

## RECHERCHE SUR L'ONTOGENÈSE DES RHIZOCÉPHALES :

### I. LES STADES PRÉCOCES DE LA PHASE ENDOPARASITAIRE CHEZ *SACCULINA CARCINI* THOMPSON.

par

**Claudio Rubiliani**

Laboratoire Sexualité et Reproduction  
des Invertébrés

**Yves Turquier**

Laboratoire de Biologie Marine

**Geneviève G. Payen**

Laboratoire Sexualité et Reproduction des Invertébrés

Université P. et M. Curie (1)

#### Résumé

L'infestation expérimentale de jeunes *Carcinus maenas* par des larves du Rhizocéphale *Sacculina carcinii* nous a permis d'observer les tout premiers stades du développement du parasite à l'intérieur de son hôte. Les différentes étapes de la formation du nucléus sont mises en évidence. Les modalités de l'ontogenèse de la Sacculine sont discutées et comparées à celles d'autres Rhizocéphales.

#### Introduction

En dépit de l'abondance des travaux publiés sur les Rhizocéphales, notre connaissance de leur ontogenèse ne repose que sur un petit nombre d'études plus ou moins fragmentaires. Seules, deux publications magistrales étaient notre savoir sur le développement de ces parasites : en 1884, Delage établit définitivement le cycle des Rhizocéphales « classiques » pour lesquels il crée l'ordre des Kentrogonides, en s'appuyant sur une étude minutieuse du développement larvaire et de la métamorphose de la cypris de *Sacculina carcinii* Thompson. Trois quarts de siècle plus tard, Bocquet-Védrine (1961) montre que, chez les Rhizocéphales, une seconde voie évolutive a abouti, comme en témoigne sa monographie du *Chthamalophilus delagei* J.B.V., à un groupe de parasites très différents des Kentrogonides, notamment en ce qui concerne leur anatomie et leur biologie, et qui, contrairement à ce que Delage avait établi pour ceux-ci, ne présentent pas de phase juvénile endoparasitaire. Bocquet-Védrine a créé pour ces Rhizocéphales ectoparasites de Cirripèdes le concept nouveau d'Akentrogonides.

(1) Bâtiment A, 4 place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.

Si le travail de cet auteur, à partir d'animaux récoltés au hasard dans la nature, ne souffre pratiquement d'aucune lacune dans la reconstitution chronologique des étapes majeures du cycle de développement de *Chthamalophilus*, celui de Delage est entaché d'imprécisions relativement grandes en ce qui concerne les stades endoparasitaires précoce. Les modalités de l'infestation, la taille des premiers stades internes, les aléas de la récolte ne permettaient guère, sans une fortune particulière, de comprendre la transformation du parasite au cours des très jeunes stades. Aussi, les plus jeunes Sacculines examinées par Delage comportaient-elles un important système radiculaire ramifié à partir d'une vésicule aplatie, la « membrane basiliaire », gonflée en son centre par une « tumeur centrale »; celle-ci contenait déjà une ébauche de masse viscérale ou « nucléus ». Selon Delage, le nucléus renferme un massif ovarien différencié, entouré incomplètement de deux enveloppes épithéliales fusionnées suivant leur marge et dessinant une sorte de cupule. Si l'interprétation donnée par Delage de la structure du nucléus n'est pas unanimement admise (voir, notamment, Smith, 1906), il n'en reste pas moins que nous ignorons tout des modalités de sa genèse.

La réponse à cette question impliquait la mise en œuvre, sur une échelle relativement importante, d'infestations contrôlées en élevage afin de disposer d'une population de parasites d'âge connu avec une précision satisfaisante. Cette approche a permis d'aborder, au sein d'une équipe, plusieurs aspects de la biologie des Rhizocéphales. Ce premier article est consacré aux stades endoparasitaires précoce de la Sacculine.

