

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

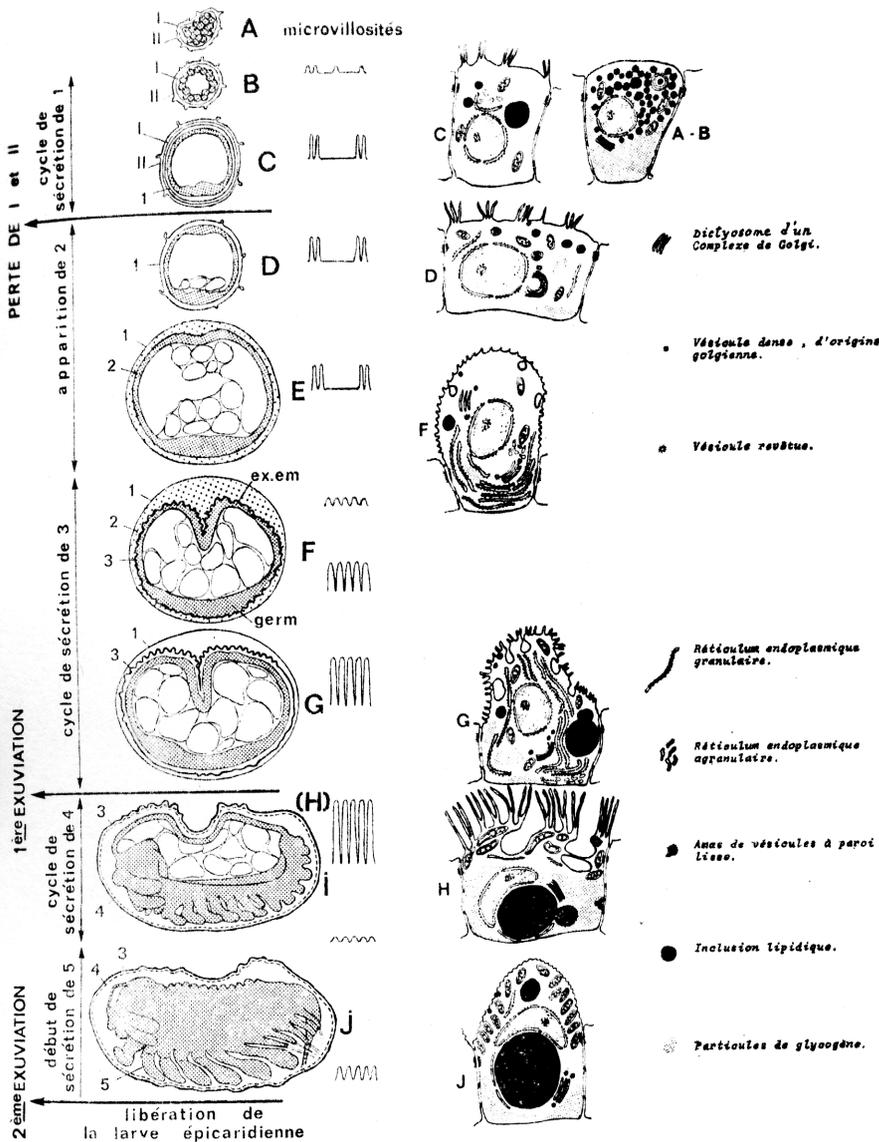


FIG. 3.

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).

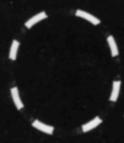
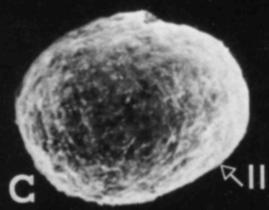
1. Sécrétion des enveloppes embryonnaires.

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-

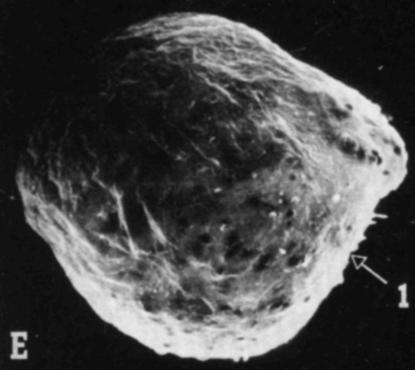
PLANCHE I.

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).

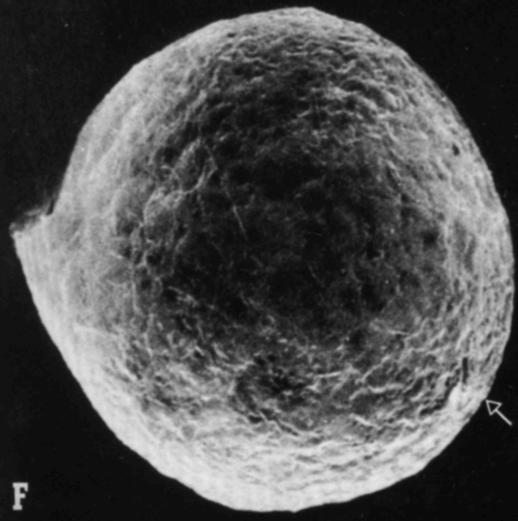
II : enveloppe II de l'œuf fécondé; 1, 3 : enveloppes embryonnaires 1 et 3; sd. : sillon dorsal.



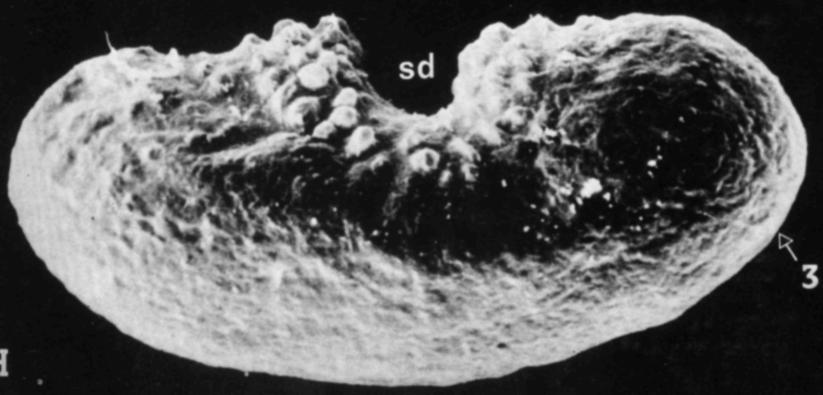
oeuf fécondé



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 continu 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).