

RECHERCHE SUR L'ONTOGENÈSE DES RHIZOCÉPHALES :

II. ORGANISATION ANATOMIQUE DE LA CYPRIS LIBRE DE *SACCOLINA CARCINI* THOMPSON

par

Annick Mourlan, Yves Turquier et Marie-France Baucher*

Résumé

L'organisation anatomique de la cypris de *Saccolina carcini* est reconstituée à partir d'une étude microscopique de larves obtenues en élevage. Une attention particulière est portée à la structure de la région céphalique et du système nerveux central, montrant que l'anatomie des larves de *Saccolina* est très proche de celle des larves des Cirripèdes non parasites. Les interprétations antérieures sont discutées.

Introduction

L'ontogenèse larvaire des Cirripèdes comporte typiquement une succession de deux phases : une phase nauplienne constituée de plusieurs stades successifs séparés par des mues (**), le dernier stade étant généralement qualifié de « métanauplius », et une phase cypris caractéristique de cette sous-classe de Crustacés. L'anatomie des Cirripèdes adultes étant conditionnée par le déroulement de la métamorphose de la larve cypris après sa fixation, la connaissance de celle-ci est primordiale pour la compréhension du groupe.

Chez les espèces littorales non parasites, les travaux sur la morphologie externe des larves sont nombreux mais cantonnés à un petit nombre de secteurs géographiques (Atlantique Nord, Méditerranée, quelques points des côtes du Pacifique). Quant à leur anatomie, les informations précises concernent des espèces relativement communes et ayant fait l'objet de monographies particulières (Hoffendahl, 1904 et Batham, 1946 chez les Pédonculés; Walley, 1969, chez les Balanomorpes, Kühnert, 1934, et Turquier, 1970, chez les Acrothoraeiques par exemple).

Chez les Rhizocéphales, les informations disponibles sont encore plus fragmentaires. En effet, seul un petit nombre d'espèces a fait l'objet de travaux suffisamment précis pour que le développement

(*) Laboratoire de Biologie et l'physiologie des Organismes Marins, Université P. et M. Curie (Bât. A), 4, place Jussieu - 75252 Paris Cedex 05.

(**) Le développement larvaire étant fréquemment affecté par un phénomène de « condensation », le nombre de stades qui constituent la phase nauplienne varie suivant les espèces, de zéro à six au moins.

de l'animal entre l'éclosion du nauplius et la fixation de la cypris soit considéré comme connu de manière satisfaisante. Chez les Sacculinidae les informations les plus complètes se rapportent à *Sacculina carcini* sur laquelle nous possédons quelques travaux magistraux mais fort anciens; dans les autres familles, des études plus récentes ont porté sur *Chthamalophilus delagei* (Bocquet-Védrine, 1961), *Sylon hippolytes* (Lützen, 1981), *Lernaeodiscus porcellanae* (Ritchie et Hoeg, 1981) et *Clistosaccus paguri* (Hoeg, 1982).

Après que Cavolini (1787) eut observé l'éclosion des nauplii et, en raison de la morphologie de ces larves, rapporté la Sacculine aux Crustacés, c'est à F. Müller (1863) que l'on doit la première description exacte de son développement larvaire. L'ontogenèse de ce parasite a été reprise et complétée par Delage (1884) dans son travail exemplaire sur « L'évolution de la Sacculine ». Il y apporte notamment des précisions nombreuses sur l'anatomie des larves, décrit la fixation et la métamorphose de la cypris et établit, de façon « définitive », le cycle des Rhizocéphales.

Eu égard au progrès que le mémoire de Delage a fait faire à nos connaissances sur la Sacculine, les travaux publiés sur ce parasite depuis un siècle semblent bien minces, les résultats de Delage ayant laissé apparemment peu de champ à des recherches nouvelles sur l'ontogenèse des Rhizocéphales.

Toutefois, bien des problèmes restent dans l'ombre : outre la question cruciale de la sexualité des larves qui a fait l'objet de publications aussi nombreuses que controversées, les modalités mêmes du cycle ontogénétique ne sont pas complètement élucidées. Ainsi, d'une part, la généralité du « schéma » proposé par Delage a été remise en question (Bocquet-Védrine, 1961; Ritchie et Hoeg, 1981; Rubiliani, 1984); d'autre part, le déroulement de la métamorphose cypridienne et de l'ontogenèse au cours de la phase endoparasitaire est mal connu (Rubiliani, Turquier et Payen, 1982) ou repose sur des données anciennes peu convaincantes.

Dans le cadre d'un travail en équipe sur la biologie des Rhizocéphales, nous avons entrepris de manière systématique l'étude ontogénétique des espèces aisément accessibles sur nos côtes. Le présent travail en constitue l'une des étapes; les résultats acquis permettent, d'une part, de mieux comprendre les modalités fort complexes de la métamorphose cypridienne et, d'autre part, d'éclairer notre réflexion sur les homologues entre les structures larvaires des différents groupes de Girripèdes et, partant, sur leurs affinités phylétiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les larves de *Sacculina carcini* qui ont fait l'objet du présent travail ont été obtenues par élevage, en été, à Roscoff (Nord-Finistère). Des *Carcinus maenas* sacculinés, récoltés à la grève, sont maintenus en eau courante jusqu'à l'éclosion des nauplii du parasite. Les

portées sont isolées puis fragmentées; les larves atteignent le stade cypris en moyenne cinq jours après leur éclosion.

Pour l'étude morphologique (microscopie à balayage) et biométrique, les larves sont fixées soit au formol salé à 10 p. 100, soit au Bouin aqueux additionné ou non de chlorure de calcium, soit au Bouin alcoolique.

Pour l'étude histologique, des méthodes de microscopie électronique ont été employées. Les stades larvaires nauplius, métanauplius et cypris ont été fixés respectivement 3 jours et 5 jours après la ponte dès que leur mue de transformation a été réalisée.

Méthode classique adoptée :

- double fixation au glutaraldéhyde à 1,4 p. 100 dans tampon cacodylate à pH 7,25, suivie d'une post-osmification au tétr oxyde d'Osmium à 1 p. 100 dans le même tampon.

- déshydratation et imprégnation prolongée.

- inclusion à l'Epon 812 suivie à la loupe binoculaire pour obtenir des orientations adéquates.

La reconstitution anatomique des larves a été réalisée à partir de coupes sériées en microscopie photonique, puis précisée par l'examen de coupes semi-fines colorées au Bleu de Toluidine et de coupes ultra-fines observées au Philips EM 300.

Les photos de microscopie électronique présentées dans cette note sont le résultat d'observations de coupes ultra-fines des différents stades larvaires faites selon un plan transversal.

RÉSULTATS

1) Morphologie de la cypris

Le corps de la cypris est enfermé dans une carapace; celle-ci, bien que qualifiée classiquement de « bivalve », ne comporte pas de charnière médio-dorsale (*). Elle est constituée d'une seule pièce fortement courbée de part et d'autre du plan sagittal. Sur chacun de ses bords libres elle porte deux lamelles cuticulaires longitudinales qui, à l'occlusion, s'appliquent contre les lamelles de l'autre « valve » et assurent avec elles l'« étanchéité » de la carapace. L'occlusion peut être complète lorsque l'animal est inquiété. Aucune ornementation particulière n'est décelable au microscope électronique à balayage : notamment, et contrairement à ce qui a été décrit chez d'autres espèces, la cypris de *Sacculina carcini* ne présente ni soies sensorielles, ni pores sur la face externe de la carapace.

La partie céphalique renferme un volumineux complexe nerveux et sensoriel ainsi qu'un équipement glandulaire très développé. Ses appendices sont réduits à une paire d'antennules rétractables à l'inté-

(*) Le terme de « valves » sera néanmoins conservé dans la suite du texte par commodité de langage.

rieur d'une « cavité palléale antérieure » exiguë, délimitée par une invagination du revêtement tégumentaire antéro-ventral. C'est dans cette cavité que sont entraînés les filaments frontaux lors de la morphogenèse de la cypris; bien développés au cours de la phase nauplienne, ils ne sont plus visibles extérieurement chez la cypris, contrairement à ce qui a été décrit chez d'autres Sacculinidae (Rubi-
liani, 1984). Le tissu conjonctif qui enrobe les organes du céphalon est réduit à un petit nombre de cellules par le grand développement d'éléments glandulaires variés dont la signification, notamment fonctionnelle, est inconnue.

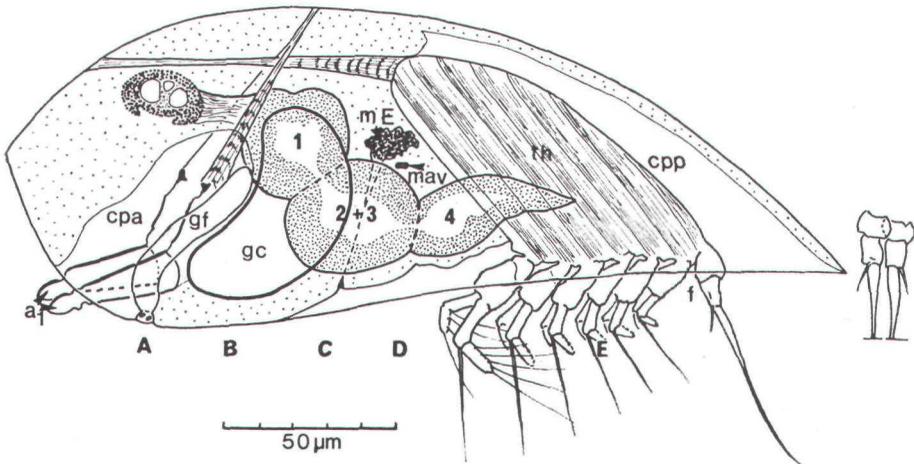


FIG. 1

Représentation schématique d'une larve cypris de *Sacculina carcini* en vue latérale gauche.

a, = antennules; c p a = cavité palléale antérieure; t h = thorax; p₁ à p₆ = péréiopodes 1 à 6; c.p.p. = cavité palléale postérieure; f = furca; les deux rames de celle-ci sont figurées « de face » à droite du schéma; g f = glande frontale; g c = glande cémentaire; m a v = muscle adducteur des « valves »; m E = massif de cellules endodermiques.

1 = protocerebrum ; 2 = deutocerebrum ; 3 = tritocerebrum ; 4 = segment mandibulaire.

