des cellules interstitielles. Chez certaines espèces, les cellules interstitielles en mitose ne forment que des groupes de deux ou quatre cellules, chez d'autres, elles forment des groupes de deux, quatre ou huit cellules. Dans tous les cas, ces groupes sont séparés les uns des autres.

III - Déterminisme de la formation des nématocystes.

En microscopie électronique nous n'avons relevé aucun détail ultrastructural permettant de différencier, par exemple, la cellule primordiale d'un clone de mastigophores de celle d'un clone d'isorhizes. Tous les éléments interstitiels nous sont apparus morphologiquement identiques. Nous pensons que cette identité doit également exister au point de vue biochimique et cela jusqu'au moment où un facteur inducteur d'origine exogène détermine le devenir de ces cellules vers la production de telle ou telle catégorie de nématocystes.

Quelques observations et expériences simples permettent d'illustrer et de justifier cette opinion.

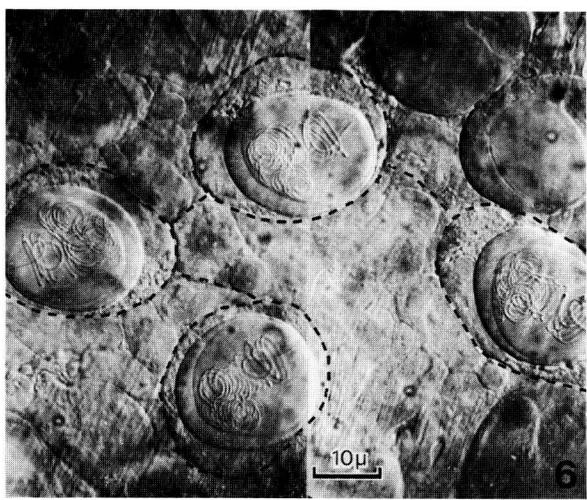
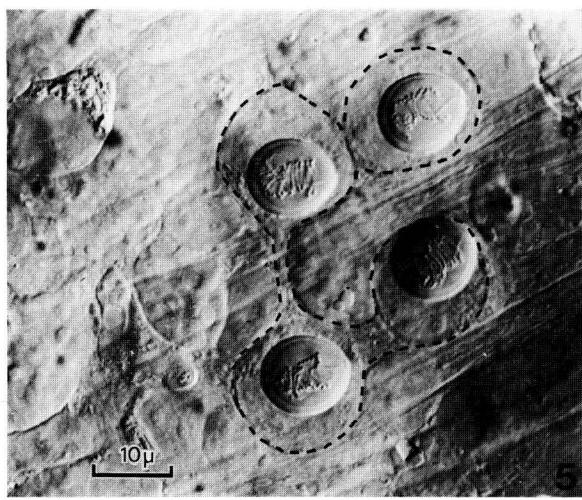
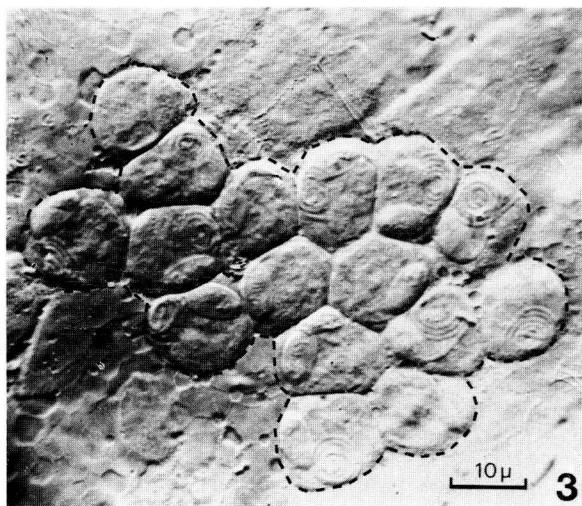
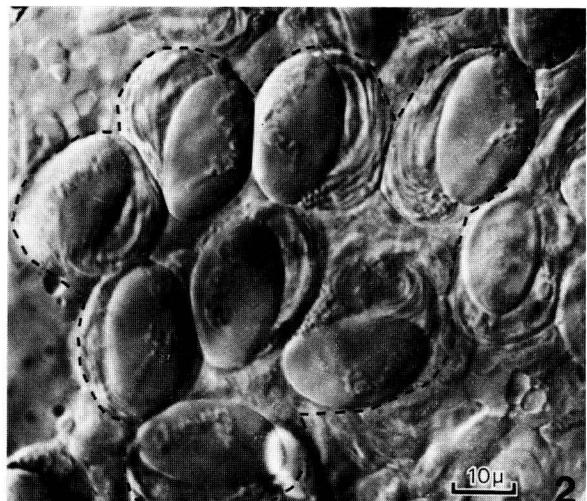
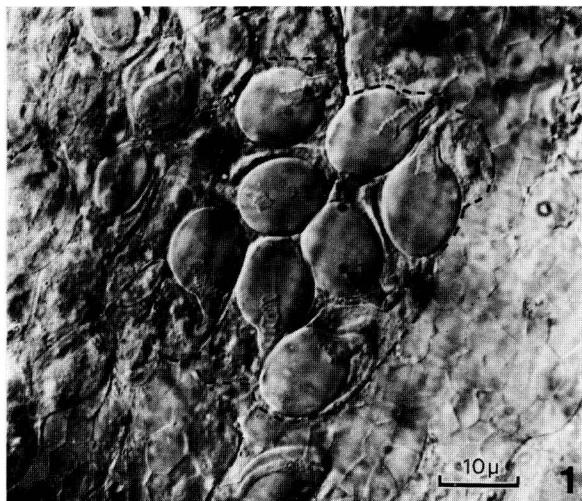
Dans le bourrelet urticant de *Rhizophysa filiformis* se différencient des sténotèles, des microïsorhizes et des macroïsorhizes. A matur-

