

Au cours de cette période préparatoire à la mue, la partie antérieure du corps, composée de la tête soudée au premier somite thoracique et de quatre segments thoraciques libres, ne subit aucune modification. L'examen de coupes histologiques révèle que les cellules de l'épiderme de la région postérieure au 4^e somite thoracique libre, seule partie du corps qui va muer, sont très hautes. A leur apex, on observe le dépôt d'une mince couche de cuticule. Peu de temps avant l'exuviation, quelques cellules épidermiques sécrètent un épaissement annulaire continu de cuticule, placé entre l'ancien squelette et l'épiderme sécréteur. Il est situé, approximativement, dans la région dorsale, au 3/5^e antérieur du quatrième tergite thoracique libre et, dans la région ventrale, entre les quatrième et cinquième sternites thoraciques libres.

3. Exuviation (Goudeau, 1967 ; 1972 b).

Ce phénomène marque avec précision le passage de l'état mâle à l'état femelle. Il débute par l'apparition de fentes transversales situées au niveau des membranes intersegmentaires distendues entre les 4^e, 5^e, 6^e et 7^e somites thoraciques libres et entre le 7^e segment thoracique libre et le 1^{er} somite abdominal. Le phénomène se poursuit par la rupture du squelette au niveau de la jonction entre tergite et plaque coxale de chacun des trois derniers segments thoraciques et aboutit au morcellement du revêtement cuticulaire de ces somites. Un tel morcellement représente déjà une originalité par rapport à la mue en deux temps classiquement décrite chez d'autres Isopodes dont l'exuvie postérieure reste entière.

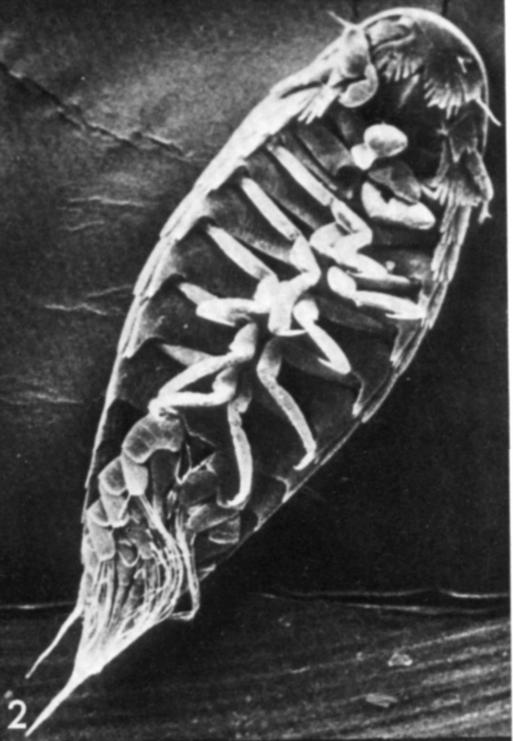
En avant du cinquième segment thoracique libre se détache, exclusivement sur la face dorsale de l'animal, un demi-anneau squelettique, qui représente les 3/5^e de la région postérieure du quatrième tergite thoracique libre (Planche IV, 1). Ainsi, la limite antérieure de la mue subie par *Hemioniscus balani* lors de l'inversion sexuelle, est reportée uniquement dans la région dorsale, vers l'avant de l'animal. Ce fait marque une légère divergence topographique par rapport à la position de la ligne de rupture cuticulaire transversale qui, en règle générale, est située chez les Isopodes entre les 4^e et 5^e segments thoraciques libres. Cette limite, chez *Hemioniscus balani*, est placée exactement à la marge postérieure de l'épaississement annulaire de cuticule sécrété par quelques cellules épidermiques lors de la préparation à la mue d'inversion sexuelle.

L'exuviation s'achève lorsque l'animal se dégage passivement du fourreau constitué par l'ancienne cuticule de l'abdomen du mâle. Les individus, ayant ainsi déjà subi cette mue postérieure, ne présenteront jamais, dans leur région antérieure, les indices de

PLANCHE II.