A-B-C-D-E = différents plans de coupes des dessins de la figure 2.

Le thorax, réduit à une masse musculaire métamérisée, porte 6 paires de péréiopodes natatoires biramés. Il est suspendu dans la « cavité palléale postérieure » par une paire de muscles rétracteurs insérés très loin vers l'avant dans la région céphalique. Un sillon

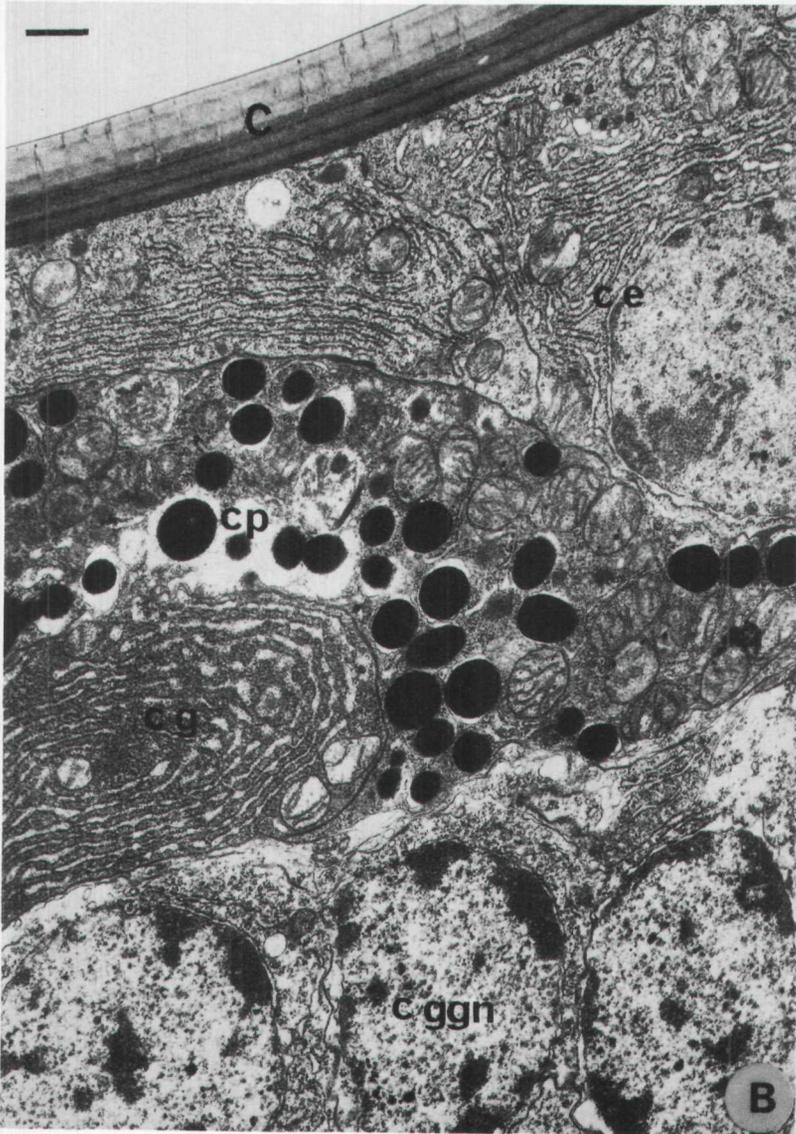
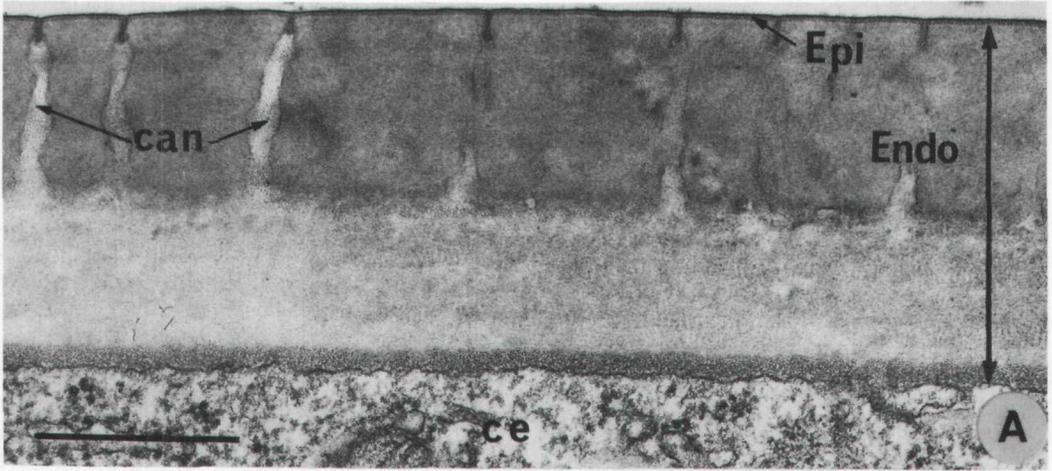
PLANCHE I

Tégument de la cypris de *Sacculina carcini*

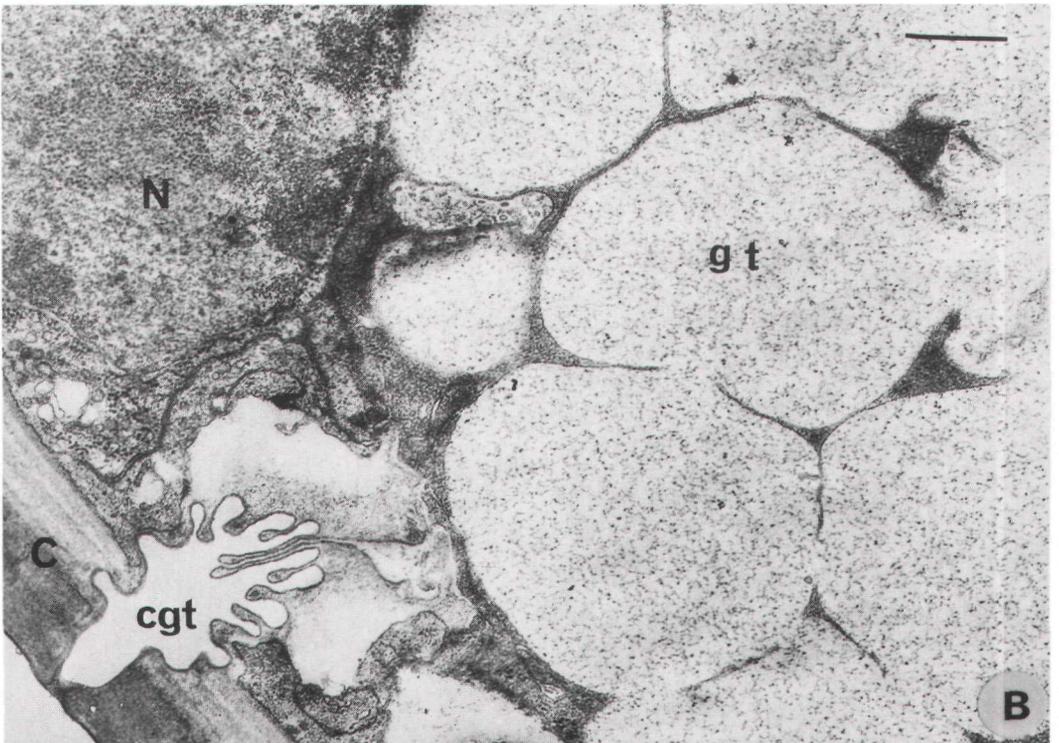
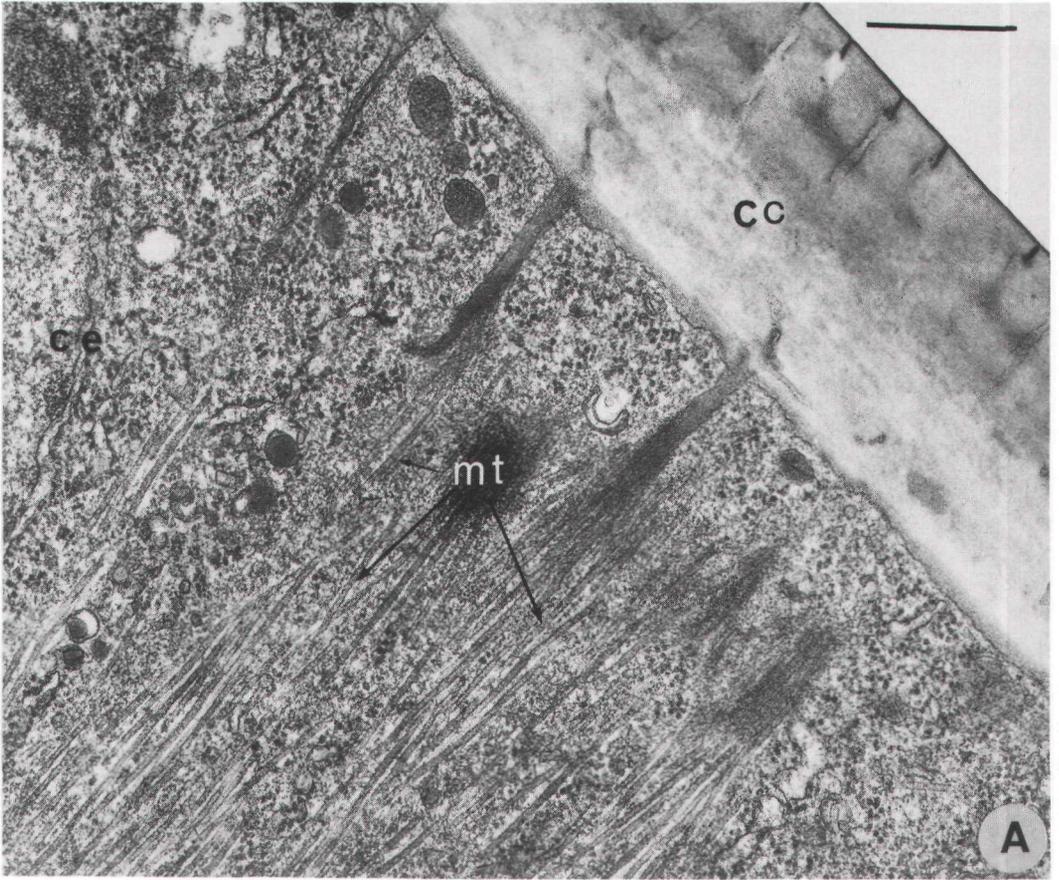
A — Fort grossissement de la cuticule de la carapace : x 54.000 = (l'échelle représente 0,5 µm).