rité les sténotèles et une partie des microïsorhizes émigrent dans la région buccale du gastrozoïde, tandis que les autres microïsorhizes et tous les macroïsorhizes émigrent dans le filament pêcheur. Nous avons isolé des gastrozoïdes de *Rhizophysa* et nous les avons placés dans un milieu de culture. Au bout de cinq jours, aucune modification qualitative n'a été notée dans le bourrelet urticant des gastrozoïdes pourvus de leur filament pêcheur. Par contre, après la même période, l'observation des bourrelets urticants de gastrozoïdes mis en culture après l'ablation du filament pêcheur, montre qu'ils sont formés, outre les cellules interstitielles, par des sténotèles et des microïsorhizes à divers stades de développement, mais qu'ils sont dépourvus de macroïsorhizes en cours de différenciation. La formation de cette dernière catégorie semble donc liée à la présence du filament pêcheur, ce qui laisse pressentir une relation étroite entre la production de la cellule urticante et la présence effective, et à proximité, de son site d'utilisation. Toujours chez *Rhizophysa*, cette relation est illustrée par l'étude du pneumatophore dont la région apicale possède des sténotèles et des microïsorhizes fonctionnels. Ce bincnidome se forme dans un massif cnidogène particulier à cette espèce, situé dans l'ectoderme du pneumatophore, et différent de tous les autres bourrelets urticants de la colonie par l'absence de macroïsorhizes.

Des observations similaires ont pu être faites chez *Apolemia uvaria*. Ce Siphonophore physonecte présente la particularité de posséder des dactylozoïdes insérés le long du nectosome, parmi les cloches natatoires. Ces dactylozoïdes sont dépourvus de tentacules, contrairement à ceux du siphosome décrits précédemment. Leur bourrelet urticant est totalement dépourvu de birhopaloïdes (nématocystes qui, à maturité, sont localisés dans les tentacules et qui forment la plus grande partie du bourrelet urticant des dactylo-

PLANCHE IV

1. Clone de microsténotèles chez *Apolemia uvaria*. $\times 1\,200$.
2. Clone de mastigophores chez *Apolemia uvaria*. $\times 900$.
3. Clone de microïsorhizes chez *Apolemia uvaria*. $\times 1\,200$.
4. Clone de macroïsorhizes chez *Apolemia uvaria*. $\times 700$.
5. Clone de microïsorhizes chez *Rhizophysa filiformis*. $\times 1\,400$.
6. Clone de macroïsorhizes chez *Rhizophysa filiformis*. $\times 1\,000$.