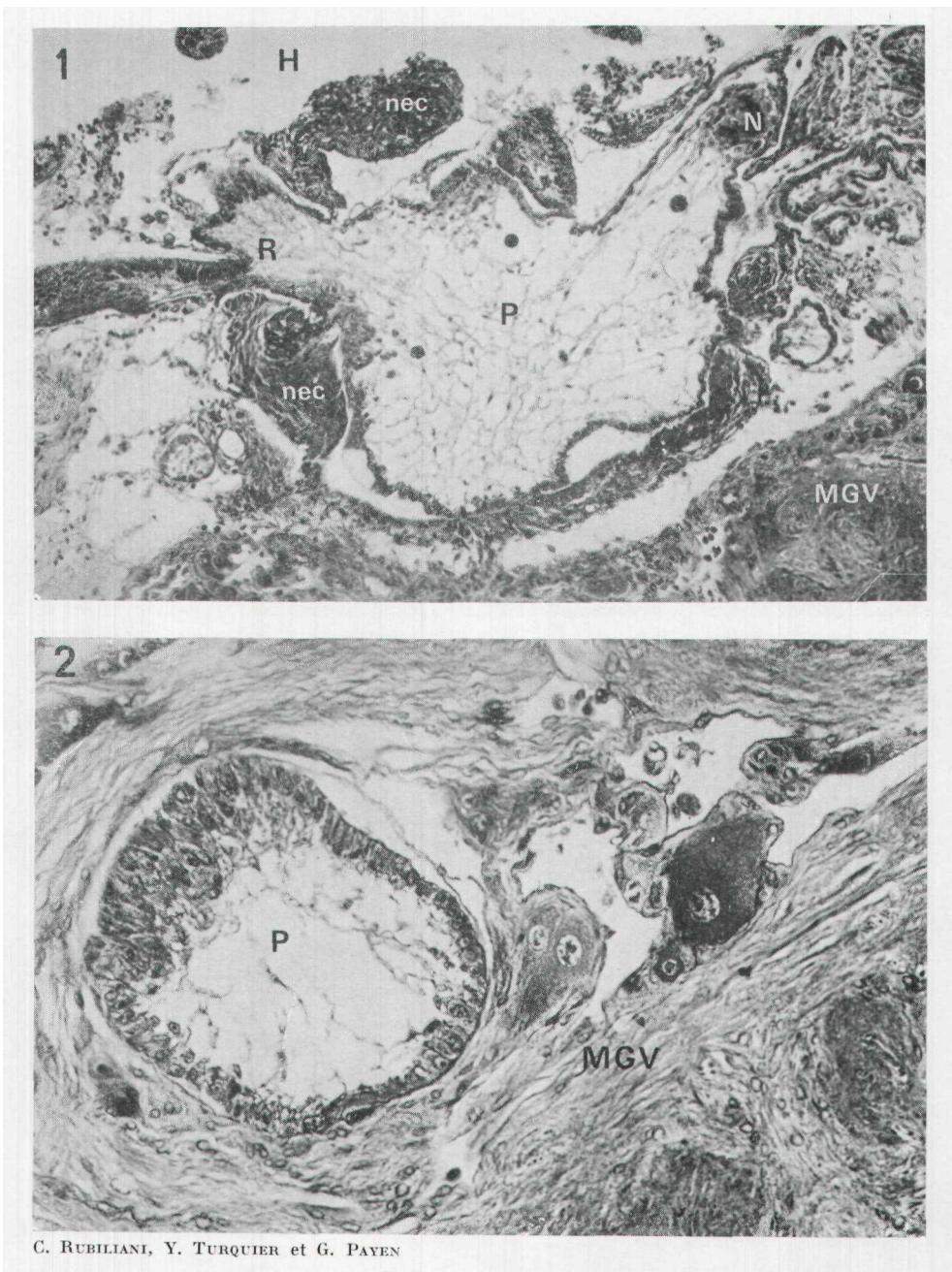
### Matériel et méthodes

De jeunes *Carcinus maenas* (L.) des deux sexes ont été infestés expérimentalement par des larves cypris de *Sacculina carci* Thompson.

Des crabes parasités par des sacculines adultes sur le point de libérer leurs larves ont été maintenus en élevage à la Station Biologique de Roscoff (Finistère) au début de l'été. Les portées obtenues sont fragmentées en 2 ou 3 populations. A la température du laboratoire, les cypris apparaissent 4 à 5 jours après l'éclosion. Elles sont isolées pendant 1 à 5 jours pour être ensuite mises au contact de jeunes *Carcinus* de 1 à 1,5 cm de largeur céphalothoracique. Les conditions optimales d'infestation sont obtenues à l'obscurité et avec des cypris de 3 jours (soit 8 jours après l'éclosion). Un contrôle de l'infestation est effectué à la loupe binoculaire toutes les 12 heures.

Les crabes sont ensuite maintenus en élevage et répartis en 3 lots pour être sacrifiés respectivement 4, 7 et 10 semaines après la fixation du parasite. Sur chaque animal, différents organes sont prélevés en vue de leur étude structurale et ultrastructurale ultérieure : système nerveux central, glandes de mue, hépatopancréas, gonades et, chez les mâles, portion subterminale des canaux déférents portant les glandes androgènes.

Pour l'examen en microscopie photonique, les échantillons sont fixés au liquide de Halmi ou de Duboscq-Brasil. Les coupes de 5 µm

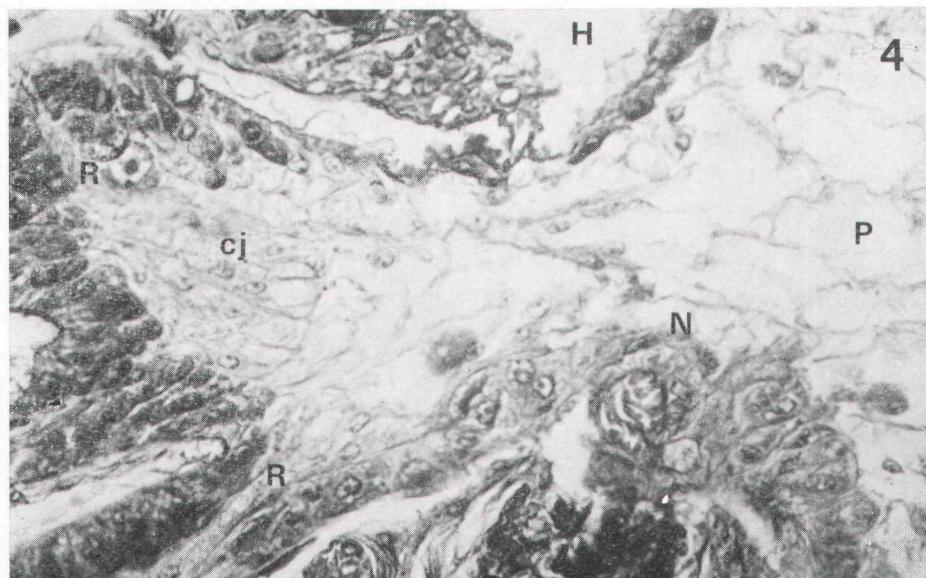
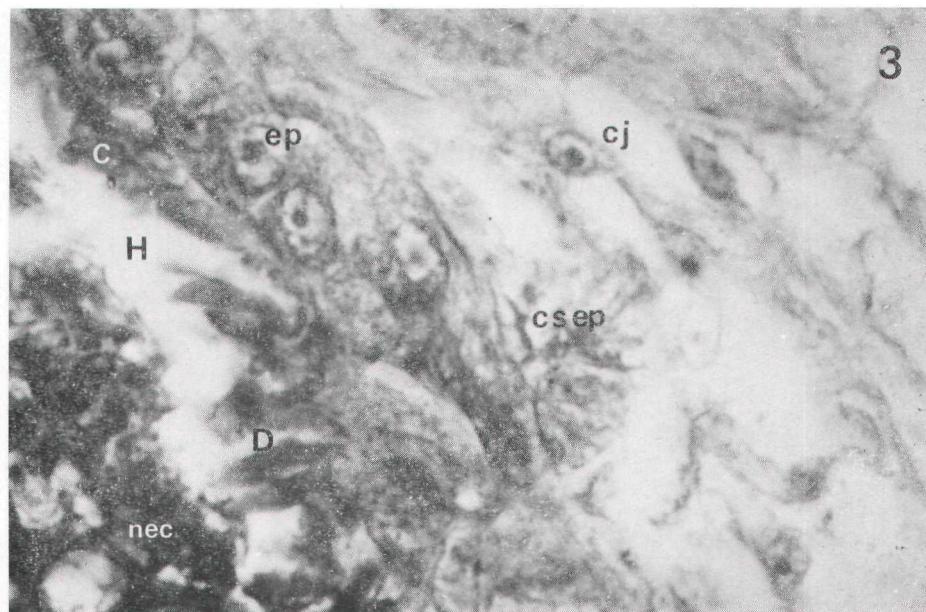


C. RUBILIANI, Y. TURQUIER ET G. PAYEN

PLANCHE I

1 : Vue générale du primordium (P) de la Sacculine, situé à la face dorsale de la masse ganglionnaire ventrale (MGV) du crabe hôte. À gauche, ébauche des racines (R); en haut à droite, développement d'un nucléus (N). H: hæmocoel du crabe hôte; nec : tissus nécrosés (x 200).