Elle couvre les cellules épidermiques (c e). Elle est formée d'une épicuticule (Epi) externe et d'une endocuticule (Endo). Celle-ci est constituée d'une zone externe formée de 3 strates et traversée par de nombreux canalicules (can) et d'une zone interne également stratifiée.

B — Diversité des cellules tégumentaires : X 15.000 — (l'échelle représente 0,5 µm).
C : cuticule de la carapace — c e = cellule épidermique — c g = cellule glandulaire — cp = cellule pigmentaire — c g g n = cellule de ganglion nerveux.



A. MOURLAN, Y. TURQUIER et M.F. BAUCHER



A. MOURLAN, Y. TURQUIER et M.F. BAUCHER

tégumentaire profond isole de toute part la musculature thoracique qui demeure solidaire du reste du corps au niveau d'un pédicule ventral relativement étroit où s'engage la masse ganglionnaire responsable de son innervation.

La structure du périopode est telle que l'a décrite Delage : « une portion basilaire simple... à contour sinueux... surmontée de deux rames articulées avec elle et composées chacune des deux articles placés bout à bout ». Toutefois nos observations sur son ornementation ne confirment pas la description qu'en donne cet auteur. L'exopodite porte sur son article proximal une soie longue et rigide dirigée dans le prolongement de l'appendice et, sur son article distal, cinq soies natatoires perpendiculaires à son grand axe. L'endopodite ne porte pas de forte soie rigide mais son dernier article est muni quant à lui de quatre soies seulement.

L'abdomen n'est pas discernable; l'extrémité postérieure du corps se prolonge par une paire d'appendices articulés (« caudal appendages » des auteurs anglo-saxons), généralement homologués à une furca. Ces appendices sont constitués chacun de deux articles très courts (longueur totale de la furca variant de 12 à 15 μm) : l'article distal se prolonge par une longue soie simple à base bulbeuse; en outre, cette soie est flanquée sur son bord externe d'une courte épine.

L'étude biométrique des larves de *Sacculina carcini*, entreprise sur des animaux obtenus en élevage, a montré que deux types de larves sont émises lors des pontes d'été à Roscoff. Elles peuvent être présentes simultanément dans une même portée ou, au contraire, caractériser des portées uniformes constituées soit de larves de petite taille (longueur moyenne du nauplius I : 235 μm) soit de larves de grande taille (longueur moyenne du nauplius I : 265 μm). Le dimorphisme de taille se maintient pendant toute la vie larvaire et les cypris obtenues en élevage à partir des deux catégories de nauplius mesurent respectivement 240 et 280 μm en moyenne. Ces mesures confirment et complètent les observations réalisées dans notre laboratoire par Brouard (1981).

2) Le tégument

Le revêtement cuticulaire présente deux types de structure très différents, au niveau de la carapace d'une part, et au niveau du revêtement général d'autre part.

La carapace provient du bouclier tégumentaire dorsal déjà différencié chez les larves naupliennes. Légèrement bombé pendant les trois premiers stades larvaires et limité à la face dorsale, sa taille et

PLANCHE II

Tégument de la cypris de *Sacculina carcini*

A — Insertion du muscle adducteur sur la cuticule des valves : X 40.000 — (l'échelle représente 0,5 μm). c c = cuticule de la carapace — c e = cellule épidermique — mt = microtubules.

B — Débouché d'une glande tégumentaire muqueuse : X 26.000 — (l'échelle représente 0,5 μm). C = cuticule de la carapace — noyau de cellule épidermique — g t = glande tégumentaire — c g t = canal de la glande tégumentaire.

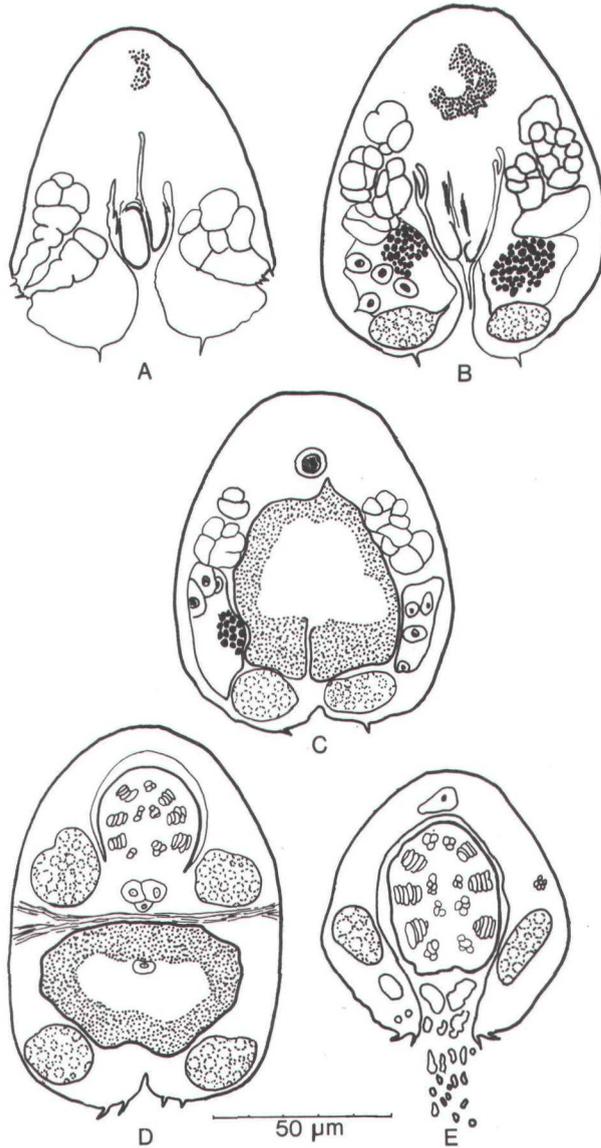


FIG. 2

Schéma de coupes transversales de cypris de *Sacculina carcini* aux niveaux A, B, C, D, E situés sur la figure 1.

en A : on remarque le débouché des glandes frontales, les antennules et l'extrémité de la cupule optique. Les antennules sont sectionnées soit au niveau du 3^e article (figure de gauche), soit au niveau du 2^e.

en B : notez le fond de la cavité palléale antérieure, l'extrémité distale des glandes frontales, les glandes cémentaires avec leurs sécrétions et, en position la plus ventrale deux importantes inclusions vitellines. La coupe affecte les antennules au niveau des articles proximaux 1 (bague verticale) et 2 (aspect en gouttière).

en C : voyez le passage entre protocerebrum et deutocerebrum avec, latéralement glandes frontales, glandes cémentaires et inclusions vitellines. Au-dessus de la masse nerveuse, le muscle rétracteur du thorax.

en D : fond de la cavité palléale postérieure (amorce du thorax), niveau du muscle adducteur des « valves » et du tritocerebrum. Les grosses cellules isolées (au-dessus du muscle et au sein de la masse nerveuse) appartiennent à un massif vestigial probablement endodermique.

en E : niveau du thorax et de ses appendices.

sa convexité s'accroissent brusquement chez le métanauplius (stade IV); le phénomène s'accroît encore davantage au cours de la morphogénèse de la cypris. Bien que les mouvements d'écartement et d'adduction des « valves » soient liés au jeu d'un muscle transversal dont la morphogénèse est déjà engagée chez le métanauplius, la plicature du bouclier tégumenlaire est indépendante de la mise en place de ce muscle dont l'insertion sur les « valves » est au contraire fort tardive. Le muscle adducteur des « valves » est tendu immédiatement en arrière des connectifs qui réunissent les ganglions antennaires (= tritocérébraux) et mandibulaires. (Fig. 2D et pl. II, photo A).

La cuticule de la carapace est épaisse de 1 μm environ; la microscopie électronique y révèle l'existence de deux zones distinctes dans les couches endocuticulaires :

— une zone externe constituée de trois strates successives et traversée par un grand nombre de canalicules où devaient s'engager des prolongements cytoplasmiques des cellules épidermiques. Toutefois ces canalicules sont aveugles car le revêtement épicuticulaire n'est pas affecté par eux et, à l'extérieur, la carapace n'apparaît percée d'aucun orifice à leur niveau; il n'est cependant pas exclu que, eu égard à la minceur du revêtement cuticulaire qui isole les canalicules du milieu extérieur, des informations chimiques ou mécaniques puissent être captées à ce niveau. Leur densité est, en moyenne, de 15 canalicules environ par μm^2 . Cette zone correspond, selon toute vraisemblance, aux couches préexuviales de la cuticule.

— une zone interne, d'épaisseur comparable, également stratifiée, mais dépourvue de canalicules. (pl. I, photo A).

Sur le reste du corps, la cuticule présente une épaisseur beaucoup plus faible (0,1 à 0,3 μm au niveau du thorax, et moins encore sur la face interne du manteau). On n'y retrouve pas la structure en deux zones distinctes des couches endocuticulaires décrites au niveau de la carapace.

Le tégument présente une gamme de types cellulaires singulièrement étendue (pl. I, photo B). En particulier il est pourvu de nombreuses glandes muqueuses.

3) L'appareil antennulaire

Les antennes de la cypris dérivent de la première paire d'appendices naupliens à l'issue d'une transformation qui leur fait perdre sans doute tout caractère fonctionnel pendant l'intermue qui précède l'apparition de la cypris, mais qui ne modifie en aucun cas les rapports splanchnologiques de l'appendice avec les autres organes.

Chez le métanauplius, les muscles moteurs des trois paires d'appendices s'insèrent sur une plaque tendineuse unique située dorsalement relativement loin vers l'arrière, et à partir de laquelle ils divergent en trois paires de faisceaux qui vont s'attacher respectivement sur les articles proximaux des appendices céphaliques. Ces muscles sont gainés d'une tunique de cellules conjonctives peu nombreuses dont le cytoplasme est densément chargé de fibres; cette enveloppe souple amortit les effets des déformations musculaires liées à la locomotion sur les structures nerveuses pratiquement conti-

guës (Fig. 3 et 4). Lors de la dernière mue nauplienne (transition entre le stade IV et la cypris), seuls les muscles antennulaires ne subissent pas de dégénérescence et conservent leur gaine conjonctive et leurs attaches appendiculaires intactes. Toutefois, la structure de l'antennule subit de telles transformations que les mouvements dont ils sont responsables s'en trouvent modifiés.