zoïdes du siphosome) et de mastigophores (également présents dans les dactylozoïdes du siphosome); il présente des clones de microïsorhizes, macroïsorhizes, microsténotèles et macrosténotèles (Planche III, fig. 1). A maturité, les microsténotèles, les macrosténotèles et les microïsorhizes émigrent à l'apex des dactylozoïdes tandis que les macroïsorhizes émigrent dans les ébauches des cloches natatoires. Si on isole ces dactylozoïdes dans un milieu de culture, on constate qu'au bout de cinq jours leurs bourrelets ne possèdent plus de macroïsorhizes en cours de différenciation. On peut donc concevoir que la formation des macroïsorhizes, dans les dactylozoïdes du nectosome, est induite ou dépendante d'un facteur provenant des cloches natatoires auxquelles ils sont destinés. Il aurait été intéressant de greffer un filament pêcheur à ces dactylozoïdes qui en sont normalement dépourvus, afin d'observer si cette greffe induisait la formation de birhopaloïdes (nématocystes typiques des filaments pêcheurs de cette espèce). Nous avons fait plusieurs tentatives mais, à chaque fois, le greffon s'est rapidement détaché. Cette expérience aurait été un moyen de vérifier l'influence de l'organe récepteur des nématocystes sur leur zone de différenciation et, surtout, de montrer si les cellules interstitielles du bourrelet urticant étaient aptes à sécréter n'importe quel type de nématocystes présent chez l'espèce étudiée. Nous reprendrons cette expérience dès la prochaine capture d'*Apolemia*.

DISCUSSION

L'existence de clones de nématocystes avait déjà été établie par plusieurs auteurs à partir d'études histologiques chez l'*Hydre*.

Lehn (1951) indique que les clones de quatre à huit nématoblastes diffèrent des grands sténotèles; les clones de huit à seize cellules donnent des petits sténotèles; ceux de seize à trente-deux, des desmonèmes; enfin les clones de seize cellules donnent des isorhizes. Pour cet auteur le nombre de divisions de la cellule primordiale est le facteur déterminant la formation de telle ou telle catégorie de nématocystes.

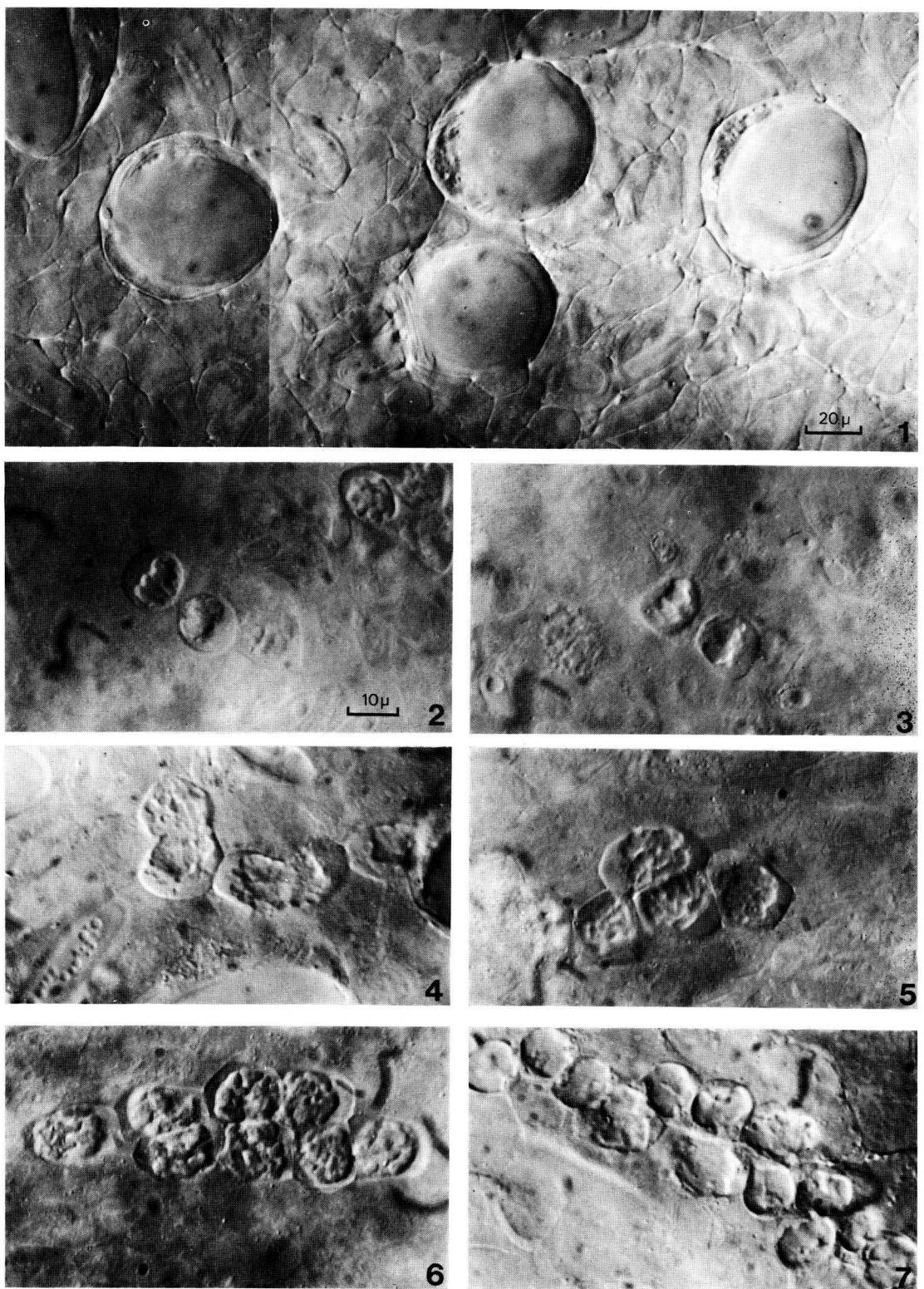
A l'encontre de ces observations, Rich et Tardent (1969), toujours chez l'*Hydre*, ont trouvé que les groupes de nématoblastes sont formés de quatre, huit ou seize cellules, mais « qu'il n'y a pas de corrélation entre le nombre de cellules d'un groupe et le type de nématocystes représenté dans celui-ci ». Ils en déduisent que le nombre de divisions de la cellule primordiale n'est pas un facteur déterminant.