2 : Primordium (P) s'insérant dans le tissu nerveux du crabe hôte (MGV). Des neurones sont altérés (x 500).



C. RUBILIANI, Y. TURQUIER et G. PAYEN

#### PLANCHE II

3 : Première étape du développement du nucléus; cj : cellules conjonctives; esep : cellules sous-épidermiques; D: digitations de la cuticule (C); ep : épithélium du primordium; H : hémocoele du crabe; nec : tissu nécrosé (x 2 000).

4 : Comparaison entre l'ébauche du système radiculaire sur le pourtour du primordium et l'ébauche d'un nucléus. Le tissu conjonctif apparaît concentré à la base des racines naissantes. Légendes : voir Planche I, 1 et Planche II, 3 (x 800).

d'épaisseur sont ensuite colorées à l'azan de Heidenhain pour tous les organes ainsi qu'au Mann-Dominici après post-fixation pour le système nerveux.

## RÉSULTATS

Les *Carcinus* infestés continuent de muer après la pénétration du parasite et, dans le délai de 10 semaines, aucune modification de la segmentation abdominale consécutive à l'action du parasite n'a été observée.

Notre attention s'est plus particulièrement portée sur les crabes du premier lot, soit après 4 semaines d'infestation ; leur largeur céphalo-thoracique moyenne est passée de 1,5 à 2,1 cm.

A ce stade, les plus jeunes parasites décelables à la dissection se trouvent toujours au contact de la masse ganglionnaire ventrale de l'hôte, sous le tube digestif. Tous les autres organes étudiés apparaissent indemnes. Un feutrage de courtes racines mates permet de repérer la présence du parasite dont l'organisation anatomique est alors très fruste : le système radiculaire, qui commence à envahir la masse nerveuse, diverge à partir d'un primordium aplati, de morphologie variable et de taille si réduite (200 µm environ dans sa plus grande longueur) qu'il n'est généralement pas repérable à la dissection (Planche I). La structure et l'ultrastructure des racines juvéniles et leurs actions au niveau de la masse ganglionnaire ventrale des crabes hôtes ont fait l'objet de travaux antérieurs (Rubiliani et Payen, 1979; Payen *et al.*, 1979 et 1981).

L'anatomie du primordium (« membrane basilaire » selon Delage) à ce stade de son développement apparaît assez simple. Il est limité par un épithélium mince bordé d'une couche cuticulaire. La partie centrale, lacunaire, est constituée par une trame de cellules conjonctives lâches et renferme de rares inclusions.

Chaque primordium présente à sa périphérie les ébauches de plusieurs nucleus se développant de manière asynchrone. Il est ainsi possible, sur un même parasite, d'observer différentes étapes de la genèse du nucléus, futur sac externe. Toutefois, un seul généralement parviendra à maturité et il n'est pas rare d'apercevoir, au sein du tissu conjonctif, des nucléus abortifs en cours de nécrose (Planche I, 1). La dégénérescence frappe d'ailleurs ceux-ci à tous les stades de leur développement.

Au-delà du premier mois d'infestation, le nucléus définitif est localisé dans la partie du primordium opposée à la zone d'insertion des formations radiculaires.

Cinq étapes ont été nécessaires à son édification.

1. L'amorce du développement d'un nucleus se manifeste par une transformation très localisée de la paroi du primordium (Planche II, 3 et Fig. 1A). A ce niveau, les cellules épidermiques subissent un épais-

issement important et des transformations de leur structure corrélatives ou annonciatrices de changements profonds de leur activité métabolique : les noyaux centraux, lenticulaires et peu colorables dans les cellules épidermiques banales, se gonflent et atteignent un diamètre d'environ 6 µm; la chromatine est répartie en mottes

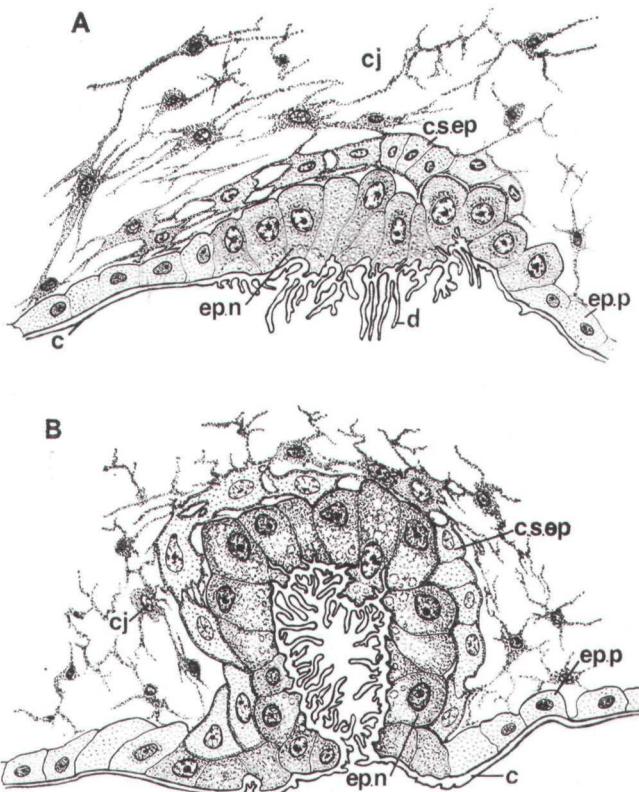
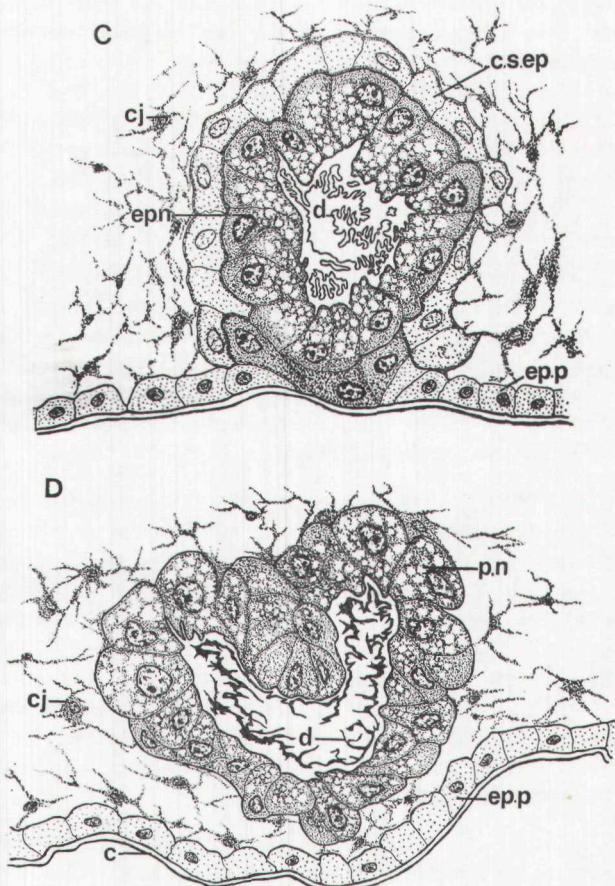