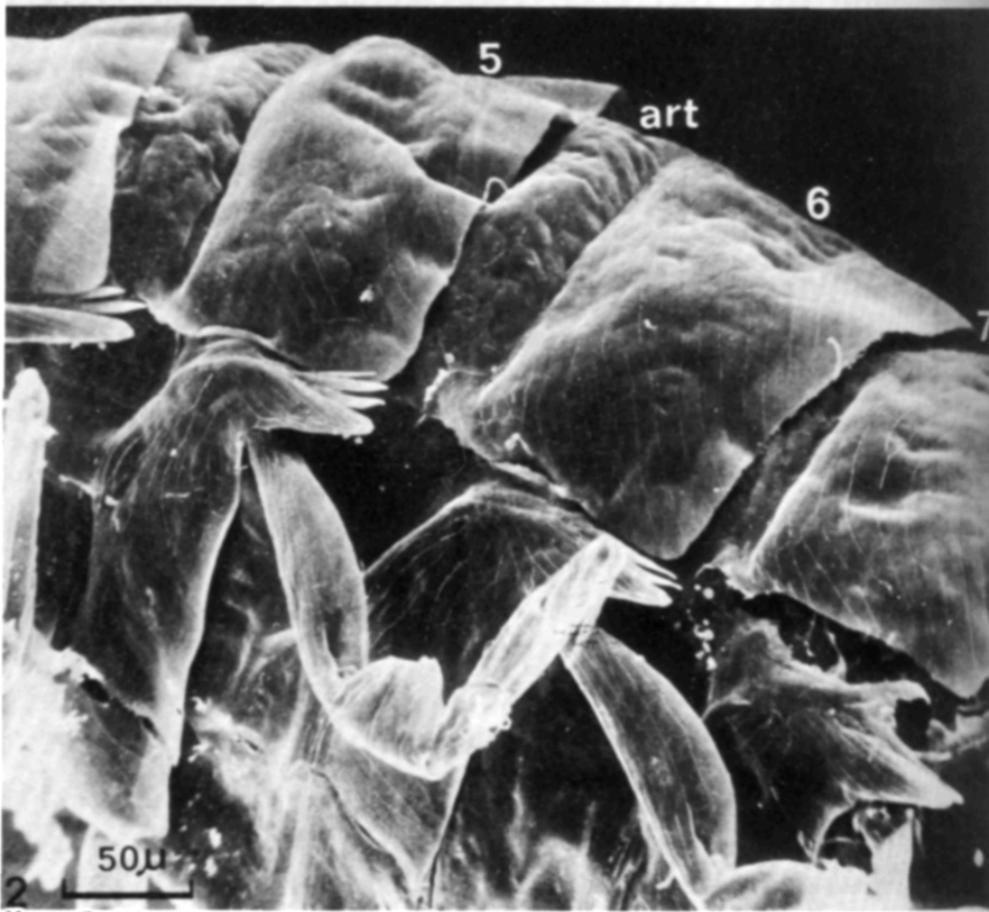
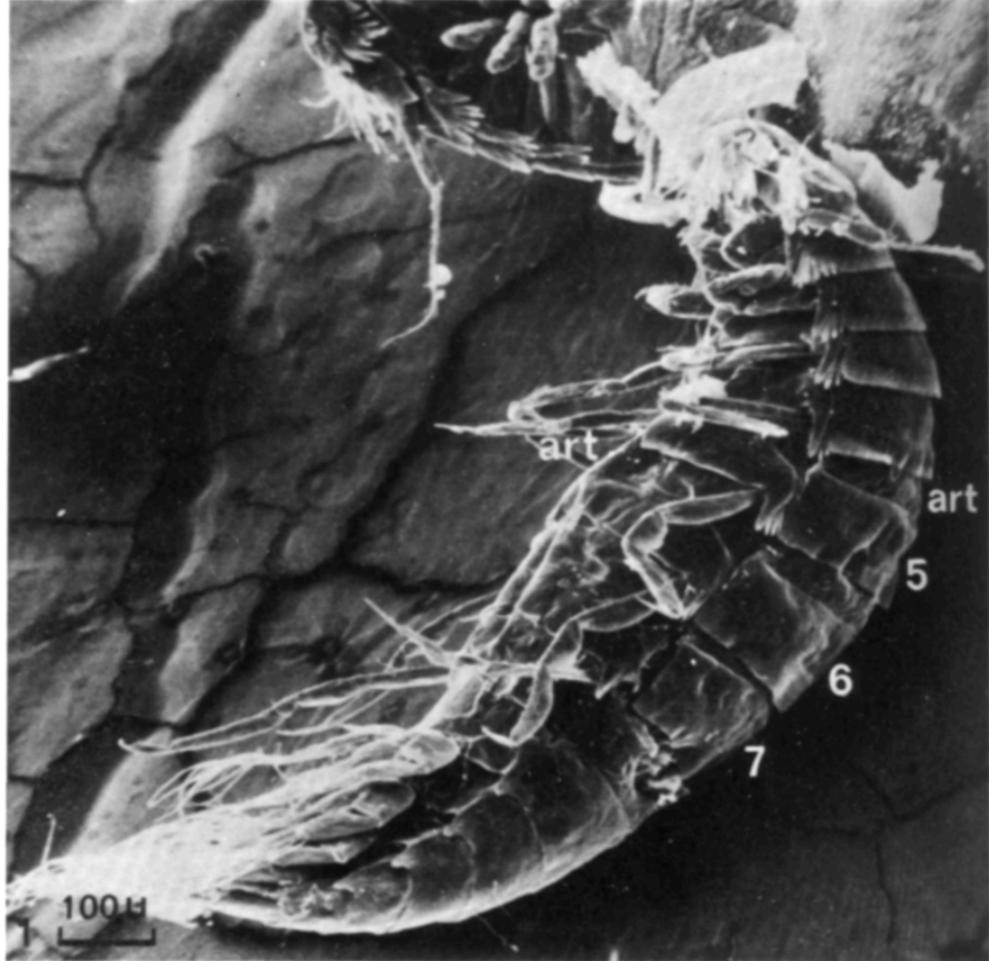
Stades adultes d'*Hemioniscus balani* B., en vue épiscopique.

