

11065

CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE
D'UN CRUSTACÉ PARASITE :
HEMIONISCUS BALANI BUCHHOLZ, ISOPODE ÉPICARIDE.
NUTRITION, MUES ET CROISSANCE DE LA FEMELLE
ET DES EMBRYONS.

par

Marie Goudeau

Zoologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI,
et Station Biologique de Roscoff.

Résumé

Divers aspects de la biologie d'*Hemioniscus balani* B. (nutrition de la femelle, transformation morphologique lors de l'inversion sexuelle, croissance de la femelle, nutrition et croissance embryonnaire), étroitement liés au mode de vie singulier adopté par le parasite durant toute la phase femelle, s'accompagnent de modifications adaptatives remarquables.

1. La femelle prélève, à l'aide d'un appareil buccal adapté aux fonctions de perforation et de succion, des substances nutritives, de la région ovarienne du Balane qui l'héberge. Une paire de stylets mandibulaires assure la perforation des tissus de l'hôte. Une pompe alimentaire stomodéale réalise l'aspiration des aliments. L'analyse du contenu des caecums digestifs de la femelle en gestation indique que le métabolisme du parasite, à ce stade, est essentiellement axé sur les lipides.

2. L'œuf fécondé d'*Hemioniscus balani* est entouré de deux enveloppes superposées (enveloppes I et II) dont la structure est décrite. L'analyse ultrastructurale révèle l'existence de quatre enveloppes sécrétées successivement par l'ensemble des cellules superficielles embryonnaires (enveloppes embryonnaires 1, 3, 4 et 5). Une couche épaisse de matériel s'intercale entre les enveloppes 1 et 3.

La mise en évidence de cycles de sécrétion successifs d'enveloppes embryonnaires et de véritables exuviations intéressant une ou simultanément deux enveloppes, permet d'affirmer qu'il existe des cycles de mue embryonnaires chez *Hemioniscus balani*. L'aptitude à se déglisser que montrent les enveloppes de l'œuf fécondé et de l'embryon, représente un mécanisme adaptatif certain, lié à la croissance embryonnaire remarquable de cet Epicaride et dont les effets se surajoutent à ceux des cycles de mue embryonnaires.

La croissance embryonnaire tissulaire qui permet l'édification du stade épicaridien, ne peut s'effectuer avec le seul concours des réserves vitellines qui s'avèrent insuffisantes. Réalisé grâce à une analyse ultrastructurale, l'inventaire des substances de réserve de l'œuf fécondé et des différents stades embryonnaires révèle que le développement embryonnaire est scindé, sur le plan énergétique, en deux phases. Durant la première phase, l'embryon vit classiquement aux dépens de réserves vitellines, appelées *réserves initiales ovocytaires*. Au cours de la deuxième phase, qui regroupe les dernières étapes du développement embryonnaire, l'embryon utilise des substances nutritives exogènes qu'il métabolise ou accumule sous forme de *réserves embryonnaires secondaires*. L'analyse ultrastructurale révèle la fonction, prépondérante dans les phénomènes d'absorption d'éléments exogènes, de la couche épithéliale extra-embryonnaire considérée, en conséquence, comme un organe trophique chez l'embryon d'*Hemioniscus balani*.

3. Lors de l'inversion sexuelle, l'animal acquiert les caractéristiques morphologiques de la femelle grâce à une mue particulière. Durant cette mue

d'inversion sexuelle, seule la région du corps qui est postérieure au quatrième segment thoracique libre, est soumise à l'exuviation. La région antérieure ne montre aucun indice morphologique ou histologique de mue. Durant la phase femelle, c'est également au moyen de mues successives du même type que la région postérieure du corps de l'animal poursuit sa croissance et s'hypertrophie, tandis que la région antérieure, ne subissant pas d'exuviations, demeure inchangée. Deux systèmes de jonction annulaires, de structure cuticulaire, sont mis en place lors de la mue d'inversion sexuelle. Situés respectivement entre les deux régions du corps et dans la zone péri-anale, ils 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.

INTRODUCTION

L'Isopode *Hemioniscus balani* Buchholz, Épicaride cryptoniscien, infeste classiquement, à l'état adulte, le Cirripède Operculé *Balanus balanoides* (L.). Cependant, *Elminius modestus* D., Cirripède Operculé établi depuis une trentaine d'années sur les rivages européens, s'est avéré être un hôte très favorable à *Hemioniscus balani*, tant sur les côtes anglaises (Crisp et Molesworth, 1951) que sur les côtes bretonnes (Bourdon, 1963 d'après Bocquet-Védrine, communication orale). Les gisements importants de ce dernier Balane, dans la région de Roscoff, ont fourni tout le matériel nécessaire à la conduite de ce travail.

Vivant en ectoparasite dans la cavité incubatrice de son hôte, l'Épicaride a très certainement été décrit pour la première fois par Goodsir (1843). En effet, le prétendu mâle du Balane que l'auteur pense avoir découvert ne peut être, d'après la description et les illustrations qu'il en donne, que la femelle d'*Hemioniscus balani*. Par la suite, plusieurs auteurs se sont successivement intéressés à cet Isopode, principalement Buchholz (1866), Bate et Westwood (1868), Kossmann (1884), Sars (1899). En fait, jusqu'à ces dernières années, l'essentiel des connaissances concernant le cycle biologique d'*Hemioniscus balani* relève des travaux effectués par Caullery et Mesnil (1899, 1901). En effet, si Bonnier (1900) et, de nombreuses années plus tard, Nierstrasz et Brender A Brandis (1926) fournissent une description de l'espèce, il est bien évident que leur diagnose, d'ailleurs relativement succincte, se réfère en grande partie aux observations de Caullery et Mesnil.

Ainsi, entreprenant l'étude du parasite, Caullery et Mesnil (1899, 1901) étaient, sur des données histologiques, l'opinion émise par Bate et Westwood puis Kossmann selon laquelle *Hemioniscus balani* représente un cas d'hermaphrodisme protandrique.

Le comportement du mâle qui, bon nageur, visite successivement plusieurs hôtes (Caullery et Mesnil, 1901) diffère considérablement de celui de l'individu dont débute l'inversion sexuelle. Ce dernier perd cette motilité et, se maintenant dans la cavité incubatrice du Balane qui l'héberge, se nourrit activement vraisemblablement aux dépens de substances prélevées au niveau de l'ovaire de son hôte, à l'aide de pièces buccales modifiées (Bonnier, 1900; Caullery et Mesnil, 1901). Le parasite occupe ainsi, au fond de la cavité incubatrice, la place de la ponte du Cirripède. Après l'inversion sexuelle, l'animal poursuit ce type de vie sédentaire durant toute la phase femelle.

Si ces derniers auteurs ont observé avec exactitude les modifications du comportement de l'animal lors de l'inversion sexuelle, ils ne semblent pas avoir cependant élucidé par quel processus l'Épicaride acquiert les caractéristiques morphologiques de la femelle. Ils admettent simplement, *a priori*, l'éventualité d'une mue, sans toutefois l'avoir jamais réellement observée.

Par ailleurs, Caullery et Mesnil notent que le parasite subit, dès l'inversion sexuelle et durant toute la phase femelle, une croissance très

importante mentionnée déjà, notamment par Goodsir (1843), Buchholz (1866), Sars (1899), Bate et Westwood (1868) et Kossmann (1884). Bien que la plupart des auteurs considèrent, à juste raison, que le phénomène n'intéresse exclusivement que la partie postérieure du corps de l'individu, ils définissent néanmoins fort peu ou d'une manière erronée les limites segmentaires antérieures de cette région exagérément développée. De plus, employant uniquement le terme d'hypertrophie à l'égard des segments postérieurs du corps de la femelle, ils ne fournissent aucune explication tangible concernant le mécanisme qui permet à cette région modifiée de poursuivre sa croissance.

La jeune femelle s'accouple avec un mâle de type cryptoniscien, comme le suggèrent Kossmann (1884) puis Caullery et Mesnil (1901). Après l'accouplement s'ébauche puis se développe, chez la femelle, une poche incubatrice interne, totalement close, dans laquelle sont déposés en une seule ponte les œufs fécondés (Caullery et Mesnil, 1901). L'embryogénie, qui se déroule entièrement dans cette enceinte, aboutit au stade épicaridien (Caullery et Mesnil, 1901). L'unique portée de larves est alors libérée par rupture de la paroi de la poche incubatrice et du tégument maternel, ce qui entraîne la mort inéluctable de la femelle.

Caullery et Mesnil (1901) remarquant, d'une part, que l'œuf fécondé est très pauvre en vitellus et, d'autre part, que l'embryon, logé dans la poche incubatrice, est privé de tout contact direct avec le milieu extérieur, émettent l'hypothèse d'une nutrition embryonnaire aux dépens de l'organisme maternel. Ils observent par ailleurs la présence, autour de l'embryon, d'une coque hyaline et suggèrent alors, sans aucune justification à l'appui de leur supposition, qu'elle puisse être remplacée plusieurs fois, admettant ainsi une série de « mues embryonnaires ».

Les larves épicaridiennes, après leur libération, mènent une courte vie planctonique, puis se fixent rapidement sur un Copépode, hôte secondaire du cycle d'*Hemioniscus balani* (Caullery et Mesnil, 1901). Durant cette vie ectoparasite, la larve épicaridienne se transforme en larve microniscienne puis en forme cryptoniscienne. Ce dernier stade, abandonnant l'hôte secondaire, arrive à maturité sexuelle, correspondant alors au stade mâle.

Depuis les travaux de Caullery et Mesnil, mis à part les données très précises de Teissier (1929) qui quantifie la croissance embryonnaire remarquable d'*Hemioniscus balani*, aucune information d'importance n'est venue compléter l'œuvre de ces deux auteurs.

Divers aspects de la biologie du parasite (nutrition de la femelle, transformation morphologique lors de l'inversion sexuelle, croissance de la femelle, nutrition et croissance embryonnaire), étroitement liés au mode de vie singulier qu'il adopte dès l'inversion sexuelle et durant toute la phase femelle, s'accompagnent de modifications adaptatives remarquables. L'étude, d'un point de vue morphologique, anatomique et fonctionnel, des adaptations qui permettent à la femelle du parasite d'assumer ses fonctions de nutrition et de croissance et d'assurer la nutrition et la croissance de ses embryons, constitue l'objet du présent travail.

I. - MODE DE NUTRITION DE LA FEMELLE D'HEMIONISCUS BALANI.

Bien que le mâle d'*Hemioniscus balani* puisse vraisemblablement prélever des substances alimentaires, à l'aide d'un appareil buccal déjà parfaitement fonctionnel, c'est durant la phase de vie sédentaire menée par la femelle dans la cavité incubatrice de son hôte, que la fonction de nutrition prend brutalement une importance accrue pour le parasite.

Le Balane, ainsi parasité, ne comporte jamais de ponte et, *a fortiori*, d'embryons en voie de développement, au sein de sa cavité incubatrice.

Il est donc exclu que l'Épicaride puisse se nourrir de pontes de Cirripèdes comme le fait *Crinoniscus equitans* Pérez, Épicaride parasite de *Balanus perforatus* Bruguière (Bocquet-Védrine et Bocquet, 1972). Accroché à la partie basilaire du manteau contenant l'ovaire du Balane, *Hemioniscus balani* absorbe, vraisemblablement, des substances nutritives provenant de la région ovarienne de son hôte, à l'aide d'un appareil buccal hautement spécialisé.

A. Le régime alimentaire.

L'origine et la nature des substances nutritives de l'adulte d'*Hemioniscus balani* ne peuvent être définitivement établies qu'au moyen d'une analyse biochimique détaillée de la composition de l'ovaire du Balane et du contenu des caecums digestifs de la femelle du parasite. Il est à souligner que les caecums digestifs sont séparés du proctodéum vestigial (Caullery et Mesnil, 1901).

Il n'existe, dans la littérature, aucune étude précise de la composition de l'ovaire d'*Elminius modestus*. Seuls des résultats relatifs à l'analyse biochimique des œufs de *Balanus balanus* et *Balanus balanoides* révèlent une forte proportion de composés lipidiques, atteignant généralement le tiers du poids sec de l'œuf (Barnes, 1965). Ces lipides, quatre fois plus abondants que les hydrates de carbone (Barnes, 1965), sont en majeure partie constitués par des triglycérides (Dawson et Barnes, 1966).

L'analyse biochimique indique également, d'une part, la présence en faible proportion de phospholipides et, d'autre part, en très petite quantité, l'existence de stérols et d'acides gras libres. De plus, un pigment jaune, constitué essentiellement par un caroténoïde, est également décelé (Dawson et Barnes, 1966).

Quelques expériences de chromatographie sur plaque m'ont permis de déterminer les principaux composants lipidiques du contenu des caecums digestifs de la femelle d'*Hemioniscus balani*. Ces premiers résultats ont révélé la présence en forte proportion, de glycolipides et de stérols essentiellement représentés par des esters de cholestérol et par du cholestérol). Ces analyses ont également mis en évidence des triglycérides, un pigment jaune et des phospholipides. Si la détermination des principaux constituants lipidiques a été effectuée sans difficulté majeure, au contraire, leur évaluation quantitative précise n'a pu être envisagée jusqu'ici, en raison de la très faible quantité de liquide prélevé (de l'ordre du microlitre).

Enfin, l'analyse de quelques prélèvements révèle la présence, dans le contenu des caecums digestifs, de protéines dont la quantité varie de 18 à 56 g par litre, selon la phase de gestation de la femelle étudiée.

L'importance des constituants lipidiques, dans les œufs de *Balanus balanus* et *Balanus balanoides* et dans le contenu des caecums digestifs de la femelle d'*Hemioniscus balani*, crée une présomption favorable à l'hypothèse selon laquelle la femelle d'*Hemioniscus balani* peut se nourrir aux dépens de l'ovaire de son hôte, sans cependant en fournir une preuve décisive.

De plus, la haute teneur en composés lipidiques du contenu des

accum digestifs permet d'envisager que le métabolisme de la femelle d'*Hemioniscus balani* en gestation, est essentiellement axé sur les lipides.

B. Étude analytique du squelette buccal.

L'appareil buccal, présentant probablement, dans le groupe des picarides, une assez grande identité de structure, constitue un ensemble remarquablement adapté aux fonctions de perforation et de succion. Chez *Hemioniscus balani*, plusieurs pièces squelettiques (lèvre inférieure, lèvre supérieure, pièce basale, pièces ovalaires) composent la paroi externe d'un cône buccal, formation ventrale dont le sommet, percé par l'orifice buccal, est dirigé vers l'avant de l'animal (Fig. 1, a et b; Fig. 2) (Goudeau, 1969).

La lèvre inférieure est une pièce impaire affectant la forme d'un triangle dont le sommet constitue la marge ventrale de l'orifice buccal.

La lèvre supérieure est une lame étroite, en forme de V dont la pointe, orientée vers l'avant, participe seule à la paroi antérieure du cône buccal et dont les branches, orientées vers l'arrière, ceinturent la base de ce cône. Chaque branche de la lèvre supérieure vient s'articuler sur les bords latéraux contigus de la lèvre inférieure en formant une importante invagination tégumentaire. Ces deux invaginations tégumentaires latérales jouent respectivement le rôle de glissière dans laquelle glisse un stylet mandibulaire perforant.

La pièce basale, constituant la paroi externe postérieure du cône buccal, est soudée à la marge postérieure de la lèvre inférieure et aux extrémités postérieures de la lèvre supérieure. Formation impaire, cette pièce montre cependant un épaississement médian très net qui pourrait présenter un indice en faveur de la dualité de son origine.

Entre la pièce basale et la lèvre inférieure, deux éléments ovalaires métriques ont été formellement reconnus comme appartenant aux maxilles, grâce à la localisation du pore excréteur de la glande maxillaire leur niveau. Deux autres pièces chitineuses, dénommées pièce voûtée et pièce chitineuse interne, semblent également appartenir à cet appendice. Bien que restrictive, l'hypothèse de Bonnier (1900), relative à l'inter-état des pièces ovalaires comme maxilles vestigiales, se trouve ainsi confirmée.