FIG. 1  
Formation du nucléus : reconstitution des différentes étapes.

A : la cuticule du primordium se hérissé de digitations; à ce niveau, les cellules épidermiques se modifient, une strate sous-épidermique s'élabore; B : invagination de la plage épidermique, entièrement doublée d'une strate sous-épidermique; C : le nucléus, maintenant de forme vésiculaire, est encore relié à la paroi du primordium. Dans sa lumière, les structures cuticulaires se lysent. Les cellules épidermiques sont chargées de produits de sécrétion; D : un cumulus de cellules se développe à un pôle du nucléus, désormais isolé de la paroi du primordium. On ne distingue plus les deux couches cellulaires constituant la paroi du nucléus, c : cuticule; cj : cellules conjonctives; csep : cellules sous-épidermiques; d : digitation cuticulaire; ep.n : épiderme du nucleus; epp : épithélium du primordium; pn : paroi du nucleus.

denses et régulières à leur périphérie; le nucléole est énorme. Le cytoplasme se charge de grains basophiles et prend un aspect très grenu. Au niveau de cette plage épidermique modifiée la cuticule s'épaissit : des rides et des intumescences irrégulières boursoufle la surface sur toute son étendue. Au centre de la plage, une saillie des cellules épidermiques soulève la paroi du primordium; la cuticule

y est hérissée de digitations pouvant atteindre une longueur de 10 µm. Sur la face interne de ces cellules saillantes apparaît une strate de petites cellules d'aspect cubique. Appliquées contre l'épiderme, elles ménagent entre elles et lui un faible interstice rempli d'une substance d'aspect fibreux. L'origine de cette nappe cellulaire n'est



pas établie de façon certaine. Toutefois, sa nature conjonctive est très vraisemblable. En effet, aucune observation ne permet d'attribuer à ces cellules une origine épidermique dont elles seraient issues soit par délamination, soit par migration individuelle. En revanche, leurs affinités tinctoriales, la persistance provisoire de fibres « tassées » sous l'épiderme suggèrent que ces cellules cubiques ont une origine profonde et sont venues s'appliquer secondairement contre la face interne des cellules épidermiques modifiées.

Dès cette première étape, le développement du noyau se distingue de l'ébauche du système radiculaire. En effet, au niveau de la formation de racines il n'y a pas de digitations de la cuticule qui reste mince. Les cellules épidermiques, également modifiées, ont un tout autre aspect : elles s'allongent, soulevant la paroi du primordium; leur cytoplasme est granuleux et leur noyau arrondi, de 4 µm

de diamètre en moyenne, est repoussé en position basale. Contre cet épiderme, le tissu conjonctif forme une trame plus serrée et apparaît riche en inclusions (Planche II, 4).

2. Une invagination affecte bientôt la plage épidermique (Planche III, 5 et Fig. 1B). Le mouvement débute dans la partie centrale formée de hautes cellules et hérissée de digitations cuticulaires. Au fur et à mesure que l'épiderme se creuse en cupule, la structure des cellules invaginées se modifie sensiblement: leur cytoplasme se charge, dans la région basale, d'abondants produits de sécrétion; les vésicules qui les contiennent envahissent peu à peu toute la cellule et repoussent le noyau en position apicale. Ecrasé entre les vésicules de stockage et le pôle externe de la cellule, le noyau se déforme et apparaît très polymorphe, elliptique ou lobé. Le phénomène sécrétoire gagne progressivement les cellules situées en marge de la cupule épidermique qui participent à leur tour au mouvement d'invagination.