Chez le métanauplius, l'antennule, bien que constituée de quatre articles successifs se meut en conservant sa rigidité et n'effectue que des mouvements alternatifs simples (abduction-adduction).

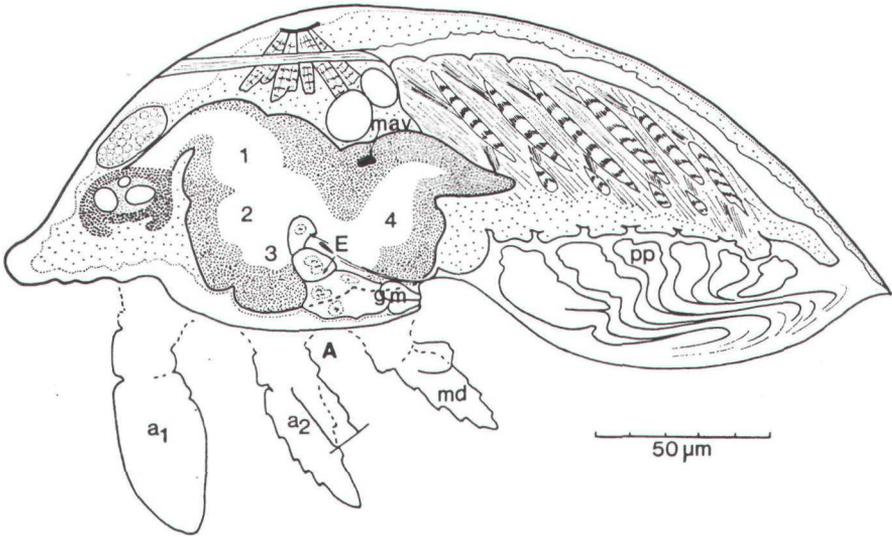


FIG. 3

Représentation schématique d'une larve métanauplius de *Sacculina carcini* (stade IV) en vue latérale gauche.

a_1 = antennules; a_2 = antennes; m d = mandibules; g m = glande muqueuse; 1, 2, 3, 4 = différents ganglions du système nerveux. E = massif de cellules endodermiques; m a v = muscle adducteur des valves; V = vitellus; P P = péréiopodes en formation, A = plan de coupe du dessin de la figure 4.

Chez la cypris, les deux articles proximaux de l'antennule s'incorporent à la région céphalique où ils demeurent identifiables grâce à deux baguettes squelettiques sur lesquelles s'insère la musculature (Fig. 2B). L'article le plus proximal est réduit à une baguette simple; le second, plus épais, est creusé en gouttière sur sa face supérieure. Toutefois, nous n'avons pas retrouvé, dans la morphologie de ces baguettes, la structure en H décrite par Delage. Le jeu de la musculature assure, lorsqu'elle se contracte, la rétraction des articles distaux de l'antennule à l'intérieur de la cavité palléale antérieure, mais les fibres musculaires insérées sur ces derniers permettent à la larve des mouvements antennulaires plus complexes dont elle use au cours de sa phase benthique de prospection du substrat. La partie distale de l'appendice, seule visible à l'extérieur du corps lorsque l'animal est vivant, est constituée de deux articles : l'un, sub-cylindrique long de 25 μ m

environ, prolongé par un quatrième et dernier article en forme de ventouse et présentant une ornementation complexe qui a été décrite par Delage.

Les muscles antennulaires ainsi que les structures sensorielles que porte le dernier article sont innervés par des neurones de la masse ganglionnaire cérébroïde; les axones, relativement courts, sont disposés en faisceaux épars qui ne constituent pas un nerf antennulaire identifiable.

Les annexes antennulaires comportent en outre une paire de volumineuses glandes cémentaires qui occupent, de part et d'autre du corps, tout l'espace compris entre la cavité palléale antérieure et la

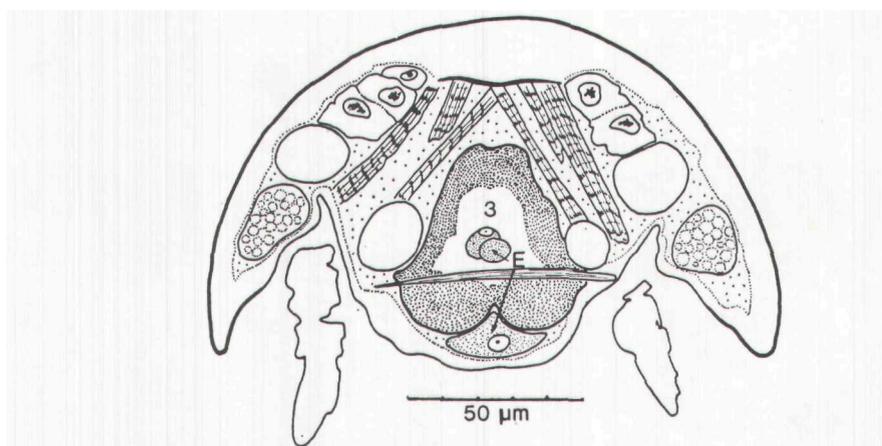


FIG. 4

Schéma de coupe transversale de la larve métanauplius de *Saccolina carcini* au niveau A situé sur la figure 3.

3 = tritoccrebron ; H = massif endodermique.

masse ganglionnaire ventrale. (Fig. 1, 2A et 2B). Les premières cellules cémentaires se différencient chez le métanauplius à partir de cellules sous-épidermiques de la région céphalique antérieure, de part et d'autre du protocérébron. La différenciation gagne peu à peu un nombre plus grand de cellules situées de plus en plus vers l'arrière, mais sans constituer un organe massif. Chez la cypris, les cellules cémentaires sont regroupées en une masse paire reniforme, et disposées en éventail autour d'un « bassinnet » aux contours peu nets qui recevra la charge sécrétoire des cellules. Un court canalicule excréteur s'interpose entre le bassinnet et la base de l'antennule; sur coupes, son trajet est difficile à suivre. Il semble pourvu d'un revêtement cuticulaire.

La sécrétion des cellules cémentaires s'accumule dans des vésicules ergastoplasmiques dilatées; elle se présente sous forme d'inclusions globuleuses ou polyédriques d'un diamètre de 1 µm environ; ces inclusions sont constituées de sous-unités d'aspect vésiculaire noyées dans une matrice dense aux électrons (diamètre d'une sous-unité : 60 nm environ). Le produit de sécrétion semble subir une phase de maturation au cours de laquelle son aspect se modifie, le contenu des inclusions devenant peu à peu homogène. (Pl. II, photos A, B, C).

4) Le système nerveux central

L'organisation de la masse nerveuse ganglionnaire est difficilement interprétable chez la cypris en raison de l'importante condensation qu'elle subit au cours des dernières heures de la phase nauplienne.

Chez celle-ci (fig. 3 et 5) trois paires de ganglions sont identifiables et leur disposition métaniérique relativement bien conservée (notamment sur coupes frontales). Le protocérébron, situé en position antéro-dorsale, constitue une masse unique et sagittale; il se prolonge vers l'avant par un bref ganglion optique qui enchâsse pratiquement

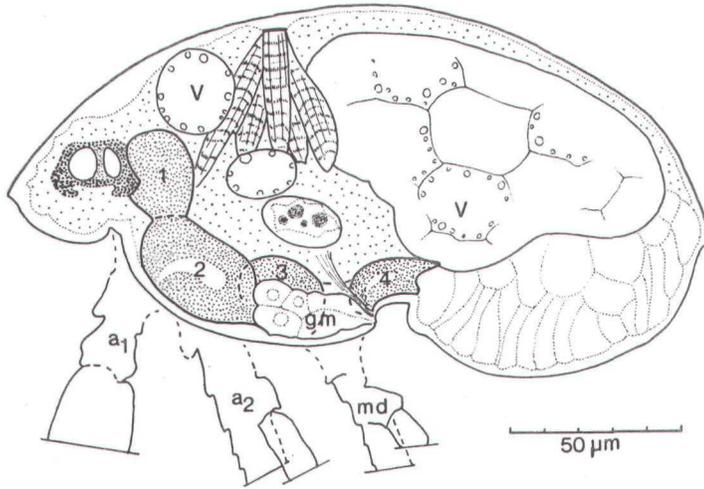


FIG. 5

Représentation schématique d'une larve Nauplius de *Sacculea carcini* (stade I) en vue latérale gauche.

a₁ = antennule; a₂ = antenne; m d = mandibule; g m = glande muqueuse; V = vitellus.

1, 2, 3, 4 = différents ganglions du système nerveux.

l'œil nauplien. La structure de ce dernier est comparable à celle décrite chez d'autres larves de Cirripèdes (Kauri, 1962; Elofsson, 1966, 1971; Walley, 1969; Turquier, 1970).

Accolés au protocérébron en position posléro-ventrale, les ganglions deuto-cérébraux ont conservé leur position paire et, en dépit de la brièveté de la commissure qui les unit dans le plan sagittal, la masse cérébroïde, à leur niveau, apparaît nettement bilobée sur coupes transversales. L'innervation des antennules leur parvient en position antéro-ventrale.

Des ganglions deutocérébraux s'échappent, en direction de la face ventrale et vers l'arrière, deux connectifs épais et courts qui les relie à une masse nerveuse volumineuse et complexe. On y reconnaît, vers l'avant, les ganglions tritocérébraux, responsables de l'innervation des antennes, qui sont situés entre les protopodites de celles-ci et jouxtent l'épiderme de la face ventrale. Immédiatement vers l'ar-

rière, et peu distincts des précédents, les neuromères du segment mandibulaire sont implantés dans une situation homologue à la base des appendices. Enfin, la masse nerveuse ventrale se prolonge vers l'arrière par un bref moignon de cellules indifférenciées qui, chez le métanauplius (stade IV) s'insinue à l'intérieur de l'ébauche thoracique en cours de formation.