- 1 : *Hemioniscus balani* au stade mâle. Animal *in toto*, en vue latérale (× 130).
 2 : *Hemioniscus balani* au stade mâle. Animal *in toto*, en vue ventrale (× 105).
 3 : Femelle d'*Hemioniscus balani*, au stade 3. L'animal est vu en face ventrale (× 120).



3

MARIE GOUDEAU



préparation à la mue, classiquement observés chez d'autres Isopodes (Juchault-Stoll, 1964; Messner, 1965; Tchernigovtzeff et Ragage-Willigens, 1968). Ainsi, le fait que la région antérieure ne mue pas chez *Hemioniscus balani*, singularise cet Épicaride parmi les autres Isopodes. On peut alors envisager qu'il y ait absence de récepteurs sensibles à l'hormone de mue au niveau de l'épiderme de la région antérieure d'*Hemioniscus balani*, comme cela a été démontré dans le cas de cellules diploïdes de lignées continues de *Drosophila melanogaster in vitro* (Best-Belpomme et Courgeon, 1975).

La « demi-mue » d'inversion sexuelle d'*Hemioniscus balani* doit nécessairement s'accompagner d'un dispositif anatomique particulier, qui permette la réalisation de la mue de la région postérieure, en l'absence de mue de la région antérieure favorisant le maintien du parasite sur les tissus de l'hôte et une prise alimentaire continue. Cette structure anatomique qui représente un mécanisme adaptatif certain, doit obligatoirement être placée à la limite des régions antérieure et postérieure du corps.

4. Caractéristiques morphologiques de la jeune femelle après l'exuviation (Planche IV, 1) (Goudeau 1967; 1972 a et b).

Chez la jeune femelle venant de subir sa mue d'inversion sexuelle, les régions antérieure et postérieure du corps offrent, par l'aspect de leur segmentation et par les caractéristiques structurales de leur revêtement cuticulaire, un contraste frappant.