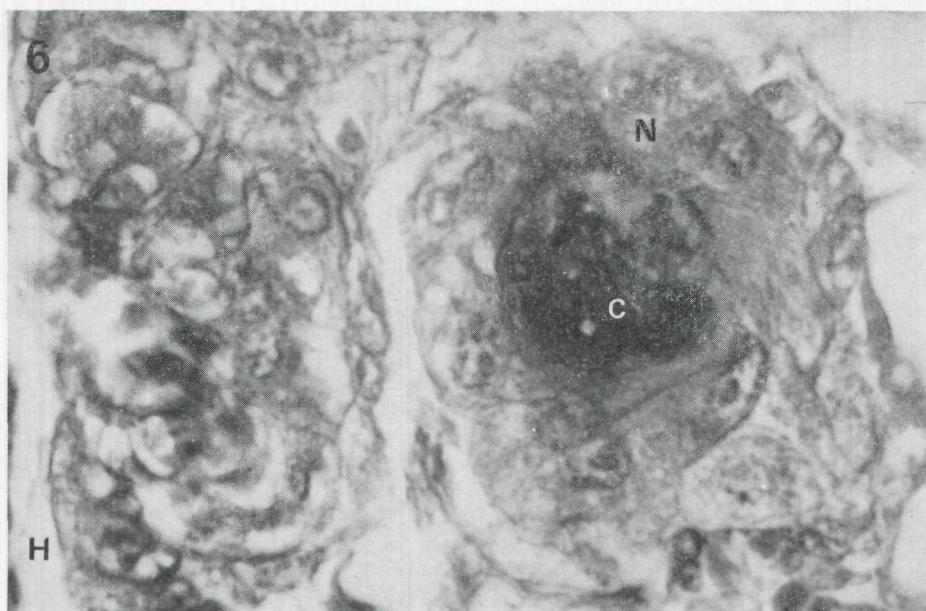
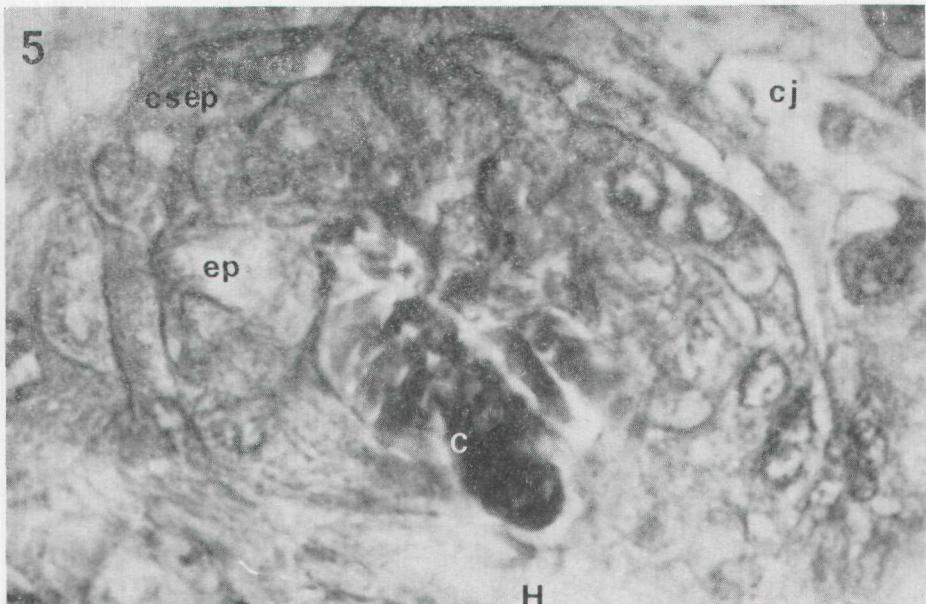
Corrélativement, la strate sous-épidermique devient continue et double sur toute son étendue, la plage de cellules épidermiques modifiées, ne laissant subsister aucun interstice entre les deux couches cellulaires. Au niveau de l'invagination, les cellules sous-épidermiques s'aplatissent en éléments pavimenteux comme étirées sous l'effet de la déformation de l'épiderme.

3. Le mouvement d'invagination affecte toutes les cellules de la plage épidermique modifiée qui, à sa périphérie, reste solidaire de l'épiderme banal. Le mouvement migratoire en profondeur étant de faible amplitude, la cupule épidermique acquiert une forme de plus en plus globuleuse; ses bords se rapprochent et finissent par se souder,achevant la transformation de la cupule en une vésicule creuse, accolée à l'épiderme banal qui le recouvre et l'isole totalement du milieu interne de l'hôte (Fig. 1C). Pendant ce temps, la couche cellulaire sous-épidermique a achevé sa croissance autour de la vésicule qu'elle entoure maintenant d'une nappe cellulaire continue qui s'est sensiblement épaissie (Planche III, 6).

4. A ce stade, le « nucléus » consiste en une vésicule plus ou moins sphérique, d'environ 50 µm de diamètre, détachée de l'épiderme à partir duquel elle s'est formée, mais qui demeure en position relativement superficielle au sein du tissu conjonctif qui remplit le primordium.

La paroi du nucléus est constituée originellement de deux strates cellulaires : celle qui borde la lumière interne du nucléus est constituée de grosses cellules épidermiques chargées de produits de sécrétion ; elle est doublée, vers l'extérieur, d'une strate de cellules plus petites, d'origine sous-épidermique et dépourvues d'inclusions. Nettelement distinctes l'une de l'autre chez le jeune nucléus, elles semblent s'intriquer peu à peu l'une dans l'autre et perdre progressivement leur identité morphologique.

La cavité interne du nucléus, d'un diamètre de 20 µm environ, est limitée par une couche cuticulaire continue mais de structure complexe. Notamment, les digitations et les reliefs variés qui affectaient la cuticule avant le creusement de la cupule épidermique plongent maintenant dans cette cavité où ils s'enchevêtrent. Un début de