Un élément squelettique interne appelé « bande cuticulaire interne » joue un rôle capital dans le fonctionnement de cet appareil buccal en assurant, par le biais de réelles soudures, une cohésion solide entre lèvre inférieure, lèvre supérieure et plancher du stomodéum. Les extrémités de cette bande cuticulaire interne viennent s'attacher sur les branches latérales de la lèvre supérieure. La partie médiane de la bande cuticulaire, tracé sinueux, forme de part et d'autre du plan médian deux arceaux au-dessus des invaginations tégumentaires latérales dont elle épouse ainsi le contour. Ces arceaux latéraux, seules parties de la bande cuticulaire conservées et interprétées fort justement par Bonnier (1900) chez les pyriens, guident le mouvement des mandibules dans les invaginations tégumentaires. De plus, s'infléchissant au-dessous du plancher stomodéal, la bande cuticulaire se soude aussi bien à ce dernier qu'à la face interne de la lèvre inférieure. Réalisant ainsi l'union de ces deux éléments, la bande cuticulaire interne assure à l'ensemble de l'architecture buccale une certaine rigidité et permet le bon fonctionnement du mécanisme d'aspiration des aliments en maintenant en place le plancher du stomodéum.

Deux mandibules styliformes, seuls appendices différenciés, sont placées respectivement dans chacune des rainures que forment les invaginations tégumentaires. La mandibule, assujettie à coulisser dans cette rainure de glissière est soudée obliquement, sur toute la longueur de son

tiers proximal, à cette même invagination tégumentaire et ne présente alors aucune articulation de type classique avec les autres pièces squelettiques du cône. Cependant, elle se prolonge par deux solides tendons qui la relie à la pièce basale et à l'une des extrémités postérieures de la lèvre supérieure. Légèrement vrillés, ces stylets mandibulaires dont l'apex est armé de crochets sur la face externe, convergent vers l'orifice buccal et, mûs par le jeu de puissants muscles, assurent la perforation des tissus de l'hôte.

C. Le mécanisme de la prise alimentaire.

Dans les aspects mécaniques de la nutrition, j'ai considéré successivement trois problèmes : l'accrochage du parasite aux tissus de l'hôte, la perforation des tissus et l'aspiration des aliments (Goudeau, 1969).

1. L'accrochage du parasite aux tissus de l'hôte.

Le parasite, installé dans la cavité incubatrice du Cirripède Operculé, dispose d'un système d'accrochage relativement peu spécialisé. Il se fixe au tégument de la partie basilaire du manteau contenant l'ovaire du Cirripède, par l'intermédiaire des griffes aiguës de ses péréiopodes antérieurs, parfaitement identiques à ceux du mâle. Son cône buccal est maintenu au contact du tégument de l'hôte grâce aux griffes qui ornent l'extrémité antérieure de la lèvre inférieure et aux crochets qui bordent l'extrémité distale biseautée des stylets mandibulaires.

2. La perforation des tissus.

Elles est assurée exclusivement par les stylets mandibulaires dont l'apex biseauté, la forme en vrille et l'inclinaison de l'axe d'allongement par rapport aux plans frontaux céphaliques, en font des instruments parfaitement adaptés à la perforation. Les mouvements mandibulaires, conditionnant ce mode alimentaire particulier, n'ont jamais fait l'objet d'une étude dynamique chez les Épicarides.

L'efficacité des stylets mandibulaires résulte, d'une part, de leur situation originale dans les invaginations tégumentaires latérales qui guident leurs déplacements et, d'autre part, d'un complexe muscu-

FIG. 1.

Le cône buccal d'*Hemioniscus balani* B.

a : région antérieure d'*Hemioniscus balani*, en vue ventrale.
 A2 : antenne; Art. bas. : article basilaire antennulaire; c b. : cône buccal; per. 1 : péréiopode 1; pil. post. D. et G. : points de contact des piliers endosquelettiques droit et gauche, avec la face ventrale; pl. alif. : plaque aliforme; tig. ant. : point de contact de la tige endosquelettique antérieure impaire, avec la face ventrale. La plaque aliforme et l'article basilaire antennulaire correspondent respectivement aux « premier » et « second » articles antennulaires décrits dans les travaux antérieurs.
 b : vue externe du cône buccal d'*Hemioniscus balani*, observé en face ventrale.
 bd. cut. int. : bande cuticulaire interne; cr. : crochet mandibulaire; e. cut. : épaissement cuticulaire; ex. : pore excréteur; gr. : griffe; l. inf. : lèvre inférieure; l. sup. : lèvre supérieure; md. D. : mandibule droite; md. G. : mandibule gauche; p. b. : pièce basale; p. o. : pièce ovale.

laire. Cette musculature de la région buccale imprime aux mandibules des mouvements essentiellement de protraction et de rétraction, auxquels s'ajoutent des mouvements d'adduction, d'abduction et de supination, de plus faible amplitude. Tous ces mouvements ne sont

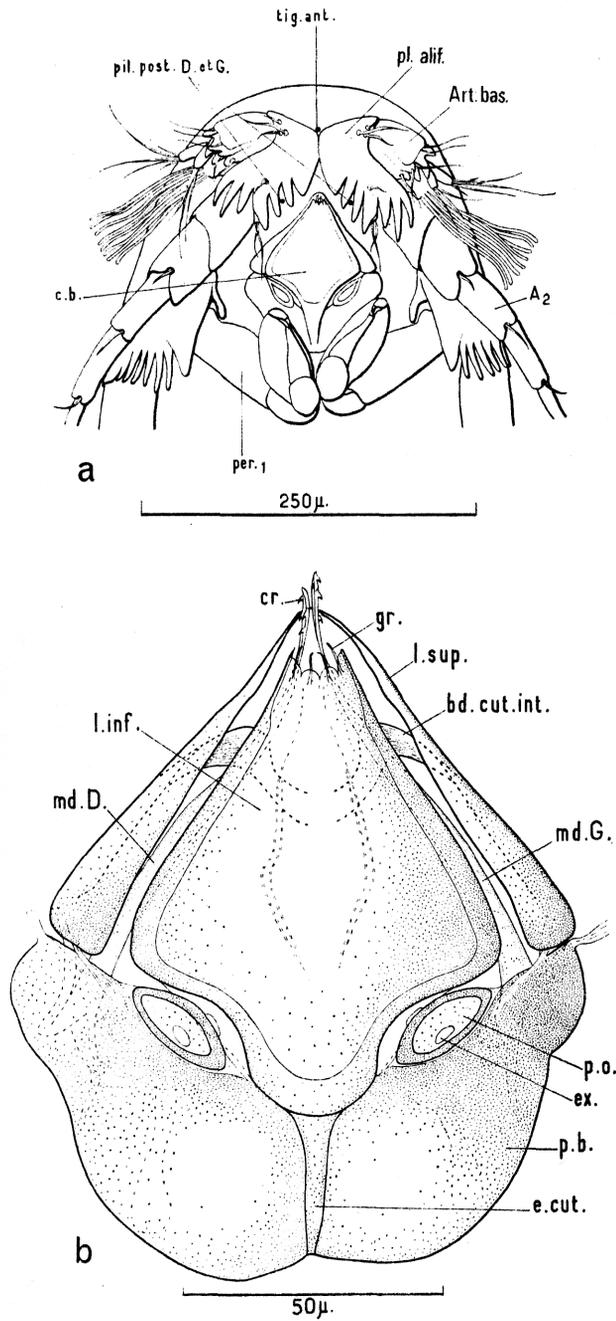


FIG. 1.

réalisables qu'en l'absence de toute articulation de type classique de l'appendice au squelette buccal et grâce à la présence de liaisons lâches représentées par les deux tendons reliant l'extrémité postérieure de chaque mandibule à la pièce basale et à la lèvre supérieure.

Bien que l'expérimentation soit impossible, en ce qui concerne la musculature actionnant les mandibules, j'ai pu cependant, d'après la disposition des différents muscles, attribuer au jeu de chacun d'entre eux un rôle dans la dynamique de ces appendices.

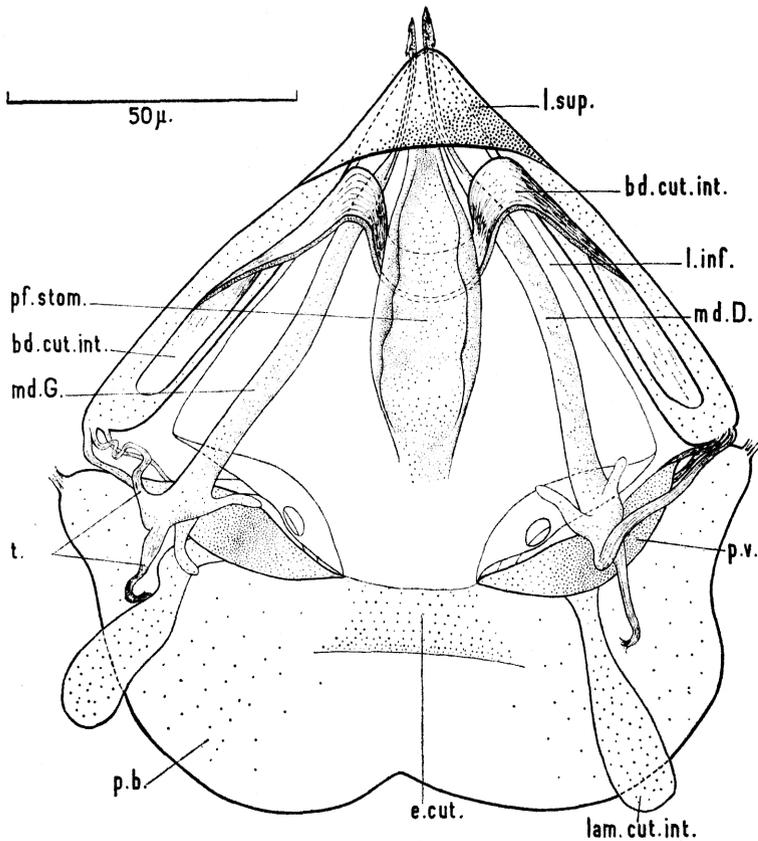


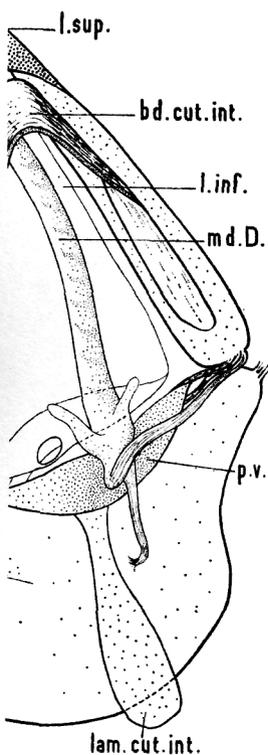
FIG. 2.

Le cône buccal en vue interne et dorsale, chez *Hemioniscus balani* B.

bd. cut. int. : bande cuticulaire interne; e. cut. : épaissement cuticulaire; lam. cut. int. : lamelle cuticulaire interne; l. inf. : lèvre inférieure; l. sup. : lèvre supérieure; md. D. : mandibule droite; md. G. : mandibule gauche; pf. stom. : plafond du stomodaeum; p. b. : pièce basale; p. v. : pièce voûtée; t. : tendon.

Finalement, la perforation des tissus s'effectue lorsque les stylets mandibulaires dont les extrémités antérieures appliquées l'une contre l'autre forment une sorte de harpon, sont projetés sous l'action combinée de plusieurs muscles. Ce mouvement de protraction des mandibules est probablement accompagné d'un mouvement de supination qui contribue à la pénétration des stylets perforants dans la plaie.

ation de type classique de à la présence de liaisons reliant l'extrémité postérieure et à la lèvre supérieure. possible, en ce qui concerne j'ai pu cependant, d'après ribuer au jeu de chacun e ces appendices.



Hemioniscus balani B.
 épaississement cuticulaire; lam.
 re inférieure; l. sup. : lèvre
 mandibule gauche; pf. stom. :
 pièce voûtée; t. : tendon.

effectue lorsque les sty-
 érieures appliquées l'une
 sont projetés sous l'action
 ment de protraction des
 l'un mouvement de supi-
 tylets perforants dans la

L'orientation vers l'arrière des crochets disposés sur la face externe des extrémités distales mandibulaires permet, sans gêner la pénétration du système perforant, l'ancrage ultérieur des appendices en cause dans le tégument de l'hôte. L'écartement des extrémités distales des stylets perforants, sous l'action d'un muscle abducteur transversal, permet l'élargissement de la plaie. La rétraction ultérieure des mandibules, sous l'action de muscles puissants, réalise l'ancrage de l'extrémité distale de ces appendices dans les bords de la plaie. Elle permet, en outre, de rapprocher de l'orifice buccal du parasite, la plaie ainsi ménagée dans les tissus de l'hôte.

3. L'aspiration des aliments.

Les mécanismes de perforation et d'élargissement de la plaie ne suffisent pas à assurer la nutrition des stades adultes d'*Hemioniscus balani*. Le parasite doit, corrélativement, ingérer les substances nutritives provenant de l'ovaire du Balane, à l'aide d'une pompe alimentaire aspirante intégrée à son appareil buccal. Ce mécanisme d'aspiration, observé chez les Épicarides par Walz (1882) et Nierstrasz et Brender A Brandis (1926) a été interprété par Cals (1966) qui signale des éléments caractéristiques d'une telle pompe alimentaire chez des femelles de Bopyridés.

Chez *Hemioniscus balani*, on retrouve les deux points qui caractérisent classiquement une pompe alimentaire stomodéale : d'une part, la forme en auge du plancher du stomodéum et, d'autre part, la paroi dorsale du stomodéum, très déformable grâce à son revêtement cuticulaire mince. Au repos, le plafond du stomodéum, flasque, s'applique contre le plancher. La contraction de deux nappes musculaires insérées sur la paroi médiane dorsale du stomodéum et dont le point fixe est situé sur la lèvre supérieure du cône buccal, soulève brutalement ce plafond du stomodéum, provoquant ainsi l'aspiration des aliments.

J'ai démontré que le plancher stomodéal est soudé à la lèvre inférieure par l'intermédiaire de la bande cuticulaire interne. Cette disposition anatomique particulière réalise l'immobilisation du plancher du stomodéum, nécessaire au fonctionnement efficace de la pompe alimentaire. Si cette condition est mise en évidence pour la première fois chez un Épicaride, elle est, au contraire, bien connue chez certains Insectes présentant un type analogue de mécanisme d'aspiration des aliments. Le maintien en place du plancher de la pompe aspirante est réalisé, pour chaque exemple étudié, grâce à des mécanismes adaptatifs différents.

D. Rôle de l'endosquelette céphalique et de l'apodème dorsal thoracique impair.

1. L'endosquelette céphalique.

L'importante charpente endosquelettique, mise en évidence dans la capsule céphalique d'*Hemioniscus balani* comporte trois éléments réunissant entre elles les faces dorsale et ventrale de la région antérieure de

l'animal (Goudeau, 1972 a). Ces structures particulières qui résultent d'invaginations du squelette ventral de la capsule céphalique, forment deux piliers squelettiques très épais et, plus antérieurement, une tige impaire légèrement arquée, située dans le plan sagittal céphalique. Bien que ces formations squelettiques ne servent pas de point d'appui à la musculature assurant le fonctionnement de l'appareil buccal d'*Hemioniscus balani*, il se pourrait qu'elles interviennent cependant indirectement, dans le mode alimentaire particulier de cet Épicaride en établissant une cohésion solide entre plancher et plafond céphaliques. En effet, l'endosquelette, très développé, permet à de puissants muscles mandibulaires de s'insérer sur la capsule céphalique qui, sans son concours, pourrait ne pas résister à des tensions élevées.

2. L'apodème dorsal thoracique impair.

L'apodème dorsal thoracique d'*Hemioniscus balani*, défini pour la première fois chez un Épicaride, est directement impliqué dans le mécanisme de prise alimentaire du parasite (Goudeau, 1969). Il sert en effet de point fixe d'insertion à deux paires de muscles mandibulaires antéro-postérieurs. Par ailleurs, il sert également de point d'appui à une paire de muscles qui sont insérés respectivement sur la lamelle chitineuse interne (ou tendon) de chaque maxille.

E. Conclusions.

L'étude analytique du squelette buccal, de la musculature qui lui est associée et de la région antérieure stomodéale d'*Hemioniscus balani*, permet de mieux saisir les aspects mécaniques de la prise alimentaire de cet Épicaride.

Ce mécanisme de prise alimentaire, étroitement lié à la nature même du régime alimentaire de l'animal, s'accompagne de modifications adaptatives remarquables de la région buccale, orientées vers la perforation des tissus de l'hôte et l'aspiration des aliments.