La région antérieure qui n'a pas mué, conserve les caractéristiques morphologiques décrites à l'état mâle et comprend la tête à laquelle est soudé le premier segment thoracique puis quatre somites thoraciques libres. Le quatrième de ces somites libres est réduit, dans sa région tergale, des 3/5^e de sa dimension antéro-postérieure initiale. La partie du tergite thoracique libre 4, soumise à la mue d'inversion sexuelle, reste souvent appendue, lors des premiers stades de l'état femelle, à l'une des plaques coxales du quatrième segment thoracique libre.

La cuticule de la région antérieure (Goudeau, 1974), relativement épaisse et rigide, se compose d'une couche épicuticulaire mince, surmontant une procuticule plus épaisse, non calcifiée. L'épicuticule comprend deux niveaux qui participent seuls à la formation de stries superficielles décelées au microscope électronique à balayage. La procuticule, observée sur coupes obliques, laisse apparaître les classiques séries d'arceaux, témoins de l'arrangement fibrillaire conforme au modèle proposé par Bouligand (1965, 1971). Les filaments chitinoprotéiques, toujours disposés horizontalement, seraient regroupés en faisceaux parallèles et tourneraient régulièrement d'un niveau au suivant, selon le schéma classique.

La région postérieure qui, chez le mâle, possédait une segmentation normale d'Isopode et une structure cuticulaire identique à celle de la région antérieure, est considérablement transformée après la mue d'inversion sexuelle. Dégagée des restes d'exuvie, cette région modifiée du corps

PLANCHE III.

Hemioniscus balani Buchholz : préparation à la demi-mue d'inversion sexuelle.

1 : animal vu de profil. Observer le renflement ventral réalisé par la distension des membranes intersegmentaires qui relient entre eux les 5^e, 6^e et 7^e somites thoraciques libres. Remarquer également la distension des formations articulaires dorsales de cette même région (× 115).

2 : détail de la région des 5^e, 6^e et 7^e somites thoraciques libres : observer les membranes articulaires, très distendues, qui relient ces segments entre eux. 5, 6, 7 : 5^e, 6^e et 7^e tergites thoraciques libres; art. : membranes articulaires intersegmentaires (× 290).

présente l'aspect d'un sac aplati dorso-ventralement comportant, comme l'avaient signalé Caullery et Mesnil, trois paires d'expansions latéro-dorsales qui correspondent à la région des trois derniers somites thoraciques libres du mâle dont les limites segmentaires sont désormais incertaines et un abdomen court dont la segmentation est difficilement repérable (planche II, 3). Les appendices ont disparu et le squelette, devenu mince et souple, paraît alors très différent de celui de la région antérieure. La perte des trois dernières paires de péréiopodes et des appendices abdominaux s'est donc effectuée en un seul temps, lors de la mue postérieure. Le squelette de cette région (Goudeau, 1974) comprend une épicuticule mince, constituée de quatre niveaux différents et une procuticule dont l'agencement relativement lâche des filaments chitinoprotéiques (de type articulaire) procure souplesse et élasticité à la cuticule. Superficiellement, le squelette est hérissé d'écaillés qui comportent tous les composants de la cuticule de type postérieur.

La démarcation entre région antérieure qui n'a pas mué et région postérieure où la mue se manifeste, est soulignée par la présence de l'épaississement cuticulaire annulaire, mis en place lors de la préparation à la mue d'inversion sexuelle. C'est au niveau de cet anneau de cuticule que s'effectue, lors de l'exuviation de la région postérieure, la ligne de rupture la plus antérieure de l'ancienne cuticule. La présence de ce système de jonction annulaire, reliant les régions antérieure et postérieure de la femelle dès la mue d'inversion sexuelle, représente un mécanisme adaptatif remarquable, lié à l'absence de mue de la région antérieure.

La jeune femelle possède également, dans sa région péri-anale, une seconde zone de jonction annulaire reliant la partie postérieure du corps à la région proctodéale vestigiale chez cet Épicaride. Cette zone de jonction annulaire péri-anale correspond aussi à une modification adaptative dont la mise en place est corrélative de l'absence de mue du proctodéum (Planche IV, 2).