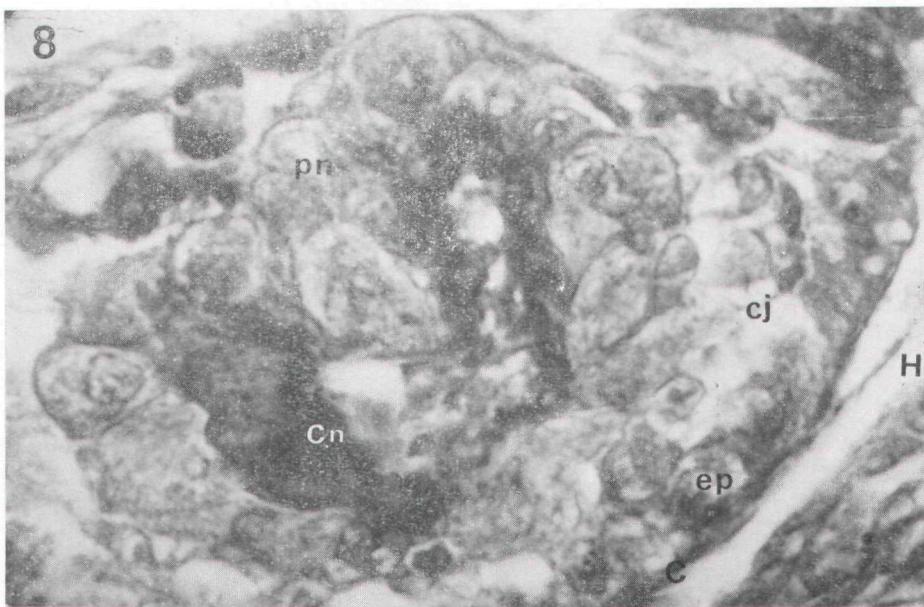
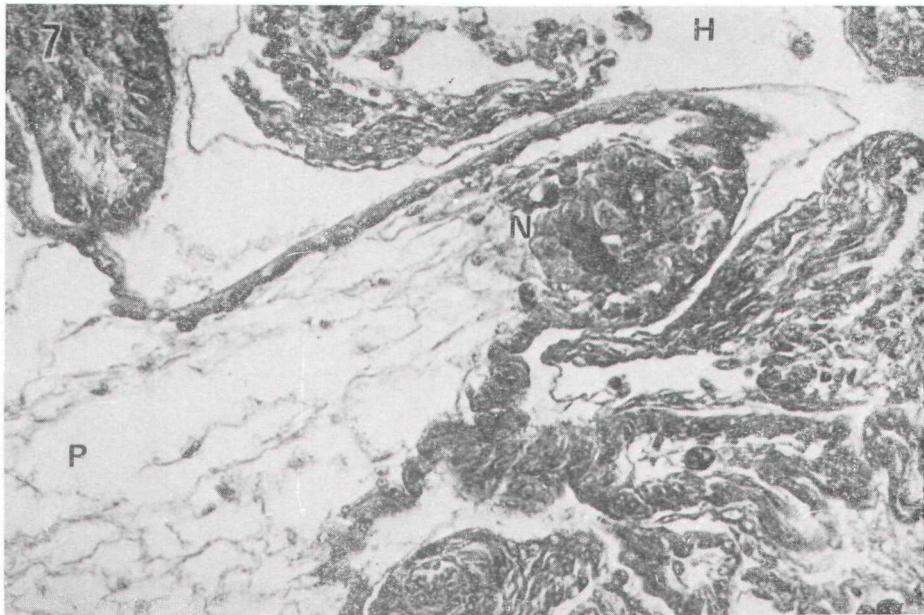


C. RUBILIANI, Y. TURQUIER et G. PAYEN

PLANCHE III

5 : Seconde étape du développement du nucléus : invagination de la plage épidermique. Légendes : voir Planche II, 3 (x 2 000).

(6 : Nucléus (N) ayant pénétré à l'intérieur du primordium et acquis une forme vésiculaire. En son centre, structures cuticulaires (C) en voie de lyse. Un autre nucléus en cours d'invagination est visible sur la gauche. H : hémocoèle du crabe hôte (x 2 000).



C. RUBILIANI, Y. TURQUIER et G. PAYEN

PLANCHE IV

7 : Nucleus (N) au cinquième stade, localisé dans une expansion postérieure du primordium (P) ; H : hémocoele (x 500).

8 : Détail de la figure précédente. C : cuticule du primordium; cj : tissu éonjonctif; Cn : cuticule délimitant la cavité en U du nucleus; ep : épithelium reconstitué du primordium; H : hémocoele; pn : paroi du nucleus (x 2 000).

lyse affecte ces structures cuticulaires et le contenu de la vésicule se charge d'un coagulum qui, sur coupes, perd peu à peu les affinités tinctoriales de la procuticule.

5. La genèse du nucléus s'achève par la croissance, à l'un des pôles de la vésicule, d'une hernie de la paroi vésiculaire (Planche IV, 7, 8 et Fig. 1D). La prolifération de quelques cellules pariétales fait saillir, à l'intérieur de la cavité du nucléus, un bref cumulus formé d'une dizaine de cellules environ. L'hyperplasie d'un petit nombre d'entre elles provoque un brusque accroissement de la masse cellulaire qui pend dans la cavité du nucléus comme un battant de cloche et dont le revêtement cuticulaire est en continuité avec celui du reste de la cavité. Sauf au niveau du point d'attache de ce nodule de cellules, la paroi du nucléus est formée d'une seule strate cellulaire; les deux couches décrites précédemment semblent s'être confondues en une seule. Un fin réseau de cellules conjonctives vient entourer le nucléus et l'isoler de la couche épidermique banale du primordium, maintenant reconstituée. La cavité résiduelle du nucléus est occupée par un coagulum provenant de la lyse partielle du revêtement cuticulaire dont les ornements ont totalement disparu.

## DISCUSSION

La présente étude permet de combler dans une large mesure les lacunes que laissait le travail de Delage (1884) sur les transformations de la Sacculine au début de sa vie endoparasitaire. Elle apporte, en outre, les éléments d'une comparaison avec les maigres données dont nous disposons sur l'organogenèse du nucléus chez les Rhizocéphales « classiques ». Enfin, à la lumière des faits nouveaux qu'elle établit, elle autorise une réflexion sur les liens phylétiques qui relient ceux-ci aux Akentrogonides.

1. Le « nucléus » des Rhizocéphales, siège d'une seconde organogenèse qui aboutira à la formation de la partie externe du parasite, est constitué selon l'acception de Delage, d'une ébauche ovarienne et de deux enveloppes épithéliales dont la plus externe communique par un fin canalicule avec l'épiderme du « sac ». L'ovaire serait directement issu d'une masse cellulaire déterminée, déjà présente chez la cypris et incorporée dans la larve kentrogone lors de la métamorphose. Quant aux enveloppes épithéliales qui limitent entre elles la « cavité pérисomatique », elles résulteraient d'une « invagination... liée à un processus de bourgeonnement » de la paroi ectodermique du « sac » (p. 627). Ensuite, grâce à plusieurs délaminations successives, le feuillet épithélial appliqué contre « l'ovaire » donnerait naissance au manteau et à la paroi de la masse viscérale du parasite. Ainsi, en dépit de l'origine profonde du nucléus, l'origine ectodermique des enveloppes successives qui le recouvrent expliquerait leur capacité à produire un revêtement cuticulaire (face externe du manteau, cavité incubatrice).