Les divergences et les contradictions entre ces auteurs s'expliquent, peut-être, par le fait qu'ils ont travaillé sur des nématocystes déjà bien différenciés (probablement sur des stades à tube externe en cours d'invagination ou à tube invaginé) et nos observations chez les Siphonophores, nous ont montré que, très souvent, les nématocystes commençaient à émigrer avant la fin de l'invagination du tube nématocystique ce qui entraîne une dissociation très précoce des clones (Carré, D. 1974).

Chez *Apolemia* et chez *Rhizophysa* nous avons constaté que la composition numérique des clones est rigoureusement définie pour chaque catégorie de nématocyste. Toutefois, contrairement à l'opinion de Lehn (1951) nous pensons que le nombre de divisions de la cellule primordiale n'est pas le seul facteur déterminant la formation d'une catégorie de nématocyste. En effet, chez *Apolemia* par exemple, les cellules primordiales des masti-

PLANCHE V

1. Bourrelet urticant d'*Hippopodius hippopus* montrant quatre mastigophores entourés de nombreux petits nématocystes en cours de différenciation; microscope à contraste de phase, *in vivo*. $\times 600$.
- 2-7. Formation des clones de nématoblastes dans le bourrelet urticant d'*Apolemia uvaria*; microscope à contraste de phase, *in vivo*. $\times 1\,000$.
2. Mitose d'une cellule interstitielle.
3. Fin de la première mitose.
4. Deux cellules en division.
5. Quatre cellules en division.
6. Huit cellules en division.
7. Clone de 16 cellules.



gophores et celles des sténotèles, qui subissent le même nombre de mitoses, donnent des nématocystes très différents.

D'autre part, chez *Apolemia*, les microïsorhizes et les macroïsorhizes forment des clones de même composition numérique, il en est de même pour les microbirhopaloïdes et les macrobirhopaloïdes, pour les microsténotèles et les macrosténotèles. Chez *Rhizophysa*, les microïsorhizes et les macroïsorhizes forment également des groupes numériquement identiques. Ces résultats contredisent ceux de Lehn (1951) et établissent non seulement que pour une catégorie morphologique donnée, les différences de tailles ne résultent pas d'une variation du nombre de mitoses de la cellule primordiale, mais précisent que chez une espèce donnée, les nématocystes d'une même catégorie ont, entre autres caractères communs, celui de toujours former des clones de même composition numérique quelle que soit leur taille.

La comparaison des résultats obtenus chez *Apolemia* et chez *Rhizophysa* permet de noter que, suivant les espèces, une même catégorie de nématocystes peut former des clones numériquement différents. Ainsi, les sténotèles sont groupés par huit chez *Apolemia* et par quatre chez *Rhizophysa*.

Enfin, les nombreuses observations faites chez *Apolemia uvaria*, dans des conditions très variées, ont montré une grande constance dans la composition numérique des clones. Ceci nous incite à penser que la régulation de la production d'une catégorie de nématocyste ne doit pas résulter d'une variation du nombre des mitoses précédant la différenciation morphologique (Zumstein et Tardent (1971), mais plutôt de la stimulation d'un nombre plus ou moins grand de cellules interstitielles.