En dépit des modifications profondes dont elle est le siège, la femelle conservera néanmoins, durant toute son existence, les caractéristiques morphologiques essentielles qui ont été acquises au cours de la mue d'inversion sexuelle.

B. Mues et croissance de la femelle.

C'est également au moyen de mues successives, se manifestant exclusivement au niveau de la région postérieure du corps, que la femelle poursuit sa croissance et s'hypertrophie (Planche II, 3).

1. Analyse de la structure et du rôle des zones de jonction annulaires antérieure et postérieure (Goudeau, 1972 a).

Les zones de jonction annulaires représentent indubitablement un mécanisme adaptatif très élaboré, permettant aux mues succes-

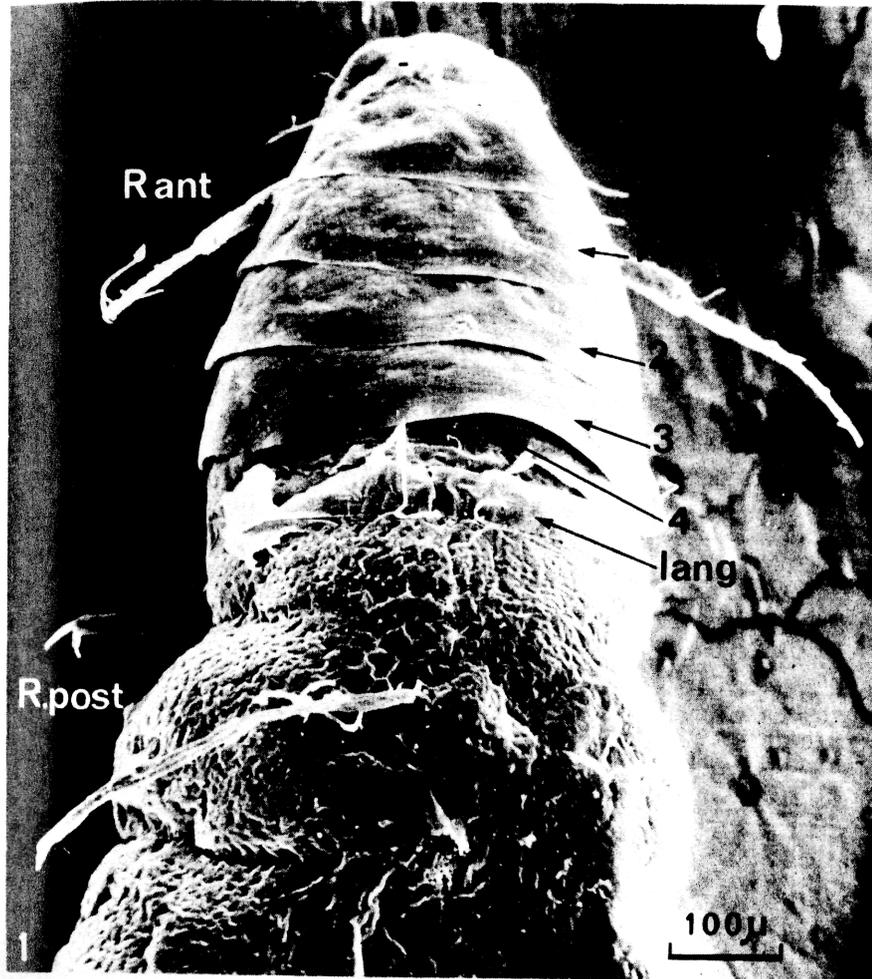
PLANCHE IV.

Hemioniscus balani

1 : Vue dorsale antérieure d'un individu venant de subir la demi-mue d'inversion sexuelle.

céph : tête à laquelle est soudé le premier somite thoracique fondamental; lang : languette cuticulaire correspondant à la partie postérieure du 4^e tergite thoracique libre, soumise au phénomène de mue; 1, 2, 3 : 1^{er}, 2^e et 3^e tergites thoraciques libres; 4 : 4^e tergite thoracique libre réduit; R. ant. : région antérieure de la jeune femelle; R. post. : région postérieure de la jeune femelle (× 150).