Or, si le présent travail confirme l'origine ectodermique des enveloppes du nucléus, il ne confirme pas pour autant l'interprétation de Delage. En effet, d'une part le nucléus tout entier se forme directement à partir de la paroi du primordium (= « membrane basilaire » de Delage), en un point quelconque de celle-ci, mais toujours indépendamment de la genèse radiculaire. En outre, plusieurs nucléus peuvent se former au sein d'un même primordium bien qu'un seul subsiste chez le parasite adulte. Le nucléus définitif n'est donc pas issu de cellules déterminées, d'origine cypridienne, qui auraient conservé leurs potentialités morphogénétiques au cours de la métamorphose et de la phase endoparasitaire précoce. Un travail récent non publié (Brouard, 1981), a permis d'affirmer que la cypris de *Sacculina carciini* est dépourvue de tout nodule de cellules-souches et que la masse cellulaire autour de laquelle s'organise le corps de la larve kentrogone n'est pas un ensemble de cellules à potentialités gonocytaires (« ovaire ») comme le croyait Delage mais la masse nerveuse ventrale de la cypris. L'ébauche ovarienne de la *Sacculine* provient en fait de la multiplication des hautes cellules qui, à partir de la paroi profonde de la vésicule du nucléus, se sont invaginées à l'intérieur de celui-ci, faisant régresser peu à peu sa cavité propre. D'ailleurs, les images que nous avons obtenues sur coupes ne sont pas sans rappeler très étroitement celles publiées par Bocquet-Védrine (1961, pl. VIII, fig. 1 et 2 et 1972, fig. 4 à 7) et concernant le nucleus de très jeunes Akentrogonides encore infères (*Chthamalophilus* et *Boschmaella*).

D'autre part, la cavité initiale du nucléus de *Sacculina*, formée au contact de l'ovaire, n'est pas la cavité pérисomatique mais la cavité incubatrice. Bien que celle-ci régresse sous l'effet de la croissance ovarienne, il résulte des observations mentionnées ci-dessus que l'interprétation de Delage sur la formation des différentes enveloppes du nucléus (dénommées  $\delta$ ,  $\delta'$ ,  $\delta_1$ , etc.) doit être écartée au profit de celle de Smith (1906).

L'enveloppe la plus interne ( $\delta$ , ifig. 36) correspond à la paroi de la vésicule nucléale et non au résultat d'une invagination secondaire de la paroi ectodermique du primordium. L'origine de l'enveloppe externe ( $\delta$  selon Delage) est moins claire. L'hypothèse d'une migration de cellules ectodermiques ne peut être formellement écartée bien qu'elle paraisse peu probable; selon nous, les traînées cellulaires décrites par Delage sont de simples traces « cicatricielles » de la genèse du nucléus qui, après la fermeture de la vésicule, s'enfonce plus ou moins dans le tissu conjonctif qui occupe la cavité du primordium.

2. Chez les Rhizocéphales classiques les mieux étudiés, les premiers stades de différenciation du nucléus ne sont pas connus. Les images publiées par Smith (1906) sur diverses espèces de *Sacculinidae* et de *Peltogasteridae* du golfe de Naples ne font que confirmer les observations de Delage et se rapportent à des stades déjà très avancés. De même, la formation des bourgeons viscéraux chez *Gemmosaccus sulcatus* Lilljeborg (= *Chlorogaster sulcatus*), étudiée par Pérez (1931) n'apporte que peu d'éléments de comparaison avec les résultats du présent travail car les premiers stades décrits par cet

auteur comportent déjà une cavité incubatrice partiellement envahie par l'ébauche ovarienne. Toutefois, Pérez attribue l'apparition de cette cavité à une « délamination » survenant au sein d'une « prolifération subterminale de la paroi » du bourgeon grâce à une « fente schizocoelique arquée ». La suite des événements ontogénétiques rapportés par Pérez confirme l'origine secondaire, par invagination, de la cavité pérисomatique.

Dans l'état actuel de nos connaissances, toute tentative de généralisation demeure donc sans objet. Cependant, les faits rapportés chez *Sacculina* éclairent d'un jour nouveau un autre aspect du développement de ces parasites. La littérature scientifique nous a livré de nombreuses descriptions de parasites multiples chez les Sacculinidae, notamment dans les genres *Sacculina* et *Loxothylacus*; de telles observations ont donné lieu à deux types d'interprétations : infestation de l'hôte par plusieurs larves dont chacune aurait mené à terme son organogenèse ou phénomène monstrueux suivi de régulation, l'interprétation tératologique prévalant généralement.

L'observation de plusieurs ébauches de nucléus en cours de développement dans le très jeune primordium permet de proposer une autre interprétation. Il semble en effet que ce phénomène, loin de présenter un caractère exceptionnel, constitue un élément normal de l'ontogenèse précoce du parasite interne. La plupart des ébauches involuent au profit d'une seule d'entre elles, aboutissant à l'extrusion d'un seul sac externe. Or, si les causes de cette sélection nous échappent encore, il est possible d'admettre que, suivant les espèces, des conditions « locales » tenant à la physiologie de l'hôte puissent infléchir l'équilibre immunologique dans un sens plus ou moins favorable au parasite. Le caractère plus ou moins exceptionnel des réussites multiples pourrait donc dépendre, en dernier ressort, de la pression de sélection exercée par le milieu intérieur de l'hôte : une pression particulièrement forte entraîne l'élimination pure et simple du parasite au cours de sa phase interne ; en revanche, un affaiblissement des défenses immunitaires de l'hôte favorise la prolifération du parasite et la genèse de plusieurs nucléus à partir d'un seul primordium. A l'appui de cette hypothèse, on peut constater que, chez certains Rhizocéphales, le taux des « monstruosités » n'est pas uniforme au sein de l'aire de répartition. Ainsi, chez *Loxothylacus panopei* (Gissler), parasite du crabe *Rhithropanopeus harrisii* (Gould), nous avons observé (Turquier et Payen, 1978) que, sur la côte Est des U.S.A., près d'un parasite sur trois présente plusieurs sacs externes (jusqu'à quatre); or, plus au Sud, dans le golfe du Mexique, cette « anomalie » n'a été qu'exceptionnellement signalée. La « gémellité » du parasite pourrait bien être l'aboutissement d'une tendance particulière de cette espèce favorisée par les conditions géographiques et écologiques marginales auxquelles sont confrontées ses populations de la côte Est. La stabilisation d'une telle situation au cours de l'évolution conduirait à une situation très proche de celle que l'on observe chez plusieurs espèces de Rhizocéphales qui émettent plusieurs sacs successifs au cours de leur cycle.