L'analyse de ces mécanismes révèle qu'ils présentent, à plus d'un égard, des convergences adaptatives évidentes avec ceux qui ont été décrits chez certains Insectes Homoptères et Hétéroptères.

Ainsi, tant chez *Hemioniscus balani* que chez ces Insectes, la perforation des tissus est assurée par des stylets vulnérants longs et minces. Cependant, si chez cet Épicaride seules les mandibules sont adaptées à la perforation, au contraire chez les Insectes Homoptères et Hétéroptères, deux paires de stylets coaptés, mandibulaires et maxillaires, assument cette fonction.

Dans les deux cas, les bases des stylets perforants sont situées très postérieurement par rapport à l'orifice buccal et, ne présentant aucune articulation de type classique, comportent des liaisons relativement lâches avec les pièces squelettiques avoisinantes. Ce mode d'articulation souple sur le squelette, bien que réalisé différemment chez l'Épicaride et chez ces Insectes (Pesson, 1944), procure cependant, dans les deux cas, une plus grande liberté de mouvement aux stylets vulnérants. Ceux-ci, animés essentiellement de mouvements de protraction et de rétraction, sont assujettis à coulisser dans des structures anatomiques qui, bien que totalement diffé-

rentes dans chaque cas, donnent lieu à une solution fonctionnelle analogue.

La présence de crochets à l'apex des stylets mandibulaires d'*Hemioniscus balani* rappelle, par un phénomène de convergence adaptative certaine, l'extrémité en « harpon » des mandibules participant au complexe perforant, classiquement observée chez les Insectes Hétéroptères.

L'analogie fonctionnelle est encore plus justifiée en ce qui concerne le mécanisme d'ingestion des substances alimentaires à l'aide, dans les deux cas, d'une pompe aspirante réalisée au niveau antérieur du tractus digestif. Si les caractéristiques fonctionnelles fondamentales d'une pompe alimentaire, établies pour certains Insectes (Snodgrass, 1935; Pesson, 1944), se retrouvent chez *Hemioniscus balani*, en revanche, certaines solutions particulières, apportées par l'Épicaride à ce problème, sont différentes de celles adoptées par ces Insectes. Notamment en ce qui concerne le problème de l'immobilisation du plancher stomodéal, nécessaire au bon fonctionnement de la pompe aspirante, il existe chez *Hemioniscus balani* une disposition anatomique qui n'a jamais été décrite jusqu'à présent dans un appareil buccal de type analogue.

Cette analyse de l'appareil buccal d'*Hemioniscus balani* suggère l'intérêt que pourrait présenter, sur le plan systématique, une étude du complexe buccal chez d'autres Épicarides présentant un mode de nutrition analogue.

II. CROISSANCE EMBRYONNAIRE, CYCLES DE MUE EMBRYONNAIRES ET NUTRITION DE L'EMBRYON, CHEZ *HEMIONISCUS BALANI*.

Chez *Hemioniscus balani*, l'embryogénie qui se déroule au sein d'une poche incubatrice interne totalement close, aboutit à la formation d'une larve épicaridienne. Au terme du développement embryonnaire, le volume de la larve représente à l'éclosion 100 à 150 fois celui de l'œuf fécondé (Teissier, 1929).

De plus, il est vraisemblable que des phénomènes d'apparition ou de rejet d'enveloppes embryonnaires interviennent au cours de cette embryogénie, comme cela a été classiquement observé chez les embryons de nombreux Crustacés. Le phénomène de rejet d'enveloppe embryonnaire est d'ailleurs le plus souvent désigné par les auteurs sous le terme de « mue embryonnaire ».

Il est à souligner que l'accroissement considérable de volume lors de l'embryogénie d'*Hemioniscus balani* peut ne pas constituer la cause fondamentale de l'apparition ou du rejet des enveloppes embryonnaires puisque, chez d'autres embryons de Crustacés, le phénomène de « mue embryonnaire » semble, malgré des données bibliographiques rares et peu précises, intervenir en l'absence de toute croissance importante de l'embryon. Ainsi, chez les embryons de Mysidacés (Manton, 1928), on note la présence de deux enveloppes embryonnaires et d'une seule exuviation, pour un volume embryonnaire multiplié par 1,1 en fin de développement. L'embryon de *Gammarus duebeni* (Amphipode) (Le Roux, 1933) présente deux enveloppes embryonnaires et une seule exuviation, pour un volume

embryonnaire multiplié par 2,5 en fin de développement. Chez les Leptostracés (Manton, 1934) il existe trois enveloppes embryonnaires et deux exuviations successives pour un volume embryonnaire qui, d'après les illustrations, serait multiplié par trois au maximum. Enfin, dans le cas de l'Isopode *Excirologa* sp. (Klapow, 1970), une seule enveloppe embryonnaire et une exuviation sont observées, en regard d'un volume embryonnaire multiplié par trois au cours du développement.

En conséquence, l'accroissement considérable du volume de l'embryon d'*Hemioniscus balani* suppose, se surajoutant au phénomène classique de « mue embryonnaire », une adaptation particulière des enveloppes protectrices de l'embryon. Celles-ci pourraient être, soit permanentes et extensibles, soit transitoires, de capacité croissante et en nombre relativement important, ce qui nécessiterait, dans ce dernier cas, leur rejet inéluctable au cours du développement. Elles pourraient également présenter à la fois plusieurs de ces caractéristiques.

Par ailleurs, la croissance embryonnaire remarquable, observée chez *Hemioniscus balani*, doit être en définitive essentiellement tissulaire, en raison même de la différence de taille considérable existant entre la larve épicaridienne et l'œuf fécondé initial. Cependant, un phénomène d'absorption d'eau peut, bien entendu, intervenir accessoirement au cours du développement embryonnaire d'*Hemioniscus balani*, comme cela a été, d'une part, démontré dans le cas de nombreux embryons d'Insectes (Roth, 1967; Grellet, 1971; Wigglesworth, 1972) et, d'autre part, envisagé pour des embryons de Crustacés (Manton, 1928; 1934; Le Roux, 1933; Davis, 1964). Les substances de réserve de l'œuf fécondé s'avèrent insuffisantes pour assurer les dépenses énergétiques et de synthèse, nécessaires à la croissance tissulaire permettant l'édification du stade épicaridien. Un apport de substances nutritives exogènes est donc indispensable à ce développement embryonnaire. Si l'on tient compte de la situation singulière des embryons au sein de la poche incubatrice totalement close située dans le corps de la femelle, l'origine de ces substances exogènes apparaît, de toute évidence, comme étant maternelle. Le cas de ce développement embryonnaire peut être rapproché sur ce point de celui de la Blatte vivipare *Diploptera punctata*. En effet, l'embryon de *Diploptera punctata* absorbe, au cours de son développement, relativement moins d'eau que ceux des espèces proches, ovovivipares (Roth, 1967) et consomme des substances nutritives exogènes nécessaires à sa croissance tissulaire importante (Roth et Willis, 1955).

Ainsi, la croissance embryonnaire remarquable d'*Hemioniscus balani* suppose une adaptation particulière des enveloppes protectrices de l'embryon et une nutrition embryonnaire indispensable à la croissance tissulaire impliquée dans l'élaboration du stade épicaridien.

Avant d'entreprendre l'étude de ces deux types différents de mécanismes adaptatifs, j'ai tout d'abord défini des stades embryonnaires dont les limites correspondent généralement à l'apparition ou au rejet d'enveloppes protectrices décelées au cours de l'embryogénie. Les critères de détermination des stades, loin de représenter une étude embryologique détaillée, constituent plutôt une séquence de faits caractéristiques, précieuse pour situer les étapes de la croissance au cours du développement embryonnaire. J'ai ensuite analysé la structure et le mode d'élaboration des enveloppes embryonnaires, afin de dégager la nature du mécanisme adaptatif existant à leur niveau.

L'étude ultrastructurale m'a permis de réaliser l'inventaire des ressources énergétiques de l'œuf fécondé et des substances de réserve de différents stades embryonnaires. J'ai pu ainsi déterminer la nature et le moment d'apparition, au niveau de l'embryon, des éléments nutritifs exogènes indispensables à l'élaboration du stade épicaridien. Tena compte de la qualité du régime alimentaire de la femelle en gestation de la composition du liquide qui baigne les embryons dans la poche incubatrice interne totalement close, j'ai envisagé que les réserves secondaires acquises par l'embryon puissent provenir du catabolisme des substances ovariennes du Balane.

Enfin, je me suis attachée à mettre en évidence le rôle prépondérant joué par la couche épithéliale extra-embryonnaire dans les phénomènes

d'absorption d'éléments exogènes et d'accumulation de substances de réserve dans l'embryon. J'ai, en conséquence, assimilé cette couche extra-embryonnaire à un organe trophique, intervenant dans le phénomène de nutrition embryonnaire d'*Hemioniscus balani*.

A. Les enveloppes de l'œuf fécondé et de l'embryon.

Définition des stades embryonnaires

et mise en évidence des étapes de la croissance de l'embryon

(Fig. 3; Planche I) (Goudeau, 1976).

L'œuf fécondé, de taille remarquablement réduite par rapport à celle des œufs d'autres Isopodes, mesure $65\ \mu$ de long et $50\ \mu$ de large. Ses réserves, comprenant des globules de vitellus protéique, du glycogène et des inclusions lipidiques, sont éparses dans le cytoplasme. Vu au microscope électronique, l'œuf en première division de segmentation apparaît entouré de deux enveloppes très plissées, superposées, l'une externe, l'autre interne, appelées respectivement enveloppes I et II de l'œuf.

La segmentation de l'œuf, holoblastique et égale, (Buchholz, 1866; Caullery et Mesnil, 1901), aboutit à une morula piriforme qui correspond au stade A de la nomenclature choisie pour ce travail. Les dimensions du stade A, estimées à $75\ \mu$ de long et $55\ \mu$ de large, diffèrent peu de celles de l'œuf fécondé, ce qui indique que la croissance n'a pas encore débuté. Le stade est enrobé par les enveloppes I et II de l'œuf qui paraissent encore extrêmement plissées.

Au stade B, comprenant une vingtaine de blastomères, apparaît le début d'une cavité de segmentation. Ce stade est assimilé à une préblastula, selon la définition formulée par Teissier (1929). Il mesure $85\ \mu$ de long et $65\ \mu$ de large et n'a, par conséquent, pas subi de croissance notable. Enfin, les enveloppes I et II, encore relativement plissées, le recouvrent toujours.

La fin de la segmentation aboutit au stade C : blastula constituée d'une assise régulière de blastomères qui cernent une cavité blastocoelienne spacieuse. Le stade C est caractérisé par l'apparition d'une zone de prolifération cellulaire intense, correspondant au début de l'élaboration d'un blastodisque qui marque la future face ventrale de l'embryon. Cette coeloblastula qui mesure $120\ \mu$ de long et $110\ \mu$ de large, accuse ainsi les effets d'une croissance certaine. Elle est, de plus, entourée de trois enveloppes distinctes et emboîtées les unes dans les autres. La plus externe ou enveloppe II de l'œuf, encore partiellement plissée, est doublée intérieurement par l'enveloppe I totalement dépliée, puis par une nouvelle enveloppe, qualifiée d'enveloppe embryonnaire I car elle est sécrétée par les blastomères. Il est important de remarquer que cette nouvelle enveloppe dont la structure a été étudiée forme de nombreux plis à ce stade.

Le stade D coïncide avec le début d'une gastrulation par prolifération polaire impliquant, d'une part, le déplacement actif de blastomères du blastodisque vers l'intérieur de la cavité blastocoelienne et, d'autre part, le refoulement de ces mêmes blastomères,

grâce à l'épibolie de blastomères proches du blastodisque. Les premières cellules qui occupent la cavité blastocoelienne possèdent une immense vacuole ceinturée par une mince couche de cytoplasme contenant le noyau et des substances de réserve. Dénommées pour ce travail *cellules vacuolisées internes*, elles sont vraisemblablement analogues aux vitellophages décrits chez les embryons de Bopyridés largement pourvus en vitellus (Strömberg, 1971). Au pôle opposé à l'aire blastoporale, au niveau de la future face dorsale de l'embryon, apparaît une zone de prolifération cellulaire intense, marquant l'emplacement du futur sillon dorsal, structure classique qui existe temporairement chez les embryons d'Isopodes. La jeune gastrula dont les dimensions ne dépassent pas 110μ de large sur 120μ de long, n'a pas subi de croissance notable par rapport au stade précédent.

A la suite d'une lyse complète des enveloppes extrinsèques I et II, la première enveloppe embryonnaire 1, encore relativement plissée, recouvre seule l'embryon.

La suite de la gastrulation aboutit à la formation du classique « bouchon mésendodermique », décrit notamment chez les Bopyridés (Strömberg, 1971), qui contient le matériel cellulaire mésodermique et endodermique de la future larve et caractérise le stade E. On observe également à ce stade, d'une part, un léger mouvement d'invagination au niveau de la plaque dorsale des blastomères en division et, d'autre part, un énorme accroissement de taille de l'embryon. Le stade E est, par ailleurs, entouré d'une couche épaisse 2 de matériel, disposée entre l'enveloppe embryonnaire 1 et la gastrula proprement dite. Bien que ne semblant pas correspondre à une véritable enveloppe embryonnaire, cette couche 2 a été également répertoriée afin de simplifier l'exposé des résultats qui suit. L'analyse ultrastructurale révèle alors un déplissement total de l'enveloppe 1, corrélatif de la croissance importante subie par l'embryon entre les stades D et E, et de la présence de la couche 2.

Par la suite, le stade F est essentiellement caractérisé par le développement important de la bande germinative. Le reste des blastomères superficiels, répartis en une seule assise cellulaire, représente l'aire extra-embryonnaire. Sur coupes ultrafines, l'embryon paraît entouré par le début de sécrétion d'une nouvelle enveloppe embryonnaire 3. Cette dernière, appliquée directement contre l'embryon, est entourée par la couche 2 et l'enveloppe embryonnaire 1.

Le stade G présente un début d'allongement correspondant au futur axe antéro-postérieur de l'embryon. Si l'examen ultrastructural permet de déceler autour de l'embryon, à la fin du stade G, les enveloppes embryonnaires 1 et 3, en revanche, il révèle la disparition totale de la couche 2. L'enveloppe embryonnaire 3, complètement sécrétée à ce stade, montre sur coupes ultrafines une structure caractéristique. Par ailleurs, elle épouse la forme du sillon dorsal et dessine, sur la face dorsale de l'embryon, d'importantes verrucosités persistant durant les stades H et I.

Le stade H, soumis à une forte croissance liée au développe-

ment de la bande germinative, s'allonge remarquablement. Cette phase de croissance nécessite obligatoirement le rejet de l'enveloppe 1 devenue une enceinte trop exiguë pour l'embryon. Cette

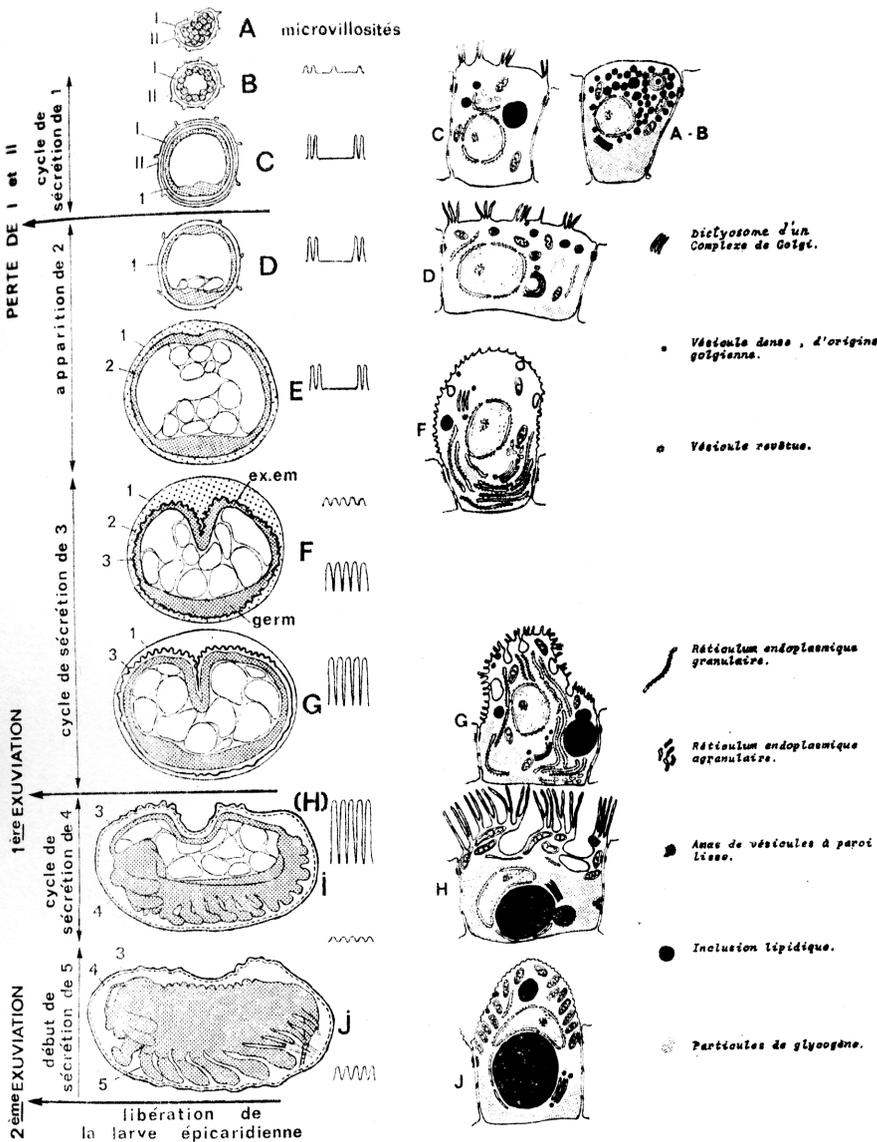


FIG. 3.