Chez la cypris, (Fig. 1), la régression des appendices céphaliques post-antennulaires d'une part, et une importante condensation de la masse ganglionnaire d'autre part, rendent plus délicate l'interprétation du système nerveux qui perd notamment son organisation métamérique. Anatomiquement, deux ensembles séparés par un isthme sont repérables. Le plus antérieur correspond au protocérébron et aux neuromères antennulaires (deutocérébraux); la condensation qui a affecté le système nerveux central du métanauplius a eu pour effet de le repousser vers l'arrière et d'étirer les nerfs optique et antennulaire. Les connectifs deuto-tritocérébraux restent identifiables sur coupes, ainsi que les ganglions antennaires qui assurent la transition entre les deux masses nerveuses principales (Fig. 2C). Leur taille est très inférieure, chez la cypris, à celle atteinte chez le métanauplius et leur situation moins superficielle par rapport au tégument de la face ventrale de la larve. Latéralement, les glandes cémentaires sont étroitement appliquées contre eux.

Le second ensemble ganglionnaire, ventral et postérieur, appartient topographiquement à la moitié céphalique de la cypris. Il constitue une masse importante dont la structure paire est encore visible sur coupes bien que les ganglions symétriques soient largement soudés entre eux dans le plan sagittal (Fig. 2C). Il n'est pas possible d'identifier avec précision les parts respectives que prennent les neuromères mandibulaires et thoraciques dans la constitution de cet ensemble, mais il est clair que l'essentiel des axones qui s'en échappent pénètrent dans le thorax par l'étroit pédicule qui sépare celui-ci du céphalon. Un certain nombre de repères anatomiques permettent toutefois d'attester la permanence des neuromères mandibulaires : ce sont, d'une part, la position du muscle adducteur des « valves » et, d'autre part, les vestiges d'un cordon cellulaire, de nature vraisemblablement endodermique, dont il sera question plus loin. (Fig. 2D).

Enfin, la comparaison de nos coupes avec les images publiées par Delage (1884) ne laisse aucun doute sur la confusion de cet auteur entre ce qu'il a décrit comme « ovaire » et le complexe nerveux ventral de la cypris (pl. IV). D'ailleurs, en dépit de l'attention toute particulière que nous avons portée à ce problème, aucun primordium génital, aucun massif d'initiales germinales ne sont identifiables chez la cypris.

5) Le tissu conjonctif céphalique et l'équipement glandulaire

Compte tenu de la taille relativement considérable des organes que renferme la région céphalique, l'extension du tissu conjonctif y est fort restreinte. En outre, plusieurs types de cellules spécialisées et diverses inclusions en compliquent l'anatomie.

Les glandes frontales (Fig. 1) sont situées dans l'épaisseur du manteau, de part et d'autre de la cavité palléale antérieure. Elles débouchent chacune par un orifice complexe au niveau du bord libre de la carapace (Fig. 2A). Chaque glande mesure jusqu'à 50 μm de long; son extrémité interne est contiguë avec la masse cérébroïde et les glandes cémentaires.

Chaque glande frontale est composée de deux sous-unités communiquant avec l'extérieur par un orifice excréteur distinct. Une sous-unité glandulaire, d'aspect grossièrement cylindrique est constituée d'un empilement irrégulier de cellules; les plus profondes, qui manifestent sur coupe loulles les apparences d'une activité importante (noyau lobé à gros nucléole, cytoplasme basophile riche en ergastoplasme...) coiffent la glande. Les cellules qui constituent la masse principale de la glande acquièrent une forte turgescence au fur et à mesure que s'accumule leur produit de sécrétion. Elles se présentent sous deux aspects très différents qui correspondent peut-être à deux phases de l'activité sécrétaire (Fig. 2A, B, C).

Les cellules pigmentaires sont réparties sans ordre apparent entre les organes de la cypris. Quelques-unes s'insèrent entre les cellules du manteau; une concentration plus importante est observable à la limite des régions céphalique et thoracique. Chaque cellule pigmentaire présente une forme très ramifiée; ses prolongements, qui renferment les granules pigmentaires et un chondriome abondant, s'insinuent entre les viscères ou les cellules de la tunique palléale. Les granules ont une forme oblongue, grossièrement cylindrique, et mesurent en moyenne 0,4 μm de diamètre. Une zone peu dense aux électrons apparaît fréquemment au cœur des granules (pl. I, photo B).

Les réserves vitellines sont concentrées, chez les larves naupliennes, dans la région thoracique. Elles se regroupent peu à peu dans une zone comprise entre la masse nerveuse cérébroïde et l'ébauche thoracique (Fig. 5). Chez le mélanauplius, le vitellus qui subsiste tend à migrer vers l'arrière de part et d'autre du thorax (Fig. 4). Chez la cypris enfin, les réserves vitellines sont réduites à un petit nombre d'inclusions de grande taille, situées dans le manteau, et disposées symétriquement par rapport au plan sagittal de la larve. La majeure partie des cellules contenant ces inclusions sont réparties dans le manteau qui borde la cavité palléale postérieure (Fig. 2E). Le cytoplasme des cellules vitellines est réduit, sur coupes, à un mince liseré contenant de rares organiles écrasés entre la membrane plasmique et l'énorme masse lipidique du vitellus (pl. III, photos A et B).

PLANCHE III

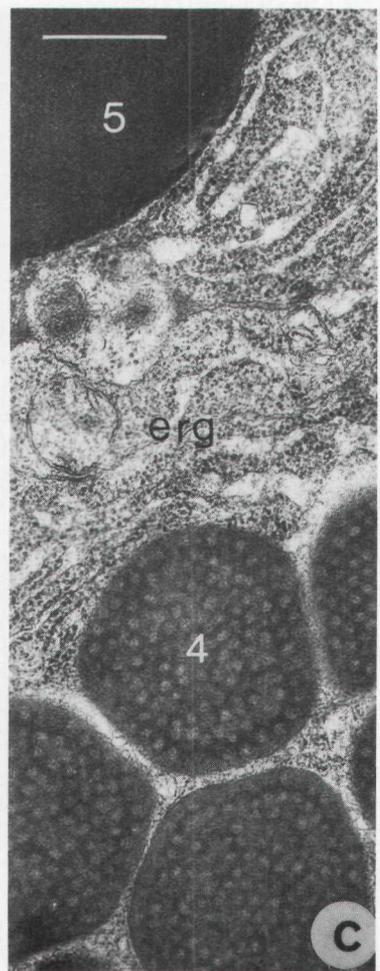
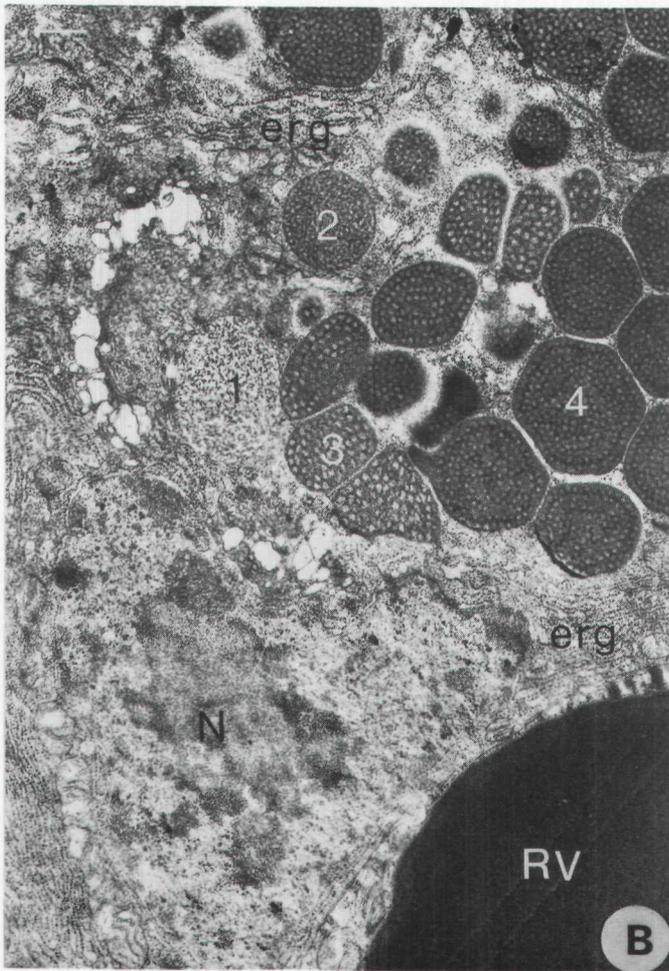
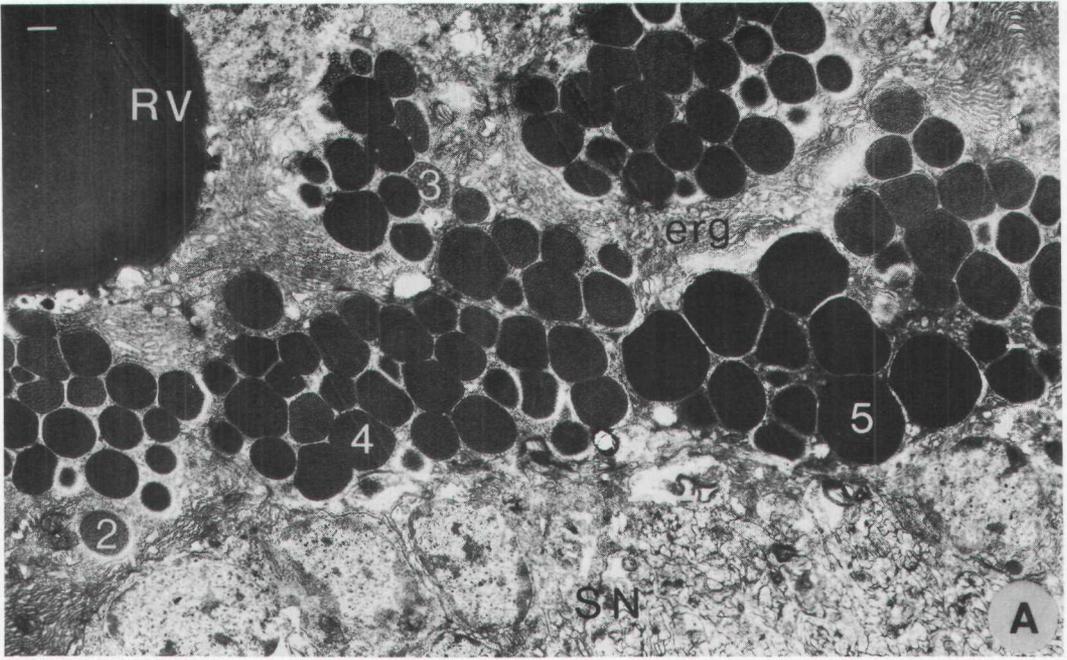
Sécrétions des glandes cémentaires de la cypris de *Saeculina carcini*.