2 : Détail de la zone de jonction annulaire péri-anale d'une femelle : observer les lambeaux de squelette qui, après chaque exuviation de la région postérieure du corps, demeurent appendus à cette zone de jonction annulaire postérieure (× 1 350).



2
MARIE GOUDEAU

PLANCHE IV.

sives de la région postérieure de la femelle de s'effectuer en l'absence de toute mue, tant de la partie antérieure du corps que du proctodéum vestigial.

La zone antérieure de jonction annulaire s'allonge et s'épaissit lors des mues successives de la région postérieure de la femelle.

Des coupes ultrafines, effectuées sur des sujets âgés, montrent que cette formation est constituée d'anneaux cuticulaires élémentaires emboîtés les uns dans les autres. Ces sortes de bagues, de longueur croissante, sont assemblées de manière telle que la plus interne est la plus longue et, par voie de conséquence, la plus postérieure. Chacune de ces bagues, sécrétée par un ensemble de quelques cellules épidermiques, au cours d'un cycle de mue de la partie postérieure du corps, est prolongée par le revêtement cuticulaire de cette région modifiée. L'élaboration de l'ensemble de la cuticule de la région postérieure est assurée par le reste de l'épiderme postérieur pendant le même cycle de mue. Les cellules responsables de la sécrétion de la bague paraissent beaucoup plus hautes et semblent se multiplier plus activement que les autres éléments de l'épiderme postérieur. La bague la plus interne est donc, de toute évidence, la plus récemment élaborée.

La zone postérieure de jonction péri-anale montre, chez les femelles âgées, un agencement structural identique à celui de la zone antérieure de jonction annulaire. Ces deux zones de jonction annulaires présentent alors, chez un même individu, des éléments constitutifs homologues élaborés durant le même cycle de mue affectant la région postérieure du corps.

2. Modalités de l'exuviation.

Lors de chaque exuviation de la région postérieure de la femelle, on observe deux lignes de rupture tégumentaire. Chronologiquement, l'ancienne cuticule commence à se fendre tout d'abord au niveau de la zone antérieure de jonction annulaire et, plus précisément, à la marge postérieure de la bague sécrétée au cours du dernier cycle de mue. La femelle se dépouille ensuite peu à peu de son exuvie (Goudeau, 1972 b) qui n'adhère plus au tégument qu'au niveau péri-anal.

Enfin l'animal se dégage de son exuvie grâce à l'existence d'une seconde ligne de rupture de l'ancien squelette, réalisée au niveau de la zone postérieure de jonction annulaire péri-anale.

3. Croissance de la femelle — Détermination du nombre de mues subies par la femelle — Définition des cinq stades de la phase femelle (Fig. 4) (Goudeau, 1972 a).

La femelle, après chaque exuviation, présente un accroissement notable de taille qui n'intéresse évidemment que la région postérieure de son corps.

Après chaque « demi-mue », des lambeaux de squelette de type postérieur demeurent appendus à la limite de la bague sécrétée lors du précédent cycle de mue de la région postérieure du corps. Leur

présence permet alors de déceler sur coupes ultrafines sagittales ou parasagittales le nombre de « demi-mues » subies par une femelle. L'examen de femelles âgées, sur le point de libérer des larves épicaridiennes, révèle que le nombre des mues de la région postérieure est limité. Ainsi, la mue d'inversion sexuelle est suivie, chez *Hemioniscus balani*, de quatre mues successives de la région postérieure du corps de la femelle.

S'échelonnant au cours de la phase femelle, ces exuviations délimitent cinq stades définis morphologiquement et du point de vue de la biologie de la reproduction.

Stade 1. Après la mue d'inversion sexuelle, la jeune femelle possède quatre oviductes (Caullery et Mesnil, 1901) qui débouchent à l'extérieur, en face ventrale, par l'intermédiaire de deux paires de simples fentes. Celles-ci se trouvent situées au niveau de l'emplacement du cinquième segment thoracique libre. Des coupes histologiques révèlent une multiplication intensive des ovogonies dans les ovaires.