Tableau synoptique des stades embryonnaires et de l'évolution cytotologique des blastomères des stades A, B, C, D, des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire des stades F, G, H et des cellules superficielles dorsales du stade J, observés chez *Hemioniscus balani* B.

I : enveloppe I de l'œuf fécondé; II : enveloppe II de l'œuf fécondé; 1, 3, 4, 5 : enveloppes embryonnaires; 2 : couche épaisse de matériel; A à J : stades embryonnaires d'*Hemioniscus balani*; ex. em. : couche épithéliale de la zone extra-embryonnaire; microvillosités : aspects des microvillosités de la membrane plasmique apicale des blastomères, puis des cellules superficielles de l'embryon au cours de la sécrétion des différentes enveloppes embryonnaires; germ : bande germinative.

première exuviation subie par l'embryon constitue une nette démarcation entre les stades G et H. Sur coupes ultrafines, le stade H paraît alors exclusivement protégé par l'enveloppe embryonnaire 3 qui suit encore le contour de l'embryon, notamment au niveau du sillon dorsal dont la forme est légèrement plus évasée qu'au stade précédent.

Par la suite, l'embryon de stade I, sensiblement analogue au stade H par sa forme générale et par sa taille, présente cependant une complication progressive de la bande germinative. Sur coupes ultrafines, il semble protégé par deux enveloppes. L'une correspond à l'enveloppe embryonnaire 3, l'autre, plus interne et nouvellement sécrétée, est appelée enveloppe 4.

Les dernières étapes du développement embryonnaire sont regroupées, pour cette étude, en un seul stade J durant lequel l'embryon s'organise, augmente légèrement de taille, pour aboutir à une larve épicaridienne. Le stade J est protégé par les enveloppes embryonnaires 3 et 4 superposées ainsi que par le début de sécrétion d'un cinquième revêtement qui, sécrété par les cellules embryonnaires superficielles, est étroitement appliqué contre l'embryon. Il est à remarquer que la forme, tant des verrucosités dessinées par l'enveloppe 3 que du sillon dorsal, s'estompe rapidement lors du stade J. L'enveloppe 3 se déplisse en effet au maximum pour répondre à l'allongement que subit l'embryon à la fin de son développement.

Le rejet simultané des enveloppes 3 et 4, à l'éclosion, permet la libération de la larve et correspond à une deuxième exuviation qui sépare nettement la phase du développement embryonnaire de l'Épicaride de sa période larvaire.

Enfin, je dois signaler que les documents obtenus au cours de ce travail, ne m'ont pas permis d'élucider le devenir exact de la couche épithéliale extra-embryonnaire et des cellules vacuolisées internes chez les embryons postérieurs au stade I, et de déterminer avec certitude l'origine des cellules superficielles dorsales du stade J.

B. Sécrétion d'enveloppes embryonnaires et cycles de mue embryonnaires (Goudeau, 1976).

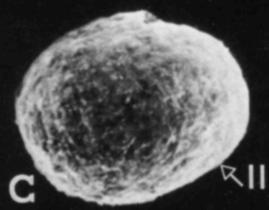
1. Sécrétion des enveloppes embryonnaires.

L'analyse de coupes ultrafines de différents stades embryonnaires d'*Hemioniscus balani* montre que l'ensemble des blastomères superficiels de l'embryon est responsable de la sécrétion des enveloppes embryonnaires 1, 3, 4 et 5. Lors de l'élaboration des enve-

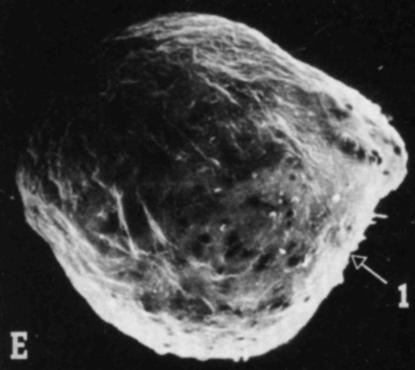
PLANCHE I.

Vue épiscopique, au même grandissement, d'un stade C, d'un début de stade E, d'un stade F et d'un stade H du développement embryonnaire d'*Hemioniscus balani* B; le profil de l'œuf fécondé est schématisé en pointillé. (× 250).

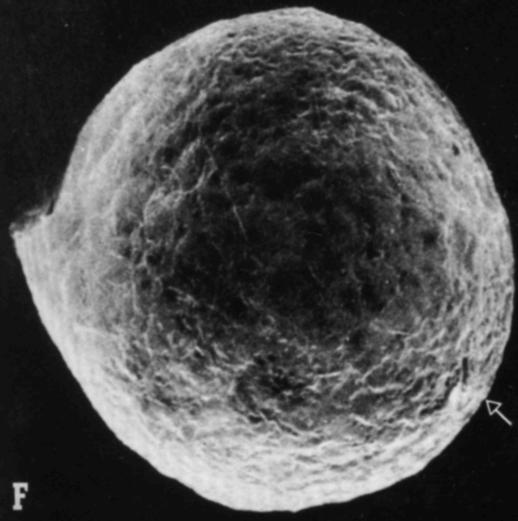
II : enveloppe II de l'œuf fécondé; 1, 3 : enveloppes embryonnaires 1 et 3; sd. : sillon dorsal.



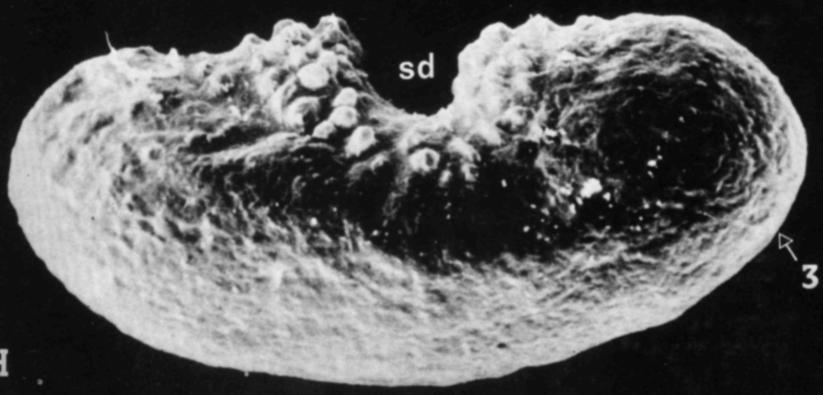
oeuf fécondé



E



F



H

loppes 1, 3, 4, l'examen ultrastructural des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire et des cellules superficielles de la bande germinative, révèle la présence de microvillosités dessinées par la membrane plasmique apicale ainsi que l'existence, au sein du cytoplasme, de quelques corps multivésiculaires et de vésicules de différents types (vésicules revêtues et vésicules à paroi lisse). Par ailleurs, au début de la formation du cinquième revêtement externe, les cellules superficielles du stade J présentent des modifications ultrastructurales analogues à celles observées lors de la sécrétion des enveloppes embryonnaires précédentes.

**a. Modifications de la membrane plasmique apicale
durant la formation des enveloppes embryonnaires (Fig. 3).**

Au début de la sécrétion de l'enveloppe 1, de très courtes microvillosités apparaissent au niveau de la membrane plasmique apicale des blastomères du stade embryonnaire B. Au cours du stade C, les microvillosités, groupées en bouquet, s'allongent tandis que l'enveloppe 1, appliquée contre leur pointe, s'éloigne progressivement de la surface de la blastula. Lors de la mise en place de la couche 2, durant les stades D et E, les microvillosités sont toujours irrégulièrement réparties. Dès l'apparition des premiers indices de sécrétion de l'enveloppe 3, la surface apicale des blastomères superficiels de la bande germinative et des cellules formant la couche épithéliale extra-embryonnaire dessine de nouveau, au début du stade F, des microvillosités relativement courtes et très régulièrement réparties. Au cours du stade G, ces microvillosités s'allongent et prennent l'aspect de tiges grêles, tandis que l'enveloppe 3 s'épaissit puis acquiert sa structure définitive. Elles atteignent ensuite au stade H leur taille maximale, dès le début de sécrétion de l'enveloppe 4 et subsistent ainsi durant tout le stade I suivant. Bien que les microvillosités soient très vraisemblablement impliquées dans le mécanisme d'élaboration de cette dernière enveloppe, il semble probable qu'elles participent également à un phénomène d'absorption de substances nutritives exogènes, nécessaires au développement de l'embryon. En effet, elles sont responsables d'un très grand accroissement de surface cellulaire apicale, représentant un facteur important dans les mécanismes de transit de substances qui sont envisagés dans le chapitre relatif à la nutrition embryonnaire. A la fin du stade I, bien qu'aucun cliché n'illustre cette phase du développement embryonnaire, il est possible que la membrane plasmique apicale reprenne un aspect lisse. Lorsque débute la sécrétion du cinquième revêtement externe, au stade J, la surface apicale des cellules superficielles de l'embryon montre de très petites microvillosités régulièrement réparties.

**b. Rôle des microvillosités de la membrane plasmique apicale
dans la sécrétion des enveloppes 1, 3, 4 et 5.**

De telles microvillosités sont donc toujours présentes à l'apex des cellules responsables de l'élaboration des enveloppes embryonnaires. J'ai observé, lors de la formation des enveloppes 1, 3, 4 et 5, une accumulation de matière dense et granuleuse, située à la pointe des microvillosités, dans le cytoplasme et à l'extérieur de la cellule. Ces substances représentent, sans ambiguïté, le matériel précurseur des enveloppes embryonnaires. Les premiers éléments constitutifs de l'enveloppe apparaissent sous forme de plaques convexes, coiffant chaque microvillosité et se forment vraisemblablement par densification du matériel granuleux. Ce mécanisme d'élaboration de l'enveloppe embryonnaire, chez *Hemioniscus balani*, serait analogue à celui qu'on observe lors de la formation de l'épicuticule de *Calpodes ethlius* (Locke, 1966; 1969) et de *Tenebrio molitor* (Delachambre, 1970; 1971), de la sécrétion de l'épi- et de l'endocuticule proctodéale de *Katoterpes flavicollis* (Noirot et Noirot-Timothee, 1971), de l'élaboration de la première cuticule larvaire chez *Drosophila melanogaster* (Hillman

et Lesnik, 1970), de la formation de la cuticule larvaire de certains Coléoptères Elatérédés (Zacharuk, 1972), de la sécrétion de cuticule par l'embryon de *Blabera craniifer* (Bullière, 1973) et de l'édification par l'embryon de *Carausius morosus* de cuticules embryonnaires (Louvét, 1974).

c. *Relations entre vésicules revêtues et corps multivésiculaires, lors de la sécrétion des enveloppes embryonnaires 1, 3 et 5.*

Les cellules assurant la sécrétion des enveloppes 1, 3 et 5 présentent, dans leur cytoplasme, de petites vésicules revêtues d'origine golgienne, se déplaçant vers la région apicale de la cellule, de grandes vésicules revêtues, souvent appliquées contre la membrane plasmique et des corps multivésiculaires. Ces derniers fusionnent parfois avec de petites vésicules revêtues. L'examen des clichés ainsi obtenus suggère qu'il pourrait y avoir successivement invagination de la membrane plasmique, incorporation de substances exogènes et formation de grosses vésicules revêtues qui se détacheraient de la membrane et gagneraient le cytoplasme apical. En l'absence de toute preuve tangible, il ne s'agit là, évidemment, que d'une interprétation conjecturale des résultats, fondée sur des données expérimentales fournies par Roth et Porter (1964) et Anderson (1969).

De plus, les deux types de vésicules revêtues et les corps multivésiculaires, pourraient prendre part à un cycle lytique qui s'inspire du schéma fonctionnel, proposé par Friend et Farquhar (1967) au sujet des cellules du *vas deferens* du rat et signalé dans le cas des cellules épidermiques sécrétant l'épicuticule protéique de *Calpodes ethlius* et la cuticule de *Tenebrio molitor* (Locke, 1969; Delachambre, 1971).

Bien que l'origine du matériel absorbé, au niveau de la membrane plasmique, ne puisse être définie avec précision, il est cependant possible d'envisager que les cellules impliquées dans l'élaboration des enveloppes embryonnaires aient la possibilité de réabsorber une partie du matériel qu'elles viennent de sécréter. Contrôlant ainsi étroitement la sécrétion de la substance constitutive de l'enveloppe, elles fonctionneraient comme les cellules épidermiques sécrétrices de la cuticule des Insectes (Locke, 1969; Delachambre, 1971).

d. *Rôle de l'appareil de Golgi dans la sécrétion des enveloppes embryonnaires 3 et 5.*

Des vésicules à contenu dense et à paroi lisse, issues de saccules golgiens et décelées dans le cytoplasme supra-nucléaire à la base des microvillosités, sont parfois observées au contact de la membrane plasmique apicale des cellules sécrétrices d'enveloppes embryonnaires. Si le matériel qu'elles contiennent participe vraisemblablement à l'élaboration des enveloppes embryonnaires, il se pourrait cependant qu'il représente non pas un constituant de base mais plutôt une substance permettant à l'enveloppe d'acquies sa structure définitive. J'ai retenu cette dernière hypothèse en tenant compte du fait que cette sécrétion golgienne paraît nettement plus abondante lorsque la construction de l'enveloppe 3 s'achève.

2. *Conclusions. Notion de cycle de mue embryonnaire.*

Seuls, l'existence et le rejet d'enveloppes embryonnaires ont été observés, jusqu'à présent, à l'égard d'embryons de Crustacés. Les auteurs emploient alors classiquement le terme de « mue embryonnaire » pour désigner le phénomène de rejet d'une enveloppe protectrice.

La mise en évidence, chez *Hemioniscus balani*, de cycles de

sécrétion successifs d'enveloppes embryonnaires assurés par l'embryon et d'exuviations, permet de garantir, pour la première fois chez un Crustacé, la présence de cycles de mue embryonnaires. Si l'existence de ces cycles est établie avec certitude, en revanche le déterminisme de leur déclenchement n'a pas encore été élucidé. L'apparition très précoce de la première enveloppe embryonnaire, décelée au stade blastula, permet de mettre en doute toute commande endocrinienne d'origine embryonnaire et suggère plutôt l'intervention d'une substance hormonale maternelle.