Dans un clone, tous les nématocystes se différencient de façon rigoureusement synchrone. Rich et Tardent (1969) ont souligné ce fait et le considèrent comme la conséquence des relations plasmiques existant entre les cellules. Nous avons signalé que, contrairement aux observations de Fawcett et Slatterback (1959) chez l'*Hydre*, nous n'avons jamais observé d'interruption de la membrane des nématoblastes et il est vraisemblable que chez les Siphonophores, le synchronisme de la différenciation des cellules d'un clone s'effectue par d'autres voies.

Les travaux de Lehn (1951), puis de Tardent, Rich et Schneider (1971) ont mis en évidence, chez l'*Hydre*, une polarité dans la distribution des nématocystes en cours de différenciation le long du polype. Les macrosténotèles se développent dans la région antérieure de la colonne gastrique tandis que les microsténotèles apparaissent surtout dans la région postérieure. Pour Lehn, cette distribution est liée à une variation du nombre de divisions des cellules primordiales, divisions qui seraient elles-mêmes déterminées par les positions de ces cellules le long de l'axe antéro-postérieur. Tardent, Rich et Schneider (1971) précisent que la différenciation des macrosténotèles est sous la dépendance des tentacules et que l'ablation de la région buccale et des tentacules arrête la formation de ces nématocystes. La confrontation de ces conclusions et de nos résultats chez les Siphonophores nous conduisent à considérer le problème de la polarité de la différenciation des sténotèles chez l'*Hydre* sous une autre forme. Les macrosténotèles ne seraient-ils pas destinés aux tentacules tandis que les microsténotèles resteraient dans la colonne ? Ce détail n'est pas précisé par les auteurs, mais, dans le cas d'une réponse affirmative, on pourrait assimiler le gradient de distribution des sténotèles en cours de différenciation chez l'*Hydre*, aux spécialisations locales de certains bourrelets urticants des Siphonophores. La formation des grands sténotèles serait sous la dépendance des tentacules et destinée à ces tentacules comme, par exemple, la production des macroïsorhizes dans les dactylozoïdes du siphosome d'*Apolemia uvaria* est dépendante des cloches natatoires et destinée à ces cloches. Les macroïsorhizes des cloches nata-toires d'*Apolemia* se forment dans les massifs cnidogènes les plus proches de ces cloches, de même, les grands sténotèles de l'*Hydre* se formeraient dans la région de la colonne gastrique la plus proche des tentacules.

ABRÉVIATIONS

B, Bouton urticant ; B.U., bourrelet urticant ; C, capsule ; Cav. G, cavité gastrique ; Eb. T, ébauches des tentilles ; Ect, ectoderme ; End, endoderme ; Erg, ergastoplasme ; F.P. filament pêcheur ; F.T, filament terminal ; G, appareil de Golgi ; N, noyau ; P, pédoncule de la tentille ; R, ribosomes ; St, stolon ; T, tentille ; T. ext, tube externe ; T. int, tube interne.

BIBLIOGRAPHIE

- CARRÉ, C. et CARRÉ, D. (1973). — Étude du cnidome et la cnidogenèse chez *Apolemia uvaria* (Siphonophore physonecte). *Exp. cell. res.*, **81**, 237-249.
- CARRÉ, D. (1972). — Étude du développement des cnidocystes dans le gastrozoïde de *Mugiaeae kochi* (Siphonophore calycophore). *C.R. Acad. Sc.*, **275**, 1263-1266.
- (1974). — Formation, migration et maturation des nématoblastes et des nématocystes chez les Siphonophores. II. Migration. *Ann. Embr. Morph.* (sous presse).
- FAWCETT, W., SUSUMU, Ito et SLAUTTERBACK, D. (1959). — The occurrence of Intercellular Bridges in Groups of Cells exhibiting synchronous Differentiation. *J. Biophysic and Biochem. Cytol.*, **5**, 453-460.
- LEHN, H. (1951). — Teilungsfolgen und Determination von I. Zellen für die Cnidenbildung bei *Hydra*. *Z. Naturf.*, **6b**, 388-391.
- RICH, F. et TARDENT, P. (1969). — Untersuchungen zur Nematocysten Differenzierung bei *Hydra attenuata*. *Revue Suisse Zool.*, **76**, 779-787.
- TARDENT, P., RICH, F. et SCHNEIDER, V. (1971). — The polarity of stenotele differentiation in *Hydra attenuata*. *Develop. Biol.*, **24**, 596-608.
- ZUMSTEIN, A. et TARDENT, P. (1971). — Beitrag zum Problem der Regulation der Nematocytenproduktion bei *Hydra attenuata*. *Rev. Suisse Zool.*, **78**, 705-714.

Manuscrit reçu le 18 février 1974.