Stade 2. Une première exuviation de la région postérieure du corps de la femelle marque le début du deuxième stade. L'animal présente alors une région postérieure qui accuse une croissance certaine. La fente d'ouverture de chaque oviducte est bordée d'un bourrelet elliptique qui fait saillie sur la face ventrale de l'animal. La femelle peut parfois, à ce stade, s'accoupler avec des mâles cryptonisciens.

Stade 3. Une autre « demi-mue » permet la réalisation du troisième stade femelle dont la région postérieure a notablement augmenté de taille par rapport à celle du stade précédent. Les oviductes sont alors tapissés d'une mince couche de cuticule sur le tiers distal de leur parcours. C'est à ce stade que surviennent très généralement les accouplements avec des mâles cryptonisciens sexuellement mûrs. Des coupes histologiques révèlent que le sperme est emmagasiné dans les oviductes (Caullery et Mesnil, 1901). Après l'accouplement, une poche incubatrice s'ébauche. Formée à partir d'une invagination du tégument de la face ventrale de l'animal, elle est limitée latéralement par les quatre orifices externes des oviductes.

Stade 4. Une nouvelle exuviation marque le début du quatrième stade femelle. L'opposition entre les régions antérieure et postérieure du corps s'est encore nettement accentuée. La zone d'invagination de la poche incubatrice, ayant progressé latéralement lors de la préparation à la mue, annexe dès lors les orifices des oviductes qui ne débouchent plus à l'extérieur, mais dans la poche incubatrice en formation (Caullery et Mesnil, 1901). Celle-ci, bien que se développant rapidement, demeure cependant strictement localisée sous le tégument ventral de l'animal. Les ovocytes sont alors pondus dans la poche incubatrice, chassant devant eux le bouchon spermatique qui obturait la lumière des oviductes. La fécondation effectuée dans la poche incubatrice est suivie de la segmentation.

Stade 5. Une dernière mue permet la réalisation du cinquième stade femelle, caractérisé notamment par une hypertrophie remarquable de la région postérieure du corps. Corrélativement, la poche incubatrice subit une extension maximale et gagne la face dorsale de l'animal entre les organes, pour finir par doubler complètement le tégument de la région postérieure; elle n'envahit cependant pas la région antérieure du corps. Au cours de ce cinquième et dernier stade, se déroule la suite du développement embryonnaire qui aboutit à la réalisation de larves épicaridiennes. La rupture simultanée, sur la face dorsale de l'animal, de la paroi de la poche incubatrice et du tégument de la région postérieure, provoque la libération des larves et la mort inéluctable de la femelle.

C. Conclusions.

Trois faits essentiels se dégagent de cette étude et concourent à donner, aussi bien à la mue d'inversion sexuelle qu'aux mues successives de la femelle d'*Hemioniscus balani*, un caractère particulièrement original.

L'absence de mue de la région antérieure singularise cet Épicaride parmi les autres Isopodes dont l'exuviation s'effectue classiquement en deux temps, la mue de la région postérieure du corps précédant celle de la région antérieure.

La situation inhabituelle de la ligne de rupture cuticulaire transversale, placée en position un peu plus antérieure que celle des autres Isopodes, est une particularité. On pourrait interpréter différemment ces faits en considérant la portion du quatrième tergite thoracique libre qui subit l'exuviation comme un vestige de mue antérieure.

Enfin, la présence de deux systèmes de jonction annulaires, de structure cuticulaire, mis en place lors de la mue d'inversion sexuelle, entre les deux régions du corps et dans la zone péri-anale, représentent des mécanismes adaptatifs très élaborés. Ils permettent, en effet, aux mues successives de la région postérieure de s'effectuer en l'absence de toute exuviation, aussi bien de la région antérieure que du proctodéum vestigial. C'est respectivement au niveau de chaque système de jonction annulaire que l'on observe une ligne de rupture tégumentaire précédant chaque exuviation de la région postérieure du corps.