Des travaux parallèles, effectués sur des embryons d'Insectes, décrivent aussi des cycles de sécrétion de cuticules embryonnaires (Hillman et Lesnik, 1970; Bullière, 1973; Louvet, 1974). En conclusion à son travail relatif aux cuticules embryonnaires de *Carausius morosus* (1974), Louvet proscrit, à juste titre, les termes de « mue embryonnaire » et de « cycle d'intermue embryonnaire ». Il propose l'emploi de l'expression « cycle cuticulaire ». J'ai également rejeté, pour l'embryon d'*Hemioniscus balani*, le terme trop restrictif de « mue embryonnaire ». L'expression « cycle d'intermue » n'a pas été retenue car elle implique des limites représentées par les exuviations, qui sont difficiles à déterminer avec précision et qui, *a fortiori* dans le cas d'embryons, peuvent ne pas exister ou bien être reportées. Enfin, j'ai renoncé à l'emploi de l'expression « cycle cuticulaire » créée par Louvet. Ce terme, trop spécifique quant à la nature chimique des enveloppes embryonnaires d'*Hemioniscus balani*, impose de plus une connaissance très précise des limites de ces cycles de sécrétion. Or, s'il m'a été permis, en général, d'observer le début de sécrétion des enveloppes embryonnaires d'*Hemioniscus balani*, en revanche, compte tenu des résultats que je possède, il m'est encore impossible de déceler avec précision la fin de chacun de ces cycles de sécrétion. Dans l'expectative, j'ai donc choisi le terme de *cycle de mue embryonnaire*. Cette définition, à mon sens, implique, d'une part, l'aspect dynamique (*cycle*) du phénomène de sécrétion des enveloppes et, d'autre part, l'intervention du phénomène d'exuviation évoqué par le terme classique de *mue embryonnaire*.

Chez *Hemioniscus balani*, les enveloppes embryonnaires sécrétées successivement par les cellules superficielles embryonnaires, devraient théoriquement se succéder autour de l'embryon lui ménageant ainsi, compte tenu de l'augmentation importante de sa taille au cours du développement, des enceintes de capacité croissante. En réalité, seules deux exuviations successives ont été dénombrées. Elles permettent à l'embryon de rejeter, tout d'abord l'enveloppe embryonnaire 1 puis, à la fin de son développement, simultanément les enveloppes 3 et 4.

L'aptitude à se déplier que montrent les enveloppes embryonnaires 1 et 3, déjà observée au niveau des enveloppes I et II de l'œuf fécondé, représente un mécanisme adaptatif certain qui permet aussi bien ce retard d'exuviation que l'énorme croissance embryonnaire.

C. La nutrition embryonnaire.

1. Évolution qualitative et quantitative des substances de réserve de l'embryon au cours de son développement. Mise en évidence de la nature et du moment d'apparition d'éléments nutritifs exogènes (Fig. 3).

L'analyse ultrastructurale met en évidence une quantité non négligeable de substances de réserve acquises initialement par l'ovocyte dans l'ovaire maternel. Ces réserves, essentiellement composées de nombreuses gouttelettes lipidiques, éparses dans le cytoplasme, et de glycogène dont les particules α forment de grandes plages, comportent aussi quelques globules vitellins de deux types.

Les stades A et B, qui ne subissent pas de croissance notable, conservent en grande partie les réserves de l'œuf fécondé que j'ai appelées *réserves initiales ovocytaires*. Si la nature et la structure de ces réserves restent identiques à celles de l'œuf fécondé, au contraire, leur répartition au sein des blastomères, semble caractéristique des stades A et B. Le blastomère, comprenant dans sa partie basale l'essentiel des réserves en glycogène α et, dans sa région apicale, l'ensemble des inclusions lipidiques présente, à ces stades, une polarité très marquée.

Par la suite, au cours des stades C, D et E, l'amenuisement très net des réserves, laisse présumer que l'embryon vit toujours aux dépens des réserves initiales ovocytaires qui ne sont pas renouvelées. Cette utilisation intensive des réserves est corrélative des deux phases de croissance très importantes, survenant entre les stades B et C, puis les stades D et E.

L'examen de coupes ultrafines et de coupes effectuées au cryostat révèle que les réserves initiales ovocytaires sont pratiquement épuisées au stade embryonnaire F.

D'une manière très caractéristique, à partir du stade G, les cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire et les cellules vacuolisées internes présentent de nouveau des substances de réserve composées exclusivement d'inclusions lipidiques de taille relativement importante souvent coalescentes et de glycogène. Dès ce stade, un contraste semble s'établir entre la bande germinative et la couche épithéliale extra-embryonnaire qui accumule la majeure partie des réserves de l'embryon.

Ne correspondant plus aux réserves initiales ovocytaires, ces substances de réserve ne comportent, en conséquence, jamais de vitellus protéique. Dans le cadre de ce travail relatif au développement embryonnaire d'*Hemioniscus balani*, elles sont appelées *réserves embryonnaires secondaires* et jouent désormais dans le métabolisme énergétique de l'embryon le rôle précédemment dévolu aux réserves initiales ovocytaires.

Au cours des stades H et I, l'embryon accumule encore des réserves embryonnaires secondaires qui sont essentiellement localisées au niveau des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire et des cellules vacuolisées internes. Par ce caractère, ces der-

nières cellules diffèrent remarquablement des blastomères de la bande germinative, pratiquement dépourvus de réserves.

L'accumulation de réserves embryonnaires secondaires se poursuit jusqu'au stade J, malgré probablement d'importantes dépenses à la fois énergétiques et de synthèse nécessaires au développement et à l'allongement de la bande germinative.

La future larve épicaridienne, en fin de stade J, comporte toujours d'importantes réserves embryonnaires secondaires qui lui permettent de subsister après l'éclosion, durant sa vie planctonique (Anderson, 1975).

2. Origine des substances de réserve embryonnaires.

a. Milieu dans lequel se développent les embryons.

Les embryons, placés dans la poche incubatrice interne, sont baignés d'un liquide visqueux et subissent un brassage continué dû aux contractions rythmiques de la partie postérieure du corps de la femelle.

Chez *Hemioniscus balani*, l'épithélium de la poche incubatrice, observé sur des coupes histologiques relatives à toutes les phases de la gestation et sur coupes ultrafines d'une femelle comportant des embryons de stade D, ne présente pas de cellules de type sécréteur. Cependant, le nombre restreint de données cytologiques obtenues ne permet pas, à l'heure actuelle, de conclure définitivement à l'absence de structures sécrétrices au niveau de cet épithélium.

En ce qui concerne le liquide de la poche incubatrice, des déterminations biochimiques montrent qu'il comporte essentiellement des constituants lipidiques et, en faible proportion, des protéines et du glucose.

b. Provenance des substances de réserve.

Réserves initiales ovocytaires.

Si l'on admet que la femelle d'*Hemioniscus balani* se nourrit aux dépens de l'ovaire d'*Elminius modestus*, les précurseurs de toutes substances de réserve de l'embryon et, notamment, les réserves initiales ovocytaires, sont issus du métabolisme essentiellement lipidique de la femelle du parasite et proviennent, à l'origine, du catabolisme des substances ovariennes du Balane.

Réserves embryonnaires secondaires.

Les substances décelées dans le liquide de la poche incubatrice, dernière étape de la chaîne métabolique existant depuis l'ovaire du Balane jusqu'à l'embryon d'*Hemioniscus balani*, représentent les précurseurs de ce nouveau type de réserves.

Les réserves embryonnaires secondaires lipidiques dérivent très certainement, en majeure partie, des lipides du liquide de la poche incubatrice, issus eux-mêmes du métabolisme essentiellement lipidique de la femelle du parasite. Elles peuvent cependant être élaborées

rées à partir de composés glucidiques existant également dans ce milieu.

Les réserves de glycogène de l'embryon sont susceptibles d'être synthétisées à partir, soit de chaînes courtes de carbone provenant du catabolisme des réserves lipidiques, soit de glucose présent dans le liquide de la poche incubatrice.

En conclusion, le développement embryonnaire d'*Hemioniscus balani* se scinde, sur le plan énergétique, en deux phases différentes se recouvrant certainement en partie. Dans la première phase qui comprend les premiers stades embryonnaires jusqu'à E environ, l'embryon vit aux dépens de réserves vitellines que j'ai appelées *réserves initiales ovocytaires*. Au cours de la deuxième phase qui rassemble, à partir de F ou G, les dernières étapes du développement, l'embryon utilise des substances nutritives exogènes, probablement constamment renouvelées, qu'il métabolise ou accumule sous forme de *réserves embryonnaires secondaires*.

3. Pénétration des substances nutritives exogènes.

a. Les lipides.

Au cours de la deuxième phase du développement embryonnaire, la localisation précise des réserves embryonnaires secondaires, situées en majeure partie dans les cellules de la couche épithéliale de l'aire extra-embryonnaire et dans les cellules vacuolisées internes, implique une pénétration des substances nutritives exogènes, limitée également à la couche épithéliale de l'aire extra-embryonnaire.

Le mécanisme d'absorption des lipides de la poche incubatrice, au niveau des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire n'a pu, en l'absence de toute preuve expérimentale, être strictement défini. J'ai donc proposé un schéma hypothétique qui, s'inspirant directement du modèle établi pour les cellules de l'épithélium intestinal de Mammifère (Hofmann et Borgström, 1964), tente d'expliquer, dans le cas particulier de l'embryon d'*Hemioniscus balani*, ce mécanisme d'absorption des lipides.

Les lipides complexes, décelés dans le liquide de la poche incubatrice, pourraient être scindés en molécules plus simples avant de pénétrer dans les cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire. Hydrolysés sous l'action de lipases dans le liquide de la poche incubatrice, ils seraient convertis, notamment en ce qui concerne les triglycérides, en acides gras et en monoglycérides. Ces derniers seraient absorbés par passage passif transmembranaire, sous forme moléculaire ou micellaire.

L'augmentation de surface de contact, favorisant cette diffusion, est réalisée par les microvillosités et les saillies, les invaginations et, à une toute autre échelle, les protubérances dessinées par la membrane plasmique apicale (Fig. 3).

Par ailleurs, le problème de la perméabilité des enveloppes embryonnaires 1, 3 et 4 aux substances nutritives qui pénètrent dans l'embryon, n'a pas encore été étudié.

b. Les protéines.

Aux stades embryonnaires F, G, H et I les images d'invaginations de la membrane plasmique apicale et des vacuoles qui en dérivent (Fig. 3), rappellent les figures particulières observées au niveau des cellules intestinales absorbantes du jéjunum et de l'iléon du rat nouveau-né. Ces images correspondent à une absorption par pinocytose de grosses molécules de protéines ou de substances colloïdales (Clark, 1959). Elles permettent d'expliquer le mécanisme par lequel certains Mammifères nouveau-nés, dont le plasma est dépourvu de globulines immunitaires, acquièrent les globulines anticorps contenues dans le colostrum sécrété par les glandes mammaires maternelles. Dans le cas de l'embryon d'*Hemioniscus balani*, on peut penser que, d'une manière analogue, les protéines, relativement abondantes dans le liquide de la poche incubatrice, sont absorbées par un phénomène de macropinocytose dont témoignent les invaginations et les vacuoles décelées à l'apex des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire et des cellules superficielles de la bande germinative, bien que peu de structures de type lysosomal, classiquement associées à ce phénomène (de Duve et Wattiaux, 1966; de Duve, 1974), aient été observées sur le matériel étudié.

Le synchronisme de l'apparition des invaginations de la membrane plasmique apicale et de l'expansion remarquable du réticulum endoplasmique granulaire dans les cellules superficielles des stades F et G (Fig. 3) corrobore l'existence des phénomènes d'absorption, de remaniement et de synthèse des protéines impliqués dans l'importante phase d'élaboration tissulaire aboutissant au stade H et, par ailleurs, certainement liés à la sécrétion de l'enveloppe embryonnaire 3.

4. Synthèse des lipides de réserve.

Les résultats d'expériences utilisant l'incorporation, par des adipocytes, de glucose C 14 et d'albumine, révèlent que les mitochondries et le réticulum endoplasmique granulaire sont concernés par la synthèse des lipides (dans revue de Slavin, 1972).

Dans les cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire, la localisation particulière des mitochondries (Fig. 3), régulièrement disposées sous la membrane plasmique apicale, suggère, sans pour cela représenter une preuve tangible, un rôle effectif de ces organites dans la synthèse des lipides de réserve.

Le transfert de ces glycérides nouvellement formés, depuis le site de synthèse jusqu'à l'inclusion lipidique préexistante au sein de la cellule de réserve, s'effectuerait grâce au mouvement constant des organites cellulaires au niveau desquels a lieu la synthèse des glycérides (dans revue de Slavin, 1972). La présence de saccules, étroitement accolés aux inclusions lipidiques, dans les cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire d'*Hemioniscus balani*, constituerait un indice en faveur de cette théorie.

L'union de ces différents éléments lipidiques s'effectuerait par

simple coalescence, comme semblent le prouver de nombreuses images observées au niveau des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire.

5. Utilisation des réserves embryonnaires secondaires.

Les inclusions lipidiques, vraisemblablement constituées essentiellement de triglycérides, pourraient être catabolisées, au niveau des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire sous forme, soit de chaînes aliphatiques très courtes, soit d'acides gras libres et de glycérol.

Des amas de vésicules à paroi lisse, localisés sous la membrane plasmique apicale et, très souvent, contre la membrane plasmique latérale des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire, seraient peut-être, selon une hypothèse formulée dans le cas des adipocytes, responsables du transport des substances issues de l'hydrolyse des inclusions lipidiques (Williamson, 1964; Williamson et Lacy, 1965; LaPointe et Rodriguez, 1974).

Par ailleurs, la position de certains dictyosomes du complexe de Golgi, appliqués sur des inclusions lipidiques (Fig. 3), dans les cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire et, très fréquemment, dans les cellules superficielles dorsales du stade J, laisse supposer une participation de ces organites à l'élaboration de lipoprotéines, notamment à partir d'acides gras libérés par hydrolyse des lipides de réserve. Le rôle dévolu à ces dictyosomes, envisagé d'ailleurs déjà dans le cas des cellules hépatiques du rat (Stein et Stein, 1967) et de la souris (Trotter, 1967), reste hypothétique.

6. Rôles joués par les cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire et par les cellules vacuolisées internes.

Les cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire participent, comme toutes les cellules superficielles embryonnaires, à la sécrétion des différentes enveloppes protectrices de l'embryon. De plus, présentant des caractères anatomiques communs avec les adipocytes de la graisse brune et de la graisse blanche des Mammifères et avec les cellules du corps gras des Insectes, elles jouent incontestablement le rôle de cellules de réserve. Enfin, cette couche épithéliale extra-embryonnaire dont la fonction est prépondérante dans les phénomènes d'absorption de nutriments exogènes, correspondrait à un organe trophique, par analogie fonctionnelle avec des structures embryonnaires spécialisées, interprétées comme telles par Hagan chez certains Insectes vivipares (dans revue de Hagan, 1951) et, plus récemment, par Ivanova-Kazas (1965) chez *Miastor* sp. et *Heteropeza pygmaea* (Cécidomyidés vivipares). Des structures ayant une fonction analogue sont décrites également chez des embryons d'Insectes parasites ou parasites et vivipares. Ainsi, les embryons d'Hyménoptères parasites se développant au sein de l'œuf ou du corps d'autres Insectes, présentent aussi des structures

embryonnaires trophiques « trophamnion » (dans revue de Ivanova-Kazas, 1972). Enfin, les embryons de Strepsitères, Insectes parasites, vivipares néoténiques, possèdent un « système vitellin » qui fonctionne à l'égal d'un trophamnion, en absorbant les substances provenant de l'hémocoèle maternel (dans revue de Ivanova-Kazas, 1972). Ainsi, dans tous ces exemples comme chez *Hemioniscus balani*, les embryons, soumis à des conditions biologiques comparables, possèdent des structures spécialisées qui, bien que d'origine souvent différente, présentent néanmoins des analogies fonctionnelles certaines.

Les cellules vacuolisées internes qui recèlent toujours, dans leur cytoplasme, du glycogène et des inclusions lipidiques jouent également, selon toute vraisemblance, le rôle de cellules de réserve. Il se peut qu'elles accumulent des substances de réserves dont les précurseurs ont été préalablement absorbés par l'organe trophique que représente la couche épithéliale extra-embryonnaire. Leur unique vacuole, de taille considérable, probablement chargée d'éléments nutritifs non figurés provenant des réserves cytoplasmiques de la cellule, représenterait alors la dernière étape du transit des métabolites avant leur utilisation par les cellules de la bande germinative. Par ailleurs, placées au sein de la cavité embryonnaire, durant les stades F, G, H et I, elles pourraient procurer à l'ensemble de l'embryon une certaine rigidité normalement assurée par la masse du vitellus dans les développements embryonnaires classiques d'Isopodes.