A — Faible grossissement : X 6.600. B — Plus fort grossissement : X 13.600.

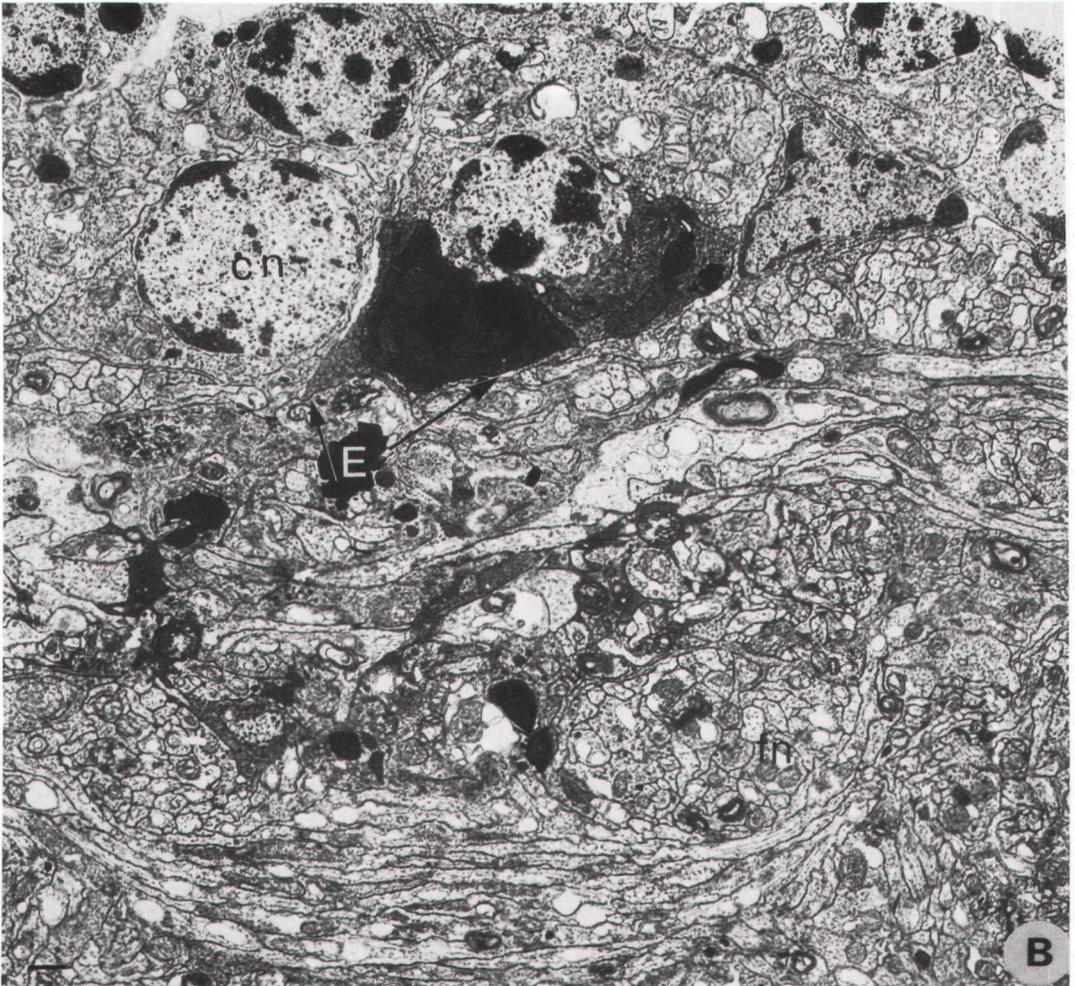
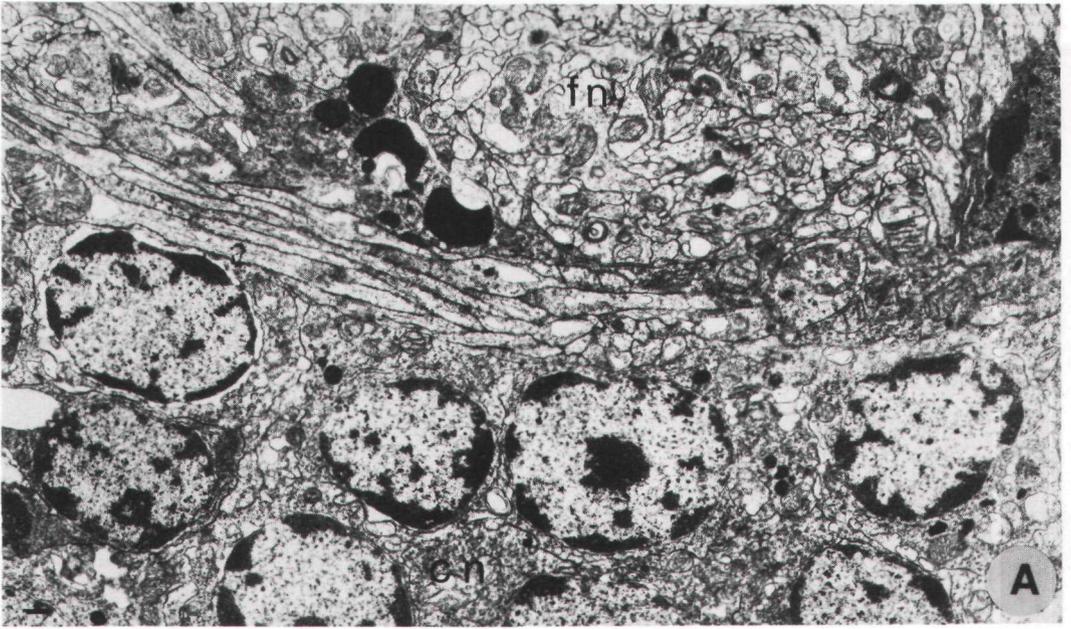
C — Très fort grossissement : X 32.000

(l'échelle représente partout 0,5 μm)

Les glandes jouxtent la masse ganglionnaire ventrale (S N) et sont entourées de réserves vitellines (R V). Les produits de sécrétion accumulés dans des vésicules ergastoplasmiques (e r g) subissent une phase de maturation (1 à 5), le contenu des inclusions devenant peu à peu homogène.



A. MOURLAN, Y. TURQUIER et M.F. BAUCHER



A. MOURLAN, Y. TURQUIER et M.F. BAUCHER

6) Le problème d'un endoderme vestigial

Les larves de la Sacculine, comme toutes celles des Rhizocéphales chez lesquels elles sont connues, sont lécilhotrophes et dépourvues d'appareil digestif différencié.

Selon Delage, les réserves vitellines utilisées par la tarve seraient disposées sous forme de « gouttelettes » éparses dans le tissu conjonctif céphalique. Nous avons vu que les « gouttelettes vitellines » de Delage subsistent en fait chez la cypris sous forme d'inclusions lipidiques de très grande taille contenues dans un petit nombre de cellules sous-épidermiques; celles-ci s'échelonnent, dans l'épaisseur du manteau, vers l'arrière de l'animal.

D'autre part, au cours de la vie embryonnaire, la gastrulation conduit à la mise en place d'un feuillet endodermique authentique, réduit à quelques cellules chargées de vitellus; cet endoderme, dont les fonctions trophiques sont évidentes, peut être repéré en tant que « feuillet » pendant un temps plus ou moins long au cours de l'organogenèse embryonnaire (Bocquet-Védrine, 1961, 1965).

Son évolution ultérieure est inconnue. Or, l'étude anatomique des larves nous a permis de mettre en évidence l'existence de massifs cellulaires qui occupent, chez le mélanauplius, une situation topographiquement homologue à celle d'un tube digestif. Ces cellules, dont la structure est fort singulière, constituent un amas sous-épidermique intercalé entre les neuromères antennaires et mandibulaires (Fig. 3 et 4). Vers l'arrière, elles sont appliquées contre une paire de glandes muqueuses dont l'orifice excréteur s'ouvre à l'extrémité d'une éminence tégumentaire. Dorsalement, le massif se prolonge par un cordon cellulaire qui s'insinue entre les connectifs reliant les ganglions antennaires et mandibulaires; or, ce sont précisément ces connectifs qui constituent, dans tout système nerveux scalariforme, le « collier périoésophagien ». En outre, le muscle adducteur des « valves » de la cypris (topographiquement postérieur au stomodaeum chez les larves de Cirripèdes) se différencie *en arrière* de ce cordon.

La nature endodermique de ces cellules, si elle nous paraît fort probable, ne peut toutefois être déduite de ce seul argument topographique. Des preuves embryologiques indiscutables devront être fournies à l'appui de cette hypothèse qui fait l'objet de recherches actuellement en cours.

A la fin de la phase nauplienne, le massif « endodermique » régresse fortement, et quelques cellules seulement sont repérables chez la cypris. Leur localisation par rapport à la niasse nerveuse ventrale permet notamment de repérer l'emplacement du neuromère mandibulaire (Fig. 2D).

PLANCHE IV

Système nerveux central de la cypris de *Sacculina carcini*.

A — Ganglion nerveux ventral : x 6.600. c n : cellules nerveuses. f n : fibres nerveuses (l'échelle représente 0,5 μ T)

B — Massif de cellules endodermiques : X 9.200 (l'échelle représente 0,5 μ m)

Au milieu du ganglion nerveux à proximité du muscle adducteur des valves, on trouve un massif (E) de cellules interprété comme du tissu endodermique.

DISCUSSION et CONCLUSIONS

La connaissance morphologique et anatomique de la cypris des Rhizocéphales présente, pour notre compréhension de ce groupe, un triple intérêt. D'une part, elle permet d'apporter quelques arguments au débat actuellement très ouvert sur la sexualité des larves; d'autre part, elle est une base indispensable à l'interprétation de la morphogénèse du stade infestant; enfin, dans la mesure où les informations disponibles autorisent une comparaison entre des genres suffisamment nombreux et diversifiés, elle peut éclairer notre réflexion sur l'évolution des Rhizocéphales.

