

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 déplisser 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 stéroïls 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 stéroïls 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 relient 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

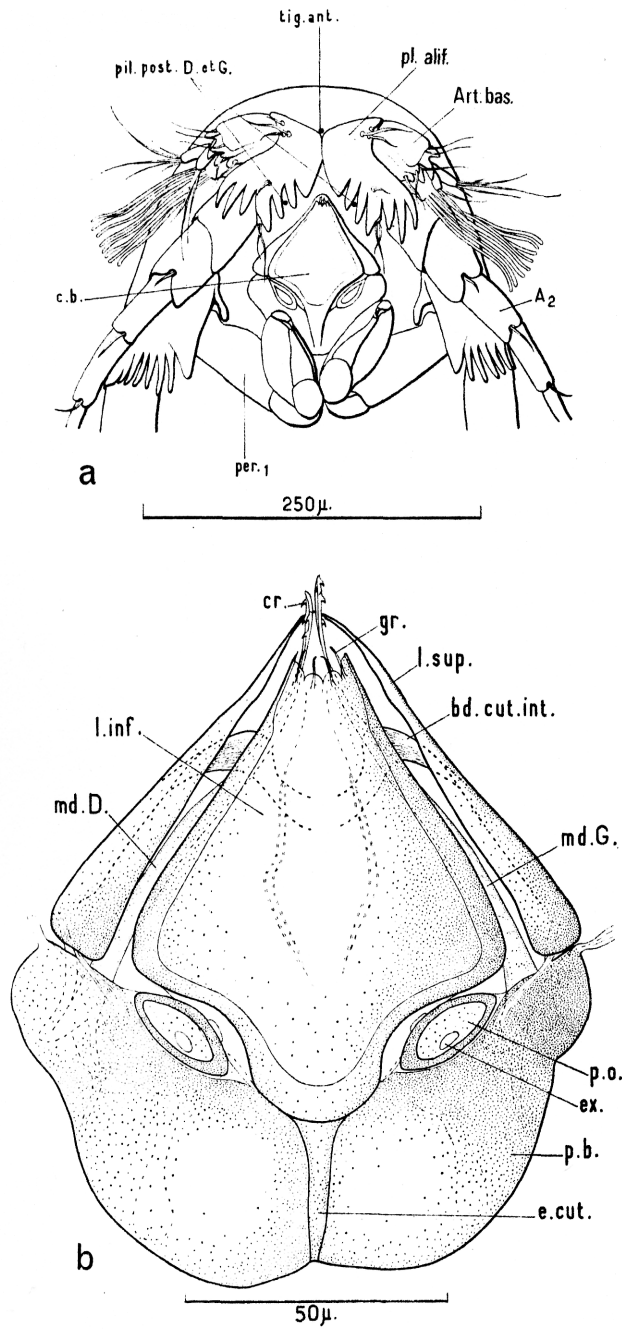


FIG. 1.

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.

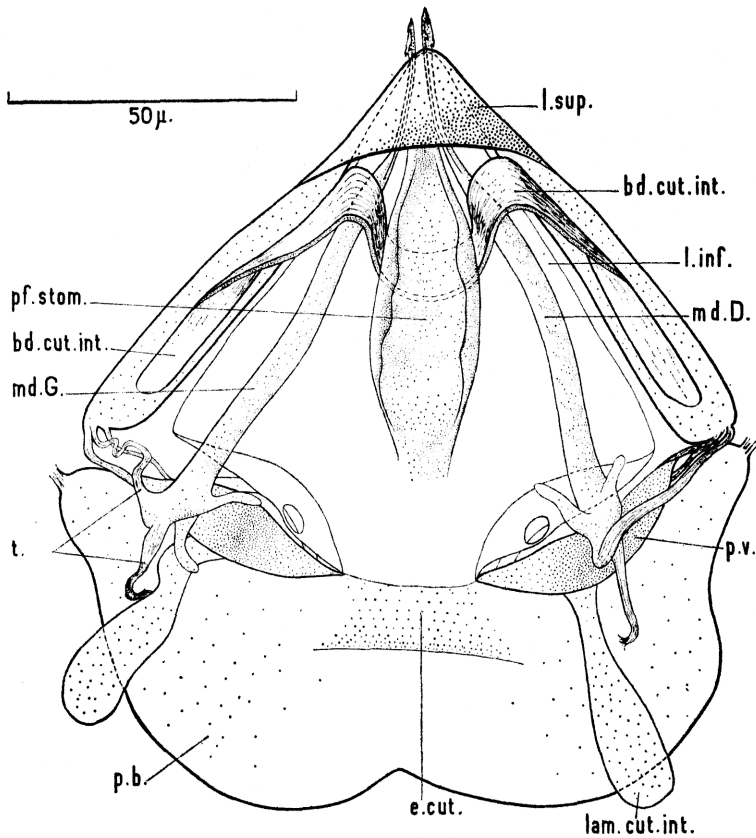


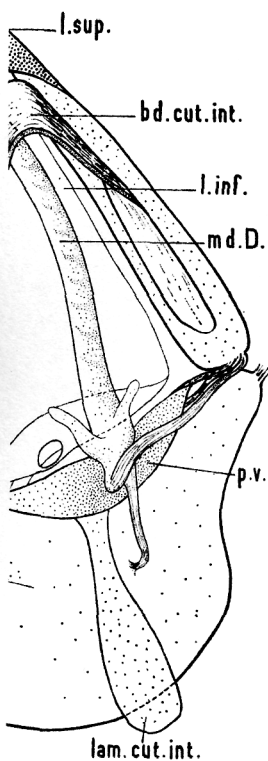
FIG. 2.

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,