7. Conclusions.

L'étude du développement embryonnaire d'*Hemioniscus balani* met en évidence une nutrition de l'embryon à l'aide de substances exogènes provenant des aliments ingérés par la femelle en gestation.

A plus d'un égard, le cas d'*Hemioniscus balani* peut être rapproché de celui de *Diploptera punctata*, Insecte Blabéridé qui, présentant aussi un phénomène de nutrition embryonnaire, possède des spécialisations telles qu'une poche incubatrice et un liquide nutritif dispensé aux embryons. De plus, il est prouvé dans les deux cas que la composition des nutriments exogènes dépend étroitement du régime alimentaire de la femelle en gestation.

Pour atteindre un résultat physiologique analogue, ces deux espèces vivipares utilisent cependant des solutions fonctionnelles parfois différentes. En effet, si certaines cellules constituant la paroi de la poche incubatrice sont responsables de l'élaboration du liquide nutritif chez *Diploptera punctata* (Stay et Coop, 1974), en revanche, cet épithélium de revêtement ne semble pas impliqué directement dans cette fonction chez *Hemioniscus balani*. Par ailleurs, chez *Hemioniscus balani*, le liquide de la poche incubatrice qui comprend une forte proportion de composés lipidiques, diffère par cette caractéristique des nutriments liquides exogènes de *Diploptera punctata* constitués en majeure partie de protéines. Enfin, les modalités d'acquisition par l'embryon des substances nutritives exogènes, sont

dissemblables dans les deux exemples envisagés. Si l'embryon d'*Hemioniscus balani* met en jeu la couche épithéliale extra-embryonnaire pour absorber les nutriments, au contraire, l'embryon de *Diploptera punctata*, après le stade de fermeture dorsale, ingère directement par la bouche les substances nutritives exogènes sécrétées par des cellules spécialisées du revêtement de la poche incubatrice (Stay et Coop, 1973; 1974). En ce qui concerne les stades embryonnaires antérieurs à l'étape de la fermeture dorsale chez *Diploptera punctata*, le problème ne semble pas encore élucidé.

Ainsi, le phénomène de nutrition embryonnaire mis en évidence chez *Hemioniscus balani* et *Diploptera punctata* montre, malgré certaines solutions fonctionnelles différentes, des caractéristiques fondamentales convergentes chez ces deux espèces vivipares.

En conclusion, la nutrition embryonnaire d'*Hemioniscus balani* fait intervenir des formations particulières, aussi bien d'appartenance embryonnaire (comme la couche épithéliale extra-embryonnaire considérée comme un organe trophique) que d'origine maternelle telle que la poche incubatrice interne totalement close et pleine du liquide nutritif.

III. MUE D'INVERSION SEXUELLE ET MUES DE LA FEMELLE. CROISSANCE DE LA FEMELLE D'*HEMIONISCUS BALANI*.

Si le stade mâle d'*Hemioniscus balani* possède une segmentation normale d'isopode, la femelle, en revanche, est constituée de deux régions qui offrent une disparité remarquable (planche II, 1 et 3). Dès le début de la phase femelle, l'animal présente en effet, une partie antérieure semblable à la région antérieure correspondante du mâle tandis que le reste du corps, perdant toute trace de segmentation et d'appendices, prend l'aspect d'un sac lobé. La dissemblance entre régions antérieure et postérieure du corps s'accroît au cours de la vie de la femelle. Cette dernière montre ainsi une hypertrophie progressive de sa région postérieure tandis que sa région antérieure demeure inchangée.

Etant donné que le phénomène d'exuviation s'effectue, chez les isopodes, classiquement en deux temps (la mue de la région postérieure du corps précédant celle de la région antérieure d'un laps de temps variable selon les espèces), il semble logique de supposer que, dans le cas d'*Hemioniscus balani*, seule la mue de la région postérieure se manifeste. L'absence de mue de la région antérieure permettrait ainsi le maintien de l'animal sur les tissus de l'hôte et, par conséquent, une prise alimentaire continue indispensable au phénomène de nutrition embryonnaire.

Dans le but de confirmer cette hypothèse, j'ai analysé le processus grâce auquel l'animal acquiert, lors de l'inversion sexuelle, les caractéristiques morphologiques de la femelle. J'ai ainsi établi l'existence d'une seule mue d'inversion sexuelle se manifestant exclusivement dans la région postérieure du corps de l'épicaride.

Une telle spécialisation du phénomène de mue implique la présence d'un dispositif anatomique particulier, mécanisme adaptatif hautement élaboré, que j'ai mis en évidence et dont j'ai analysé l'agencement.

J'ai également décelé que c'est par mues successives de sa région postérieure que la femelle poursuit sa croissance extraordinaire. Ces « demi-mues », dont le nombre est limité au cours de la vie de la femelle, s'effectuent toujours grâce à la présence du dispositif anatomique

particulier mis en place dès l'inversion sexuelle. S'échelonnant au cours de la phase femelle, les exuviations successives de la région postérieure du corps délimitent des stades que j'ai définis aussi bien morphologiquement que du point de vue de la biologie de la reproduction.

A. Transformation morphologique du mâle en femelle lors de la mue d'inversion sexuelle.

1. Le mâle cryptoniscien (Planche II, 1 et 2) (Goudeau, 1970).

Le mâle d'*Hemioniscus balani* est un Isopode de très petite taille. Le corps allongé, fusiforme, légèrement arqué dorsalement, mesure de 1,0 à 1,2 mm de long, depuis le bord frontal jusqu'à l'extrémité postérieure de l'abdomen. Le premier somite thoracique fondamental est soudé à la tête, ce qui réduit à sept le nombre de segments thoraciques libres.

La capsule céphalique porte une paire d'antennules, une paire d'antennes et un ensemble de pièces squelettiques formant le cône buccal. Le mode d'articulation très original des antennules à la capsule céphalique confère une totale autonomie de mouvement aux deux premiers articles de l'appendice (Goudeau, 1972 c).

De section semi-circulaire, chaque segment thoracique libre est bordé latéralement d'une plaque coxale dentée et possède une paire de péréiopodes.

L'abdomen est constitué de cinq somites distincts porteurs de pléopodes et d'un pléotelson résultant de la soudure du sixième segment abdominal muni d'une paire d'uropodes, au telson.

2. Préparation à la mue d'inversion sexuelle : mise en évidence des modifications éthologiques, morphologiques et anatomiques de l'animal (Goudeau, 1967; 1972 b).

Lors de la phase préparatoire à la mue d'inversion sexuelle, l'animal perd toute motilité (Caullery et Mesnil, 1901) et, fixé désormais dans la cavité incubatrice du Cirripède qui l'héberge, se nourrit activement. Ce comportement diffère de celui que l'on observe classiquement chez d'autres Crustacés qui arrêtent toute prise alimentaire durant la période, de durée variable selon les espèces, qui précède l'exuviation (Drach, 1939).

L'Épicaride présente alors progressivement, au niveau des 5^e, 6^e et 7^e somites thoraciques libres, un renflement ventral réalisé par une distension des membranes intersegmentaires reliant entre eux les sternites de cette région. Par la suite, les membranes intersegmentaires dorsales, normalement repliées sous les tergites de cette même partie du corps, se tendent à leur tour (Planche III, 1 et 2). A ce stade, l'animal a perdu toute faculté de nager et ses trois dernières paires de péréiopodes, ainsi que tous ses pléopodes, paraissent totalement inertes. La pression interne responsable de cette tension des membranes intersegmentaires, provoquée par l'augmentation du volume des caecums digestifs, pourrait être également due à l'absorption d'eau au niveau du tégument du parasite, comme cela a été démontré dans le cas de *Maia squinado* H. (Dandrifosse, 1973).

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.

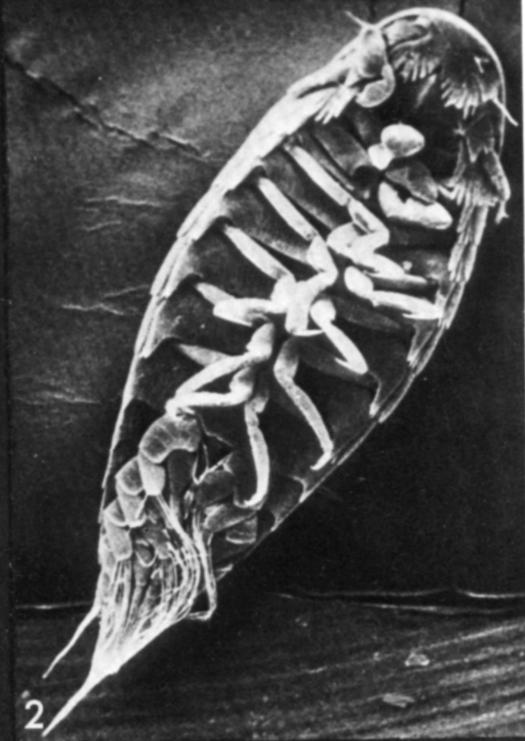
En avant du cinquième segment thoracique libre se détache, exclusivement sur la face dorsale de l'animal, un demi-anneau squelettique, qui représente les 3/5^e de la région postérieure du quatrième tergite thoracique libre (Planche IV, 1). Ainsi, la limite antérieure de la mue subie par *Hemioniscus 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.

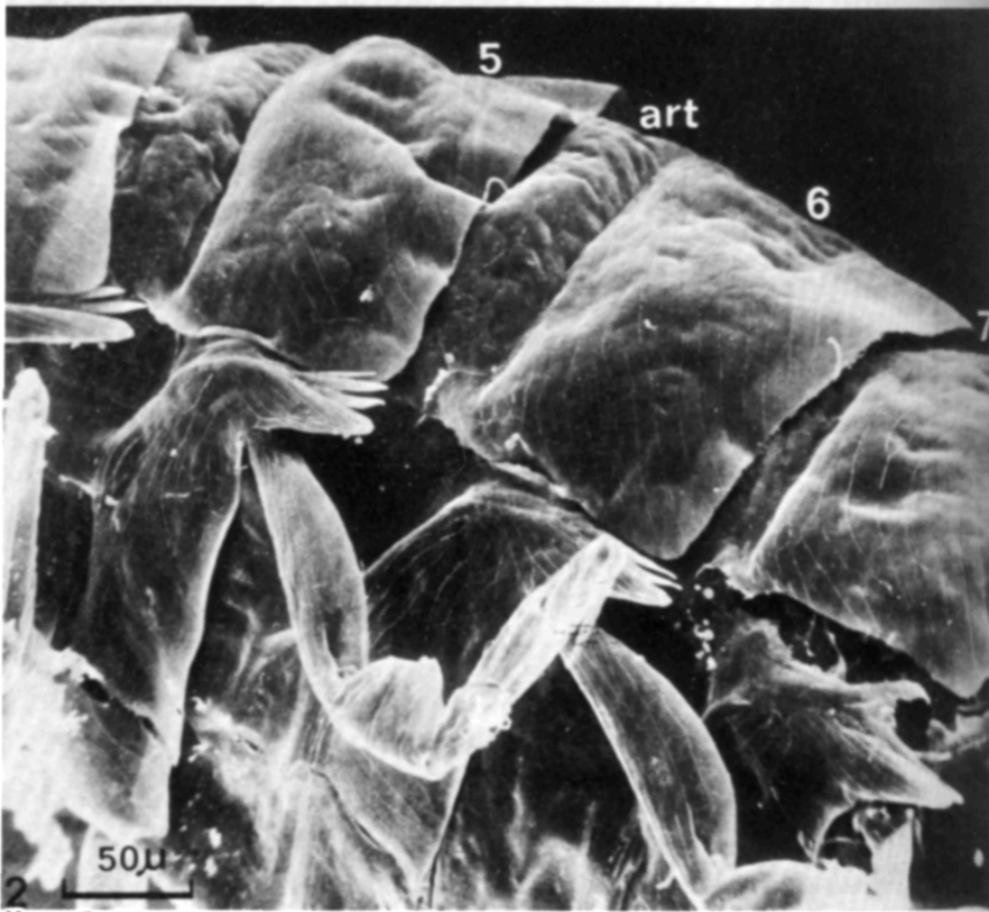
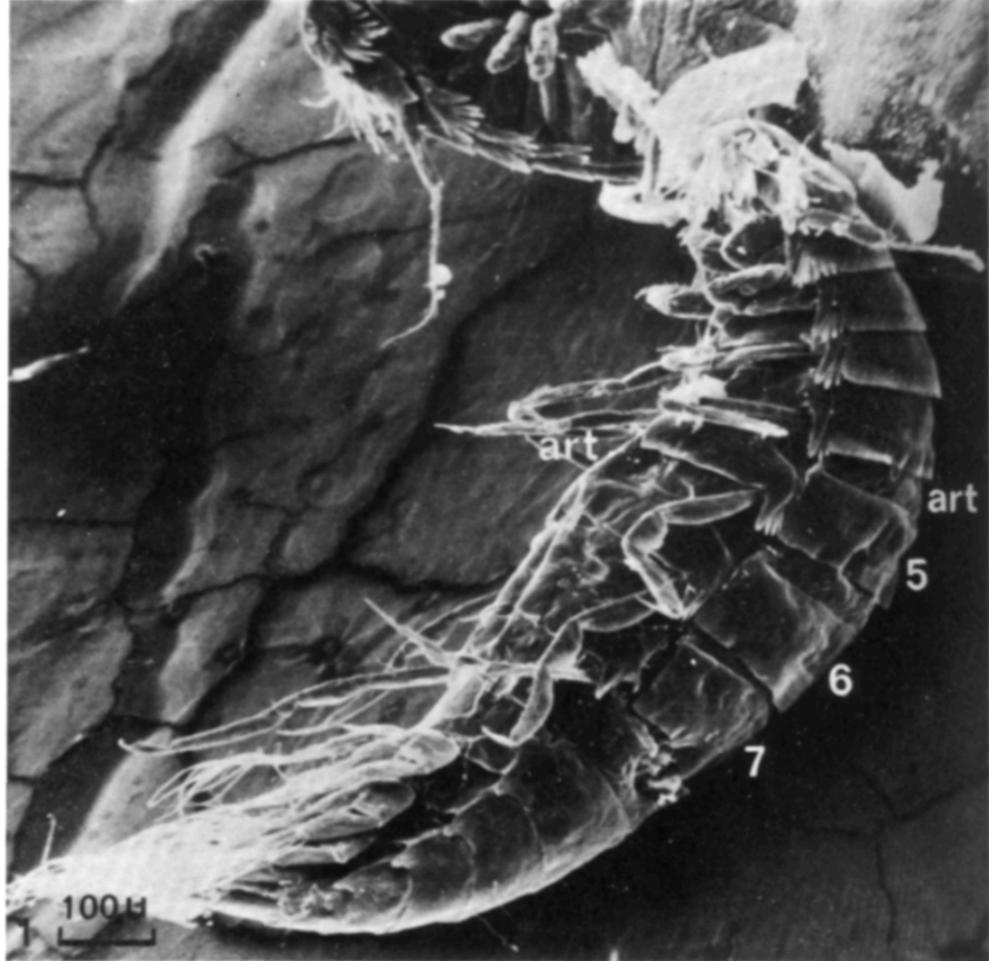
L'exuviation s'achève lorsque l'animal se dégage passivement du fourreau constitué par l'ancienne cuticule de l'abdomen du mâle. Les individus, ayant ainsi déjà subi cette mue postérieure, ne présenteront jamais, dans leur région antérieure, les indices de

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).