1) Morphologie de la cypris : le problème du dimorphisme des larves

Un siècle après la publication du travail de Delage sur « l'évolution de la Sacculine », le problème de la biologie de la reproduction des Rhizocéphales est loin d'être résolu. L'hermaphroditisme de ces Crustacés, admis par les premiers auteurs, reste la doctrine officielle de la quasi-totalité des ouvrages de zoologie publiés récemment. Or, Delage lui-même, s'appuyant sur l'étude du comportement des cypris ainsi que sur les observations rapportées par d'autres auteurs, avait admis l'existence de deux types larvaires, l'un responsable de l'infestation de l'hôte et donnant naissance au parasite externe et l'autre capable de se fixer autour du cloaque des externae immatures, correspondant à des « mâles primordiaux » qui interviendraient tout au plus dans la fécondation de la première ponte.

A la suite de Delage, divers auteurs ont donné du comportement des cypris des interprétations variées, mais aucun n'a rapporté de différences morphologiques entre les deux types larvaires. C'est Veillet (1943) qui a signalé le premier, chez *Lernaeodiscus galathea*, l'existence de deux catégories de cypris différant par leur taille, différence considérée par lui comme la manifestation précoce d'un dimorphisme sexuel. Les observations de Veillet ont été confirmées chez *Peltogasterella socialis* (Yamagimachi, 1961), espèce pour laquelle il a été démontré par ailleurs que le sac viscéral est le fruit de l'infestation de l'hôte par une cypris femelle, de petite taille, alors que les cypris mâles, de grande taille produisent les cellules souches des spermatozoïdes et les « injectent » dans la cavité du sac viscéral (Ichikawa et Yanagimachi, 1958, 1960; Yanagimachi et Fujimaki, 1967).

Le « cryptogonochorisme » des Peltogasteridae a été étendu récemment aux Lernaeodiscidae (Ritchie et Hoeg, 1981), mais la généralisation à d'autres familles soulève encore bien des objections. D'une part, Veillet (1960, 1961) qui fut pourtant le premier à découvrir l'existence d'un dimorphisme de taille chez les larves, a également montré que l'existence de ces deux types n'a aucune valeur générale et que, selon les espèces, les cypris mâles et femelles ne sont pas identifiables à partir de critères biométriques. Ce serait d'ailleurs le cas, selon cet auteur, chez *Sacculina carcini*.

L'existence d'un seul type de cypris a été confirmé depuis chez *Sylon hippolytes* (Lützen, 1981) et chez *Clistosaccus paguri* (Høeg, 1982).

D'autre part, il reste à prouver, chez les espèces où se manifeste un dimorphisme de taille des cypris, que celui-ci se double effectivement d'une différence de comportement lors de la fixation (choix de substrat) et d'une différence dans le déroulement de la métamorphose (morphogénèse de la kentrogone pour les larves ♀elles, ou mise en place du primordiun germinal pour les larves mâles).

Bien qu'une moisson récente de faits nouveaux soit venue enrichir ce dossier, le problème n'est pas totalement résolu.

En particulier, Høeg (1984), a entrepris de façon plus approfondie un travail comparable à celui de Brouard et a retrouvé le dimorphisme de taille des larves chez *Sacculina cercini*. Ayant poursuivi ses observations au printemps et en été, cet auteur a constaté que l'existence de deux catégories larvaires persiste toute l'année, et que les moyennes calculées diminuent progressivement au fur et à mesure que la saison s'avance. Toutefois, les variations saisonnières de la taille des larves ne masquent pas l'existence de deux catégories de cypris.

En outre, selon Høeg, ces deux types larvaires manifesteraient un comportement différent au cours des tentatives d'infestation de jeunes *Carcinus*, ce qui autoriserait cet auteur à définir comme femelles les cypris de petite taille et comme mâles les cypris de grande taille. Sans réfuter totalement l'argumentation de Høeg, l'examen de ses résultats montre que, dans le détail, le phénomène est moins évident. En outre, la taille des larves est déterminée à partir d'un échantillonnage pendant leur phase libre mais, dans le cas de portées mixtes, aucune vérification n'a été effectuée sur les cypris *après leur fixation*; cette précaution aurait permis à elle seule de lever définitivement le doute sur l'appartenance des cypris fixées (sur un crabe ou sur une jeune externa) à l'une ou l'autre catégorie.

Les tentatives d'infestations que nous avons réalisées à partir des cypris obtenues dans nos élevages ont abouti à un très grand nombre de fixation sur des crabes-hôtes; nous avons en outre vérifié que ces larves étaient effectivement engagées dans un processus de métamorphose (excrétion du produit des glandes cémentaires à l'extrémité de l'une des antennules, réorganisation de la région céphalique, etc.).

Or, ces cypris présentent un large éventail de taille (de 230 à 270 μm) et ne semblent pas appartenir à l'une plutôt qu'à l'autre des catégories biométriques définies précédemment (voir paragraphe 1).

Enfin, Rubiliani (1984) a étudié le développement larvaire et la fixation des cypris chez un autre Sacculinidae, *Loxothylacus panopei*, parasite de Xanthidae nord-américains. Cet auteur a mis en évidence l'existence, dans toutes les portées, d'une répartition bimodale de la taille des larves. Mais en raison du petit nombre d'animaux disponibles, il n'a pu établir une corrélation entre la taille des cypris et leur comportement au moment de la fixation.

Ainsi, à partir des exemples chez lesquels le phénomène a été

étudié, les Sacculinidae présentent, comme chez les Peltogasteridae et les Lernaediscidae, deux catégories de larves différentes par leur taille. Toutefois, si quelques résultats expérimentaux suggèrent que ce dimorphisme pourrait avoir une signification sexuelle, trop de preuves restent à fournir pour que cette hypothèse séduisante **puisse** être considérée actuellement comme confirmée.

2) Anatomie de la cypris et préparation de la kentrogone

Le présent travail modifie sensiblement (l'interprétation que Delage (1884) avait donnée de l'anatomie larvaire chez *Sacculina carcini*. Certaines des données nouvelles qui ont été précisées ci-dessus ont échappé à cet auteur pour des raisons strictement techniques : ce sont notamment, la structure du tégument, l'organisation du complexe antennulaire, l'existence d'un appareil glandulaire diversifié (considéré par lui comme des réserves vitellines») et comportant notamment des glandes cémentaires annexées aux antennules, la présence d'un muscle adducteur des « valves », etc.

Toutefois, les données les plus importantes concernent l'organisation du système nerveux central et la réfutation de l'existence, chez la cypris de Sacculine, d'un nodule de cellules indifférenciées auquel Delage avait accordé la valeur d'une ébauche génitale.

La reconstitution de l'anatomie du système nerveux de la larve révèle une structure arthropodienne relativement classique. En dépit des difficultés d'interprétation inhérentes, d'une part, à la condensation des masses ganglionnaires chez la cypris, d'autre part, à la régression de certains éléments constitutifs du système nerveux liée à la disparition des antennes et des mandibules et, enfin, au brusque développement d'une innervation thoracique, il a été possible de retrouver l'organisation métamérique du système nerveux. Il est maintenant établi que, pour les segments céphaliques, celui-ci ne se réduit pas à un ensemble ganglionnaire « cérébroïde » situé à proximité de l'œil, mais possède également, en position ventrale, des neuromères antennaires et mandibulaires largement soudés entre eux et avec la masse ganglionnaire thoracique; ils sont reliés aux ganglions « cérébroïdes » par une paire de connectifs bien développés. Cette organisation n'a pas été reconnue par Delage qui a interprété la masse nerveuse ventrale très condensée comme un « ovaire »,

Or, sur la foi des informations fournies par Delage, Bocquet-Védrine (1961) a rapproché « l'ovaire » de la larve de Sacculine du « nodule de cellules-souches » qu'elle avait découvert chez la cypris de *Chthamalophilus* et dont elle avait montré qu'il est responsable de la genèse du parasite des Chthamales.

L'homologation des deux structures permettait, en dépit des différences profondes qui séparent les ontogenèses des deux parasites, d'établir une comparaison satisfaisante.

Rien, dans la cypris de *Sacculina carcini*, ne peut être interprété comme l'homologue du nodule de cellules-souches des Akentrogonkles dont la seconde organogenèse apparaît ainsi encore plus originale au sein des Rhizocéphales. Chez la Sacculine, les figures produites par Delage semblent indiquer que le ganglion nerveux ventral est incor-

poré en totalité dans le corps de la kentrogone en cours de formation. La vérification de cette hypothèse fait actuellement l'objet d'une recherche en cours.

3) Anatomie de la cypris et évolution des Rhizocéphales

A l'issue de sa monographie de *Chthamalophilus delagei*, Bocquet-Védrine (1961) avait été amenée à scinder les Rhizocéphales en deux sous-ordres distincts et à préciser la diagnose des Akenetrogonoïdea qui semblaient constituer un rameau frère des Kentrogonides, considérés par ailleurs comme homogènes. Or, des travaux récents ont enrichi nos connaissances sur l'ontogénèse de quelques Rhizocéphales mal connus appartenant aux familles des Sylonidae (Liitzen, 1981) et des Clistosaccidae (Hoeg, 1982); il ressort de ces informations nouvelles que l'homogénéité des Kentrogonides semble de plus en plus illusoire. Reprenant l'ensemble des données actuellement disponibles sur l'anatomie, l'ontogénèse et la biologie des Rhizocéphales, Rubiliani (1984) vient de proposer une interprétation nouvelle de l'évolution de ces parasites. Selon cet auteur, trois rameaux distincts se seraient détachés successivement d'un stock cirripidien primitif pour donner naissance aux Rhizocéphales actuels. Ces lignées diffèrent entre elles par le déroulement de l'ontogénèse larvaire, l'anatomie des cypris, les modalités de la mise en place et de l'évolution du primordium et du « nucléus ». Rubiliani distingue ainsi — une lignée « protonucléide », caractérisée, entre autres, par un développement larvaire très condensé, la libération d'une cypris très régressée, la préexistence d'un nodule de cellules-souches chez cette dernière, l'ectoparasitisme aux dépens d'autres Cirripèdes. Ce sont les « Akenetrogonides confirmés » de Bocquet-Védrine.

— une lignée « épinucléide », composée des Sylonidae et des Clistosaccidae. Le développement est condensé, mais la cypris est moins régressée que dans la lignée précédente. L'existence d'une larve kentrogone est incertaine. L'ébauche de nucléus ne migre pas et se forme au point d'extrusion. Ils parasitent des Décapodes (*Natantia* et *Anomura*) mais pas de Brachyours.