Ce type de mue permet simultanément, chez la femelle, la croissance de la région postérieure liée à la présence d'embryons dans cette partie du corps et le maintien du parasite sur le tégument de l'hôte, favorisant une prise alimentaire continue, rendue nécessaire par la nutrition embryonnaire. Ce phénomène original de « demi-mues » successives offre la solution la plus satisfaisante au problème de la croissance de la région postérieure de l'animal. Cependant, d'une part, les proportions considérables atteintes par cette partie du corps à la fin de l'état femelle et, d'autre part, les caractéristiques structurales nouvellement acquises par sa cuticule, lui procurant souplesse et, peut-être élasticité, sont autant d'indices qui permettent d'envisager également pour ce squelette, des possibilités d'extension étrangères au phénomène de mue.

CONCLUSION

Il est indéniable que la majorité des mécanismes adaptatifs originaux caractérisant l'espèce, mis à part ceux qui interviennent dans la réalisation du cône buccal déjà fonctionnel chez le mâle, n'apparaissent chez *Hemioniscus balani* qu'à partir de l'inversion sexuelle

et représentent alors autant de solutions aux problèmes posés par des conditions écologiques nouvelles propres à l'état femelle.

L'appareil buccal d'*Hemioniscus balani* constitue un ensemble remarquablement adapté aux fonctions de perforation et de succion.

Des spécialisations anatomiques et fonctionnelles (stylets mandibulaires perforants et leur dynamique, pompe alimentaire aspirante stomodéale) permettent à l'animal d'assumer sa fonction de nutrition. Ces modifications adaptatives, jointes à la nature très spécifique du régime alimentaire composé de substances prélevées au niveau de l'ovaire de l'hôte, sont indubitablement liées à la vie ectoparasitaire menée par l'Épicaride au sein de la cavité incubatrice du Balane qui l'héberge.

La mue d'inversion sexuelle et les mues successives de la femelle d'*Hemioniscus balani*, bien que s'apparentant à la dualité de la mue qui caractérise les Isopodes, s'en écartent cependant par certains traits originaux, tels que l'absence de mue aussi bien de la région antérieure du corps que du proctodéum vestigial et la situation inhabituelle de la ligne de rupture cuticulaire transversale, placée en position un peu plus antérieure que celle des autres Isopodes.

Deux mécanismes adaptatifs élaborés, représentés par deux systèmes de jonction annulaires, de structure cuticulaire, disposés respectivement entre les deux régions du corps et au niveau périnéal, permettent aux mues de la région postérieure du corps de s'effectuer en l'absence de toute mue de la région antérieure et du proctodéum vestigial. Ces spécialisations anatomiques singulières, associées à l'absence de mue de la région antérieure du corps, qui permettent le maintien de la femelle d'*Hemioniscus balani* sur les tissus de l'hôte et favorisent ainsi une prise alimentaire continue, sont donc également liées à la vie ectoparasitaire de l'Épicaride en gestation.

Dès la mue d'inversion sexuelle, la cuticule de la région postérieure de la jeune femelle acquiert des caractéristiques structurales nouvelles qui diffèrent remarquablement de celles de la cuticule de la région antérieure et représentent également des modifications adaptatives certaines qui confèrent une grande souplesse au tégument.

La nutrition embryonnaire d'*Hemioniscus balani*, indispensable à la croissance tissulaire permettant l'édification de la larve épicaridienne, fait intervenir des formations particulières, aussi bien d'appartenance embryonnaire telle que la couche épithéliale extra-embryonnaire considérée comme un organe trophique que d'origine maternelle comme la poche incubatrice totalement close emplies du liquide nutritif.

Les substances décelées dans ce liquide, nutriments exogènes nécessaires à la croissance embryonnaire dont l'origine est forcément maternelle en raison même de la position de la poche incubatrice close située dans le corps de la femelle, ont une composition qui dépend du régime alimentaire de la femelle en gestation. En conséquence, bien que ne devant pas être envisagée obligatoirement comme une adaptation à la vie parasitaire, la nutrition embryon-