3. Si les éléments nouveaux rapportés au cours du présent travail combinent en partie les lacunes qui subsistaient sur l'ontogenèse

précoce de la Sacculine, il reste bien délicat d'apprécier leur degré de généralité au sein des Rhizocéphales « classiques » pour lesquels nous disposons d'informations très partielles et très dispersées.

Cependant, en dépit de l'indispensable prudence qui demeure nécessaire, les modalités de l'ontogenèse de la Sacculine sont maintenant connues avec suffisamment de précision pour pouvoir être comparées à celles des Akentrogonides dont le cycle a fait l'objet d'études extrêmement précises (Bocquet-Védrine, 1961; Bocquet-Védrine et Parent, 1972).

Il ressort de cette comparaison que l'opposition au sein des Rhizocéphales entre deux lignées distinctes mais apparentées (Kentrogonoidae et Akentrogonoidea), démontrée par Bocquet-Védrine (1961), est peut-être encore plus profonde qu'elle n'apparaissait de prime abord et que le monophylétisme des Rhizocéphales, réaffirmé par cet auteur (1972), doit être révisé.

En effet, sur la foi des informations rapportées par Delage, il était légitime d'établir un rapprochement entre l'anatomie des larves cypridiennes des deux groupes et entre les modalités de leur organogénèse secondaire au cours de la phase parasitaire.

Or, on sait maintenant que la cypris de *Sacculina* est dépourvue de tout massif cellulaire comparable au « nodule de cellules-souches » décrit chez celles de *Chthamalophilus* et de *Boschmaella* (Bocquet-Védrine, 1961, 1969) et que, par conséquent, les modalités de leurs métamorphoses sont sans doute très différentes. En outre, si le nucléus des Akentrogonoidea provient peut-être de la migration au sein du jeune parasite de cellules épithéliales privilégiées (Bocquet-Védrine, 1961, p. 541) le même auteur admet (1972, p. 126) qu'il « ne résulte certainement pas d'une invagination de l'hypoderme de l'animal ». De toutes manières, il est évident que les modalités de sa mise en place sont fort différentes de celles décrites chez *Sacculina*. Des similitudes apparaissent toutefois entre les deux groupes (structure vésiculeuse du très jeune nucléus et modalités d'apparition de l'ébauche ovarienne notamment), mais celles-ci se manifestent dans un cadre ontogénétique radicalement différent : l'origine de la cavité périvarienne au sein du nucleus, qui donnera la cavité incubatrice, n'est en effet pas comparable et Bocquet-Védrine (1961), constatant que, contrairement à ce que l'on observe chez les Rhizocéphales « classiques », aucun revêtement cuticulaire ne tapisse la cavité incubatrice de *Chthamalophilus*, avait déjà soupçonné que les deux formations pourraient ne pas être homologues (p. 488).

Il n'est donc pas impossible que ces différences essentielles témoignent d'un isolement très ancien des Akentrogonoidea ancestraux par rapport au stock cirripédien et que leur évolution vers la vie parasitaire ait largement précédé celle des autres Rhizocéphales avec lesquels ils présentent peut-être en fait plus de caractères convergents que de caractères affines.

#### Summary

Experimental infestation of young *Carcinus maenas* with larvae of the Rhizocéphala *Sacculina carcinii* have been carried out. The early internal

parasit stages have been observed and the different steps of the nucleus formation are described. Modalities of *Sacculina* ontogenesis are discussed and compared with those of other Rhizocephalans.

### Riassunto

L'infestazione sperimentale di giovanni *Carcinus maenas* de larve del Rizocefalo *Sacculina carcinii* ha permesso l'osservazione dei primi stadi del sviluppo del parassite nel suo ospite. Sono descritte le diverse tappe della formazione del nucleus. Vengono discusse le modalita dell'ontogenesi della *Sacculina*, quindi ricollegate a quelle di altri Rizocefali.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1961. — Monographie de *Chthamalophilus delagei* I. Bocquet-Védrine, Rhizocéphale parasite de *Chthamalus atellatus* (Poli). *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 455-593.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1969. — La larve du Rhizocéphale *Boschmaella balani* (J. Bocquet-Védrine). *Arch. Zool. exp. gén.*, 110, pp. 279-288.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., et PARENT, J., 1972. — Organogenèse secondaire du Crustacé Rhizocéphale *Boschmaella balani* (J. Bocquet-Védrine), parasite de *Balanus improvisus* Darwin. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, pp. 109-128.
- BROUARD, M., 1981. — Contribution à la connaissance de l'ontogenèse des Rhizocéphales : les stades larvaires libres de *Sacculina carcinii* Thompson. D.E.S. Univ. Paris 6.
- DELAGE, Y., 1884. — Evolution de la Sacculine. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2<sup>e</sup> série, 2, pp. 417-736.
- PAYEN, G.G. RUBILIANI, C., HUBERT, M. et CHASSARD-BOUCHAUD, C., 1979. — Données préliminaires relatives aux modifications induites par les Rhizocéphales sur le système nerveux central des crabes hôtes : aspects structuraux et ultrastructuraux, *C.R. Acad. Sc. Paris*, 288, pp. 705-708.
- PAYEN, G., HUBERT, M., TURQUIEB, Y., RUBILIANI, C. et CHASSARD-BOUCHAUD, C., 1981. — Infestations expérimentales de crabes juvéniles par la Sacculine. Ultra structure des racines parasitaires en croissance et relations avec la masse ganglionnaire ventrale de l'hôte. *Can. J. Zool.*, 59, pp. 1818-1826.
- PÉREZ, C., 1931. — Organogenèse des bourgeons de remplacement chez les *Chlorogaster*, Rhizocéphales parasites des Pagures. *CM. Acad. Sc. Paria*, 193, pp. 195-197.
- RUBILIANI, C. et PAYEN, G., 1979. — Modalités de la destruction des régions neurosécrétrices des crabes *Carcinus maenas* (L.) et *C. mediterraneus* Czerniavsky infestés par la Sacculine. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 38, pp. 215-228.
- SMITH, G., 1906. — Rhizocephala. In *Fauna n. Flora Neapel*, 29, pp. 1-122.
- TURQUIER, Y., et PAYEN, G., 1978. — Contribution à la connaissance de *Loxothylacus panopei* (Gissler), Rhizocéphale parasite de *Rhithropanopeus harrisii* (Gould), Décapode Xanthidae. *Cah. Biol. Mar.*, 19, pp. 99-114.