— une lignée « endonucléide », comprenant les trois principales familles : *Lernaediseidae*, *Pellogasteridae* et *Savculinidae*. Le développement larvaire comporte une phase nauplienne et le cycle est typiquement celui de la Sacculine (métamorphose de la cypris en larve kentrogone, phase endoparasitaire longue avec migration du primordium et du nucléus). Ils parasitent des Décapodes variés à l'exclusion des *Natantia*, les Brachyours étant leurs hôtes les plus fréquents.

L'hypothèse de Rubiliani est séduisante; toutefois, les travaux manquent pour la conforter ou l'infirmier, les résultats disponibles ne concernant qu'un petit nombre d'espèces. Bien que toute généralisation devienne dès lors délicate, l'examen des informations apportées par le présent travail dans le cadre de cette hypothèse présente un intérêt particulier. Il confirme notamment que, si l'on tient compte des simplifications que la lécithotrophie introduit dans l'anatomie larvaire des Cirripèdes, l'anatomie de la cypris de Sacculine n'apparaît

pas fondamentalement différente de celle des Thoraciques. En particulier, la structure du complexe antennulaire, l'organisation du système nerveux central, la persistance du muscle adducteur des « valves », la structure du thorax se rapportent manifestement à un modèle commun. Les différences les plus importantes résident d'une part, dans l'absence de toute ébauche d'appareil digestif chez la Sacculine et, d'autre part, dans la nature de la seconde organogenèse qui survient après la fixation de la cypris. Toutefois, une régression très poussée de l'équipement trophique est également connue chez divers Cirripèdes non parasites : Scalpellidae (Krüger, 1922), Acrothoraciques (Batham et Tomlinson, 1965; Turquier, 1967, 1970, 1985). En outre, si l'hypothèse concernant la nature endodermique des cellules décrites précédemment (paragraphe 6) se trouvait confirmée, le hiatus entre l'organisation de la cypris de Sacculine et celle des autres Cirripèdes serait encore réduit.

D'autre part, et bien que les modalités n'en soient pas strictement homologues, une seconde organogenèse est ébauchée au cours de la métamorphose des cypris femelles chez les Acrothoraciques (Turquier, 1970, 1985).

Quoi qu'il en soit, il semble possible d'affirmer, avec toutes les réserves qu'implique la modicité des informations actuellement disponibles, que si les Sacculinidae réalisent au cours de leur ontogenèse un certain nombre de caractères spécialisés qui sont propres aux Endonucléides, leur anatomie larvaire révèle en revanche la persistance d'un plan structural relativement très primitif. Dans le cadre d'une interprétation cladistique, cette constatation n'éclaire en rien leurs affinités phylétiques avec les autres Rhizocephales ou avec les Cirripèdes non parasites.

Summary

Researchs on Rhizocephalan Ontogenesis.

II. Anatomy of the swimming cyprid larvae of *Sacculina carcini* Thompson : The anatomy of the cyprid of *Sacculina carcini* is built up from a microscopical study of **swimming** larvae reared in the laboratory. The structure of the head region and the nervous system has been most intensely studied; it shows that the anatomy of *Sacculina larvae* is clearly related to that of non-parasitic barnacles. The previous interpretations are discussed.

Zusammenfassung

Untersuchungen über Rhizocephalan Entwicklungsgeschichte :

II. Anatomie der freien Cypris von *Sacculina carcini*.

Die Anatomie der Cypris von *Sacculina carcini* ist nach einer mikroskopischen Arbeit auf bekommen in Züchtung wiederhergestellt. Der Bau der Köpfe und des zentralen Nervensystem hat besonders **studiert** geworden. Dieses Studium zeigt dass die Anatomie der Larven von *Sacculina* ist in der Nähe von diesen der nicht schmarotzenden Cirripeden.

Die früheren Erklärungen sind besprochen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BATHAM, E.J., 1946. — Description of female, male and larval forms of a tiny stalked barnacle, *Ibla idiotica* n. sp. *Trans. R. Soc. N.Z.* 75, (8), pp. 347-456.
- BATHAM, E.J. and TOMLINSON, J.T., 1965. — On *Cryptophialus melampygos* Berndt, a small boring barnacle of the order Acrothoracica abundant in some New-Zealand molluscs. *Trans. R. Soc. N.Z. (Zool.)* 7, pp. 141-154.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1961. — Monographie de *Chthamalophilus delagei*, J. Bocquet-Védrine, Rhizocéphale parasite de *Chthamalus stellatus* (Poli). *Cah. Biol. Mar.*, II, 5, pp. 455-593.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1965. — Cycle du Rhizocéphale hermaphrodite *Chthamalophilus delagei*, J. Bocquet-Védrine, parasite externe du Cirripède operculé *Chthamalus stellatus* (Poli). *Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris*, 2^e sér., n° 37, S, pp. 469-475.
- BROUARD, m.o., 1981. — Contribution à la connaissance de l'ontogénèse des Rhizocéphales : les stades larvaires libres de *Sacculina carcini* (Thompson). D.E.S. — Université P. et M. Curie, Paris, pp. 1-81.
- CAVOLINI, F., 1787. — Memoria sulla generazione dei pesci e dei cranchi. — Napoli, in 4^o.
- DELAGE, Y., 1884. — Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thompson), Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. *Arch. Zool. exp. Gén.*, 2^e sér. II, pp. 417-736, 9 pl.
- ELOFSSON, H., 1966. — The nauplius eye and frontal organs of the non-Malacostraca (Crustacea). *Sarsia*, 25, pp. 1-128.
- ELOFSSON, H., 1971. — Some observations on the internal morphology of Hansen's nauplius V (Crustacea). *Sarsia*, 46, pp. 23-40.
- HØEG, J.T., 1982. — The anatomy and development of the Rhizocephalan barnacle *Clistosaccus pagur*, Lilljeborg and relation to its host *Payurus bernhardus* (L.). *J. Exp. Mar. Mol. Ecol.*, 58, pp. 87-125.
- HØEG, J.T., 1984. — Size and settling behaviour in male and female cypris larvae of the parasitic barnacle *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea : Cirripedia : Rhizocephala). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 76, n° 2, pp. 145-156.
- HOFFENDAHL, K., 1904. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Poecilasma aurantium* Darwin. *Zool. Jahrb., Anat. und Ont.*, 20, pp. 363-398.
- ICHIKAWA, A. and YANAGIMACHI, R., 1958. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. I : The nature of the « testis » of *Peltogasterella socialis* Krüger. *Annot. Zool. Japan*, 31, pp. 82-96.
- ICHIKAWA, A. and YANAGIMACHI, R., 1960. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. II : The reproductive function of the larval (cypris) males of *Peltogaster* and *Sacculina*. *Annot. Zool. Japan*, 33, 1, pp. 42-56.
- KAURI, T., 1962. — On the frontal filaments and nauplius eye in *italanus*. *Crustaceana*, 4, pp. 131-142.
- KRÜGER, P., 1921. — Studien an Cirripeden. *Zs. indukt. Abstammyslehre Berlin*, 24, pp. 105-158.
- KÜHNERT, L., 1934. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Alcippe lampas* Hancock. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 29, pp. 45-78.
- MÜLLER, F., 1981. — Observations on the Rhizocephalan barnacle *Sylon hippolytes* M. Sars parasitic on the prawn *Spirontocaris lilljeborgi* (Danielssen). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 50, n° 2-3, pp. 231-254.
- MÜLLER, F., 1863. — Die zweite Entwicklungsstufe der Wurzelkrebse (Rhizocephalan). *Arch. Naturg., Berlin*, 29, pp. 24-33.
- RITCHIE, L.E. and HØEG, J.T., 1981. — The life history of *Lernaediscus porcellanae* (Cirripedia : Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host. *J. Crustacean Biol.*, 1, pp. 334-347.
- UBILIANI, C., 1984. — Les relations hôte-parasite chez les Crustacés : développement et modalités d'action des Rhizocéphales Sacculinidae sur la reproduction des crabes. Thèse Doct. ès Sc., Université Pierre et Marie Curie, Paris, pp. 1-281.
- RUBILIANI, C., turquier, Y. et PAYEN, G., 1982. — Recherche sur l'ontogénèse des Rhizocéphales : I : les stades précoces de la phase endoparasitaire chez *Sacculina carcini* Thompson. *Cah. Biol. Mar.*, 23, pp. 287-297.

- TURQUIER, Y., 1967. — Le développement larvaire de *Trypetesa nassarioides* Turquier, Cirripède Acrothoracique. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 108, pp. 33-47.
- TURQUIER, Y., 1970. — Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. III : La métamorphose des cypris femelles de *Trypetesa nassarioides* Turquier et de *T. lampas* (Hancock). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 111, pp. 573-628.
- TURQUIER, Y., 1985. — Cirripèdes Acrothoraciques des côtes occidentales de la Méditerranée et de l'Afrique du Nord. I. Cryptophialidae. (Sous-presse, in *Hull. Soc. Zool. France*).
- VEILLET, A., 1943. — Note sur le dimorphisme des larves de *Lernaeodiscus galathea* Normann et Scott et sur la nature des « mâles larvaires » des Rhizocéphales. *Bull. Inst. Oceano. Monaco*, n° 841, pp. 1-4.
- VEILLET, A., 1960. — Observation de la fixation des larves mâles chez le Cirripède parasite *Septosaccus cuenoti* Duboscq. Dimorphisme des larves des Rhizocéphales. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, 10, pp. 90-93.
- VEILLET, A., 1961. — Sur la métamorphose et le déterminisme du sexe du Cirripède *Scalpellum scalpellum* Leach. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 253, pp. 3087-3088.
- WALLEY, I.J., 1969. — Studies in the larval structure and metanauplius of *Balanus balanoides* L. *Phil. Trans. of the Roy Soc.*, 256, pp. 237-280.
- YANAGIMACHI, R., 1961. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. III. The mode of sex-determination in *Peltogasterella*. *Biol. Bull.*, 120, pp. 272-283.
- YANAGIMACHI, R. and fujimaki, n., 1967. — Studies on the sexual organization of Rhizocephala. IV : On the nature of the « testis » of *Thompsonia*. *Annot. Zool. Japan*, 40, pp. 98-104.