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-

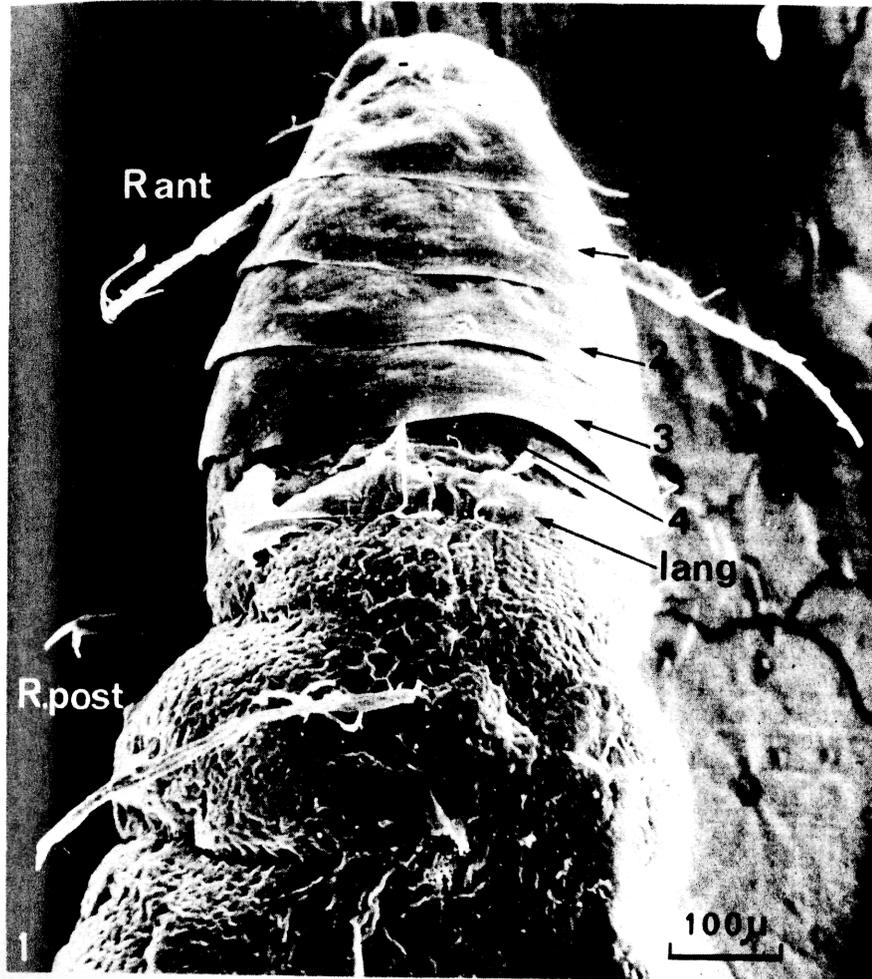
PLANCHE IV.

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.

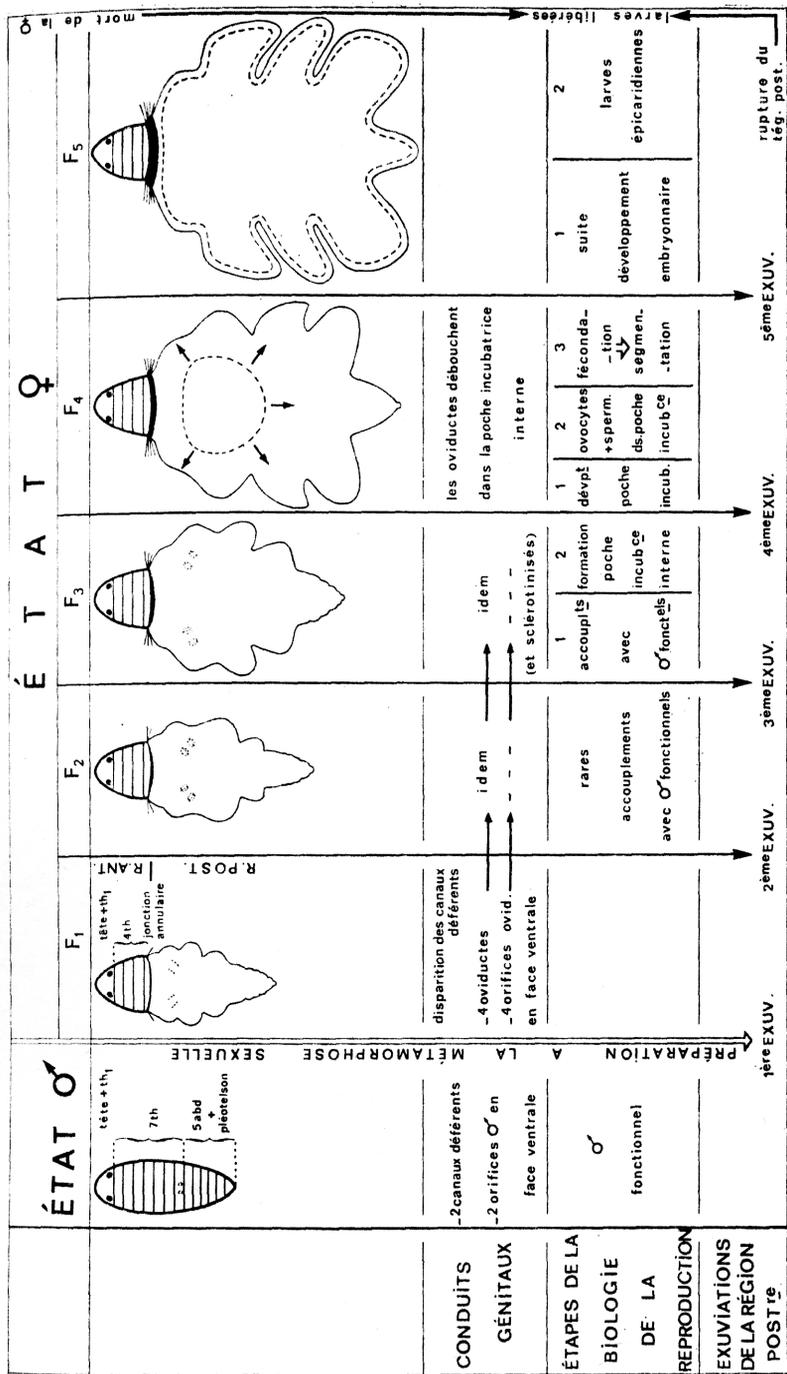


FIG. 4.

Tableau synoptique de l'état mâle et de l'état femelle.

- L'animal est toujours schématisé en vue dorsale. Les orifices génitaux, situés en face ventrale, sont indiqués en pointillés. Les appendices ne sont pas représentés.
- Les dimensions relatives des régions antérieure et postérieure de la femelle ne sont pas respectées.

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 emplie 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-

naire de cette espèce vivipare, étroitement liée au mode alimentaire de la femelle en gestation, dépend alors indirectement du type de vie ectoparasitaire présenté par l'Épicaride.

L'aptitude à se déplier que manifestent les enveloppes protectrices de l'embryon, phénomène qui se surajoute aux effets des cycles de mue embryonnaires, est corrélative des phases de croissance embryonnaire décelées chez *Hemioniscus balani* et représente indéniablement un mécanisme adaptatif.

L'analyse du rôle des adaptations qui viennent d'être énumérées révèle l'existence de dépendances certaines entre divers aspects de la biologie de l'Épicaride.

Ainsi, chez *Hemioniscus balani*, la croissance embryonnaire qui dépend étroitement de la nutrition embryonnaire, elle-même liée au mode d'alimentation de la femelle en gestation, suppose également de grandes possibilités d'extension de la part des enveloppes embryonnaires.

Les modalités particulières de la mue d'inversion sexuelle et des mues de la femelle s'accompagnent de modifications adaptatives élaborées qui, tout en permettant le renouvellement de la cuticule postérieure, assurent par l'absence de mue de la région antérieure le maintien du parasite sur le tégument de l'hôte, favorisant ainsi une prise alimentaire continue nécessaire à l'accomplissement de la nutrition embryonnaire.

Par ailleurs, répondant ainsi au double impératif de la permanence de la cuticule de sa région antérieure et de la mue de sa région postérieure, la femelle d'*Hemioniscus balani* présente une solution originale qui lui permet d'accroître exclusivement la partie postérieure de son corps. L'énorme croissance de cette région de la femelle est très certainement liée à l'existence d'une poche incubatrice interne, dont l'importante capacité est manifestement adaptée à la croissance embryonnaire remarquable de cet Épicaride.

Enfin, les nouvelles caractéristiques structurales de la cuticule postérieure, acquises par la femelle dès l'inversion sexuelle, représentent un ensemble de modifications adaptatives favorisant la réalisation de contractions rythmiques qui animent la région postérieure du corps, durant la gestation. Ces mouvements constants provoquent un brassage continu des embryons et du liquide qui les baigne au sein de la poche incubatrice facilitant, d'une part, le phénomène de respiration embryonnaire et, d'autre part, la pénétration des substances nutritives exogènes au niveau des cellules de la couche épithéliale extra-embryonnaire.

Ainsi, les modifications structurales du tégument comme les modifications adaptatives affectant les modalités de la mue, représentent autant de solutions originales apportées par l'Épicaride aux problèmes particuliers de la nutrition et de la croissance, aussi bien de la femelle en gestation que des embryons.

Je remercie Mlle Meurgues, Mmes Dorme, Guillaumin et Touret pour leur aide efficace (lyophilisation du matériel; réalisation des dessins, des clichés et des tirages nécessaires à l'illustration de ce mémoire).

Zusammenfassung

Verschiedene Aspekte der Biologie von *Hemioniscus balani* (Ernährung des weibchens, morphologische Abwandlungen während der Geschlechtsumkehr, Wachstum des Weibchens, Ernährung und Wachstum des Embryos) sind eng mit der besonderen Lebensform, die der Parasit während der gesamten weiblichen Phase annimmt, verbunden. Sie bringen beachtliche Anpassungsmodifikationen mit sich.

1. Das Weibchen entnimmt mit Hilfe eines zum Durchbohren und Saugen geeigneten buccalen Apparates Nährsubstanzen aus der Ovarregion des Balaniden, in dem es parasitiert. Ein Paar von mandibulären Stiletten ermöglicht die Durchbohrung des Wirtsgewebes. Durch eine oesophageale Saugpumpe werden die Nährsubstanzen angesaugt.

2. Das beträchtliche Anwachsen des Embryonalvolumens setzt bei der Entwicklung des Embryos ein besonderes Anpassungsvermögen der Hüllen des befruchteten Eies sowie der Embryonalhüllen voraus. Elektronenmikroskopische Schnitte weisen beim befruchteten Ei zwei Hüllen (I und II) nach. Sie zeigen außerdem das Vorhandensein von vier Hüllen auf, welche nacheinander von sämtlichen an der Keimoberfläche liegenden embryonalen Zellen abgesondert werden (1, 3, 4 und 5). Eine dicke, fein granulierende Schicht schiebt sich zwischen die Hüllen 1 und 3. Bisher sind die Existenz sowie das Abstoßen der embryonalen Hüllen bei verschiedenen Crustaceen nur im Hinblick auf den Embryo beobachtet worden. Der Nachweis von aufeinander folgenden Absonderungszyklen der embryonalen Hüllen sowie von echten Häutungen erlaubt die Feststellung, daß bei *Hemioniscus balani* embryonale Häutungsperioden existieren. Die den Hüllen des befruchteten Eies und des Embryos zukommende Fähigkeit, sich zu glätten, entspricht den verschiedenen embryonalen Wachstumsphasen dieses Epicariden. Dieses Phänomen stellt einen zuverlässigen Anpassungsmechanismus dar, wobei dessen Auswirkungen diejenigen der embryonalen Häutungszyklen ergänzen.

Im Laufe der Entwicklung des Embryos kann der Aufbau der Epicariden-Stufe nicht ausschließlich auf Kosten der dazu unzureichenden Dotterreserven des befruchteten Eies erfolgen. Die embryonale Entwicklung verläuft in einer inneren Bruttasche. Diese ist völlig abgeschlossen und enthält eine Flüssigkeit, in der sich lipide Bestandteile und in geringen Anteilen auch Proteine und Glucose befinden. Durch eine Untersuchung von Ultradünn-Schnitten wird das Inventar der Reservesubstanzen des befruchteten Eies und der verschiedenen embryonalen Stadien aufgenommen. Die embryonale Entwicklung wird, energetisch gesehen, in zwei sich zum Teil sicher überschneidende Phasen geteilt. Während der Initialphase, zu welcher die ersten embryonalen Stadien gehören, lebt der Embryo nach «klassischer Art» auf Kosten der Dotterreserven — der «initialen Oocytenreserven» — die sich nach und nach verringern. Während der zweiten Phase, welche die letzten Stadien der embryonalen Entwicklung umfaßt, benützt der Embryo von außen kommende exogene Nährsubstanzen, welche er verdaut oder zu «sekundären embryonalen Reserven» anhäuft. Die Ultrastrukturanalyse zeigt die wichtige Funktion, welche die epitheliale außerembryonale Zellsschicht bei den Aufnahmevorgängen von von außen kommenden Substanzen hat. Letztere ist infolgedessen als ein trophisches Organ anzusehen.

3. Anlässlich der sexuellen Umwandlung erhält das Tier durch eine besondere Häutung die morphologischen Charakteristika des Weibchens. Dieser Häutung der sexuellen Umwandlung unterliegt nur der hinter dem vierten freien Brustsomiten liegende Körperabschnitt. Der vordere Teil weist dagegen keine morphologischen oder histologischen Anzeichen von Häutung auf. Nach der zur sexuellen Inversion führenden Häutung entspricht der Vorderteil des Weibchens fast genau dem entsprechenden männlichen Körperabschnitt, während der hintere Teil seines beträchtlich veränderten Körpers jegliche Spuren von Segmentierung bzw. Körperanhängen verloren hat. Durch weitere, gleichartig verlaufende Häutungen setzt der hintere Teil des Weibchens sein Wachstum fort und hypertrophiert, während der vordere, nicht mehr gehäutete Teil unverändert bleibt. Anlässlich der sexuellen Umwandlung entstehen zwei ringförmige Verbindungs-Systeme von cuticulären Strukturen. Diese zwischen den zwei Körperabschnitten bzw. in der perianalen Region liegenden Anpassungsmechanismen ermöglichen die sukzessiven Häutungen des hinteren Körperteiles und den Verzicht auf jegliche Häutungsphänomene sowohl im Vorderkörper als auch im verkümmerten Proctodaemum.

Summary

The diverse aspects of the biology of *Hemioniscus balani* B. that are closely related to the singular life style adopted by the parasite throughout the female phase (female nourishment, morphological transformation at the time of sexual inversion, female growth, embryonic nutrition and growth) are accompanied by noteworthy adaptations.

1. The female draws up nutritive substances from the ovarian region of the barnacle sheltering her, by means of a buccal apparatus designed to perforate and to suck. Analysis of the digestive caeca of the female in gestation indicates that, at this stage, the metabolism of the parasite is mostly dependent on lipids. A pair of mandibular stylets perforate into the host's tissues. Food intake is performed by a stomodeal pump. Indirectly intervening in this peculiar mechanism of food-taking, is a large endoskeletal framework that securely connects bottom and top of the cephalic capsule onto which powerful mandibular muscles are attached.

2. The sizeable increase of embryo volume suggests a specific adaptation of both the fertilized egg envelopes and the embryonic envelopes during embryogeny, in addition to the phenomenon of embryonic molting. Observation of ultra-thin sections shows that the fertilized egg has two envelopes (I et II). The presence of four envelopes successively, secreted by all the superficial embryonic cells (embryonic envelopes 1, 3, 4 and 5) is also revealed. A thick layer of finely granular matter is formed between envelopes 1 and 3. The structure of these embryonic envelopes and the way in which the embryo secretes them have been studied from ultra-thin sections. Up to the present time, only the existence and the throwing out of embryonic envelopes have been observed in certain Crustacea. Proof of successive secretive cycles which produce embryonic envelopes and of exuviations affecting one or two envelopes simultaneously, confirms the existence of molting cycles in this Epicaridea. In spite of the relatively high number of embryonic envelopes, only two successive exuviations have been counted during embryogeny. First of all, they allow the embryo to discard envelope 1 and then, at the end of embryonic development, envelopes 3 and 4 together. Thus, exuviation of envelope 3 is delayed until the end of the following molting cycle. The tendency of the envelopes of the fertilized egg and of the embryo to unfold is related to the different stages of embryonic growth known in *Hemioniscus balani* as well as to the delayed exuviation of envelope 3. The facility with which these protective envelopes unfold demonstrates an adaptive mechanism whose effects can be added to those of the embryonic molting cycles. The embryonic tissue growth which brings on the epicaridian stage cannot take place merely depending on the vitellin supply because this is insufficient. Embryonic development occurs within an internal incubating pocket that is completely closed and contains a liquid including lipids and, in lesser proportion, proteins and glucose. An inventory of the supplies of the fertilized egg and of the different embryonic stages is made with the help of ultra-thin sections. Embryonic development is divided into two phases of energy supply which, in all probability, partly overlap. During the initial phase which includes the first embryonic periods, the embryo depends on the classic vitellin supply, called «initial oöcyte supply», which gradually diminishes. During the second period including the last stages of embryonic development, the embryo uses exogenous nutritive substances metabolized or accumulated in the form of «secondary embryonic supplies». The substances found in the liquid of the maternal incubating pocket constitute these exogenous precursors. Ultrastructural analysis reveals that in exogenous nutriment absorption, the extra-embryonic epithelial layer plays the foremost role and is thus considered a trophic organ.

3. When sexual inversion occurs, the animal acquires female morphological characteristics due to a specific molting. Only the region posterior to the fourth thoracic free segment undergoes exuviation during this molting. The anterior region shows absolutely neither morphological nor histological indication of molting. After sexual inversion molting, the young female displays an anterior region similar to the corresponding region in the male, while the rest of its body appears considerably modified. This posterior part of the body, having lost all trace of segmentation or appendages, presents a cuticular coating whose newly acquired structural traits afford obvious flexibility. The posterior region of the female body continues its growth and hypertrophy also by means of similar successive moltings, while the anterior region does not undergo exuviations and remains unchanged. Two annular junction systems of cuticular structure are created at the time of sexual inversion molting. They are found between the two regions of the body and in the perianal zone and represent very elaborate adaptive mechanisms. They allow the successive moltings of the posterior region to occur even in the absence of exuviation whether in the anterior part

or in the vestigial proctodeum. The growth of the posterior part alone is most certainly related to the existence of an internal incubating pocket whose great capacity is evidently adapted to the outstanding embryonic growth of this Epicaridea. In the absence of exuviation in the anterior region, these sophisticated adaptive mechanisms maintain also the parasite on the host's tegument, which helps the continuous food intake necessary for embryonic nutrition.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDERSON, E., 1969. — Oogenesis in the cockroach, *Periplaneta americana*, with special reference to the specialization of the oolemma and the fate of coated vesicles. *J. Microsc., France*, 8, pp. 721-738.
- ANDERSON, G., 1975. — Larval metabolism of the epicaridian isopod parasite, *Probopyrus pandalicola* and metabolic effects of *P. pandalicola* on its Copepod intermediate host *Acartia tonsa*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50A, pp. 747-751.
- BARNES, H., 1965. — Studies in the biochemistry of Cirripede eggs. I. Changes in the general biochemical composition during development of *Balanus balanoides* and *Balanus balanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 45, pp. 321-339.
- BATE, sp.c. et WESTWOOD, J.O., 1868. — A history of the British Sessile-eyed Crustacea. London, 2, pp. 257-272.
- BEST-BELPOMME, M. et COURGEON, A.M., 1975. — Présence ou absence de récepteurs saturables de l'ecdystérolone dans des clones sensibles ou résistants de *Drosophila melanogaster* en culture *in vitro*. *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, 280, pp. 1397-1400.
- BOCQUET-VÉDRINE, J. et BOCQUET, C., 1972. — *Crinoniscus equitans* Pérez, Isopode parasite de *Balanus perforatus* Brugière. Film 16 mm, S.F.R.S. producteur.
- BONNIER, J., 1900. — Contribution à l'étude des Epicarides. Les Bopyridae. *Trav. Stat. zool. Wimereux*, 8, 476 pp.
- BORGSTRÖM, B., 1964. — Lipid absorption-physicochemical considerations in Metabolism and physiological significance of lipids. Dawson R.M.C. et Rhodes D.N. ed., New-York. Wiley, pp. 221-226.
- BOULIGAND, Y., 1965. — Sur une architecture torsadée répandue dans de nombreuses cuticules d'Arthropodes. *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, 261, pp. 3665-3668.
- BOULIGAND, Y., 1971. — Les orientations fibrillaires dans le squelette des Arthropodes. I. L'exemple des Crabes, l'arrangement torsadé des strates. *J. Microsc.*, 11, pp. 441-472.
- BOURDON, R., 1963. — Epicarides et Rhizocéphales de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 4, pp. 415-434.
- BUCHHOLZ, R., 1866. — Ueber *Hemioniscus*, eine neue Gattung parasitischer Isopoden. *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, 16, pp. 303-327.
- BULLIÈRE, F., 1973. — Cycles embryonnaires et sécrétion de la cuticule chez l'embryon de Blatte, *Blabera craniifer*. *J. Insect. Physiol.*, 19, pp. 1465-1479.
- CALS, P., 1966. — Adaptation du complexe stomo-appendiculaire à la vie parasitaire des femelles adultes de Bopyridae (Crustacés Isopodes Epicarides). *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, 263, pp. 132-135.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F., 1899. — Sur la morphologie et l'évolution sexuelle d'un Epicaride parasite des Balanes (*Hemioniscus balani* Buchholz). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 129, pp. 770-773.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F., 1901. — Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchholz, Epicaride parasite des Balanes. *Bull. Sc. France Belgique*, 34, pp. 316-362.
- CLARK, S.L., 1959. — The ingestion of proteins and colloidal materials by columnar absorptive cells of the small intestine in suckling rats and mice. *J. Biophysic. Biochem. Cytol.*, 5 (1), pp. 41-50.
- CRISP, D.J. et MOLESWORTH, A.H.N., 1951. — Habitat of *Balanus amphitrite* var *denticulata* in Britain. *Nature*, 167, pp. 489-490.
- DAVIS, C.C., 1964. — A study of hatching process in aquatic Invertebrates. I. Hatching within the brood sac of the ovoviviparous Isopod, *Cirolana* sp. (Isopoda, Cirolanidae). X. Hatching in the fresh-water shrimp, *Potimirin glabra* (Kingsley) (Macrura, Attyidae). *Pacific Science*, 18 (4), pp. 378-384.
- DANDRIFOSSE, G., 1973. — Absorption d'eau au moment de la mue chez un Crustacé : *Maia squinado* Herbst. *Ann. Inst. Michel Pacha*, 6, pp. 26-36.

- DAWSON, R.M.C. et BARNES, H., 1966. — Studies in the biochemistry of Cirripede eggs. 2. Changes in lipid composition during development of *Balanus balanoides* and *Balanus balanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46 (2), pp. 249-261.
- DE DUVE, C., 1974. — Les lysosomes. *La Recherche*, 49, pp. 815-826.
- DE DUVE, C. et WATTIAUX, R., 1966. — Functions of lysosomes. *Ann. Rev. Physiol.*, 28, pp. 435-492. V.E. Hall ed., Annual reviews incorporated Palo-Alto, Calif.
- DELACHAMBRE, J., 1970. — Etudes sur l'épicuticule des Insectes. I. Le développement de l'épicuticule chez l'adulte de *Tenebrio molitor* L. *Z. Zellforsch.*, 108, pp. 380-396.
- DELACHAMBRE, J., 1971. — Etudes sur l'épicuticule des Insectes. II. Modifications de l'épiderme au cours de la sécrétion de l'épicuticule imaginaire chez *Tenebrio molitor* L. *Z. Zellforsch.*, 112, pp. 97-119.
- DRACH, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océanogr.*, XIX (3), 391 pp.
- FRIEND, D.S. et FARQUHAR, M.G., 1967. — Functions of coated vesicles during protein absorption in the Rat vas deferens. *J. Cell Biol.*, 35, pp. 357-376.
- GOODSIR, H.D.S., 1843. — On the sexes, organs of reproduction and mode of development of the Cirripeds. Sect. I. On the male of *Balanus*. *Edinburgh New Phil. J.*, 35, pp. 88-104.
- GOUDEAU, M., 1967. — Transformation morphologique du mâle en femelle chez l'Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz. *Cah. Biol. Mar.*, 8, pp. 437-448.
- GOUDEAU, M., 1969. — Appareil buccal et mécanisme alimentaire chez l'Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz. *Arch. Zool. exp. gén.*, 110, pp. 473-512.
- GOUDEAU, M., 1970. — Nouvelle description d'*Hemioniscus balani* Buchholz, Isopode Epicaride, au stade de mâle cryptoniscien. *Arch. Zool. exp. gén.*, 111, pp. 411-448.
- GOUDEAU, M., 1972a. — Le développement et la mue de la femelle d'*Hemioniscus balani* Buchholz, Crustacé Isopode Epicaride. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, pp. 51-69.
- GOUDEAU, M., 1972b. — *Hemioniscus balani* : un exemple d'hermaphrodisme protérandrique. Film 16 mm. I.C.S. Producteur, Paris.
- GOUDEAU, M., 1972c. — Mode d'articulation à la capsule céphalique et conformation de l'antennule chez le mâle cryptoniscien d'*Hemioniscus balani* Buchholz, Isopode Epicaride. *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, 275, pp. 1997-1999.
- GOUDEAU, M., 1972d. — Description de l'endosquelette céphalique chez l'Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, pp. 607-617.
- GOUDEAU, M., 1974. — Structures cuticulaires chez *Hemioniscus balani* Buchholz, Isopode Epicaride. *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, 278, pp. 3331-3333.
- GOUDEAU, M., 1976. — Secretion of embryonic envelopes and embryonic molting cycles in *Hemioniscus balani* Buchholz, Isopoda Epicaridea. *J. Morph.*, 148, pp. 427-452.
- GRELLET, P., 1971. — Contribution à l'étude du développement embryonnaire des Gryllidés. Données sur la morphogénèse, la physiologie, l'histo-physiologie et la culture *in vitro* d'embryons. *Thèse de Doctorat d'Etat, Paris*.
- HAGAN, H.R., 1951. — Embryology of the viviparous insects. The Ronald Press Co, New-York, 472 pp.
- HILLMAN, R. et LESNIK, L.H., 1970. — Cuticle formation in the embryo of *Drosophila melanogaster*. *J. Morph.*, 131 (4), pp. 383-396.
- HOFMANN, A.F. et BORGSTRÖM, B., 1962. — Physico-chemical state of lipids in intestinal content during their digestion and absorption. *Fed. proc.*, 21, pp. 43-50.
- IVANOVA-KAZAS, O.M., 1965. — Trophic connections between the maternal organism and the embryo in paedogenetic Diptera (Cecidomyiidae). *Acta Biol. Hung.*, 16 (1), pp. 1-24.
- IVANOVA-KAZAS, O.M., 1972. — Polyembryony in Insects. *in: Developmental Systems: Insects*, 1, pp. 241-271. Counce S.J. et Waddington C.H. ed., Acad. Press, London and New-York.
- JUCHAULT-STOLL, C., 1964. — La mue en deux temps chez *Paragnathia formica* (Hesse). *Arch. Zool. exp. gén.*, N. et R., 104 (1), pp. 1-22.
- KLAPOW, L.A., 1970. — Ovoviviparity in the genus *Excirolana* (Crustacea: Isopoda). *J. Zool., London*, 162, pp. 359-369.

- KOSSMANN, R., 1884. — Neuere über Cryptonisciden. *Sitz ber. K. Akad. der Wissensch., Berlin*, 22, pp. 457-473.
- LAPOINTE, J.L. et RODRIGUEZ, E.M., 1974. — Fat mobilization and ultrastructural changes in the peritoneal fat body of the Lizard, *Klauberina riversiana* in response to long photoperiod and exogenous estrone or progesterone. *Cell Tiss. Res.*, 155 (2), pp. 181-192.
- LE ROUX, M.-L., 1933. — Recherches sur la sexualité des Gammariens. Croissance. Reproduction. Déterminisme des caractères sexuels secondaires. *Bull. biol. France Belgique*, Suppl. XVI, pp. 1-138.
- LOCKE, M., 1966. — The structure and formation of the cuticulin layer in the epicuticle of an Insect *Calpodus ethlius* (Lepidoptera, Hesperidae). *J. Morph.*, 118, pp. 461-494.
- LOCKE, M., 1969. — The structure of an epidermal cell during the development of the protein epicuticle and the uptake of molting fluid in an Insect. *J. Morph.*, 127, pp. 7-40.
- LOUVET, J.P., 1974. — Observation en microscopie électronique des cuticules édifiées par l'embryon et discussion du concept de « mue embryonnaire » dans le cas du Phasme *Carausius morosus* Br. (Insecta, Phasmida). *Z. Morph. Tiere*, 78, pp. 159-179.
- MANTON, S.M., 1928. — On the embryology of a Mysid Crustacean, *Hemimysis lamornae*. *Phil. Trans. r. Soc. London*, B, 216, pp. 363-463.
- MANTON, S.M., 1934. — On the embryology of the Crustacean *Nebalia bipes*. *Phil. Trans. Soc. London*, B, 223, pp. 163-238.
- MESSNER, B., 1965. — Ein morphologisch histologischer Beitrag zur Häutung von *Porcellio scaber* (Latr.) und *Oniscus asellus* (L.) (Isopoda terrestria). *Crustaceana*, 9, n° 3, pp. 285-301.
- NIERTRASZ, H.E., BRENDER, A., BRANDIS, G.A., 1926. — Tierwelt der Nord- und Ostsee. *Isopoda-Epicaridea*. X, 56 pp.
- NOIROT, C. et NOIROT-THIMOTHÉE, C., 1971. — La cuticule proctodéale des Insectes. II. Formation durant la mue. *Z. Zellforsch.*, 113, pp. 361-387.
- PESSON, P., 1944. — Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. *Monogr. des Ann. Epiph.*, Versailles, 266 pp.
- ROTH, L.M., 1967. — Water changes in cockroach oothecae in relation to the evolution of ovoviviparity and viviparity. *Ann. ent. Soc. Ann.*, 60, pp. 928-946.
- ROTH, L.M. et WILLIS, E.R., 1955. — Intra-uterine nutrition of the «beetle-roach». *Diptera dytiscoides* (Serv.) during embryogenesis with notes on its biology in the laboratory (Blattaria, Dipteroidea). *Psyche* (Camb.), 62, pp. 55-68.
- ROTH, T.F. et PORTER, K.R., 1964. — Yolk protein uptake in the oocyte of the mosquito *Aedes aegypti* L. *J. Cell. Biol.*, 20, pp. 313-332.
- SARS, G.O., 1899. — An account of the Crustacea of Norway. II. Isopoda. 261 pp.
- SLAVIN, B.G., 1972. — The cytophysiology of mammalian adipose cells. *Int. Rev. Cytol.*, 33, pp. 297-334.
- SNODGRASS, R.E., 1935. — Principles of Insect morphology. Mc Graw Hill Book Co, London and New-York, 667 pp.
- STAY, B. et COOP, A.C., 1973. — Developmental stages and chemical composition in embryos of the cockroach, *Diptera punctata*, with observations on the effect of diet. *J. Insect Physiol.*, 19, pp. 147-171.
- STAY, B. et COOP, A.C., 1974. — «Milk» secretion for embryogenesis in a viviparous cockroach. *Tissue and Cell*, 6 (4), pp. 669-693.
- STEIN, O. et STEIN, Y., 1967. — Lipid synthesis, intracellular transport, storage and secretion. I. Electron microscopy radioautographic study of liver after injection of tritiated palmitate or glycerol in fasted and ethanol-treated rats. *J. Cell. Biol.*, 33, pp. 319-339.
- STRÖMBERG, J.O., 1971. — Contribution to the embryology of Bopyrid Isopods with special reference to *Bopyroides*, *Hemiarthrus* and *Pseudione* (Isopoda, Epicaridea). *Sarsia*, 47, pp. 1-46.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. et RAGAGE-WILLIGENS, J., 1968. — Détermination des stades d'intermue chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *Arch. Zool. exp. gén.*, 111, pp. 411-446.
- TEISSIER, G., 1929. — La croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella* (L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 69 (2), pp. 137-178.

- TROTTER, N.L., 1967. — Electron opaque bodies and fat droplets in mouse liver after fasting or glucose injection. *J. Cell Biol.*, 34, pp. 703-711.
- WALZ, R., 1882. — Ueber die Familie der Bopyriden. *Arb. Zool. Inst. Univers. Wien*, 4, pp. 1-76.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1972. — The principles of Insect physiology. 7th ed., London, Chapman and Hall.
- WILLIAMSON, J.R., 1964. — Adipose tissue. Morphological changes associated with lipid mobilization. *J. Cell Biol.*, 20, pp. 57-74.
- WILLIAMSON, J.R. et LACY, P.E., 1965. — Structural aspects of adipose tissue. A summary attempting to synthesize the information contained in the preceding chapters. in *Handbook of physiology*. Chap. 20, sect. 5. Renold A.E. et Cahill G.F. jr. ed., Am. physiol. Soc., Washington, D.C.
- ZACHARUK, R.Y., 1972. — Fine structure of the cuticle, epidermis and fat body of larval Elateridae (Coleoptera) and changes associated with molting. *Canad. J. Zool.*, 50 (11), pp. 1463-1487.